



ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ/HUMAN AND ANIMAL PHYSIOLOGY

DOI: <https://doi.org/10.60797/BIO.2026.9.1>**ЭМОЦИОНАЛЬНАЯ ПАМЯТЬ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ ЦЕЛЕНАПРАВЛЕННОГО ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ ДО И ПОСЛЕ НАСЫЩЕНИЯ**

Научная статья

Надеждин Д.С.^{1,*}¹Национальный медицинский исследовательский центр здоровья детей, Москва, Российская Федерация

* Корреспондирующий автор (n-d-s-1[at]yandex.ru)

Аннотация

Выявленные закономерности последовательного выбора животными целей поведения до и после насыщения связаны с фиксацией в эмоциональной памяти эмоций, возникающих при достижении результата. Введено понятие «эмоционально-памятных мотиваций», направляющих поведение на достижение и избегание зафиксированных в эмоциональной памяти положительных и отрицательных переживаний. Установлена природа «холостых реакций», возникающих после насыщения в виде отказа от достигаемых результатов, направляемых не потребностью, а стремлением получить закреплённые в эмоциональной памяти положительные эмоции. Предложена модификация функциональной системы с учетом эмоциональной памяти и структуры мотиваций целенаправленного поведения.

Ключевые слова: целенаправленное поведение, эмоциональная память, эмоционально-памятные мотивации, достижение и избегание.

EMOTIONAL MEMORY IN THE DEVELOPMENT OF PURPOSEFUL BEHAVIOUR IN ANIMALS BEFORE AND AFTER SATIATION

Research article

Nadezhdin D.S.^{1,*}¹National Medical Research Center for Children's Health, Moscow, Russian Federation

* Corresponding author (n-d-s-1[at]yandex.ru)

Abstract

The patterns identified in animals' sequential choice of behavioural goals before and after satiation are associated with the fixation in emotional memory of the emotions that arise when a result is achieved. The concept of "emotional-memory motivations" has been introduced, which guide behaviour towards achieving and avoiding positive and negative experiences recorded in emotional memory. The nature of "blank reactions" arising after satiation in the form of rejection of achievable results, guided not by need but by the desire to obtain positive emotions fixed in emotional memory, has been established. A modification of the functional system has been suggested, taking into account emotional memory and the structure of motivations for goal-oriented behaviour.

Keywords: purposeful behavior, emotional memory, emotional-memory motivations, achievement and avoidance.

Введение

В настоящее время одним из наиболее важных вопросов в проблеме целенаправленной деятельности человека и животных являются особенности её изменения в процессе удовлетворения потребности [1], [2], [12], [13]. Большое внимание при этом уделяется изучению эмоций и их влиянию на формирование целей поведения. На эту тему существует ряд теорий.

Известна «Биологическая теория эмоций» П.К. Анохина [1], [2] о роли эмоций в системной организации целенаправленного поведения. К.В. Судаковым определены индивидуальные изменения вегетативных функций при однотипных эмоциональных нагрузках в системных механизмах эмоционального стресса [12], [13]. «Информационная теория эмоций» П. В. Симонова [11] определяет зависимость эмоций от потребности с учетом разности между необходимой и реально существующей информацией. Теория «Эмоциональных мотиваций» Е.А. Пырьева рассматривает мотивационные функции эмоций [7], [8], [9]. «Динамическая теория эмоций» Е.А. Юматова [17], [18], [19], [21] посвящена вопросам последовательного развития эмоциональных состояний в процессе целенаправленного поведения с учетом исходного прогноза вероятности и реального достижения результата.

В этих представлениях речь идет о реально действующих эмоциях, принимающих участие в афферентном синтезе и определяющих, совместно с доминирующей мотивацией, общую направленность целенаправленного поведения. Вместе с тем, «общая направленность» не определяет принятие решений в ситуации последовательного выбора одного из нескольких вариантов достижения положительного результата. Для «выбора» необходима модель о ранее испытанных эмоциональных переживаниях для каждого из поведенческих актов — так называемая «аффективная» или «эмоциональная память» [6], [10] — запоминание, хранение и воспроизведение связанных с эмоциями событий (в основном связана с миндалевидным телом, которое отвечает за обработку эмоций и их запоминание). Согласно этим исследованиям, эмоциональная память может быть стимулом, вызывающим или тормозящим действие, в зависимости от активируемых в памяти эмоциональных переживаний.

Эта память, как и память в целом, существенно связана с изменением доминирующей мотивации. Поэтому задача исследования состоит в экспериментально-теоретической проверке гипотезы об участии эмоциональной памяти в механизмах принятия решения при последовательном выборе целенаправленных актов на разных стадиях насыщения.

Методы и принципы исследования

Опыты приведены на крысах линии Wistar (самцы весом 150–180 г.) при двухсуточной водной депривации. Жажду животные удовлетворяли при потреблении ими порций воды (по 0,5 мл) в 2-х лунках лабиринта.

2.1. Аппаратная часть опытов

Схема лабиринта реализует ситуацию последовательного выбора животными одного из двух вариантов достижения результата (рис. 1). В его основе лежит схема простого симметричного Т-образного лабиринта, дополнительно снабженного возвратными коридорами и дверками, определяющими направления перемещения животных.

Лабиринт содержал стартовый отсек (СО), выходя из которого животное попадало в «центральный салон» (ЦС), в котором осуществлялся выбор перемещения к одному из двух источников воды (ИВ1 и ИВ2). Возвратные коридоры (ВК) позволяли животному вернуться от источников воды (ИВ) в СО, в котором находится управляемая защелка (УЗ), открывание которой разрешало следующий поведенческий акт.

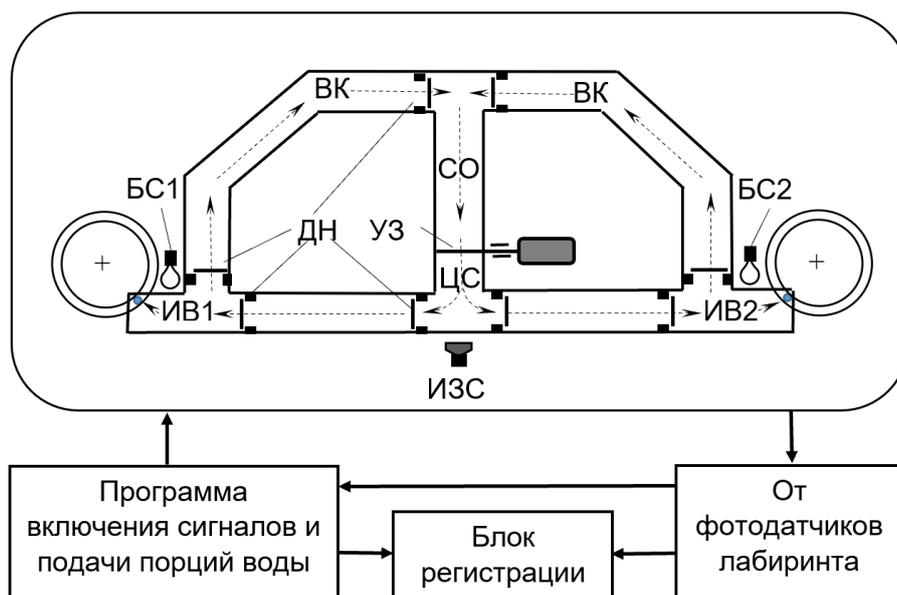


Рисунок 1 - План Т-образного лабиринта с возвратными коридорами и дверками направлений перемещения животных

