

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ  
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ  
«ВЫСШАЯ ШКОЛА ЭКОНОМИКИ»

на правах рукописи

Мартинез-Саито Марио

**Мозговые корреляты научения в различных социальных контекстах:  
нейроэкономическое исследование с применением методов нейровизуализации,  
компьютерного моделирования и мета-анализа**

Резюме диссертации  
на соискание учёной степени  
кандидата психологических наук

Научный руководитель:  
Ph.D., Ключарев Василий Андреевич

Москва – 2022

Диссертация подготовлена в Институте когнитивных нейронаук НИУ ВШЭ. В качестве исследований, выбранных для защиты, предложены три опубликованные статьи:

1. Martinez-Saito, M., Konovalov, R., Piradov, M. A., Shestakova, A., Gutkin, B., & Klucharev, V. (2019). Action in auctions: neural and computational mechanisms of bidding behaviour. *European Journal of Neuroscience*, 50(8), 3327-3348.

Нейровычислительные механизмы принятия решений в ситуации конкурентных торгов на двойном аукционе.

2. Martinez-Saito, M., Andraszewicz, S., Klucharev, V., & Rieskamp, J. (2022) Mine or Ours? Neural Basis of the Exploitation of Common-Pool Resources. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 17(9):837-849

Нейрональные механизмы конкуренции за общие ресурсы.

3. Martinez-Saito M, Gorina E (2022) Learning under social versus nonsocial uncertainty: A meta-analytic approach. *Human Brain Mapping* 43(13), 4185-206

Мета-анализ обучения в условиях социальной и несоциальной неопределенности.

## **1. Введение**

### **1.1 Проблема исследования**

Многие решения, к примеру, решение промолчать или высказаться, инвестировать свои сбережения в акции биотехнологической компании или потратить их на приобретение недвижимости, сопряжены с неопределенностью, на которую, в свою очередь, влияет целый набор социальных факторов. Понимание того, в какой степени научение в социальных контекстах является специализированной функцией, важно не только потому, что мы могли бы ускорить адаптацию к различным социальным контекстам, но и потому, что это пролило бы свет на источник когнитивных искажений, многие из которых основаны на социальных предпочтениях.

Эволюционные исследования социального познания позволяют предположить, существование в мозгу специализированных вычислительных мозговых механизмов, адаптированных к научению в контексте неопределённости, имеющей социальную природу. Данное исследование, осуществлённое на стыке поведенческой экономики и социальной нейробиологии посвящено исследованию подобных механизмов научения, специализирующиеся на разрешении неопределенности исключительно социального происхождения с применением известных в поведенческой экономике парадигм: торг на аукционе и пользование общими ресурсами.

### **1.2 Цели диссертации**

1. Изучить нейрокогнитивные механизмы научения при принятии решений в контексте конкуренции за блага (в частности, в контексте поведенческой парадигмы аукциона);

2. Выявить нейрокогнитивные и вычислительные механизмы принятия решений и научения в контексте социальной и несоциальной конкуренции при эксплуатации общих ресурсов, объем которых ограничен;

3. Исследовать степень специализации механизмов обучения у людей в социальном контексте и выявить их нейробиологические и вычислительные особенности.

### **1.3 Теоретико-методологическое обоснование**

#### *Теоретическое обоснование*

Нейробиологическая теория адаптивного поведения подразумевает наличие способности с определенной точностью присваивать субъективную ценность/полезность (англ. subjective value/utility) состояниям и действиям других социальных агентов (Gold & Shadlen, 2007), что, в свою очередь, базируется на развитой системе внутренних репрезентаций окружающей среды, включающей представления о социальном контексте (т.е. об окружающих нас людях). Сопоставление внутренних состояний социальных агентов и их значений с их действиями — крайне задача, которая осложняется необходимостью предсказывать поведение других (Frith & Frith, 2012; Yoshida et al., 2008). Вполне вероятно, что в процессе эволюции в мозгу человека сформировались специализированные механизмы для решения проблемы эффективного извлечения наиболее точных величин ценностей из социальных взаимодействий (Fletcher & Carruthers, 2012). Данное диссертационное исследование посвящено выявлению вычислительных и нейробиологических механизмов научения ценности альтернатив в социальных контекстах.

Обсуждаемые здесь исследования проливают свет на то, как общие процессы обучения развертываются и настраиваются в контексте различных

типов сложных ситуаций, поведение в которых невозможно объяснить с точки зрения классической теории оптимальности выбора или действия.

В исследовании I нами изучена эвристика обучения, основанная на бинарном обучающем сигнале, отличном от обычного сигнала ошибки предсказания вознаграждения (англ. reward prediction error – RPE). Данная эвристика ‘направленного обучения’ обеспечивает научение и принятие решения в контексте повторяющихся ставок в ходе «двойных» аукционов (англ. double auctions), которые требуют конкурентных, динамичных и сложных решений. В исследовании II нами изучено, как контекст общего ресурса по сравнению с частным ресурсом модулирует нейронную активность вентрального отдела полосатого тела. Понимание механизмов влияния социальных факторов на принятие решений о пользовании общественными благами ускоряет разработку эффективной политики и лучшее понимание управления глобальными природными ресурсами. В исследовании III особое внимание уделяется изучению специфичности мозговых механизмов, обеспечивающих принятие решений в социальном контексте, точнее, генерируются ли сигналы обучения и вознаграждения в социальных контекстах специализированными, неспецифическими или частично перекрывающимися нейронными популяциями.

### *Методология*

Для достижения целей данной диссертационной работы использовался комплексный подход, в котором мы интегрировали функциональную магнитно-резонансную томографию (фМРТ), компьютерное моделирование поведенческих и мозговых откликов, а также мета-анализ результатов 50 ранее опубликованных фМРТ исследований мозга в ситуации принятия решений в различных (социальных и не социальных) контекстах, найденных в академических базах данных.

Анализ объемов функциональных данных для исследований I и II был выполнен с помощью SPM12 (Friston et al., 1994). Объемы функциональных данных были выровнены по первому объему. Затем изображения были скорректированы с учетом различий во времени получения слайсов, пространственно нормализованы по шаблону T1 Монреальского неврологического института (MNI), сведены в воксели  $3 \times 3 \times 3 \text{ мм}^3$  и пространственно сглажены с помощью гауссовой функции (размер ядра  $8 \times 8 \times 8 \text{ мм}^3$ ). Данные были отфильтрованы по высоким частотам (отсечка на 1/128 Гц). Отдельные функциональные регрессоры для последующего анализа данных были построены для каждого интересующего предиктора и/или для ортогонализированных предикторов, где это уместно.

