

**Функциональные системы, сложная структура
акцептора результата действия**

***Functional systems, complex structure
action result acceptor***

功能係統、結構複雜 行動結果接受者

С.К. Судаков

НИИ нормальной физиологии имени П.К. Анохина РАН,

Москва, Россия,

Research Institute of Normal Physiology named after P.K. Anokhin of RAS,

Moscow, Russia,

正常生理研究所 阿諾欣 RAS, 俄羅斯莫斯科,

s-sudakov@nphys.ru

Аннотация. В аппарате предвидения будущего результата (акцептор результата действия) можно выделить два компонента. Первый компонент, информационный, это классический акцептор результата действия, необходимый для построения гармонического поведения и избегания ошибки. Он находится в постоянном сличении результатов сделанного с ранее предсказанными афферентными параметрами результатов, т.е. в этом компоненте на основании индивидуального опыта и генетической информации формируются информационные памятные следы о будущем результате. Второй компонент – опережающее подкрепление. Оно формируется также на основании генетического и индивидуально-приобретенного опыта о биологической или социальной значимости будущего результата, а также о вероятности его достижения в данных условиях. Если вероятность достижения результата более 50%, будет возникать опережающее положительное подкрепление, если вероятность меньше 50% - опережающее отрицательное подкрепление, состояние тревожности. В работе описаны основные нейрофизиологические и нейрохимические механизмы информационного компонента, опережающего положительного и отрицательного подкрепления, а также возможные механизмы оценки вероятности достижения результата.

Ключевые слова: целенаправленное поведение, функциональная система, акцептор результата действия, опережающее подкрепление, афферентный синтез.

Annotation. In the apparatus for predicting a future result (acceptor of the result of an action), two components can be distinguished. The first component, informational, is a classic acceptor of the result of an action, necessary for building harmonious behavior and avoiding mistakes. He is constantly comparing the results of what was done with the previously predicted afferent parameters of the results, i.e. in this component, based on individual experience and genetic information, information memory traces about the future result are formed. The second component is anticipatory reinforcement. It is also formed on the basis of genetic and individually acquired experience about the biological or social significance of a future result, as well as the likelihood of its achievement under given conditions. If the probability of achieving a result is more than 50%, anticipatory positive reinforcement will occur; if the probability is less than 50%, anticipatory negative reinforcement will occur, a state of anxiety. The work describes the basic neurophysiological and neurochemical mechanisms of the information component, anticipatory

positive and negative reinforcement, as well as possible mechanisms for assessing the likelihood of achieving a result.

Key words: goal-directed behavior, functional system, action result acceptor, anticipatory reinforcement, afferent synthesis.

註解。 在用於預測未來結果（動作結果的接受者）的裝置中，可以區分兩個組件。第一個組成部分是資訊性的，是行動結果的經典接受者，對於建立和諧的行為和避免錯誤是必要的。他不斷地將所做的結果與先前預測的結果的傳入參數進行比較，即在這個組件中，根據個人經驗和遺傳訊息，形成關於未來結果的資訊記憶痕跡。第二個組成部分是預期強化。它也基於遺傳和個人獲得的關於未來結果的生物學或社會意義的經驗，以及在特定條件下實現其實現的可能性。如果達到結果的機率大於 50%，就會出現預期的正增強；如果機率低於 50%，就會出現預期的負強化，即一種焦慮狀態。這項工作描述了資訊成分的基本神經生理學和神經化學機制、預期的積極和消極強化，以及評估實現結果的可能性的可能機制。

關鍵字：目標導向行為，功能系統，動作結果接受器，預期強化，傳入綜合。

В книге «Биология и нейрофизиология условного рефлекса» [1] П.К. Анохин впервые описал узловые механизмы функциональной системы как основы физиологической архитектуры поведенческого акта. Было определено, что функциональная система является избирательным центрально-периферическим материальным образованием, и описаны нейрофизиологические субстраты афферентного синтеза, принятия решения и обратной афферентации.

Согласно теории функциональных систем, полезный приспособительный результат является системообразующим фактором, благодаря которому, отдельные элементы объединяются в систему. Потребность в достижении результата формирует мотивацию, которая извлекает из памяти генетическую и индивидуально-приобретенную информацию о способах достижения результата в конкретных условиях на основе обстановочной афферентации и при помощи пускового стимула. Эту стадию П.К. Анохин назвал афферентным синтезом. В результате афферентного синтеза формируется программа действия, осуществляется действие, и происходит либо достижение результата, либо результат не достигается. Ключевую роль в том, как организм определяет степень достижения результата, играет аппарат акцептора результата действия. Это аппарат предвидения в котором заложены параметры будущего результата, с которыми при помощи обратной афферентации сравниваются реальные параметры того, что достигнуто в результате поведенческого акта. Если параметры соответствуют заложенным в акцепторе результата действия, то возникает положительное подкрепление и функциональная система прекращает свое существование. Если параметры не соответствуют, то функциональная система продолжает попытки достижения результата. Это сопровождается отрицательным подкреплением (эмоциональным состоянием). Такую

архитектуру поведенческого акта П.К. Анохин описал в виде схемы (Рис.1.)

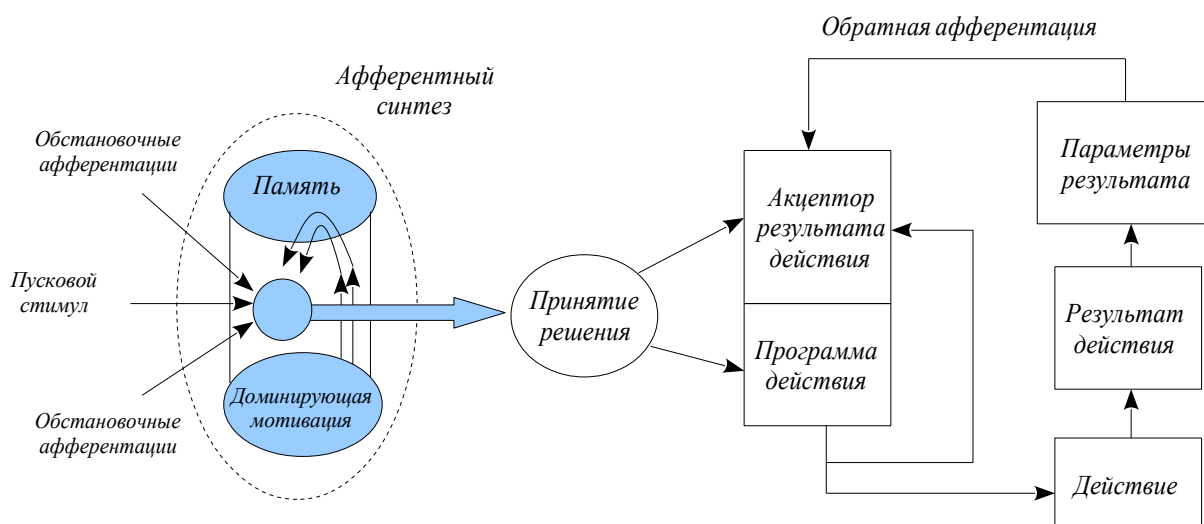


Рис.1. Схема функциональной системы поведенческого акта по П.К. Анохину
 Fig.1. Scheme of the functional system of a behavioral act according to P.K. Anokhin
 圖。1。行為行為的功能系統圖