DOI: <https://doi.org/10.60797/BIO.2026.9.1.1>

Открытие УЗ могло сопровождаться подачей одного из двух боковых световых сигналов (БС1 или БС2), сигнализирующих сторону подачи порции воды, а также включением источника звуковых сигналов (ИЗС), установленного на оси симметрии лабиринта.

Звуковые и световые сигналы выключались при попадании животного к источникам воды.

Для перемещения крыс в каждом поведенческом акте только к одному из ИВ и возврату в СО (стрелки с пунктирной линией) предусмотрены дверки направления (ДН). ИВ выполнены в виде лунок, расположенных по окружности дисков по бокам лабиринта. При попадании животного к одному из ИВ, в соответствии с программой опыта, диск мог осуществить, или не осуществить вращение. В первом случае в выбранном ИВ появлялась лунка с водой. Во втором случае животное получало пустую лунку.

Управление опытами проводилось устройством с «Программой включения сигналов и подачи порций воды», работающим благодаря сигналам «От фотодатчиков лабиринта». Фиксация поведенческих актов, включаемых сигналов и подачи порций воды осуществлялась «Блоком регистрации».

Применение лабиринта позволило представить целенаправленную поведенческую активность животного в виде дискретной последовательности чётко очерченных поведенческих актов с их результатами, что являлось несомненным упрощением модели поведения в ситуации выбора даже по отношению к той, которая реализуется в простом Т-образном лабиринте без ВК и без ДН. Но именно благодаря такому упрощению и стал принципиально возможным анализ последовательного выбора животными целей поведения.

Приведённый методический подход соответствует представлениям К. В. Судакова о «системном квантовании поведенческой деятельности», согласно которому вся деятельность представляет собой непрерывную смену последовательных «квантов поведения» [12], [13].

2.2. Подготовка крыс для проведения основных опытов

Перед основными исследованиями с животными проводились 7 опытов «предварительной выработки навыка» (ПВН): порции воды они получали в том ИВ, со стороны которого подавался световой боковой сигнал (БС). Чтобы в



процессе ПВН животные не смогли усвоить никакой закономерности в подаче БС1 и БС2, они включались «чисто случайно» и равновероятно.

В процессе ПВН завершался «системогенез» обоих целенаправленных актов — побегов из ЦС к ИВ1 и к ИВ2, то есть становление и автоматизация системной архитектуры двух однотипных «квантов» поведения [12], [13].

2.3. Процедура часть исследования

По окончании ПВН с животными проведен ряд экспериментальных исследований на различных стадиях насыщения в условиях «Направляемого» и «Свободного выбора» источников воды. При «Направляемом выборе» подавались световые боковые сигналы, указывающие на сторону подачи порции воды. В отличие от этого, в опытах «Свободного выбора» этот сигнал не подавался, и животные принимали решения без получения направляющих сигналов. В этом условии проведены 2 эксперимента — при двусторонних отрицательных результатах и при переделке стороны получения порции воды.

Статистический анализ данных осуществлялся пакетом Microsoft Excel. Определялись средние по совокупности опытов частоты выбора источников воды (%) \pm ошибка среднего.

Достоверности различий между частотами определялись по статистическим критериям К. Пирсона Хи-квадрат и ϕ -Фишера [5], [14], [15].

Экспериментальное исследование

3.1. «Направляемый выбор» источников воды до и после насыщения

В 1-м эксперименте животные получали воду только в том ИВ, со стороны которого включался БС (аналогично ранее проведенной процедуре ПВН, т.е. равновероятно слева и справа). Каждый опыт прекращали после того, как животные полностью прекращали побежки и засыпали.

Исследование проведено на 10 крысах по 10–15 опытов с каждой. Определяли число ошибочных побегов, когда животные выбирали ИВ, противоположный включенному боковому сигналу.

В процессе опыта характер потребления крысами порций воды изменялся постепенно. До насыщения животные полностью потребляли воду, вылизывая питьевые лунки насухо. На средней стадии насыщения в лунках появлялись постепенно возрастающие остатки воды. После насыщения крысы полностью отказывались от порций воды, но при этом продолжали совершать побежки к ИВ — так называемые «холостые реакции» (см., например, [3]).

Сохранился единый элемент всех побегов — их конечный этап: при попадании в отсек с источником воды животные неизменно устремлялись к водной лунке. Именно начиная с этого момента наблюдалось отличие в их поведении. До насыщения животные насухо вылизывали лунку и быстро возвращались в СО. После насыщения они отскакивали от питьевой лунки, оставив порцию не выпитой, проявляли характерное фырканье и резкие движения. Быстро отскочив от ИВ, они медленнее возвращались в СО. После 20–30 «холостых реакций» животные постепенно их прекращали и засыпали.

В среднем по всем опытам получены общие частоты ошибок по всем поведенческим актам, а также частоты ошибок при повторном включении бокового сигнала с одной стороны и частоты ошибок при смене стороны включения бокового сигнала, определенные «До» и «После» насыщения.

Общая частота ошибок до насыщения составила $4,5 \pm 0,4\%$, а после насыщения она достоверно возросла до $16,8 \pm 0,7\%$ ($P < 0,001$).

До насыщения частота ошибок при повторном включении БС с одной стороны составила $3,2 \pm 0,5\%$; а при смене стороны включения БС она оказалась почти в два раза выше: $5,9 \pm 0,6\%$. Различие этих частот достоверно ($p < 0,01$).

Т.е. ошибки чаще появлялись при включении БС на стороне, противоположной стороне предыдущего получения порции воды: животные совершали ошибку, предпочитая выбирать тот ИВ, где перед этим была получена порция воды.