В исследовании I были реализованы и сравнены шесть алгоритмов обучения. Мы сравнили вычислительные модели обучения: модели направленного обучения (англ. directional learning, DL), где ставка «подталкивается» в зависимости от того, была ли она принята или отклонена, а также стандартные модели обучения с подкреплением (англ. directional learning, RL). Ключевыми параметрами послужили скорость обучения (мера того, какой вес был придан недавней обратной связи по сравнению с более отдаленной обратной связью) и случайность выбора, воплощенная в обратной температуре функции softmax (мера степени случайности выбора действия) для алгоритмов RL и в параметрах дисперсии для алгоритмов DL. В анализе фМРТ, посвященном изучению взаимосвязи между ошибкой предсказания RL и ошибкой прогнозирования DL, для создания параметрически модулированных регрессоров ошибка прогнозирования DL и ошибка предсказания RL были ортогонализированы один по отношению к другому и наоборот, чтобы выявить их независимый вклад в активность мозга.

В исследовании II для того, чтобы объяснить влияние социальных и несоциальных контекстов, были использованы различные варианты модели обучения с подкреплением (Sutton & Barto, 1998). Также были протестированы конкурирующие модели: обычная модель обучения с подкреплением (Sutton & Barto, 1998) и модифицированная модель интегрирующая механизм неприятия неравенства (Fehr & Schmidt, 1999). С использованием байесовского информационного критерия (BIC; Schwarz, 1978), учитывающим сложность модели, мы оценили алгоритмы обучения, сравнив их с нулевой (базовой) моделью, которая предполагала равномерно случайный выбор.

Мета-анализ исследований фМРТ позволяет ответить на вопрос о том, является ли социальный аспект ценностного обучения достаточно функционально специализированным, чтобы большой корпус исследований продемонстрировал значимую функциональную сегрегацию нейрофизиологических коррелятов научения в социальных контекстах в нейронном субстрате, участвующем в классических формах обучения (Zeki & Shipp, 1988). В данной работе мета-анализ фМРТ исследований был выполнен с помощью алгоритма GingerALE 3.0.2 (Eickhoff et al., 2012), который реализует метод оценки правдоподобия активации (англ., activation likelihood estimation, ALE), тип мета-анализа, использующий координаты пиков значимых кластеров для формирования статистически значимых мета-карт активаций мозга. Это наиболее широко используемый подход для мета-анализа данных фМРТ (Samartsidis et al., 2017). Нами также был применен SDM-PSI подход для проверки надежности результатов ALE алгоритма.

#### **1.4 Научная новизна**

В исследовании I мы изучали механизм принятия решений в ходе двойных аукционов. Воспринимаемая рыночная конкуренция влияет на восприятие

полезности блага как у людей (van den Bos et al., 2008), так и у животных. Например, идея биологических аукционов широко используются для моделирования конкуренции между разными видами животных и отдельными особями (Reiter et al., 2015). Таким образом, исследования животных показали, что существует определённый эволюционный отбор по способности корректировать свои решения и их полезность в зависимости от конкурентности данной социальной среды. Несмотря на свою ключевую важность в социальном поведении и финансовом моделировании, нейрокогнитивные механизмы принятия решений в условиях рыночной конкуренции не до конца изучены. В частности, не ясно, каковы нейробиологические основы выбора стратегии назначения ставок в различных рыночных сценариях. Мы сосредоточились на исследованиях мозговых механизмов, обеспечивающих поведение во время торгов в условиях различных типов конкуренции. Предыдущие исследования с использованием нейровизуализации фокусировались на стратегическом обмане и неуверенности в надёжности (Bhatt et al., 2010) или изучали влияние восприятия потерь в социальных контекстах на повышение ставок (Delgado et al., 2008). В исследовании I мы впервые исследовали мозговые механизмы поведения при торгах в ходе аукционов в различных условиях конкуренции.

В исследовании II мы выдвинули гипотезу о том, что дофаминергическая система мозга, области которой обеспечивают функцию контроля за получением вознаграждения и результативности деятельности, не только постоянно отслеживает наши собственные результаты (Osten et al., 2017) во время социального взаимодействия, но также отслеживает результаты других социальных агентов, вовлеченных в данный конкурентный контекст. В соответствии с классической экономической теорией общедоступные ресурсы, которыми любой член общества может воспользоваться (собрать, поймать, вырубить) скорее всего, подвергнутся чрезмерной эксплуатации вплоть до



полного уничтожения. Однако поведенческая экономика также дает много примеров, в которых люди ведут себя справедливо и сотрудничают вопреки стандартной модели эгоистических интересов (Фер и Шмидт, 1999): в ряде условий, при взаимодействии двух людей, люди демонстрируют высокие показатели сотрудничества (Фер и Гахтер, 2000). Было показано, что чрезмерная эксплуатация ресурсов особенно распространена в социальных группах, содержащих значительное число «безбилетников», то есть людей, которые получают выгоду без каких-либо затрат (Camerer, 2003). Одно из объяснений тенденции к чрезмерному использованию ресурсов общего пользования реферирует к социальному предпочтению людьми справедливости и взаимного сотрудничества (Fehr & Schmidt, 1999): если другие сотрудничают, то люди действуют сообща, но если другие чрезмерно эксплуатируют ресурс, люди принимают ответные меры. Чтобы найти вычислительное объяснение истощения ресурсов, мы разработали вычислительную модель, которая постулирует модификацию ошибки предсказания вознаграждения, которая сравнивает собственный результат человека с поведением социальных агентов. Мы впервые применили данную модель в анализе фМРТ данных и продемонстрировали, что вентральный отдел полосатого тела участвует в генерации подобного сигнала ошибки предсказания вознаграждения.

### *Теоретическая новизна*

В ходе выполнения исследовательской работы был разработан эвристический алгоритм (направленное обучение или DL) для описания поведения при торгах на двойном аукционе. Работа DL была верифицирована как с использованием поведенческих данных испытуемых, принимавших участие в исследовании 1, так и мозговой активности, измеренной методом фМРТ во время выполнения испытуемыми задания для двойных аукционов, установленных на

рынках с разным уровнем конкуренции, а также в дополнительном исследовании, результаты которого к настоящему моменту не опубликованы (см. препринт Martinez-Saito et al., 2020).

В рамках диссертационного исследования нами также разработаны алгоритмы обучения для социальных и несоциальных условий. В исследовании II изучалась проблематика эксплуатации ограниченных ресурсов в социальном и несоциальном контекстах, соответственно. Актуальность этих двух алгоритмов подтверждается как эффективностью данной модели в объяснении поведения испытуемых, так и ее эффективностью в описании специализированной нейронной активности мозга в ходе конкуренции за общие ресурсы.