П.К. Анохиным была предложена гипотеза о возможном нейрофизиологическом субстрате акцептора результата действия как аппарата предвидения достижения будущего результата. В 1969 г. [2] П.К. Анохин впервые сформулировал представления об информационном эквиваленте результата. Впоследствии теория функциональных систем плодотворно развивалась Судаковым К.В. и его коллегами, при этом большое внимание уделялось выяснению нейрофизиологических механизмов афферентного синтеза и особенно аппарата предвидения результатов, удовлетворяющих доминирующие потребности животных и человека – акцептора результата действия. К.В. Судаков писал [3] «Доминирующая мотивация и подкрепление взаимодействуют на нейронах, составляющих аппарат акцептора результатов действия. С позиций развиваемых нами представлений о голографических свойствах функциональных систем организма [4] акцептор результата действия выступает в качестве информационного голографического экрана». Были сформулированы представления об «информационном эквиваленте потребности» и «информационном эквиваленте подкрепления», что и формирует в структурах мозга аппараты акцепторов результатов действия различных функциональных систем [5]. Тем не менее, до настоящего времени аппарат акцептора результатов действия рассматривается только как оценивающий параметры достигнутого результата. Так, П.К. Анохин предположил, что акцептор результата действия может формироваться только на основе взаимодействия между эфферентным комплексом действия и

афферентной проекцией результатов в центральной нервной системе. Он считал, что доставку «копий» эфферентных возбуждений в зону формирования акцептора действия осуществляют аксонные коллатерали нейронов, которые выполняют функцию конечных путей и лежат в зоне формирования потока эфферентных возбуждений. Эти коллатеральные ответвления возбуждают комплексы сателлитных клеток, которые образуют своеобразные замкнутые образования, много раз описанные под видом «ловушек возбуждения» [1]. К.В. Судаковым была предложена многоуровневая организация акцептора результатов действия. Сначала под влиянием доминирующей мотивации, распространяющей свои влияния на пирамидные нейроны головного мозга, через коллатерали аксонов пирамидного тракта на различных уровнях мозга возбуждаются комплексы вставочных нейронов, связанных циклическими взаимоотношениями. Затем – обратная афферентация от различных параметров результата действия поступает к соответствующим отделам акцептора результатов действия. Составляющие акцептор результата действия нейроны фиксируют свойства параметров достигнутых результатов, в результате чего формируются нейрональные энграммы подкрепления. При последующих возникновениях мотивации опережающе возбуждаются ранее сформированные отпечатки действительности – энграммы акцептора результата действия, ранее сформированные предшествующими подкрепляющими воздействиями [3].

Согласно импринтинговой гипотезе формирования акцептора результатов действия [6], при воздействии на организм результатов поведения их различные параметры посредством обратной афферентации запечатляются на соответствующих структурах акцептора результата действия в виде молекулярных энграмм. Доминирующие мотивации опережающе извлекают из акцепторов результатов действия информационные параметры требуемого подкрепления и средства его достижения, с которыми в процессе поиска субъектами веществ, удовлетворяющих их исходные потребности, все время осуществляется сравнение свойств внешних раздражителей.

Хорошо известно, что достижение индивидуумом требуемого результата сопровождается приятными эмоциональными ощущениями. С другой стороны, при несовпадении параметров достигнутого результата с параметрами, заложенными в акцепторе результата действия, возникают отрицательные эмоции. Это положительное и отрицательное подкрепление. В данной работе мы рассматриваем положительное и отрицательное подкрепление как процесс возникновения состояния удовольствия или неудовольствия при достижении биологически или социально значимого результата. Удовлетворение любой потребности ведет к возникновению положительного подкрепления, неудовлетворение потребности – к возникновению подкрепления отрицательного.

Нами показано [7, 8], что существует как реальное подкрепление при

достижении или недостижении необходимого результата, так и подкрепление «виртуальное». «Виртуальное» подкрепление наступает до завершения поведенческого акта и связано с предвкушением достижения (или не достижения результата). Таким образом, «виртуальное» подкрепление также является опережающим отражением действительности и может быть отнесено к аппарату акцептора результатов действия.

Мы полагаем, что опережающее положительное подкрепление, связанное с ожиданием получения результата имеет четкие нейрохимические механизмы. Центральную роль играет взаимодействие нейромедиаторов с рецепторами – дофаминовыми, серотониновыми, никотиновыми, опиоидными и каннабиноидными. При этом мезокортиколимбическая дофаминовая система имеет наиважнейшее значение [9]. Дофамин-синтезирующие нейроны, тела которых расположены в области вентральной покрышки, постоянно находятся под тормозным влиянием ГАМК-содержащих нейронов. Во время естественного физиологического подкрепления ГАМК-содержащие нейроны тормозятся при действии на них опиоидных пептидов, в результате чего активируются дофамин-синтезирующие нейроны и происходит выделение дофамина из их нервных окончаний, расположенных во многих отделах мозга, в частности, в прилежащем ядре и коре. В этих же отделах располагаются другие нейрохимические системы, которые способны модулировать дофаминовую нейромедиацию во время подкрепления. Мы полагаем, что эти процессы сопровождают формирование акцептора результата действия в центральной архитектонике функциональной системы целенаправленного поведения. При этом оцениваются не только параметры будущего результата, но и вероятность его достижения. Чем более важен результат и чем выше оцениваемая субъектом вероятность его достижения, тем больше дофамина выделяется и тем сильнее приятные ощущения, возникающие при этом. Тем не менее, результат еще не достигнут, и реального подкрепления еще нет.