По-видимому, эти «неправильные» реакции связаны не с ошибочной побегой на боковой сигнал, а со стремлением достигнуть тот ИВ, который перед этим завершился положительным результатом и, согласно биологической теории эмоций П.К. Анохина, вызвал положительную эмоцию [1], [2]. Согласно этой теории, положительное эмоциональное состояние при удовлетворении потребности возникает в том случае, если обратная информация от результатов выполненного действия отражает все компоненты положительного результата и совпадает с акцептором действия. Побежки против бокового сигнала при наличии потребности, скорее, не являются «ошибками» — это целенаправленные поведенческие акты для повторного достижения испытанной в предыдущем акте положительной эмоции. Т.е. животные, игнорируя боковой сигнал, предпочитали выбирать тот ИВ, где перед этим была получена порция воды и испытана положительная эмоция.

Иной характер ошибок проявился на стадии «после насыщения». Частота ошибок при повторном включении БС с одной стороны составила $29,9 \pm 1,3\%$; тогда как при смене стороны включения БС она оказалась равной $3,7 \pm 0,5\%$ с высокой достоверностью их различия ($P < 0,001$). Видно, что после насыщения частоты ошибок при повторном включении БС на одной стороне лабиринта существенно возросли ($3,2 \pm 0,5\%$ и $29,9 \pm 1,3\%$; $P < 0,001$).

В отличие от полноценной потребности, после насыщения животные намного чаще совершали ошибки при повторном включении БС на одной и той же стороне лабиринта, предпочитая не выбирать тот ИВ, где перед этим они получили порцию воды, но отказались от её употребления.

Одна из распространенных гипотез о повышении ошибочных реакций при снижении доминирующей мотивации состоит в нарушении сформированного навыка. Однако нарушение навыка привело бы к одинаковому изменению ошибок.

В данном случае увеличение ошибок при насыщении не является однородным, оно находится в зависимости от результативности предшествующего поведенческого акта — стороны получения предыдущей порции воды. По-видимому, увеличение «неправильных» реакций после насыщения связано не с ошибкой, а с появлением при

получении порции воды отрицательной эмоции, с фиксацией её в эмоциональной памяти, и с влиянием в очередном поведенческом акте на выбор цели, направленной на избегание повторного получения этой эмоции.

Для проверки высказанной гипотезы необходимо уточнить возможную фиксацию и активацию в эмоциональной памяти отрицательной эмоции, для чего рассмотрим результаты 2-го эксперимента.

3.2. «Свободный выбор» источников воды при её отсутствии

Второй эксперимент проведен с 8 крысами. Каждый опыт состоял из двух этапов: на первом этапе в течение 30 побегов осуществлялся «Свободный выбор» ИВ без получения порций воды. Второй, завершающий этап проходил по процедуре ПВН для удовлетворения жажды. В течение первых 5 опытов формировалась сигнальная значимость двух различных звуковых стимулов («шум» и «щелчки»): на первом этапе при открытии управляемой защелки включались сигналы «отсутствия воды» (СОВ) без её получения, на втором этапе (процедура ПВН) — сигналы «наличия воды» (СНВ) с её получением. После этой подготовки проведены 6 основных опытов: в 5 опытах на первом этапе по-прежнему включался СОВ, в шестом опыте он заменялся на СНВ.

У всех крыс на первом этапе, несмотря на отсутствие воды, наблюдалась практически незатухающая последовательность побегов к ИВ. Каждая побежка имела характер целенаправленного поведенческого акта, т.к. всякий раз завершалась одной и той же совокупностью консервативных элементов — они подбегали к водной лунке, тщательно вылизывали её сухую поверхность, грызли и царапали её края, отбегали и снова подбегали к ней.

При подаче СОВ все животные проявили тенденцию чередовать выбор источников воды: в среднем по 1200 побегам (8 крыс, 5 опытов по 30 актов) они в $88 \pm 0,8\%$ случаях выбирали противоположный ИВ и только в $12 \pm 0,8\%$ повторяли предыдущий выбор ($p < 0,001$).

Объяснение этой закономерности возможно на основе двух предположений: 1) тенденция чередовать поведенческие акты; 2) избегание нерезультативного в предыдущем акте источника воды.

Для их проверки проведен 6-й опыт с включением на первом этапе СНВ. Воду животные по-прежнему не получали, но последовательность выбора резко изменилась. В среднем по 240 побегам (8 крыс, 1 опыт по 30 актов) частоты смены и повтора выбираемых ИВ составили $51 \pm 3,8\%$ и $49,1 \pm 3,8\%$ соответственно, с недостоверным их различием для каждого животного и по группе в целом, т.е. эти частоты выровнялись на уровне 50%. Они прекратили избегать тот ИВ, в котором в предыдущем акте получили отрицательный результат. Различия бинарных частот при СОВ и СНВ статистически достоверны ($p < 0,001$). Если раздражитель сигнализировал возможность достижения положительного результата (при СНВ), влияние предыдущего отрицательного результата на очередной выбор исчезало.

Таким образом, высокая частота выбора противоположного ИВ при включении СОВ связана не с тенденцией чередовать поведенческие акты, а с избеганием того ИВ, в котором перед этим отсутствовала порция воды и была испытана отрицательная эмоция из-за рассогласования в акцепторе действия.

По-видимому, эта эмоция фиксировалась в эмоциональной памяти, а в афферентном синтезе очередного поведенческого акта активировалась и приводила к принятию решения, направленного на избегание её повторного получения. Но при подаче сигнала «наличия воды», предварительно связанного с положительной эмоцией, чередование поведенческих актов исчезало. На стадии афферентного синтеза в памяти активировались следы именно положительных, а не отрицательных эмоций, благодаря чему решения не были направлены на избегание предыдущего нерезультативного ИВ. Это подтверждает высказанную гипотезу об участии эмоциональной памяти в механизмах выбора целенаправленных решений.

В этом эксперименте получена зависимость принятия решения от стороны получения отрицательного результата. Вместе с тем, необходимо рассмотреть особенности «свободного выбора» решений в ситуации с положительными результатами.

3.3. «Свободный выбор» источников воды при многократной переделке стороны её получения

Для этого проведен 3-й эксперимент (по 10 опытов с 5 животными) с многократной переделкой навыка достижения порций воды: сторона их получения в следующем опыте менялась на противоположную. Показатели оценивались в среднем по всем опытам, кроме первого, т.к. в первом опыте переделка ещё отсутствовала.

На рис. 2 приведены средние по 45 опытам (по 9 опытов с 5 крысами) частоты выбора результативного источника воды после каждого из 12 достижений положительного результата, порядковый номер которого указан на оси абсцисс.