#### *Практическая значимость*

В исследованиях с использованием подходов нейровизуализации (Исследования I и II) вычислительные модели оптимизировались с помощью процедуры максимального правдоподобия; однако эта процедура была усовершенствована за счет запуска нескольких подпрограмм оптимизатора, что увеличило качество подбора параметров. Что касается поведенческих парадигм, мы впервые применили парадигму двойных аукционов и дилемму общих ресурсов в исследованиях по нейровизуализации на основе математических моделей (исследования I и II). Это создает платформу для дальнейших разработок по оптимизации поведения людей в различных социальных контекстах, причем как для здоровых испытуемых, так и для пациентов с различными расстройствами принятия решений и социальных коммуникаций, в том числе, с использованием методов неинвазивной стимуляции мозга.

Большинство предыдущих исследований сосредоточилось на изучении поведения в отношении ресурсов, которые находятся на грани исчезновения и требуют организации охранных мероприятий, включающих улучшение законов

и регламентов, институциональных мер и обеспечения информационной поддержки. Результаты нашего исследования II показали, что область вентрального отдела стриатума особенно чувствительна к типу контекста – социального или несоциального – наблюдалась деактивация вентрального стриатума, когда испытуемые стремились сохранить свои личные ресурсы при уменьшении их доступности; в то время как при попытке сохранить общедоступные ресурсы, наблюдалась деактивация вентрального стриатума. Эти и другие результаты, полученные в нашем исследовании не только выявляют нейробиологические механизмы отношения к использованию ограниченных ресурсов, но и позволяют оптимизировать вырабатываемые меры и правила по сохранению общественных природных ресурсов.

В мета-анализе (Исследование III) мы сосредоточились на изучении специализированных мозговых механизмов, которые обеспечивают обработку сигналов в процессе обучения в условиях неопределенности исключительно социального происхождения. Для осуществления целей мета-анализа (Исследование III) использовалось программное обеспечение на основе координат нейровизуализации GingerALE (Eickhoff et al., 2012). Дополнительно мета-анализ того же набора результатов был проведен с помощью нового и теоретически более мощного — программного обеспечения для мета-анализа SDM-PSI (Albajes-Eizagirre, et al., 2019), что позволило сравнить производительность двух алгоритмов на одном и том же наборе данных. Данный подход, в совокупности с тщательно подобранным набором критериев приемлемости статей, позволяет сформировать новые рекомендации для проведения мета-анализов студентами, аспирантами и исследователями по фундаментальным и прикладным направлениям.

## **1.6 Положения, выносимые на защиту**

1. Области мозга, участвующие в научении, в основном, хотя и за некоторым исключением, неспецифически вовлечены в научение независимо от социального контекста научения, таким образом, что более (социально) специализированные фронтальные отделы мозга могут настраивать и модулировать общий нейрофизиологический механизм научения;

2. При использовании и конкуренции за ограниченные ресурсы функциональная роль вентральной части полосатого тела — ключевой подкорковой области, участвующей в научении, — модулируется социальным контекстом, а именно, является ли ресурс общим (конкурентным) или индивидуальным;

3. В повторяющихся экономических играх (аукционах), требующих оценки ценности (полезности) опций в интерактивном контексте действий других игроков, активность вентрального отдела полосатого тела модулируется типом социального контекста под контролем передних отделов префронтальной коры.

## **1.7 Вклад автора**

Исследование I: сбор данных, компьютерное моделирование, анализ и интерпретация данных, подготовка рукописи.

Исследование II: сбор данных, компьютерное моделирование, анализ и интерпретация данных, подготовка рукописи.

Исследование III: Концепция и дизайн исследования, сбор данных, анализ и интерпретация данных, подготовка рукописи.

## **1.8 Валидация исследования**

Диссертация подготовлена в Центре нейроэкономики и когнитивных исследований Института когнитивных нейронаук НИУ ВШЭ.

## Презентации на конференциях

Результаты были представлены на следующих конференциях:

1. Общество нейроэкономики (сентябрь 2015 г., Майами). Влияние экономической конкуренции на нейронные механизмы принятия решений. Мартинес-Саито М., Гуткин Б., Шестакова А., Ключарев В.

2. Общество нейробиологов (октябрь 2015 г., Чикаго). Влияние экономической конкуренции на нейронные механизмы принятия решений. Мартинес-Саито М., Гуткин Б., Шестакова А., Ключарев В.

3. Конференция «Познание, вычисления, коммуникация и восприятие» (СССР) 2: «Теоретические и нейробиологические основы высших когнитивных функций» (сентябрь 2015 г., Москва). Влияние экономической конкуренции на нейронные механизмы принятия решений. М. Мартинес-Саито, А. Шестакова, В. Ключарев, Б. Гуткин.

4. СССР19: Российско-французский симпозиум по нейроэкономике (сентябрь 2019 г., Москва). Презентация. Нейронные основы эксплуатации общих благ. Мартинес-Саито М., Шестакова А., Ключарев В.

Диссертация состоит из трех исследований, соответствующих следующим статьям в журналах первого уровня Q1:

- Study I (fMRI experiment): Martinez-Saito, M., Konovalov, R., Piradov, M. A., Shestakova, A., Gutkin, B., & Klucharev, V. (2019). Action in auctions: neural and computational mechanisms of bidding behaviour. *European Journal of Neuroscience*, 50(8), 3327-3348.
- Study II (fMRI experiment): Martinez-Saito, M., Andraszewicz, S., Klucharev, V., & Rieskamp, J. (2022) Mine or Ours? Neural Basis of the Exploitation of Common-Pool Resources. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 17(9):837-849

- Study III (meta-analysis): Martinez-Saito M, Gorina E (2022) Learning under social versus nonsocial uncertainty: A meta-analytic approach. *Human Brain Mapping*, 43(13), 4185-4206

## **2. Резюме содержания диссертации**

Всего в экспериментах с фМРТ в рамках Исследования I и Исследования II приняли участие 79 человек. Все испытуемые были опрошены для исключения неврологических патологий в анамнезе; ни один из участников не сообщил о злоупотреблении наркотическими веществами, о травмах головы, неврологических или психических заболеваниях. После опроса все испытуемые дали информированное письменное согласие; выполнение задач оплачивалось по результату выполнения задания. Все протоколы выполнялись в соответствии с Хельсинской декларацией и с одобрения совета по этике университета НИУ ВШЭ. В исследовании III использовались 50 исследований по нейровизуализации, которые включали 28 исследований в социальных контекстах и 31 исследований в несоциальных контекстах, которые удовлетворяли всем критериям приемлемости для проведения мета-анализа.