С другой стороны, «виртуальное» отрицательное подкрепление, когда индивидум опасается, что результат не будет достигнут, также является частью акцептора результатов действия. По-видимому, «виртуальное» отрицательное подкрепление тесно связано с механизмами тревожности. Именно состояние тревожности возникает при ожидании негативного результата. Нейрофизиологические и нейрохимические механизмы тревожности неплохо изучены. Так, считается, что центральной структурой для формирования состояния тревожности является миндалины [10]. Подавление ГАМК-эргической регуляции уменьшает ингибиторные влияния на основные нейроны базолатеральной части миндалины, что приводит к их гипервозбудимости, которая вызывает состояние тревожности [11,12]. Такое может произойти вследствие множественных корковых и подкорковых воздействий на нейроны миндалины. Это могут быть каннабиноидные, дофаминергические,

серотонинергические, холинергические, ГАМК и глутаматергические воздействия на ГАМК-интернейроны. Эти воздействия приводят к снижению выделения ГАМК в перинейрональное пространство базолатеральных отделов миндалины, происходит повышение выделения глутамата и гипервозбудимость нейронов миндалины. Можно полагать, по аналогии с положительным подкреплением, что чем важнее результат, которого индивидуум опасается не достигнуть, и чем больше вероятность того, что он не будет достигнут, тем больше будет происходить гипервозбудимость миндалины. Таким образом, в аппарате акцептора результата действия должен быть механизм, не только оценивающий параметры будущего результата, но и вероятность его достижения. Впервые на важность оценки вероятности достижения результата (удовлетворения потребности) указал П.В. Симонов. Он полагал, что эмоция есть отражение мозгом человека и животных какой-либо актуальной потребности (ее качества и величины) и вероятности (возможности) её удовлетворения, которую мозг оценивает на основе генетического и ранее приобретенного индивидуального опыта». Это утверждение было представлено в виде формулы:

$$\mathcal{E} = -\Pi \times (\text{Ин} - \text{Ис}),$$

где $\mathcal{E}$ — эмоция (её сила, качество и знак); Π — сила и качество актуальной потребности; $(\text{Ин} - \text{Ис})$ — оценка вероятности (возможности) удовлетворения данной потребности, на основе врождённого (генетического) и приобретённого опыта; Ин — информация о средствах, прогностически необходимых для удовлетворения существующей потребности; Ис — информация о средствах, которыми располагает человек в данный момент времени. Из формулы хорошо видно, что при $\text{Ис} > \text{Ин}$ эмоция приобретает положительный знак, а при $\text{Ис} < \text{Ин}$ — отрицательный [13].

Какие же нейрофизиологические механизмы могут оценивать вероятность достижения результата?

В последние годы огромное внимание привлекает опорное ядро терминального тяжа (bed nucleus of the stria terminalis, BNST). Считается, что BNST является центром интеграции информации негативной направленности или состояния тревожности в связи с тем, что именно отсюда распространяются проекции в миндалину, которые приводят к высвобождению в ее центральной части кортикотропин-рилизинг фактора (КРФ), который затем активирует гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковую ось [14,15]. Кроме этого, мю- и каппа-опиоидные рецепторы, располагающиеся на ГАМК-ергических интернейронах BNST модулируют активность синаптической передачи в КРФ синапсах [16, 17]. Такая модуляция может определять, возникнет ли у индивидуума состояние тревожности (виртуальное отрицательное подкрепление) или ожидание положительного подкрепления (виртуальное положительное подкрепление).

Многие отделы мозга могут быть вовлечены в предсказание информационного будущего, его оценки и расчетов вероятностей. Можно думать, что возбуждение, связанное с предсказанием негативного результата, исходящее из латеральной миндалины может взаимодействовать с возбуждениями положительной модальности из вентральной покрышки на уровне прилежащего ядра и корковых образований. Здесь может происходить оценка важности достижения результата и вероятности его достижения. В результате возникает либо положительное, либо отрицательное опережающее подкрепление. Как положительное, так и отрицательное опережающее подкрепление обладают стимулирующим действием и усиливают исходную мотивацию [18]. Это способствует более оптимальному достижению полезного приспособительного результата.

Таким образом, в аппарате предвидения будущего результата можно выделить два компонента (Рис.2). Первый компонент оценивает параметры достигнутого результата. Это классический акцептор результата действия необходимый для построения гармонического поведения и избегания ошибки. Он состоит в постоянном сличении результатов сделанного, с ранее предсказанными афферентными параметрами результатов [1], т.е. в этом компоненте на основании индивидуального опыта и генетической информации формируются информационные памятные следы о будущем результате.

Второй компонент – опережающее подкрепление. Оно формируется также на основании генетического и индивидуально-приобретенного опыта (памяти индивидуума) о биологической или социальной значимости будущего результата, а также о вероятности его достижения в данных условиях.

На рисунке показаны афферентные и эфферентные связи компонентов акцептора результата действия с аппаратом афферентного синтеза. Можно думать, что на основании интегрированной импульсации, поступающей из афферентного синтеза, где доминирующая мотивация извлекает из памяти на основе обстановочной афферентации генетическую и индивидуально-приобретенную информацию, необходимую, как для оценки важности результата, его параметров, так и для оценки вероятности его достижения (красные линии). После этого формируется опережающее положительное или отрицательное подкрепление, а также информационный компонент параметров будущего результата. Опережающее подкрепление оказывает обратное влияние на афферентный синтез, активируя доминирующую мотивацию. При достижении результата и совпадении его параметров с заложенными в акцепторе, возникает «реальное» положительное подкрепление, что приводит к подавлению механизмов опережающих подкреплений и торможению работы афферентного синтеза. Мотивация перестает доминировать и поведенческий акт прекращается.

Акцептор результата действия



Рис.2. Компоненты аппарата предвидения функциональной системы

Fig.2. Components of the foresight apparatus of a functional system

圖 2. 功能系統的預見裝置的組成部分

По-видимому, опережающее положительное или отрицательное подкрепление формируется лишь тогда, когда индивидуум осознает какой результат будет достигаться и как он будет это делать. Если поведенческий акт является «автоматическим», не осознаваемым субъектом, то опережающее подкрепление не формируется. Однако, при достижении результата «автоматического» поведенческого акта его параметры все равно сравниваются с параметрами, заложенными в акцепторе. Так, в начале обучения, когда наблюдалось большое количество ошибок (недостижение результата) наблюдалась высокая активность дофаминовых нейронов в стриатуме обезьян. Когда в результате обучения поведение становилось практически «автоматическим», активность дофаминовых нейронов существенно падала [19]. Авторы полагают, что активность дофаминовых нейронов стриатума является своеобразным «детектором ошибок» - чем больше ошибок, тем сильнее активность. Однако, по нашему мнению, активность дофаминовых нейронов связана с опережающим положительным подкреплением, возникающим при высокой, но не 100% вероятности достижения результата.