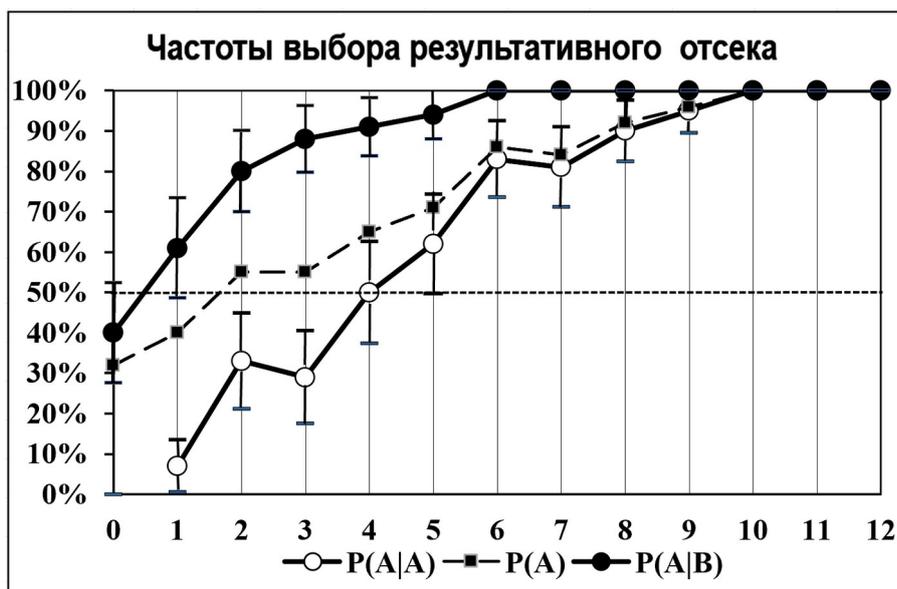


Рисунок 2 - Частоты выбора результативного ИВ лабиринта после каждой порции воды при многократной переделке стороны его получения

DOI: <https://doi.org/10.60797/BIO.2026.9.1.2>

Буквами «А» и «В» обозначены результативный и нерезультативный ИВ; квадраты — «общая частота» выбора результативного ИВ $P(A)$; светлые кружки — частота повторного выбора результативного ИВ $P(A|A)$; темные кружки — частота выбора того же ИВ после предыдущей побежки к нерезультативному ИВ $P(A|B)$. Черточки — доверительные интервалы ($p=0,95$) для $P(A|A)$ и $P(A|B)$.

До получения первой порции воды (порядковый номер 0 на оси абсцисс) животные выбирали результативный ИВ с «общей частотой» (квадрат) $P(A)=30\%$. Это низкое значение $P(A)$ объясняется тем, что этот ИВ был нерезультативным в предыдущем опыте.

Затем, по мере достижений положительного результата, общая частота $P(A)$ возрастала и после 9-й порции достигла 100%-го уровня. Этот график аналогичен «кривым обучения», известным в экспериментальной и математической психологии [4], [16]. Он отражает кумулятивное влияние совокупности предшествующих подкреплений на последующее поведение, но без учёта возможной зависимости от предыдущего акта поведения.

Для оценки этой зависимости рассмотрим частоты бинарных комбинаций, представленные на рисунке светлыми и темными кружками.

Видно, что «общие частоты» выбора результативного ИВ $P(A)$ однонаправленно расщепились на две составляющие, одна из которых отражает условную частоту его повторного выбора $P(A|A)$, а другая — условную частоту смены побежки, т.е. выбора того же ИВ после предыдущей побежки в противоположный отсек с нерезультативным ИВ $P(A|B)$.

После 1–4 порции воды $P(A|B)$ достоверно выше, чем $P(A|A)$ ($P<0,001$); после 5–8 порции различие снизилось ($P<0,01$); после 9-й и 10-й порции все частоты выбора результативного ИВ достигли 100%-го уровня. После каждой порции воды значения $P(A|B)$ выше 50%-го уровня, в чем проявилось избегание повторного выбора нерезультативного ИВ, при достижении которого была испытана отрицательная эмоция. Частоты повторного выбора $P(A|A)$ после 5-й порции воды превысили 50-й уровень — поведение стало направляться на повторное испытание той положительной эмоции, которая была испытана в предыдущем акте при получении порции воды.

При многократной переделке навыка достижения положительного результата каждый выбор цели определялся не только суммарным числом полученных результатов, но и дифференцированным влиянием на него фиксирующихся в эмоциональной памяти компонентов непосредственно предшествующего результата поведения — положительной или отрицательной эмоции.

Обсуждение экспериментальных данных

4.1. Формирование «эмоционально-памятных мотиваций»

Полученные в экспериментах данные подтверждают сделанное предположение о зависимости очередного решения от эмоциональных ощущений в предыдущем поведенческом акте с изменением знака этой зависимости в процессе насыщения. Эта зависимость связана с активацией в эмоциональной памяти следов испытанных эмоциональных переживаний, направляющих поведение на повторное получение прогнозируемой положительной эмоции и на избегание прогнозируемой отрицательной эмоции.

Так как же эмоциональная память «направляет» очередной поведенческий акт на получение положительной и избегание отрицательной эмоции?

По-видимому, на стадии афферентного синтеза активация в памяти следов предыдущих эмоций может приводить к формированию дополнительных мотиваций. Это не доминирующая мотивация, имеющая биологическую природу. Это мотивации психического происхождения, которые можно назвать «эмоционально-памятными мотивациями»,

направляющими поведение на достижение **ранее испытанных** положительных, и на избегание **ранее испытанных** отрицательных эмоций.

На этой основе можно предложить следующую схему эмоционально-мотивированного взаимодействия последовательных актов целенаправленного поведения (рис. 3). В афферентном синтезе очередного поведенческого акта, в зависимости от знака активизируемых в памяти следов переживаний, происходит «Формирование эмоционально-памятных мотиваций» достижения ранее испытанной положительной эмоции и избегания ранее испытанной отрицательной эмоции. При их взаимодействии осуществляется принятие очередного решения в виде выбора той цели, которая в большей мере направлена на получение положительного и избегание отрицательного переживания.

Формирование дополнительных «эмоционально-памятных мотиваций» соответствует высказыванию К.В. Судакова о том, что поведение животных может направляться не только отрицательной эмоцией, связанной с доминирующей мотивацией, но и предвосхищением положительной эмоции конечного результата [12], [13].



Рисунок 3 - Схема эмоционально-мотивированного взаимодействия последовательных поведенческих актов
DOI: <https://doi.org/10.60797/BIO.2026.9.1.3>

4.2. Влияние «эмоционально-памятных мотиваций» на формирование «холостных реакций» после насыщения

Приведенные гипотезы позволяют иначе рассмотреть полученные в первом эксперименте особенности поведения животных после насыщения.