### **2.1 Исследование I. Нейрокогнитивные и вычислительные механизмы принтия решений в ходе двойных аукционов.**

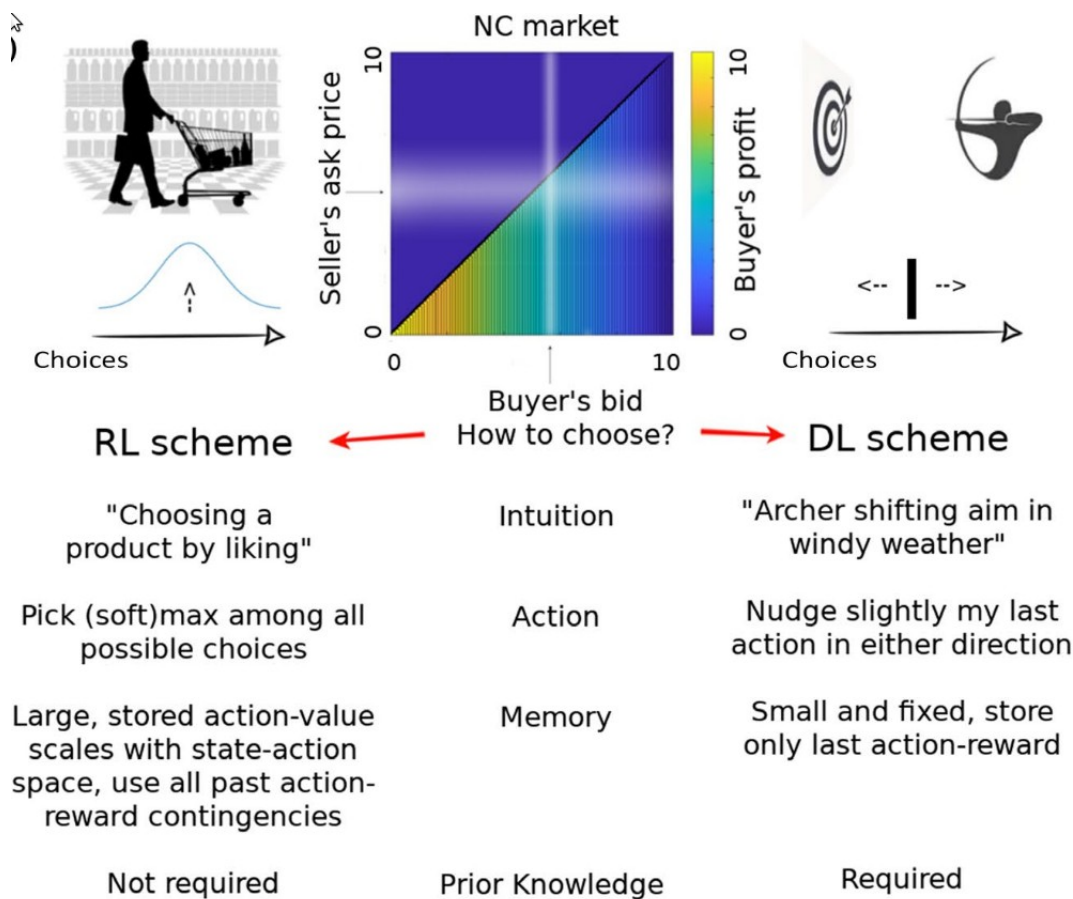
На рынке мы часто сталкиваемся с колебанием цен, вызванных изменением соотношения спроса и предложения. Интересно, что рыночная конкуренция затрагивает не только поведение людей на рынке, но оказывает влияние на поведение животных. Однако, несмотря на то, что социальное влияние на поведение человека или животного надежно продемонстрировано множеством исследований, нейробиологические механизмы такого влияния не изучены до сих пор. К примеру, каким образом мозг обрабатывает социальные сигналы конкуренции среди покупателей или продавцов? Каковы нейробиологические особенности обучения в различных рыночных контекстах?

Чтобы исследовать нейрокогнитивные механизмы научения в различных рыночных контекстах, нами была предложена модифицированная версия двойного аукциона, которая представляет собой широко известную парадигму – экономическую игру, где игроки пытаются максимизировать свою выгоду посредством однократной транзакции (Fudenberg & Tirole, 1991). Субъекты играли роль покупателей в ходе двойного аукциона с оппонентами, назначенными путем повторного случайного алгоритма, в трех разных типах рынка. Парадигма игры требовала, чтобы покупатели заранее фиксировали свои ставки. Их задачей было купить «рыбу» на рынке, назначив цену по 10-балльной шкале Лайкерта.

фМРТ данные анализировались с использованием программы SPM12 (Friston et al., 1994; Wellcome Department of Imaging Neuroscience, Институт неврологии, Лондон, Великобритания). Первые четыре EPI скана были удалены, чтобы обеспечить стабильность T1 сигнала. Предварительная обработка объемов, взвешенных по T2\*, состояла в коррекции движения головы, коррекции остаточной дисперсии, коррекции на время регистрации, ко-регистрации, а также сегментации и пространственной нормализации по стандартному T2\*-взвешенному шаблону (Монреальский неврологический институт, MNI) и пространственном сглаживании.

Мы сравнили различные вычислительные модели научения в выставлении цены в ходе двойного аукциона: модели DL, где ставка «подталкивается» вверх или вниз, в зависимости от того, была ли она принята или отклонена ранее, а также стандартные модели обучения с подкреплением (рис. 1). В общей сложности были реализованы, протестированы и смоделированы шесть разновидностей алгоритмов обучения, включая алгоритмы RL и DL.





**Рисунок 1** | Сравнение алгоритмов RL- и DL-типа. Общее представление экономической игры (вверху в центре) «один продавец против одного покупателя» (рынок NC): цвета ячеек матрицы представляют выигрыш покупателя. Покупатель оценивает цену предложения продавца (горизонтальная нечеткая белая полоса) и пытается максимизировать прибыль, выбирая самую низкую возможную цену, которая не попадает в ячейку верхнего правого треугольника, приносящего нулевую прибыль (адаптировано из Martinez-Saito et al., 2019).

Способность распознавать типы рынка также имеет решающее значение для успешного участия в торгах. В начале каждой пробы активность билатеральной верхней задней теменной коры была сильнее в пробах с более высокой

социальной конкуренцией. Эта активация может отражать нейронную активность, отслеживающую конкурентность в текущем испытании или извлекающую соответствующую информацию (Vilberg & Rugg, 2008) о текущем типе рынка (т. е. предпочтительном предложении). Мы обнаружили, что сигнал, подобный ошибке предсказания вознаграждения, наблюдался в переднем и вентральном отделах полосатого тела, тогда как сигнал ошибки DL был представлен в дорсальных задних областях полосатого тела, особенно в задней части скорлупы. Согласно сравнительному анализу с использованием байесовской модели, изменчивость активности полосатого ядра объяснялась на основании DL сигнала научения лучше, чем с помощью RL сигнала научения. Этот вывод согласуется с более ранними предположениями о том, что нейронные сигналы научения при принятии решений не обязательно всегда подобны ошибкам предсказания вознаграждения (Behrens et al., 2008, см. дополнительные материалы) и что полосатое тело участвует в обучении ассоциациям стимул-реакции (Jessup & O'Doherty, 2011). Стратегия обучения типа DL требует представления внутренней числовой строки, в которой хранятся и активно обновляются предпочтительные ставки. Наши результаты показывают, что такое вероятно представление реализуется в теменной коре.