Раскрытие нейрофизиологических и нейрохимических механизмов компонентов акцептора результатов действия в будущем даст возможность фармакологической регуляции поведения человека и животных. Так, например, ненормальное усиление процессов опережающего положительного

подкрепления при патологическом игровом поведении или при формировании зависимости от психоактивных веществ требует коррекции путем подавления активности мезокортиколимбической дофаминовой системы. Прекращение любых форм патологического поведения могло бы осуществляться при появлении возможности воздействия на информационный эквивалент будущего результата данного патологического поведения. Таким образом, избирательное подавление или активация механизмов опережающего подкрепления, оценки важности результата и вероятности его достижения, а также информационного эквивалента будущего результата позволило бы полностью решить проблему таких нарушений, как болезни зависимости, нарушения полового, пищевого и социального поведения человека. Кроме этого, при помощи воздействий на механизмы акцептора результатов действия возможна оптимизация трудовой, спортивной и другой «нормальной» деятельности людей. Возможно также направленное воздействие на поведение сельскохозяйственных животных.

В настоящее время не подлежит сомнению, что способность к предвидению является свойством биологических субъектов. П.К. Анохин писал: «Любая дробная функция организма оказывается возможной только в том случае, если в момент формирования решения и команды к действию формируется сразу же и аппарат предсказания. Совершенно очевидно, что машины, которые могли бы на каждом этапе своего действия «заглядывать в будущее», получили бы значительное преимущество перед современными».

In the book “Biology and Neurophysiology of the Conditioned Reflex” [1] P.K. Anokhin was the first to describe the nodal mechanisms of a functional system as the basis of the physiological architecture of a behavioral act. It was determined that the functional system is a selective central-peripheral material formation, and the neurophysiological substrates of afferent synthesis, decision making and reverse afferentation were described.

According to the theory of functional systems, a useful adaptive result is a system-forming factor due to which individual elements are combined into a system. The need to achieve a result forms motivation, which extracts from memory genetic and individually acquired information about ways to achieve a result in specific conditions based on situational afferentation and with the help of a trigger stimulus. This stage of P.K. Anokhin called it afferent synthesis. As a result of afferent synthesis, an action program is formed, the action is carried out, and either the result is achieved or the result is not achieved. The key role in how the body determines the degree of achievement of the result is played by the apparatus of the acceptor of the result of the action. This is a foresight apparatus that contains the parameters of the future result, with which, using reverse afferentation, the real parameters of what is achieved as a result of a behavioral act are compared. If the parameters correspond to those inherent in the acceptor of the result of the action, then positive reinforcement

occurs and the functional system ceases to exist. If the parameters do not match, then the functional system continues trying to achieve the result. This is accompanied by negative reinforcement (emotional state). Such architectonics of the behavioral act of P.K. Anokhin described in the form of a diagram (Fig. 1.)

PC. Anokhin proposed a hypothesis about the possible neurophysiological substrate of the acceptor of the result of an action as an apparatus for predicting the achievement of a future result. In 1969 [2] P.K. Anokhin was the first to formulate ideas about the information equivalent of a result. Subsequently, the theory of functional systems was fruitfully developed by K.V. Sudakov. and his colleagues, while much attention was paid to elucidating the neurophysiological mechanisms of afferent synthesis and especially the apparatus for predicting results that satisfy the dominant needs of animals and humans - the acceptor of the result of an action. K.V. Sudakov wrote [3] "Dominant motivation and reinforcement interact on the neurons that make up the apparatus of the acceptor of the results of action. From the standpoint of the ideas we are developing about the holographic properties of the functional systems of the body [4], the acceptor of the result of an action acts as an informational holographic screen." The ideas about the "information equivalent of need" and the "information equivalent of reinforcement" were formulated, which forms the apparatus of acceptors of the results of the action of various functional systems in the brain structures [5]. However, until now, the apparatus of the acceptor of action results is considered only as estimating the parameters of the achieved result. So, P.K. Anokhin suggested that the acceptor of the result of an action can be formed only on the basis of the interaction between the efferent action complex and the afferent projection of the results in the central nervous system. He believed that the delivery of "copies" of efferent excitations to the zone of formation of the action acceptor is carried out by axonal collaterals of neurons, which perform the function of final pathways and lie in the zone of formation of the flow of efferent excitations. These collateral branches excite complexes of satellite cells, which form peculiar closed formations, many times described as "excitation traps" [1]. K.V. Sudakov proposed a multi-level organization of the acceptor of action results. First, under the influence of the dominant motivation, which spreads its influence on the pyramidal neurons of the brain, complexes of interneurons connected by cyclic relationships are excited through the collaterals of the axons of the pyramidal tract at various levels of the brain. Then, the reverse afferentation from various parameters of the action result goes to the corresponding sections of the action result acceptor. The neurons that make up the acceptor of the result of an action record the properties of the parameters of the achieved results, as a result of which neuronal engrams of reinforcement are formed. With subsequent occurrences of motivation, previously formed imprints of reality are proactively excited - engrams of the acceptor of the result of the action, previously formed by previous reinforcing influences [3].

According to the imprinting hypothesis of the formation of an acceptor of the

results of an action [6], when the results of behavior are exposed to an organism, their various parameters through reverse afferentation are imprinted on the corresponding structures of the acceptor of the result of an action in the form of molecular engrams. Dominant motivations proactively extract from the acceptors of action results the information parameters of the required reinforcement and the means of achieving it, with which, in the process of subjects' search for substances that satisfy their initial needs, the properties of external stimuli are constantly compared.

It is well known that the achievement by an individual of the required result is accompanied by pleasant emotional sensations. On the other hand, if the parameters of the achieved result do not coincide with the parameters inherent in the acceptor of the result of the action, negative emotions arise. These are positive and negative reinforcement. In this work, we consider positive and negative reinforcement as the process of creating a state of pleasure or displeasure when achieving a biologically or socially significant result. Satisfaction of any need leads to the emergence of positive reinforcement, dissatisfaction of the need leads to the emergence of negative reinforcement.