Один из вариантов объяснения наблюдавшихся «холостных реакций» возможен с позиции условного рефлекса. Животному подавался условный сигнал (один из БС), что и вызывало реализацию ранее выработанной инструментальной реакции. Т.е. «автоматический запуск» поведенческих актов, причем с увеличением ошибок. Однако при «автоматическом запуске» число ошибок было бы независимым от результативности предыдущего акта, что противоречит полученным данным о зависимости очередной ошибок от полученного в предыдущем акте результата поведения.

Следует учесть, что при наличии потребности, возникавшие при достижении порций воды позитивные эмоции, могли фиксироваться не только в оперативной, но и в долговременной эмоциональной памяти. Поэтому после насыщения в этой памяти могли активироваться следы испытанных ранее положительных эмоций, что вызывало желание их дальнейшего получения, т.е. формировало «эмоционально-памятную мотивацию достижения»

положительной эмоции», направленную уже **не на удовлетворение потребности**, а на получение достигнутых ранее, прогнозируемых удовольствий.

Отсюда следует, что в афферентном синтезе участвует не только доминирующая (биологическая) мотивация, но и «эмоционально-памятная мотивация», формирующаяся под влиянием активируемых в долговременной эмоциональной памяти следов ранее испытанных положительных эмоций.

Животное не только хочет пить, но и стремится к получению тех положительных эмоций, которые ощущало ранее. Именно это и объясняет природу «холостных реакций». При отказах от потребления воды доминирующая мотивация уже отсутствовала. Но обстановочная и пусковая афферентация на стадии афферентного синтеза по-прежнему активировали следы памяти о предыдущих положительных эмоциях, что приводило к появлению «эмоционально-памятной мотивации», под влиянием которой афферентный синтез формировал решение на повторное получение этих положительных эмоций.

В реальной жизни человека так же можно найти случаи появления желаний достижения некоторого результата, даже если никакой потребности в нём нет. Действительно, не только голод заставляет потреблять пищу, но и желание «вкусно поесть». Потребности может не быть, но знакомый запах еды может активировать в памяти следы ранее полученного удовольствия, что формирует желание (т.е. «эмоционально-памятную мотивацию») вновь его получить и направляет на достижение этой цели. Можно привести множество других примеров — табак, алкоголь, наркотики... Жирные и сладкие продукты тоже вызывают положительные эмоции. Поэтому, при отсутствии в организме их потребности, память о ранее полученных удовольствиях может формировать «эмоционально-памятную мотивацию» повторного ощущения этих эмоций, и стремление к потреблению этих продуктов.

Если «холостные реакции» действительно вызывались «эмоционально-памятной мотивацией достижения», то что же приводило через множество побежек к полному их прекращению?

Процесс насыщения имеет две стороны. Одна из них, которая чаще другой принимается во внимание, заключается в уменьшении соответствующей потребности.

Другая сторона этого процесса состоит в изменении биологической оценки самого результата, в инверсии биологического значения порций воды с положительного на отрицательное, в появлении отрицательных эмоций при достижении ставшего ненужным результата, в накоплении в долговременной эмоциональной памяти следов отрицательных переживаний и в их влиянии на принятие очередного решения. Активация накапливающихся следов негативных переживаний могло приводить к формированию еще одной «эмоционально-памятной мотивации» — мотивации избегания испытанных ранее при получении воды отрицательных эмоций.

После насыщения, во время «холостных реакций», происходила «борьба» двух «эмоционально-памятных мотиваций». Животные прекращали поведение и засыпали не столько от усталости, сколько от подавления «эмоционально-памятной мотивации достижения положительных эмоций» усиливающейся «эмоционально-памятной мотивацией избегания отрицательных переживаний».

4.3. Структура мотиваций целенаправленного поведения до и после насыщения

Можно предположить следующую структуру формирования мотиваций до и после насыщения (рис. 4).

У животного с опытом удовлетворения потребности действующая мотивация состоит из трёх частей: биологическая (жажда) и, по крайней мере, две «эмоционально-памятные мотивации», направленные на достижение и избегание ранее испытанных эмоций.

Источником всех мотиваций является «Доминирующая мотивация, вызванная потребностью» и действующая на стадии «До насыщения». При этом активация в эмоциональной памяти следов позитивных эмоциональных переживаний приводит к прогнозу их повторного получения и, тем самым, к появлению «Эмоционально-памятной мотивации достижения ранее испытанных положительных эмоций».

До насыщения «эмоционально-памятная мотивация достижения» действует совместно с доминирующей мотивацией, усиливая ее. Но эта мотивация продолжает действовать и «после насыщения». Это — тоже целенаправленное поведение, в котором цель состоит в достижении прогнозируемых позитивных ощущений.

Однако «После насыщения» под влиянием отрицательных эмоций, получаемых при достижении ставших «ненужными» порций воды, формируется «Эмоционально-памятная мотивация избегания ранее испытанных отрицательных эмоций». Эта мотивация усиливается, действуя против «Мотивации достижения ранее испытанных положительных эмоций», приводит к её постепенному подавлению и к прекращению целенаправленного поведения — животное засыпает.



Рисунок 4 - Структура мотиваций достижения и избегания до и после насыщения
 DOI: <https://doi.org/10.60797/BIO.2026.9.1.4>

4.4. Модифицированная модель функциональной системы

Полученная структура мотиваций, формирующаяся под влиянием эмоциональной памяти, позволяет уточнить схему предложенной П.К. Анохиным [1], [2] функциональной системы целенаправленного поведения (рис. 5). Основными компонентами афферентного синтеза остаются «Память», «Доминирующая мотивация», «Обстановочная» и «Пусковая афферентация», формирующими целенаправленное поведение. Но в афферентном синтезе поведенческих актов принимает участие не одна, а совокупность мотиваций единого и амбивалентного значения, взаимодействие которых направляет поведение в целом.