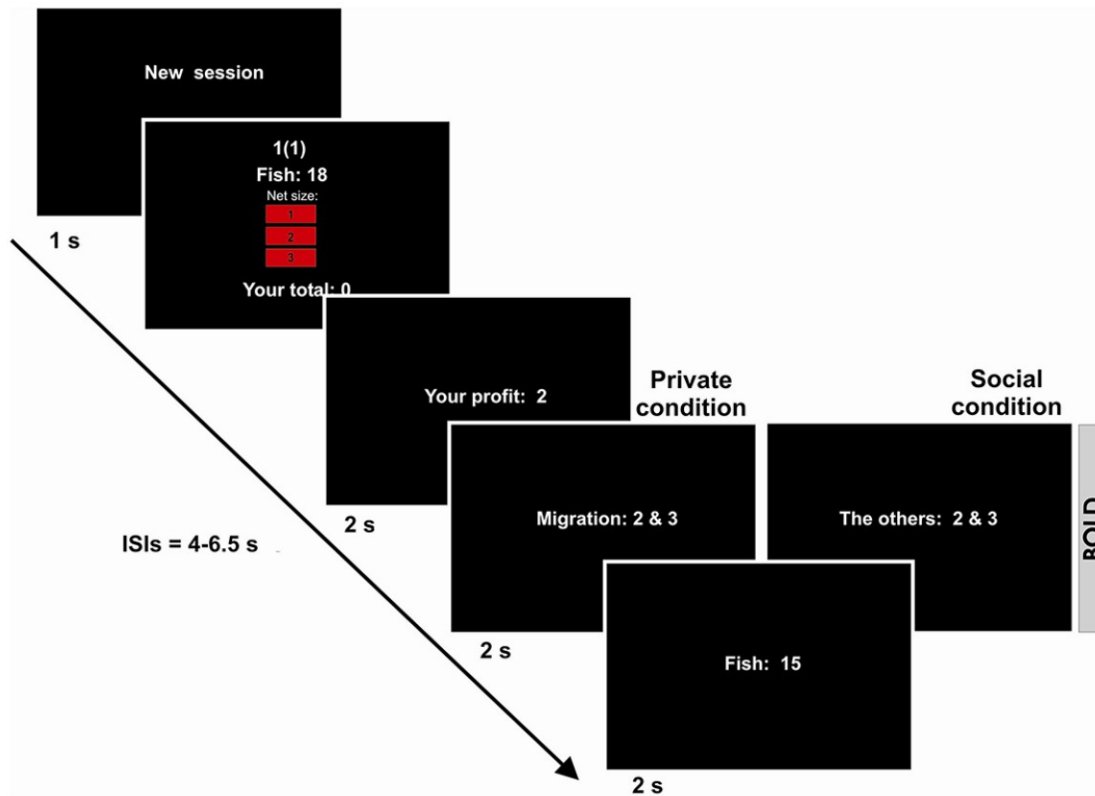
Таким образом, мы обнаружили, что DL механизм лучше всего соответствует поведению и приводит к более оптимальному поведению. Мы обнаружили, что бинарный сигнал обучения, связанный с DL, представлен активностью в полосатом теле и область, генерирующая данный сигнал располагается позади области, в которой генерируется более слабый сигнал ошибки предсказания вознаграждения. В соответствии с предположением, что DL механизм является эффективной эвристикой для оценки стоимости, задняя теменная кора кодирует непрерывную шкалу полезности, а передняя префронтальная кора сигнализирует условия социальной конкуренции.

## **2.2 Исследование II. Нейробиологические основы поведения, связанного с эксплуатацией общих ресурсов**

Обучение, как драйвер нашего поведения, драматическим образом зависит от социальных контекстов и их сиюминутного воплощения. Основываясь на результатах, полученных в исследовании 1, показавших, что полосатое тело не только осуществляет контроль за результатами наших действий, но также отслеживает поведение других с точки зрения результатов их действий, мы можем предположить, что данная структура задействована в обеспечении конкурентного поведения, которое в свою очередь, может приводить и к негативным последствиям.

Чтобы выяснить, почему люди часто истощают нерегулируемые общие природные ресурсы, хотя при этом достаточно эффективно сохраняют аналогичные частные ресурсы, мы объединили нейробиологический и экономический подход вместе с нейрокогнитивным моделированием для исследования проблемы эксплуатации общественных ресурсов.

Участники должны были управлять общим ресурсом в виде рыбных запасов, представляя, что они ловят рыбу на озере вместе с двумя другими рыбаками. Их задача состояла в том, чтобы выловить как можно больше рыбы, и каждая пойманная рыба приводила к денежному вознаграждению. В каждом испытании участники выбирали между тремя возможными размерами сети для рыбалки: один, два или три, по числу вылавливаемых рыб. Истощение ресурса вызвалось их собственным поведением и поведением двух других анонимных игроков (см. рис. 2 для этапов, включенных в одно испытание).



**Рисунок 2** | Несоциальная и социальная версии задачи. Показана последовательность событий в испытании. Участники удаляли 1, 2 или 3 рыбы из общего ресурса и наблюдали либо «миграцию» рыбы в соседние озера (несоциальное условие), либо «лов рыбы» двумя предварительно записанными участниками (социальное условие). В конце каждой пробы и в начале следующей пробы участников информировали об оставшемся количестве рыб.

Анализ фМРТ данных был выполнен с помощью SPM12 таким же образом, как и в исследовании I.