We have shown [7, 8] that there is both real reinforcement when achieving or not achieving the required result, and "virtual" reinforcement. "Virtual" reinforcement occurs before the completion of a behavioral act and is associated with the anticipation of achieving (or not achieving) a result. Thus, "virtual" reinforcement is also a leading reflection of reality and can be attributed to the apparatus of the acceptor of action results.

We believe that anticipatory positive reinforcement associated with the expectation of obtaining a result has clear neurochemical mechanisms. The central role is played by the interaction of neurotransmitters with receptors - dopamine, serotonin, nicotinic, opioid and cannabinoid. In this case, the mesocorticolimbic dopamine system is of utmost importance [9]. Dopamine-synthesizing neurons, the bodies of which are located in the region of the ventral tegmentum, are constantly under the inhibitory influence of GABA-containing neurons. During natural physiological reinforcement, GABA-containing neurons are inhibited by the action of opioid peptides on them, resulting in the activation of dopamine-synthesizing neurons and the release of dopamine from their nerve endings located in many parts of the brain, in particular, in the nucleus accumbens and cortex. These same regions contain other neurochemical systems that are capable of modulating dopamine neurotransmission during reinforcement. We believe that these processes accompany the formation of an acceptor of the result of an action in the central architectonics of the functional system of goal-directed behavior. In this case, not only the parameters of the future result are assessed, but also the likelihood of achieving it. The more important the result and the higher the probability of its achievement assessed by the subject, the more dopamine is released and the stronger the pleasant sensations that arise. However, the result has not yet been achieved, and there is no real

reinforcement yet.

On the other hand, “virtual” negative reinforcement, when the individual fears that the result will not be achieved, is also part of the acceptor of the results of the action. Apparently, “virtual” negative reinforcement is closely related to the mechanisms of anxiety. It is the state of anxiety that arises when expecting a negative result. The neurophysiological and neurochemical mechanisms of anxiety have been well studied. Thus, it is believed that the central structure for the formation of anxiety is the amygdala [10]. Suppression of GABAergic regulation reduces the inhibitory effects on the main neurons of the basolateral part of the amygdala, which leads to their hyperexcitability, which causes a state of anxiety [11,12]. This may occur due to multiple cortical and subcortical influences on amygdala neurons. These may include cannabinoid, dopaminergic, serotonergic, cholinergic, GABA and glutamatergic effects on GABA interneurons. These effects lead to a decrease in the release of GABA into the perineuronal space of the basolateral sections of the amygdala, an increase in the release of glutamate and hyperexcitability of amygdala neurons. It can be assumed, by analogy with positive reinforcement, that the more important the outcome that the individual fears not achieving, and the greater the likelihood that it will not be achieved, the more hyperexcitability of the amygdala will occur. Thus, in the apparatus of the acceptor of the result of an action there must be a mechanism that not only evaluates the parameters of the future result, but also the probability of its achievement. For the first time, P.V. pointed out the importance of assessing the probability of achieving a result (satisfying a need). Simonov. He believed that emotion is a reflection by the brain of humans and animals of any current need (its quality and magnitude) and the likelihood (possibility) of its satisfaction, which the brain evaluates on the basis of genetic and previously acquired individual experience.” This statement was presented in the form of a formula:

$$\Theta = - \Pi \times (I_H - I_c),$$

where Θ is emotion (its strength, quality and sign); Π - strength and quality of current need; $(I_H - I_c)$ - assessment of the likelihood (possibility) of satisfying a given need, based on innate (genetic) and acquired experience; I_H - information about the means predicted to be necessary to satisfy the existing need; I_c - information about the funds a person has at a given moment in time. It is clearly seen from the formula that with $I_c > I_H$ the emotion acquires a positive sign, and with $I_c < I_H$ - a negative sign [13].

What neurophysiological mechanisms can assess the likelihood of achieving a result?

In recent years, the bed nucleus of the stria terminalis (BNST) has attracted great attention. It is believed that the BNST is the center for the integration of information of a negative orientation or a state of anxiety due to the fact that it is from here that projections spread into the amygdala, which lead to the release of corticotropin-releasing factor (CRF) in its central part, which then activates the hypothalamic-

pituitary-adrenal axis [14,15]. In addition, mu- and kappa-opioid receptors located on GABAergic BNST interneurons modulate the activity of synaptic transmission at CRF synapses [16, 17]. Such modulation may determine whether an individual will experience a state of anxiety (virtual negative reinforcement) or an expectation of positive reinforcement (virtual positive reinforcement).

Many parts of the brain may be involved in predicting the information future, estimating it, and calculating probabilities. One might think that excitation associated with the prediction of a negative outcome emanating from the lateral amygdala may interact with excitations of positive modality from the ventral tegmentum at the level of the nucleus accumbens and cortical formations. Here an assessment of the importance of achieving a result and the likelihood of achieving it can occur. The result is either positive or negative anticipatory reinforcement. Both positive and negative anticipatory reinforcement have a stimulating effect and enhance initial motivation [18]. This contributes to a more optimal achievement of a useful adaptive result.

Thus, in the apparatus of predicting a future result, two components can be distinguished (Fig. 2). The first component evaluates the parameters of the achieved result. This is a classic acceptor of the result of an action, necessary for building harmonious behavior and avoiding mistakes. It consists of a constant comparison of the results of what has been done with previously predicted afferent parameters of the results [1], i.e. in this component, based on individual experience and genetic information, information memory traces about the future result are formed.

The second component is anticipatory reinforcement. It is also formed on the basis of genetic and individually acquired experience (an individual's memory) about the biological or social significance of a future result, as well as the likelihood of achieving it under given conditions.

The figure shows afferent and efferent connections between the components of the action result acceptor and the afferent synthesis apparatus. One might think that on the basis of integrated impulses coming from afferent synthesis, where the dominant motivation extracts from memory, on the basis of situational afferentation, genetic and individually acquired information necessary both for assessing the importance of the result, its parameters, and for assessing the likelihood of its achievement (red lines). After this, anticipatory positive or negative reinforcement is formed, as well as the information component of the parameters of the future result. Anticipatory reinforcement has a reverse effect on afferent synthesis, activating the dominant motivation. When a result is achieved and its parameters coincide with those inherent in the acceptor, "real" positive reinforcement occurs, which leads to the suppression of the mechanisms of anticipatory reinforcement and inhibition of the work of afferent synthesis. Motivation ceases to dominate and the behavioral act stops.