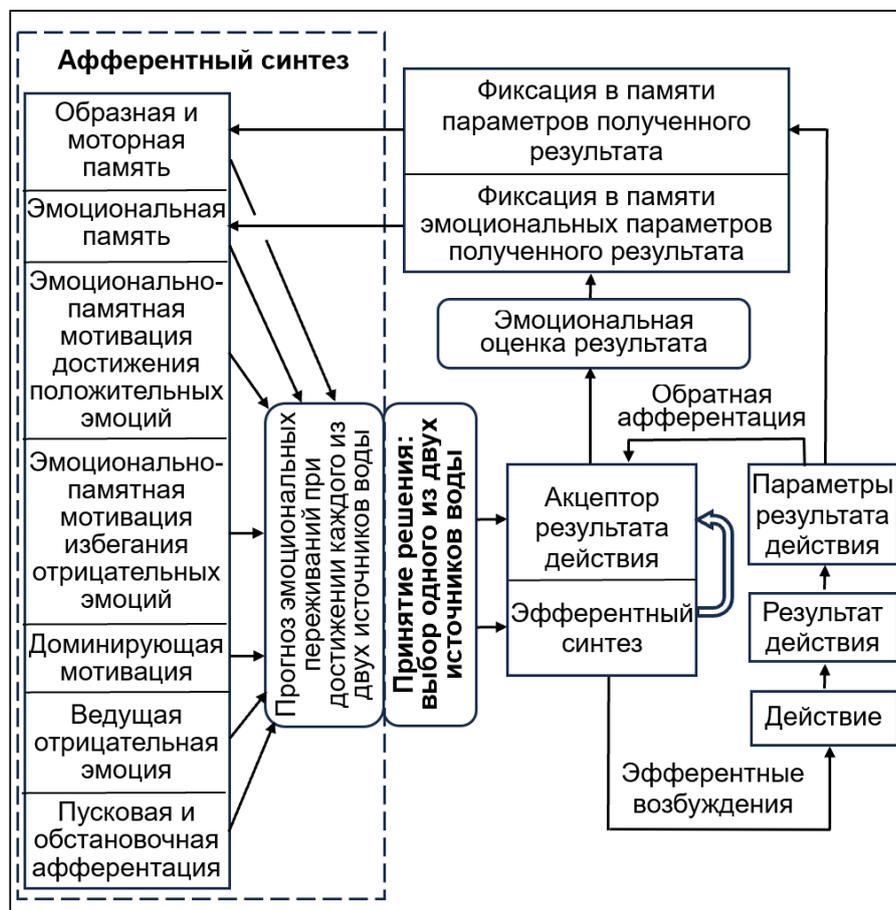


Рисунок 5 - Модифицированная модель функциональной системы целенаправленного поведения в ситуации последовательного выбора

DOI: <https://doi.org/10.60797/BIO.2026.9.1.5>

Обработка информации на стадии афферентного синтеза с учетом «Эмоциональной памяти» и сформированных на её основе «Эмоционально-памятной мотивации достижения положительной» и «Эмоционально-памятной мотивации избегания отрицательной эмоции» приводит к «Прогнозу эмоциональных переживаний при достижении каждого из двух источников воды». При сравнении этих двух «Прогнозов» осуществляется «Принятие решения: выбор одного из двух источников воды».

Целью решения является достижение положительных и избегание отрицательных эмоций, следы которых активированы в долговременной памяти. На этой основе осуществляется «Эфферентный синтез» и формирование «Акцептора результата действия». Далее совершается целенаправленное «Действие» и получение «Результата действия» с его «Параметрами».

Согласно П.К. Анохину [1], [2], сравнение параметров полученного результата с акцептором (с предвосхищением) результата выполняемого действия приводит к положительным или к отрицательным эмоциям, т.е. к «Эмоциональной оценке результата». Поэтому, совместно с «Фиксацией в памяти параметров полученного результата», в «Эмоциональной памяти» осуществляется фиксация его «эмоциональных параметров», т.е. внутренних переживаний.

Благодаря этому в афферентном синтезе очередного поведенческого акта участвует дополнительный компонент — «Эмоциональная память» о ранее испытанных эмоциональных переживаниях. Этот компонент не является текущей эмоцией, это — воспоминание о тех эмоциональных ощущениях, которые были испытаны при достижении предыдущих результатов. При активации в памяти ранее полученных эмоций в афферентном синтезе происходит формирование ещё двух амбивалентных компонентов — «Эмоционально-памятной мотивации достижения» и «Эмоционально-памятной мотивации избегания» ранее испытанных положительных и отрицательных эмоций. Именно эти два компонента определяют целенаправленное поведение на всех этапах снижения доминирующей мотивации — до и после насыщения.

Таким образом, в афферентном синтезе поведенческого акта участвует не только память о внешних событиях, но и память о ранее испытанных внутренних (эмоциональных) переживаниях, которые приводят к формированию дополнительных «эмоционально-памятных мотиваций», связанных не с потребностью, а с ранее пережитыми эмоциями.

Безусловно, главную роль играет «Мотивация, вызванная потребностью». Именно она в первую очередь определяет нацеленность поведения на достижение необходимого результата. Но независимо от неё, и даже после её удовлетворения, поведение направляется дополнительными компонентами афферентного синтеза — «эмоционально-памятными мотивациями» достижения положительных и избегания отрицательных эмоций.



По-видимому, в целенаправленном поведении все мотивации — это работа с эмоциями: устранение возникшей при наличии потребности «Ведущей отрицательной эмоции», а также «эмоционально-памятные мотивации достижения» и «эмоционально-памятные мотивации избегания» прогнозируемых эмоциональных переживаний.

Заключение

Закономерности последовательного выбора крысами целей поведения выявили зависимость принимаемых решений от результативности предыдущего поведенческого акта с различным знаком этой зависимости до и после насыщения. При полноценной жажде зависимость проявилась в виде избегания неуспешного и повторного выбора успешного поведенческого акта.

После насыщения наблюдались «холостые реакции» животных с отсутствием потребления порций воды. При этом зависимость от результативности проявилась в избегании повторного выбора изменившего биологическое значение «положительного результата».

В основе этих зависимостей, скорее всего, находится эмоциональная память о полученных ранее положительных или отрицательных переживаниях и их активация на стадии афферентного синтеза очередного поведенческого акта. Активация в памяти этих следов приводит к формированию «эмоционально-памятных мотиваций» достижения и избегания возникших в предыдущих актах положительных и отрицательных эмоций соответственно. Это не доминирующая мотивация, имеющая биологическую природу. Это мотивации психического происхождения, которые «направляют» поведение на достижение ранее испытанных положительных, и на избегание ранее испытанных отрицательных эмоций.

«Холостые реакции» животных после насыщения — это тоже целенаправленное поведение, направляемое «эмоционально-памятной мотивацией» достижения ранее испытанных положительных эмоций. Цель этого поведения состоит не в получении порций воды, а в достижении ранее испытанных позитивных эмоциональных ощущений.

Биологическое значение порций воды в процессе насыщения изменяется с позитивного на негативное, приобретая черты отрицательно-эмоционального характера. В результате этого происходит перестройка целенаправленного поведения, связанная с появлением избегания испытанной в предыдущем акте отрицательной эмоции при получении, ставшего отрицательным, «положительного результата». Прекращение поведения и засыпание животных после насыщения происходит при балансе амбивалентных «эмоционально-памятных мотиваций», наступающим из-за накопления в эмоциональной памяти следов отрицательных эмоций и усиления «эмоционально-памятной мотивации» их избегания при достижениях результата, биологическое значение которого изменилось на негативное.