Мы сосредоточились на полосатом теле и вентромедиальной префронтальной коре, поскольку они принадлежат к системе оценки полезности, благодаря их важной роли в оценке и обучении на основе вознаграждения (Levy and Glimcher, 2012; Bartra et al., 2013). Аналогично с предыдущими исследованиями (Bartra et al., 2013), мы остановились на вентромедиальной префронтальной коре и

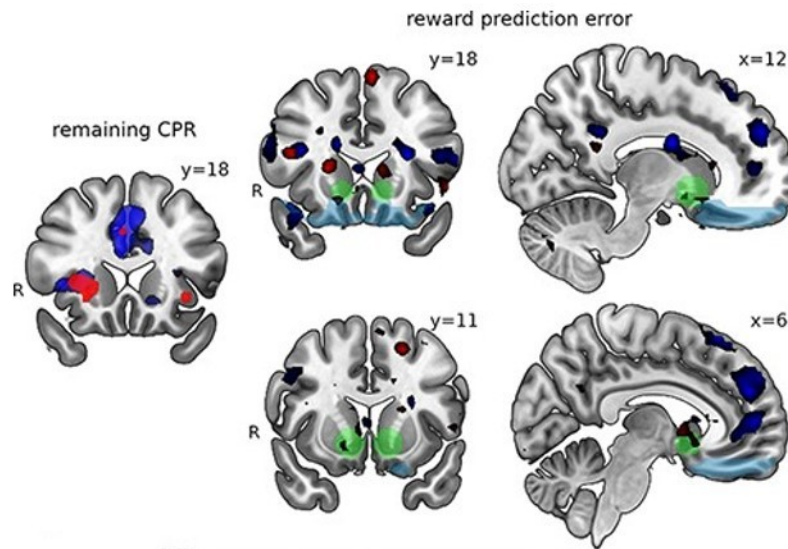
полосатом ядре в качестве областей интереса (англ. Region of interest, ROI) (Rolls et al., 2015).

Резкое уменьшение общих и частных природных ресурсов было связано с деактивацией вентрального стриатума, области мозга, участвующей в оценке результатов решения. Причем, когда испытуемые сталкиваются с общим ресурсом, активность вентрального полосатого тела антикоррелирует с сохранением ресурсов (уменьшением добычи), тогда как в частном ресурсе наблюдается противоположная картина. Вычислительное моделирование показало, что в среднем участники адаптировали свое поведение меньше в несоциальных условиях, что согласуется с более сильной модуляцией активности полосатого тела в ответ на предполагаемое уменьшение общих ресурсов в социальных условиях, чем в несоциальных условиях (рис. 3). Наши результаты фМРТ показали, что дофаминовая система (полосатое тело) участвует в процессе социального сравнения и генерирует отрицательную ошибку предсказания в случае, когда человек получает меньше, чем конкуренты, и положительную ошибку прогноза, когда он получает больше, чем конкуренты. Таким образом, активность вентральной части полосатого тела не только отслеживает результаты решения (истощение ресурсов), но и интегрирует результаты в конкретный социальный контекст.

Наши результаты позволяют предположить, что нейронные сигналы ценности модулируют поведение в ответ на истощение общих ресурсов по сравнению с частными, а моделирование показало, что чрезмерному уничтожению общих ресурсов способствует модулирующий эффект социального сравнения на кодирование сигналов ценности альтернатив.

В целом, мы можем заключить, что в процессе эксплуатации ресурсов мониторинг состояния ресурсов отражается в активности полосатого тела – области мозга, вовлеченной в научение. Кроме того, такая активность

существенно зависит от того, являются ли эти ресурсы общими или индивидуальными.

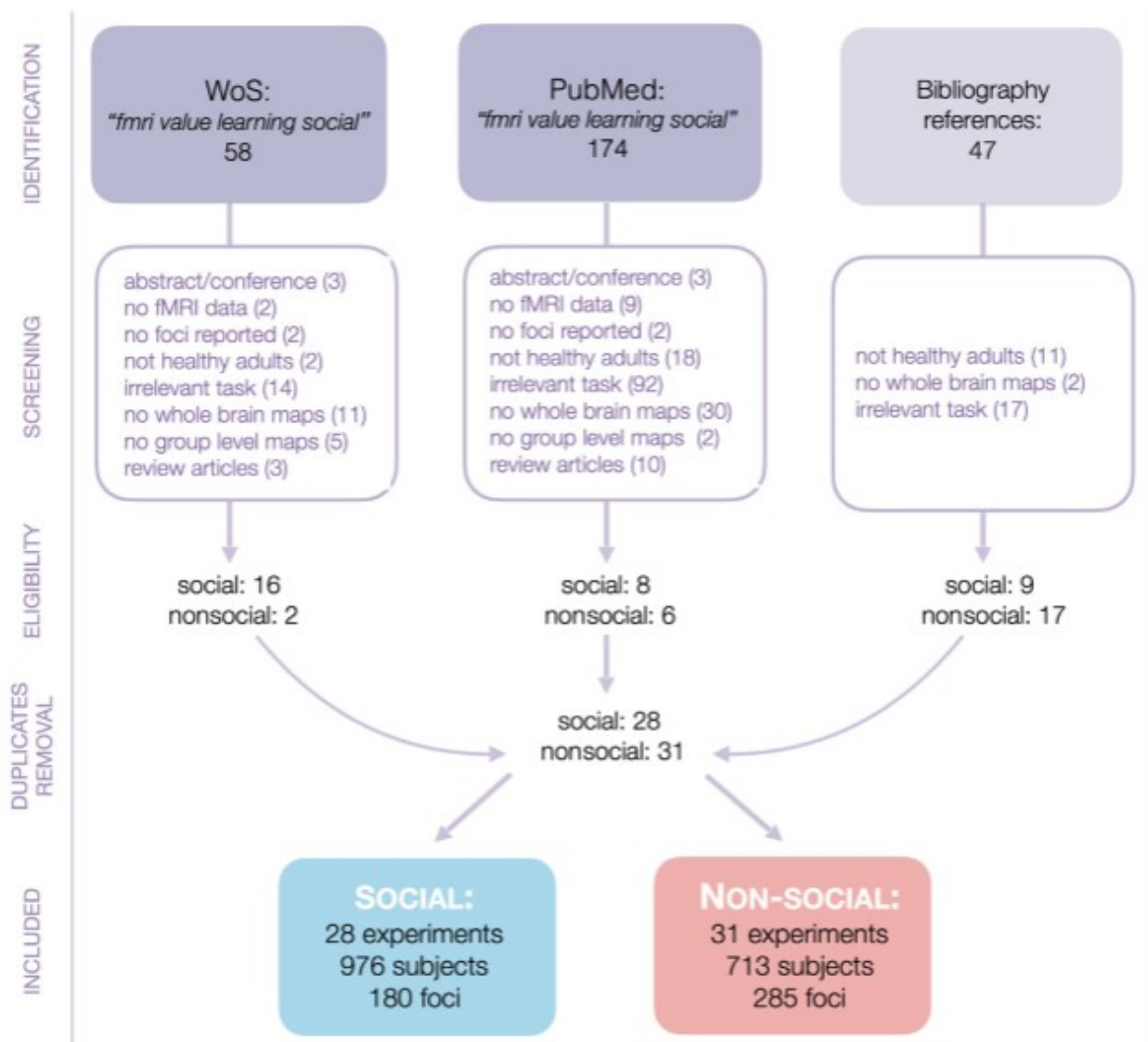


**Рисунок 3** | Активность мозга, коррелирующая с контролем и управлением эксплуатации общественных ресурсов. Слева: активность мозга, связанная с объемом доступных ресурсов. Результаты указывают на то, что фМРТ активность параметрически зависит от уменьшения объема ресурсов от пробы в социальном (выделено красным) и несоциальном (выделено голубым) контекстах. Справа: Активность мозга, от которой зависит обучение, выражаемое в величине RPE в социальном (красным) и несоциальном (голубым) контексте. Полосатое тело выделено прозрачным зеленым, а вентральная медиальная кора – прозрачным голубым) (адаптировано из Martinez-Saito et al., 2022).