Apparently, anticipatory positive or negative reinforcement is formed only when

the individual realizes what result will be achieved and how he will do it. If the behavioral act is “automatic”, not realized by the subject, then anticipatory reinforcement is not formed. However, when the result of an “automatic” behavioral act is achieved, its parameters are still compared with the parameters inherent in the acceptor. Thus, at the beginning of learning, when a large number of errors were observed (failure to achieve a result), high activity of dopamine neurons was observed in the striatum of monkeys. When, as a result of learning, behavior became almost “automatic,” the activity of dopamine neurons dropped significantly [19]. The authors believe that the activity of dopamine neurons in the striatum is a kind of “error detector” - the more errors, the stronger the activity. However, in our opinion, the activity of dopamine neurons is associated with anticipatory positive reinforcement, which occurs with a high, but not 100%, probability of achieving a result.

Disclosure of the neurophysiological and neurochemical mechanisms of the components of the acceptor of the results of action in the future will make it possible to pharmacologically regulate the behavior of humans and animals. For example, an abnormal increase in the processes of anticipatory positive reinforcement in pathological gaming behavior or in the formation of dependence on psychoactive substances requires correction by suppressing the activity of the mesocorticolimbic dopamine system. The cessation of any forms of pathological behavior could be carried out when the possibility arises of influencing the information equivalent of the future result of this pathological behavior. Thus, selective suppression or activation of the mechanisms of anticipatory reinforcement, assessment of the importance of the result and the likelihood of its achievement, as well as the information equivalent of the future result, would completely solve the problem of such disorders as addiction diseases, disorders of sexual, eating and social behavior of a person. In addition, with the help of influences on the mechanisms of the acceptor of action results, it is possible to optimize labor, sports and other “normal” activities of people. It is also possible to have a targeted effect on the behavior of farm animals.

At present, there is no doubt that the ability to foresight is a property of biological subjects. P.K. Anokhin wrote: “Any fractional function of the body is possible only if, at the moment of forming a decision and a command to action, a prediction apparatus is immediately formed. It is quite obvious that machines that could “look into the future” at every stage of their operation would gain a significant advantage over modern ones.”

在《條件反射的生物學和神經生理學》[1]一書中，Anokhin 首先將功能係統的節點機制描述為行為行為的生理結構的基礎。確定功能係統是選擇性中樞-週邊物質形成，並描述了傳入合成、決策和反向傳入的神經生理學基礎。

根據功能係統理論，有用的適應性結果是系統形成因素，由於該因素將各

個元素組合成一個系統。實現結果的需要形成了動機，它從記憶中提取遺傳訊息和個人獲得的訊息，這些訊息是基於情境傳入並在觸發刺激的幫助下在特定條件下實現結果的方法。此階段的 P.K. 阿諾欣稱之為傳入合成。作為傳入綜合的結果，形成了行動程序，執行了行動，要麼達到結果，要麼不達到結果。身體如何決定結果實現程度的關鍵作用是由行動結果接受器發揮的。這是一個包含未來結果參數的預見裝置，透過使用反向傳入，可以與行為行為所實現的實際參數進行比較。如果這些參數與動作結果接受者固有的參數相對應，那麼就會發生正強化，功能系統將不復存在。如果參數不匹配，則功能系統將繼續嘗試實現結果。這伴隨著負強化（情緒狀態）。P.K. 的行為行為的這種架構。Anokhin 以圖表的形式描述（圖 1）

圖. 1。行為行為的功能系統圖

阿諾欣提出了一個假設，關於行動結果的接受者可能的神經生理學基礎，作為預測未來結果實現的工具。1969 年 [2]，Anokhin 首次提出了關於結果的資訊等價物的想法。隨後，蘇達科夫和他的同事們卓有成效地發展了功能系統理論，重點關注闡明傳入合成的神經生理學機制，特別是用於預測滿足動物和人類（結果的接受者）主要需求的結果的裝置。的一個動作。蘇達科夫寫道[3]「主導動機和強化作用在構成行動結果接受器的神經元上相互作用。從我們正在開發的關於身體功能系統的全息特性的觀點來看[4]，動作結果的接受者充當信息全息屏幕。」提出了「需要的資訊等價」和「強化的資訊等價」的思想，形成了大腦結構中各種功能系統作用結果的接受器裝置[5]。然而，到目前為止，動作結果接受器的裝置僅被認為是估計所實現結果的參數。因此，阿諾欣認為，動作結果的接受者只能基於中樞神經系統中的傳出動作複合體與結果的傳入投射之間的相互作用而形成。他認為，將傳出興奮的「副本」傳遞到動作接受器的形成區域是由神經元的軸突側枝進行的，神經元執行最終通路的功能，並且位於傳出興奮流的形成區域中。這些側支分支激發衛星細胞複合體，形成特殊的封閉結構，多次被描述為「激發陷阱」[1]。蘇達科夫提出了行動結果接受者的多層次組織。首先，在主導動機的影響下，主導動機將其影響傳播到大腦的錐體神經元，透過循環關係連接的中間神經元複合體透過大腦各個層次的錐體束軸突的側枝而受到興奮。然後，來自動作結果的各種參數的反向傳入到達動作結果接收器的相應部分。構成動作結果接受者的神經元記錄所達到的結果的參數的屬性，從而形成強化的神經元印跡。隨著隨後出現的動機，先前形成的現實印記被主動激發一行動結果接受者的印記，先前由先前的強化影響形成[3]。

根據行為結果接受體形成的印記假說[6]，當行為結果暴露於生物體時，其各種參數通過反向傳入被印記在結果接受體的相應結構上。分子印跡形式的動

作。主導動機主動從行動結果的接受者中提取所需強化的信息參數以及實現強化的手段，在主體尋找滿足其初始需求的物質的過程中，不斷地比較外部刺激的特性。

眾所周知，個人在實現所需結果時會伴隨著愉快的情緒感覺。另一方面，如果所達到的結果的參數與行動結果的接受者固有的參數不一致，就會產生負面情緒。這些是正強化和負強化。在這項工作中，我們將積極和消極強化視為在實現具有生物學或社會意義的結果時創造愉悅或不悅狀態的過程。任何需要的滿足都會導致正增強的出現，需求的不滿會導致負增強的出現。