С учетом этого предложена схема эмоционально-мотивированного взаимодействия последовательных поведенческих актов. В афферентном синтезе очередного акта поведения, наряду с доминирующей мотивацией, участвуют «эмоционально-памятная мотивация достижения» ранее испытанной положительной эмоции и одновременно «эмоционально-памятная мотивация избегания» ранее испытанной отрицательной эмоции, что находится в зависимости от знака активированных в эмоциональной памяти следов переживаний.

На основе их взаимодействия осуществляется принятие очередного решения в виде выбора того поведенческого акта, который в большей мере направлен на получение положительной и избегание отрицательной эмоции.

Предложена структура мотиваций до и после насыщения. До насыщения совместно с доминирующей мотивацией, усиливая ее, действует «эмоционально-памятная мотивация достижения». Но эта мотивация продолжает действовать и после насыщения без доминирующей мотивации, что и приводит к «холостым реакциям». Кроме того, после насыщения формируется «эмоционально-памятная мотивация избегания ранее испытанных отрицательных эмоций» при достижении, ставшего «ненужным», результата, приводящая к постепенному прекращению поведенческих актов.

На этой основе проведена модификация схемы функциональной системы последовательного выбора целей поведения. В афферентном синтезе очередного поведенческого акта участвует не только память о внешних событиях, но и дополнительный компонент — «Эмоциональная память» о ранее испытанных внутренних переживаниях. Этот компонент не является эмоцией, это — активация и прогнозирование тех эмоциональных ощущений, которые были испытаны при достижении предыдущих результатов. Именно это приводит к формированию дополнительных «эмоционально-памятных мотиваций», связанных не с потребностью, а с ранее пережитыми эмоциями.

Эмоциональная память и эти две мотивации определяют перестройку целенаправленного поведения животных на разных стадиях насыщения.

Благодарности

Автор выражает благодарность НИИ нормальной физиологии им. П.К. Анохина, г. Москва, Россия.

Конфликт интересов

Не указан.

Рецензия

Все статьи проходят рецензирование. Но рецензент или автор статьи предпочли не публиковать рецензию к этой статье в открытом доступе. Рецензия может быть предоставлена компетентным органам по запросу.

Acknowledgement

The author expresses their gratitude to P.K. Anokhin Research Institute of Normal Physiology, Moscow, Russia.

Conflict of Interest

None declared.

Review

All articles are peer-reviewed. But the reviewer or the author of the article chose not to publish a review of this article in the public domain. The review can be provided to the competent authorities upon request.

Список литературы / References

1. Анохин П.К. Эмоции. Психология эмоций: хрестоматия / П.К. Анохин. — Санкт-Петербург: Питер, 2004. — С. 268–275.



2. Анохин П.К. Узловые вопросы теории функциональных систем / П.К. Анохин. — Москва: Наука, 1980.
3. Асмаян Н.В. О принятии решения при поиске подкрепления / Н.В. Асмаян // Системный анализ механизмов поведения. — Москва: Наука, 1979. — С. 120–123.
4. Аткинсон Р. Введение в математическую теорию обучения / Р. Аткинсон, Г. Бауэр, Э. Кротерс. — Москва: Мир, 1969.
5. Васильев А.А. Теория вероятностей и математическая статистика: учебник и практикум для вузов / А.А. Васильев. — Москва: Издательство Юрайт, 2025.
6. Герасимов И.Г. Ионно-молекулярная модель памяти. Ассоциативная и эмоциональная память и производство информации в системе памяти / И.Г. Герасимов, А.А. Яшин // Вестник новых медицинских технологий. — 2015. — № 4. — Публ. 8–1. — DOI: 10.12737/14919.
7. Пырьев Е.А. Мотивационная функция эмоций: теоретический подход к изучению / Е.А. Пырьев // Вестник практической психологии образования. — 2019. — Т. 16. — № 2. — С. 47–55.
8. Пырьев Е.А. Мотивационная функция эмоций: экспериментальный подход к изучению (продолжение) / Е.А. Пырьев // Вестник практической психологии образования. — 2019. — Т. 16. — № 3. — С. 83–93.
9. Пырьев Е.А. Диагностика эмоциональной сферы обучающихся с синдромом дефицита внимания и гиперактивности / Е.А. Пырьев // Учёные записки Санкт-Петербургского государственного института психологии и социальной работы. — 2019. — Т. 32. — № 2. — С. 161–170.
10. Рибо Т. Аффективная память / Т. Рибо. — Санкт-Петербург, 1899.
11. Симонов П.В. Эмоциональный мозг / П.В. Симонов. — Москва: Наука, 1981.
12. Судаков К.В. Системные механизмы психической деятельности / К.В. Судаков // Журнал неврологии и психиатрии им. С.С. Корсакова. — 2010. — № 110 (2). — С. 4–14.
13. Судаков К.В. Функциональные системы / К.В. Судаков. — Москва: Издательство РАМН, 2011.
14. Тобоев В.А. Теория вероятностей и математическая статистика / В.А. Тобоев, С.И. Фролов. — Чебоксары: Чуваш. гос. ун-т им. И.Н. Ульянова, 2023.
15. Трофимова Е.А. Теория вероятностей и математическая статистика / Е.А. Трофимова. — Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2018.
16. Хилгард Э.Р. Методы и приемы анализа процессов научения / Э.Р. Хилгард // Экспериментальная психология. — Москва, 1963. — Т. 2. — С. 11–65.
17. Юматов Е.А. Психофизиология эмоций и эмоционального напряжения студентов / Е.А. Юматов, О.С. Глазачев, Е.В. Быкова [и др.]. — Москва: ИТРК, 2017.
18. Юматов Е.А. Системная организация эмоций / Е.А. Юматов // Российский психиатрический журнал. — 2018. — № 2. — С. 40–49.
19. Юматов Е.А. Психофизиологическая характеристика эмоционального напряжения, сна и характерологических черт студентов / Е.А. Юматов, О.С. Глазачев, Е.В. Быкова [и др.] // Вестник МАН РС. — 2018. — № 1. — С. 72–77.
20. Юматов Е.А. Познание психической деятельности мозга / Е.А. Юматов // Журнал фундаментальной медицины и биологии. — 2018. — № 2. — С. 13–21.
21. Юматов Е.А. Динамическая теория эмоций и системная организация поведения / Е.А. Юматов // Вестник международной академии наук (Русская секция). — 2019. — № 1. — С. 56–65.