### **2.3 Исследование III. Мета-анализ обучения в условиях социальной и несоциальной неопределенности**

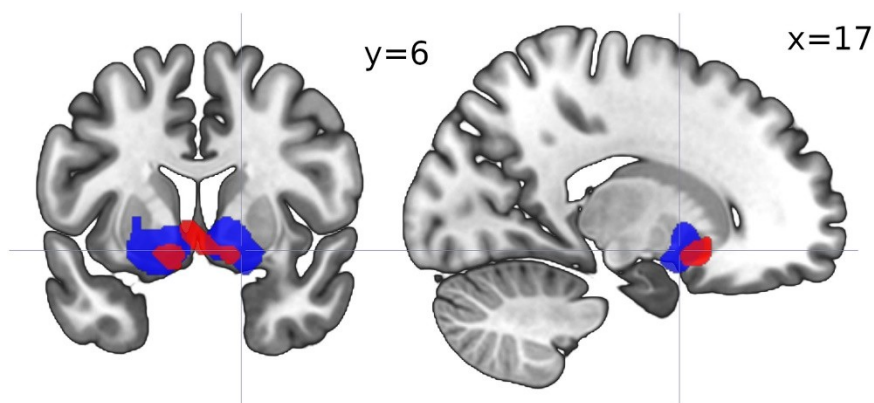
Понимание того, как глубока специализация нейрокогнитивных механизмов обучения в социальном контексте необходимо для облегчения создания техник коррекции обучения к его различным контекстам. В исследовании III мы

сосредоточились на выявлении нейробиологических обоснований подобной специализации, используя мета-аналитический подход. С этой целью, нами был проведен поиск исследований на веб-сайтах PubMed и Web of Science, которые объединяют ключевые академические базы данных. Для фильтрации результатов использовались следующие ключевые слова: [«фМРТ» И «обучение» И «социальный»]. Мы отобрали все доступные статьи, соответствующие критериям включения. Отбор состоял из двух этапов: идентификация, скрининг, при котором исследования просматриваются для проверки всех критериев включения (рис. 4). Мы также отбирали исследования на основе цитирования обнаруженных статей и ссылок в библиографии обзоров. Если карты всего мозга не были включены в статью, удовлетворяющую остальным требованиям, мы выбирали ее в случае, если могли получить полные данные, связавшись с авторами. Когда уровень статистической значимости, указанный в исследовании, был неясен, мы следовали рекомендациям Albajes-Eizagirre и коллег (2019).



**Рисунок 4** | Схема процесса, используемого для выявления и отбраковки статей, использованных в мета-анализе, в формате блок-схемы PRISMA (Moher et al., 2009). Некоторые исследования могли рассматриваться как относящиеся как к социальным, так и несоциальным категориям (адаптировано из Martinez-Saito et al., 2022).





**Рисунок 5** | Результаты мета-анализа механизмов научения в социальном (красным) и несоциальном (выделено голубым) контекстах. Карты оценки вероятности активации были отобраны при пороговом значении  $p < .05$  (адаптировано из Martinez-Saito et al., 2022).

Это исследование показало, что большая часть активаций в областях научения и репрезентации ценностей не была сегрегирована на специализированные модули, отвечающие за оценку неопределенности в социальном и несоциальном контекстах, что позволяет предположить, что большинство поведенческих адаптаций для навигации в социальной среде основывается на модулирующем влиянии лобных и подкорковых областей на мезолимбические структуры, кодирующие общие неспециализированные ценности и обучение (рис. 5). Хотя большинство активаций мозга, связанных с сигналами ошибок обучения, были общими для социальных и несоциальных условий, были некоторые свидетельства функциональной сегрегации сигналов научения исключительно в социальном контексте в ограниченных областях вентrolатеральной префронтальной коры и островка. Наши результаты могут иметь важное значение для нейронауки развития, социальной и эволюционной нейронаук, поскольку предполагают, что мезолимбический путь (система) может использоваться в эволюции с небольшими изменениями для удовлетворения растущих вычислительных

потребностей мозга предков человека во все более сложной социальной среде. В целом, наши результаты позволяют предположить, что нейрональные сети, вовлеченные в научение, по крайней мере частично являются общими для социальных и несоциальных контекстов, в то время, как более специализированные области, такие как фронтальная кора, обеспечивают более тонкую настройку неспецифичных областей в социальных контекстах.

### 3. Заключение

В целом, результаты трех исследований дают основание уточнить наш взгляд на обучение в социальном контексте в различных условиях социальной конкуренции: эволюционно старые подкорковые структуры мозга, в частности вентральный отдел полосатого тела, неспецифически участвуют в процессах обучения, вовлекаясь в научение независимо от контекста. Фронтальные области мозга же могут управлять неспецифическими сигналами обучения в сложной социальной конкурентной среде.

В исследовании I нами обнаружено, что нейрофизиологические корреляты обучения генерировались в полосатом теле, тогда как задняя теменная кора кодировала непрерывный континуум стоимости, а передняя префронтальная кора дискриминировала условия социальной конкуренции. Данные результаты позволяют предположить механизм, согласно которому, под влиянием контекста передняя префронтальная кора (связанная с определением ценностей) и теменная кора (выполняющая вычислительные функции), вместе модулируют активность полосатого тела, отвечающего за генерацию обучающих сигналов. В исследовании II вычислительное моделирование показало, что на чрезмерную эксплуатацию общественных ресурсов в условиях конкуренции оказывается модулирующий эффект социального сравнения. Эти результаты дают новое объяснение склонности людей к чрезмерной эксплуатации нерегулируемых общих природных ресурсов. Наконец, результаты мета-анализа исследования III показали, что большинство поведенческих адаптаций для навигации в социальной среде используют неспецифические механизмы научения дофаминергической системы, но в префронтальной коре мог развиваться специфический механизм, отвечающий за обработку информации о социальном контексте и за его имплементацию в процессах научения.