我們已經證明[7, 8]，在達到或未達到所需結果時既有真正的強化，也有「虛擬」的強化。「虛擬」強化發生在行為行為完成之前，並且與實現（或未實現）結果的預期相關。因此，「虛擬」強化也是現實的主要反映，可以歸因於行動結果接受者的機構。

我們認為，與獲得結果的期望相關的預期正增強具有明確的神經化學機制。神經傳導物質與受體（多巴胺、血清素、菸鹼、鴉片類藥物和大麻素）的相互作用發揮核心作用。在這種情況下，中皮質邊緣多巴胺系統至關重要[9]。多巴胺合成神經元的主體位於腹側被蓋區域，持續受到含有 GABA 的神經元的抑制影響。在自然生理強化過程中，含有 GABA 的神經元受到阿片肽作用的抑制，導致多巴胺合成神經元的激活，並從位於大腦許多部位的神經末梢釋放多巴胺，特別是在伏隔核和皮質。這些相同的區域包含其他神經化學系統，能夠在增強過程中調節多巴胺神經傳遞。我們相信，這些過程伴隨著目標導向行為的功能系統的中心架構中行動結果的接受者的形成。在這種情況下，不僅要評估未來結果的參數，還要評估實現該結果的可能性。結果越重要，受試者評估的結果實現的可能性越高，釋放的多巴胺就越多，產生的愉悅感越強。然而，結果還沒有達到，還沒有真正的加固。

另一方面，當個體擔心結果無法實現時，「虛擬」負強化也是行動結果接受者的一部分。顯然，「虛擬」負強化與焦慮機制密切相關。這是當預期負面結果時出現的焦慮狀態。焦慮的神經生理學和神經化學機制已被充分研究。

因此，人們認為形成焦慮的中心結構是杏仁核[10]。抑制 GABA 能調節會降低對杏仁核基底外側部分主要神經元的抑製作用，進而導致其過度興奮，進而導致焦慮狀態 [11,12]。這可能是由於皮質和皮質下對杏仁核神經元的多重影響而發生的。這些可能包括大麻素、多巴胺能、血清素能、膽鹼能、GABA 和對 GABA 中間神經元的谷氨酸能作用。這些效應導致杏仁核基底外側部分的神經元周圍間隙中 GABA 的釋放減少，谷氨酸的釋放增加以及杏仁核神經元的過度興奮。透過與正增強類比，可以假設，個體擔心無法實現的結果越重要，且無法實現的可能性越大，杏仁核就會越過度興奮。因此，在行動結果接受者的裝置中，必須有一個機制，不僅評估未來結果的參數，而且評估其

實現的機率。 P.V. 首次指出評估實現結果（滿足需求）的可能性的可能性。西蒙諾夫。他認為，情感是人類和動物的大腦對任何當前需求（其品質和大小）及其滿足的可能性（可能性）的反映，大腦根據遺傳和先前獲得的個人經驗對其進行評估。這個陳述以公式的形式呈現

$$\Xi = -\Pi \times (\text{Ин} - \text{Ис}),$$

Ξ —情感（它的強度、品質和標誌）； Π —當前需求的強度和品質； $(\text{Ин} - \text{Ис})$ - 根據先天（遺傳）和獲得的經驗，評估滿足給定需求的可能性（可能性）； Ин - 有關預計滿足現有需求所需的手段的信息； Ис - 有關一個人在特定時刻擁有的資金的信息。從公式中可以清楚看出，當 $\text{Ис} > \text{Ин}$ 時，情緒取正號，當 $\text{Ис} < \text{Ин}$ 時，情緒取負號[13]。

哪些神經生理機制可以評估實現結果的可能性？

近年來，終紋床核（BNST）引起了人們的極大關注。人們認為，BNST 是整合負面取向或焦慮狀態訊息的中心，因為投射正是從這裡傳播到杏仁核，從而導致促腎上腺皮質激素釋放因子的釋放。CRF）位於其中央部分，然後激活下丘腦-垂體-腎上腺軸[14,15]。此外，位於 GABA 能 BNST 中間神經元上的 μ 和 κ 鴉片受體調節 CRF 突觸的突觸傳遞活性 [16, 17]。這種調節可以決定個人是否會經歷焦慮狀態（虛擬負增強）或正向增強的期望（虛擬正增強）。

大腦的許多部分可能參與預測資訊未來、估計資訊和計算機率。人們可能認為，與來自外側杏仁核的負面結果的預測相關的興奮可能與來自伏核和皮質結構水平的腹側被蓋的積極模式的興奮相互作用。這裡可以評估實現結果的重要性以及實現結果的可能性。結果是積極或消極的預期強化。正向和負向的預期強化都具有刺激作用並增強初始動機[18]。這有助於更優化地實現有用的自適應結果。

因此，在預測未來結果的裝置中，可以區分出兩個組件（圖 2）。第一個組件評估所實現結果的參數。這是對行動結果的經典接受，對於建立和諧的行為和避免錯誤是必要的。它包括對已完成的結果與先前預測的結果傳入參數進行不斷的比較 [1]，即在這個組件中，根據個人經驗和遺傳訊息，形成關於未來結果的資訊記憶痕跡。

第二個組成部分是預期強化。它也是基於遺傳和個人獲得的經驗（個人的記憶）而形成的，這些經驗涉及未來結果的生物學或社會意義，以及在特定條件下實現該結果的可能性。

此圖顯示了動作結果接受器和傳入合成裝置的組件之間的傳入和傳出連接。人們可能會認為，在來自傳入合成的綜合衝動的基礎上，其中主導動機從記憶中提取，在情境傳入的基礎上，遺傳和個人獲得的信息對於評估結果的重要性、其參數以及對結果的重要性都是必要的。評估其實現的可能性（紅線）。此後，形成預期的正強化或負強化，以及未來結果參數的資訊成分。預期強

化對傳入合成有相反的作用，活化主導動機。當達到結果並且其參數與接受者固有的參數一致時，就會發生「真正的」正強化，這會導致預期強化機制的抑制和傳入合成工作的抑制。動機不再占主導地位，行為也停止。

圖2. 功能係統的預見裝置的組成部分

顯然，只有當個體意識到將會取得什麼結果以及他將如何做到這一點時，預期的正面或負面強化才會形成。如果行為是“自動的”，主體沒有意識到，那麼預期強化就不會形成。然而，當實現「自動」行為行為的結果時，其參數仍然與接受者固有的參數進行比較。因此，在學習之初，當觀察到大量錯誤（未能取得結果）時，在猴子的紋狀體中觀察到多巴胺神經元的高活性。當學習的結果是，行為幾乎變得「自動」時，多巴胺神經元的活動顯著下降[19]。作者認為，紋狀體中多巴胺神經元的活動是一種「錯誤偵測器」——錯誤越多，活動就越強。然而，我們認為，多巴胺神經元的活動與預期的正增強有關，這種強化的發生機率很高，但不是 100%。