Список литературы на английском языке / References in English

1. Anokhin P.K. Emotsii. Psikhologiya emotsii: khrestomatiya [Emotions. Psychology of Emotions: Anthology] / P.K. Anokhin. — Saint Petersburg: Piter, 2004. — P. 268–275. [in Russian]
2. Anokhin P.K. Uzlovye voprosi teorii funktsionalnikh sistem [Key Issues in the Theory of Functional Systems] / P.K. Anokhin. — Moscow: Nauka, 1980. [in Russian]
3. Asmayan N.V. O prinyatii resheniya pri poiske podkrepleniya [On Decision-Making in Reinforcement Search] / N.V. Asmayan // Sistemnyi analiz mekhanizmov povedeniya [System Analysis of Behavioral Mechanisms]. — Moscow: Nauka, 1979. — P. 120–123. [in Russian]
4. Atkinson R. Vvedenie v matematicheskuyu teoriyu obucheniya [Introduction to the Mathematical Theory of Learning] / R. Atkinson, G. Bauer, E. Kroters. — Moscow: Mir, 1969. [in Russian]
5. Vasilev A.A. Teoriya veroyatnostei i matematicheskaya statistika: uchebnik i praktikum dlya vuzov [Probability Theory and Mathematical Statistics: Textbook and Workshop for Universities] / A.A. Vasilev. — Moscow: Yurayt Publishing House, 2025. [in Russian]
6. Gerasimov I.G. Ionno-molekulyarnaya model pamyati. Assotsiativnaya i emotsionalnaya pamyat i proizvodstvo informatsii v sisteme pamyati [Ionic-molecular model of memory. Associative and emotional memory and information production in the memory system] / I.G. Gerasimov, A.A. Yashin // Vestnik novikh meditsinskikh tekhnologii [Bulletin of New Medical Technologies]. — 2015. — № 4. — Publ. 8–1. — DOI: 10.12737/14919. [in Russian]
7. Pyryev Ye.A. Motivatsionnaya funktsiya emotsii: teoreticheskii podkhod k izucheniyu [Motivational Function of Emotions: A Theoretical Approach to Study] / Ye.A. Pyryev // Vestnik prakticheskoi psikhologii obrazovaniya [Bulletin of Practical Psychology of Education]. — 2019. — Vol. 16. — № 2. — P. 47–55. [in Russian]
8. Pyryev Ye.A. Motivatsionnaya funktsiya emotsii: eksperimentalnii podkhod k izucheniyu (prodolzhenie) [Motivational Function of Emotions: An Experimental Approach to Study (Continued)] / Ye.A. Pyryev // Vestnik prakticheskoi psikhologii obrazovaniya [Bulletin of Practical Psychology of Education]. — 2019. — Vol. 16. — № 3. — P. 83–93. [in Russian]
9. Pyryev Ye.A. Diagnostika emotsionalnoi sferi obuchayushchikhsya s sindromom defitsita vnimaniya i giperaktivnosti [Diagnostics of the Emotional Sphere of Students with Attention Deficit and Hyperactivity Disorder] / Ye.A. Pyryev //



- Uchyonie zapiski Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo instituta psikhologii i sotsialnoi raboti [Scientific Notes of the St. Petersburg State Institute of Psychology and Social Work]. — 2019. — Vol. 32. — № 2. — P. 161–170. [in Russian]
10. Ribo T. Affektivnaya pamyat [Affective Memory] / T. Ribo. — Sankt-Peterburg, 1899. [in Russian]
 11. Simonov P.V. Emotsionalnii mozg [Emotional Brain] / P.V. Simonov. — Moscow: Nauka, 1981. [in Russian]
 12. Sudakov K.V. Sistemnie mekhanizmi psikhicheskoi deyatel'nosti [Systemic Mechanisms of Mental Activity] / K.V. Sudakov // Zhurnal nevrologii i psikhiiatrii im. S.S. Korsakova [Korsakov Journal of Neurology and Psychiatry]. — 2010. — № 110 (2). — P. 4–14. [in Russian]
 13. Sudakov K.V. Funktsionalnie sistemi [Functional Systems] / K.V. Sudakov. — Moscow: Russian Academy of Medical Sciences Publishing House, 2011. [in Russian]
 14. Toboev V.A. Teoriya veroyatnostei i matematicheskaya statistika [Probability Theory and Mathematical Statistics] / V.A. Toboev, S.I. Frolov. — Cheboksary: Chuvash State University named after I.N. Ulyanov, 2023. [in Russian]
 15. Trofimova Ye.A. Teoriya veroyatnostei i matematicheskaya statistika [Probability theory and Mathematical statistics] / Ye.A. Trofimova. — Yekaterinburg: Publishing house of the Ural University, 2018. [in Russian]
 16. Hilgard E.R. Metodi i priemi analiza protsessov naucheniya [Methods and techniques of analysis of learning processes] / E.R. Hilgard // Eksperimental'naya psikhologiya [Experimental psychology]. — Moscow, 1963. — Vol. 2. — P. 11–65. [in Russian]
 17. Yumatov E.A. Psikhofiziologiya emotsii i emotsionalnogo napryazheniya studentov [Psychophysiology of Emotions and Emotional Stress in Students] / E.A. Yumatov, O.S. Glazachev, E.V. Bikova [et al.]. — Moscow: ITRK, 2017. [in Russian]
 18. Yumatov E.A. Sistemnaya organizatsiya emotsii [Systemic Organization of Emotions] / E.A. Yumatov // Rossiiskii psikhiatricheskii zhurnal [Russian Psychiatric Journal]. — 2018. — № 2. — P. 40–49. [in Russian]
 19. Yumatov E.A. Psikhofiziologicheskaya kharakteristika emotsionalnogo napryazheniya, sna i kharakterologicheskikh chert studentov [Psychophysiological Characteristics of Emotional Stress, Sleep, and Characterological Traits in Students] / E.A. Yumatov, O.S. Glazachev, E.V. Bikova [et al.] // Vestnik MAN RS [Bulletin of the Russian Academy of Sciences]. — 2018. — № 1. — P. 72–77. [in Russian]
 20. Yumatov E.A. Poznanie psikhicheskoi deyatel'nosti mozga [Cognition of the Mental Activity of the Brain] / E.A. Yumatov // Zhurnal fundamentalnoi meditsini i biologii [Journal of Fundamental Medicine and Biology]. — 2018. — № 2. — P. 13–21. [in Russian]
 21. Yumatov E.A. Dinamicheskaya teoriya emotsii i sistemnaya organizatsiya povedeniya [Dynamic Theory of Emotions and Systemic Organization of Behavior] / E.A. Yumatov // Vestnik mezhdunarodnoi akademii nauk (Russkaya sektsiya) [Bulletin of the International Academy of Sciences (Russian Section)]. — 2019. — № 1. — P. 56–65. [in Russian]