#### 4. Библиография

- Albajes-Eizagirre, A., Solanes, A., Fullana, M.A., Ioannidis, J.P., Fusar-Poli, P., Torrent, C., Solé, B., Bonnín, C.M., Vieta, E., Mataix-Cols, D., Radua, J. (2019) Meta-analysis of Voxel-Based Neuroimaging Studies using Seed-based Mapping with Permutation of Subject Images (SDM-PSI). *J. Vis. Exp.* (153), e59841
- Albajes-Eizagirre, A., Solanes, A., Vieta, E., & Radua, J. (2019). Voxel-based meta-analysis via permutation of subject images (PSI): Theory and implementation for SDM. *Neuroimage*, 186, 174–184.
- Bartra, O., McGuire, J.T., Kable, J.W. (2013). The valuation system: a coordinate-based meta-analysis of BOLD fMRI experiments examining neural correlates of subjective value. *NeuroImage*, 76, 412–27.
- Behrens, T. E. J., Hunt, L. T., Woolrich, M. W., & Rushworth, M. F. (2008). Associative learning of social value. *Nature*, 456, 245–249.
- Bhatt, M. A., Lohrenz, T., Camerer, C. F., & Montague, P. R. (2010). Neural signatures of strategic types in a two-person bargaining game. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(46), 19720–19725.
- van den Bos, W., Li, J., Lau, T., Maskin, E., Cohen, J. D., Montague, P. R., & McClure, S. M. (2008). The value of victory: social origins of the winner's curse in common value auctions. *Judgment and Decision Making*, 3(7), 483–492.
- Bossier, H., Seurinck, R., Kühn, S., Banaschewski, T., Barker, G. J., Bokde, A. L. W., Martinot, J.-L., Lemaitre, H., Paus, T., Millenet, S., & Moerkerke, B. (2018). The influence of study-level inference models and study set size on coordinate-based fMRI meta-analyses. *Frontiers in Neuroscience*, 11(JAN), 745.

- Camerer, C. (2003). *Behavioral Game Theory: Experiments on Strategic Interaction*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Delgado, M. R., Schotter, A., Ozbay, E. Y., & Phelps, E. A. (2008). Understanding overbidding: Using the neural circuitry of reward to design economic auctions. *Science*, 321(5897), 1849–1852.
- Eickhoff, S. B., Bzdok, D., Laird, A. R., Kurth, F., & Fox, P. T. (2012). Activation likelihood estimation revisited. *Neuroimage*, 59, 2349–2361.
- Fehr, E., Gächter, S. (2000). Cooperation and punishment in public goods experiments. *American Economic Review*, 90(4), 980–994.
- Fehr, E., & Schmidt, K. M. (1999). A Theory of Fairness, Competition, and Cooperation. *The Quarterly Journal of Economics*, 114(3), 817–868.
- FeldmanHall, O., & Shenhav, A. (2019). Resolving uncertainty in a social world. *Nature Human Behavior*, 3, 426–435.
- Fletcher, L., & Carruthers, P. (2012). Metacognition and reasoning. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 367(1594), 1366–1378.
- Friston, K.J., Holmes, A.P., Worsley, K.J., Poline, J.P., Frith, C.D., Frackowiak, R.S. (1994). Statistical parametric maps in functional imaging: a general linear approach. *Human Brain Mapping*, 2(4), 189–210.
- Frith, C. D., & Frith, U. (2012). Mechanisms of social cognition. *Annual Review of Psychology*, 63(1), 287–313.
- Fudenberg, D., & Tirole, J. (1991). *Game theory*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Gold, J. I., & Shadlen, M. N. (2007). The neural basis of decision making. *Annual Review of Neuroscience*, 30(1), 535–574.

- Jessup, R. K., & O'Doherty, J. P. (2011). Human dorsal striatal activity during choice discriminates reinforcement learning behavior from the gambler's fallacy. *Journal of Neuroscience*, 31(17), 6296–6304.
- Levy, D.J., Glimcher, P.W. (2012). The root of all value: a neural common currency for choice. *Current Opinion in Neurobiology*, 22, 1027–38.
- Martinez-Saito, M., Konovalov, R., Piradov, M. A., Shestakova, A., Gutkin, B., & Klucharev, V. (2019). Action in auctions: neural and computational mechanisms of bidding behaviour. *European Journal of Neuroscience*, 50(8), 3327-3348.
- Martinez-Saito M, Belianin A, Shestakova A, Gutkin B, Klucharev V (2020) Adaptive learning under strategic and structural uncertainty: the case of auction games. *BioRxiv*: 2020.08.22.262469; doi:10.1101/2020.08.22.262469
- Martinez-Saito, M., Andraszewicz, S., Klucharev, V., & Rieskamp, J. (2022) Mine or Ours? Neural Basis of the Exploitation of Common-Pool Resources. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 17(9):837-849
- Martinez-Saito M, Gorina E (2022) Learning under social versus nonsocial uncertainty: A meta-analytic approach. *Human Brain Mapping* 43(13), 4185-206
- Moher, D., Liberati, A., Tetzlaff, J., & Altman, D. G. (2009). Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses: The PRISMA statement. *The BMJ*, 339, b2535.
- Osten, F.B.V.D., Kirley, M., Miller, T. (2017). Sustainability is possible despite greed - exploring the nexus between profitability and sustainability in common pool resource systems. *Scientific Report*, 7(1), 2307.

- Radua, J., & Mataix-Cols, D. (2009). Voxel-wise meta-analysis of grey matter changes in obsessive-compulsive disorder. *British Journal of Psychiatry*, 195(5), 393–402.
- Reiter, J. G., Kanodia, A., Gupta, R., Nowak, M. A., & Chatterjee, K. (2015). Biological auctions with multiple rewards. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 282, 1812, 1041.
- Rolls, E.T., Joliot, M., Tzourio-Mazoyer, N. (2015). Implementation of a new parcellation of the orbitofrontal cortex in the automated anatomical labeling atlas. *NeuroImage*, 122, 1–5.
- Samartsidis, P., Montagna, S., Nichols, T. E., & Johnson, T. D. (2017). The coordinate-based meta-analysis of neuroimaging data. *Statistical Science*, 32(4), 580.
- Schwarz, G. (1978). Estimating the Dimension of a Model. *The Annals of Statistics*, 6(2), 461–464. <https://doi.org/10.2307/2958889>
- Sutton, R. S., & Barto, A. G. (1998). Reinforcement learning: An introduction (1st ed.). Cambridge, MA: MIT Press.
- Vilberg, K. L., & Rugg, M. D. (2008). Memory retrieval and the parietal cortex: A review of evidence from a dual-process perspective. *Neuropsychologia*, 46(7), 1787–1799.
- Yoshida, W., Dolan, R. J., & Friston, K. J. (2008). Game theory of mind. *PLoS Computational Biology*, 4(12), e1000254