未來作用結果受體成分的神經生理學和神經化學機制的揭示，將使藥理學調節人類和動物的行為成為可能。例如，病理性遊戲行為中預期正增強過程的異常增加或對精神活性物質依賴的形成需要透過抑制中皮質邊緣多巴胺系統的活動來糾正。當出現影響該病態行為的未來結果的資訊等價物的可能性時，可以停止任何形式的病態行為。因此，選擇性抑製或激活預期強化機制，評估結果的重要性及其實現的可能性，以及未來結果的訊息等價物，將徹底解決諸如成癮疾病、一個人的性、飲食和社會行為障礙。此外，借助對行動結果接受機制的影響，可以優化人們的勞動、體育和其他「正常」活動。它也可能對農場動物的行為產生有針對性的影響。

目前，毫無疑問，預見能力是生物主體的屬性。個人電腦。阿諾欣寫道：「只有在形成決定和行動命令的那一刻，立即形成一個預測裝置，身體的任何部分功能才有可能。很明顯，能夠在運行的每個階段“展望未來”的機器將比現代機器獲得顯著的優勢。”

Литература

References

參考書目

1. Анохин П.К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. Москва, Медицина. 1968. [Anokhin P.K. Biologia I neurofiziolgia uslovnogo refleksa [Biology and neurophysiology of condition reflex]. Moscow. Medicina, 1968].
2. Анохин П.К. Психическая форма отражения действительности. В кн.: Ленинская теория отражения и современность. Под редакцией Павлова Т. София: Наука и искусство. 109-138. 1969. [Anokhin P.K. Psychic form of reflection of reality. In Lenin's theory of reflection and modernity. Sofia, Nauka I izkustvo. 109-

138. 1969.].

3. Судаков К.В. Акцептор результатов действия - структурно-функциональная основа динамических стереотипов головного мозга. Журнал высш. нерв. деятельности. 55(2) : 272-283. 2005. [Sudakov K.V. Acceptor of action result – structural and functional basis of dynamic stereotypes of the brain. Zhurnal Vysshej Nervnoi Deyatelnosti Imeni Pavlova 55(2) : 272-283. 2005 (In Russ)].

4. Судаков К.В. Доминирующие стереотипы или информационные отпечатки действительности. М. ПЕРСЭ. 2002. [Sudakov K.V. Dominiruyuschie stereotypy ili informacionnyje otpechatki dejstvitelnosti. The dominant stereotypes or informational imprints of reality Moscow. PERSE.2002].

5. Судаков К.В. Информационный феномен жизнедеятельности. М. Рос. мед. акад. постдипл. Образования. 1999. [Sudakov K.V. Informacionnyy fenomen zysnedejatelnosti. [Informational phenomenon of life activity]. Moscow. Ros. Med. Akad. Postdipl. Obrazovaniya. 1999].

6. Судаков К.В. Системное построение динамических стереотипов головного мозга. Успехи современной биологии, 128(3) : 227-244. 2008. [Sudakov K.V. Systemic building of dynamic stereotypes of the brain. Advanc. Modern. 128(3) : 227-244. 2008 (In Russ)].

7. Судаков С.К. Механизмы виртуального подкрепления и действие психоактивных веществ. Вопросы наркологии. 2-3: 109-116. 2017. [Sudakov S.K. Mechanisms of virtual reinforcements and action of psychoactive substances. Narcol. Issues. 2-3: 109-116. 2017. (In Russ.)].

8. Судаков С.К. Физиология и фармакология положительного подкрепления. Бюлл. Эксперим. биологии и медицины. 2018. (в печати). [Sudakov S.K. Physiology and pharmacology of positive reinforcement]. Bull. Exp. Biol. Med. 2018. (in press).(In Russ.)].

9. Fibiger H.C, Phillips A.G. Mesocorticolimbic dopamine systems and reward. Ann. N.Y. Acad. Sci. 537 : 206–215. 1988.

10. Sharp B.M. Basolateral amygdale and stress-induced hyperexcitability affect motivated behavior and addiction. Transl. Psychiatry. 7(8) : 1-13. 2017.

11. Prager E.M., Bergstrom H.C., Wynn G.H., Braga M.F. The basolateral amygdale gamma-aminobutyric acidergic system in health and disease. J. Neurosci.Res., 96(6) : 548-567. 2016.

12. Woodruff A.R., Sah P. Networks of parvalbumin-positive interneurons in the basolateral amygdala. J. Neurosci. 27(3) : 253-263. 2007

13. Симонов П.В. Эмоциональный мозг. Москва. Наука. 1981. [Simonov P.V. Emotsionalnyi mozg [Emotional brain]. Moscow. Nauka. 1981].

14. Davis M., Walker D.L., Miles L., Grillon C. Phasic vs sustained fear in rats and humans: role of the extended amygdale in fear vs anxiety. Neuropsychopharmacology. 35(1) : 105-135. 2010.

15. Dong H.W., Petrovich G.D., Watts A.G., Swanson L.W. Basic organization

of projections from the oval and fusiform nuclei of the bed nuclei of the stria terminals in adult brain. *J. Comp. Neurol.* 436(4) : 430-455. 2001.

16. Jaferi A., Pickel V.M. Mu-opioid and corticotrophin-releasing-factor receptors show largely postsynaptic co-expression, and separate presynaptic disruptions, in the mouse central amygdala and bed nucleus of the stria terminals. *Neuroscience*. 159(2) : 526-539. 2009.

17. Li C., Preil K.E., Stamatakis A.M., Busan S., Vong L., Lowell B.B. Presynaptic inhibition of gamma aminobutyric acid release in the bed nucleus of the stria terminals by kappa-opioid receptor signaling. *Biol. Psychiatry*. (8) : 725-732. 2012.

18. Berridge K.C, Robinson T.E. What is the role of dopamine in reward: hedonic impact, reward learning, or incentive salience? *Brain Res Brain Res Rev.* 28(3):309-69. 1998

19. Hollerman J.R., Schultz W. Dopamine neurons report an error in the temporal prediction of reward during learning. *Nat. Neurosci.* 1(4):304-309. 1998.