

Информационно-энергетическая модель дофаминовой системы: D-/D+ баланс как алгоритм поведения

Аннотация :

Существующие теории дофамина (DA) описывают его роль в отдельных процессах: моторном контроле, мотивации («хотении») и обучении через ошибку предсказания вознаграждения (RPE). Однако принцип, интегрирующий эти функции в единую систему, остаётся неясным. В данной работе представлена **информационно-энергетическая модель**, постулирующая, что дофамин служит универсальной «валютой» в алгоритме, обслуживающем фундаментальную задачу организма — поддержание гомеостатического и энергетического баланса. Модель вводит две ключевые переменные: **D-**, сигнал дефицита или потребности, и **D+**, прогнозируемую выгоду от действия. Мы предполагаем, что мозг постоянно оценивает потенциальные поведенческие схемы через вычисление их чистого баланса $D^{\wedge} = (D+ - D-)$ и стремится инициировать действия с максимальным положительным D^{\wedge} . В статье детально описан алгоритм формирования, оценки и выбора таких схем, проиллюстрированный мысленными экспериментами — от базового выбора источника пищи животным до сложного когнитивного планирования с коммуникацией у человека. Показано, как классические феномены (RPE, мотивация) естественным образом вытекают из работы данного алгоритма. Модель объясняет мотивационную силу абстрактных ресурсов (деньги, статус) и предсказывает новые паттерны дисфункции DA-системы, связанные с состояниями хронического дефицита (D-). Предлагаемый подход обеспечивает единый концептуальный каркас для понимания разнообразных ролей дофамина и задаёт направления для будущих исследований как нормативного поведения, так и его патологий.

Ключевые слова (Keywords): дофамин, информационно-энергетическая модель, принятие решений, гомеостаз, поведенческий алгоритм, обучение с подкреплением, мотивация, ошибка предсказания вознаграждения (RPE), потребность, прогнозирование.
dopamine, information-energetic model, decision-making, homeostasis, behavioral algorithm, reinforcement learning, motivation, reward prediction error (RPE), need, prediction.

1. Введение: Потребность в интегративной модели

1.1. Классические роли дофамина и проблема разрозненности
Нейромедиатор дофамин (DA) является центральным регулятором

множества функций мозга. Классические исследования выделяют его ключевую роль в **моторном контроле** (дефицит DA приводит к акинезии при болезни Паркинсона) [Gerfen & Surmeier, 2011], в **системе вознаграждения и мотивации** [Berridge & Robinson, 1998], а также в **обучении через предсказание** [Schultz et al., 1997]. Последняя функция была формализована в теории ошибки предсказания вознаграждения (reward prediction error, RPE), согласно которой фазическая активность дофаминовых нейронов кодирует разницу между полученным и ожидаемым подкреплением, служа сигналом для обновления ценности действий в алгоритмах обучения с подкреплением [Montague et al., 1996].

Несмотря на выдающуюся объяснительную силу, эти теории часто рассматривают отдельные аспекты работы DA. Мотивационная теория фокусируется на «хотении» (wanting), теория RPE — на обучении, а моторная роль кажется отдельным прикладным следствием. Возникает закономерный вопрос: существует ли более фундаментальный, объединяющий принцип, который объяснял бы все эти проявления через призму **единой конечной цели организма**? Такой целью, с биологической точки зрения, является поддержание гомеостатического и энергетического баланса, обеспечивающего выживание и репродукцию.

1.2. Цель работы: от частных функций к общему алгоритму

Целью данной работы является предложение **информационно-энергетической модели** дофаминовой системы, которая позиционирует DA не как медиатор отдельных процессов, а как ключевую «валюту» или **универсальный регуляторный сигнал в алгоритме, обслуживающем гомеостаз**. В этой модели DA оперирует двумя абстрактными переменными:

- **D- (сигнал дефицита):** Нейрохимическое выражение неудовлетворённой потребности, создающей угрозу балансу.
- **D+ (сигнал прибыли):** Нейрохимическое выражение **прогнозируемого** результата действия, способного удовлетворить потребность и восстановить баланс.

Мы постулируем, что фундаментальной задачей нервной системы является постоянная оценка и максимизация чистого баланса $D^{\wedge} = (D+ - D-)$ для всех потенциальных действий. Модель призвана показать, как на этой основе естественным образом возникают все известные функции DA: мотивация (управление через D-), обучение (обновление прогнозов D+ на основе RPE) и инициация действий (разрешение на исполнение схем с положительным балансом). Таким образом, предлагаемый подход представляет собой попытку **восходящего синтеза** — выведения многообразия ролей DA из единого системного принципа.

2. Основа модели: гомеостаз и энергия как первичный драйвер. Дофамин как «валюта» баланса

2.1. Организм как открытая термодинамическая система

С точки зрения фундаментальной биологии, любой живой организм представляет собой **открытую, энергоёмкую систему**, находящуюся в постоянном обмене веществом и энергией с окружающей средой. Ключевым условием его существования является поддержание **внутреннего гомеостатического баланса (U)**, который может быть описан через соотношение притока и оттока энергии [Cannon, 1932]. Система потребляет энергию извне (E+, например, с пищей) и тратит её на поддержание жизнедеятельности и совершение работы (E-, например, на движение, терморегуляцию). Для стабильного функционирования система должна стремиться к состоянию, где **$E+ \approx E-$** , предотвращая как истощение ($E+ < E-$), так и дисфункциональное накопление ($E+ > E-$).

2.2. Аналогия с регуляторным сосудом (наглядная модель)

Для наглядного представления этого принципа можно использовать аналогию с **сосудом, имеющим регулируемые приток и сток**.

- Уровень воды в сосуде символизирует **текущий внутренний энергетический ресурс организма (U)**.
- **Приток (E+)** — это получение ресурсов из среды.
- **Сток (E-)** — это затраты на поддержание системы и активное взаимодействие со средой.

Задачей системы управления является регулирование клапанов притока и стока таким образом, чтобы уровень воды (U) оставался в оптимальных пределах, компенсируя внешние возмущения. Эта простая модель иллюстрирует, что мозг, как высший регулятор, должен решать задачу не просто реакции на стимулы, а **активного управления балансом**.

2.3. От энергетического баланса к нейрохимическим переменным D- и D+

В контексте работы мозга абстрактные потоки энергии E+ и E- должны получить нейрохимическое выражение, чтобы стать переменными, пригодными для вычислений. Мы предлагаем, что эту роль выполняет **дофаминергическая система**.

- **Сигнал D- (дефицит, «стоимость»):** Это нейрохимический коррелят состояния, при котором какой-либо параметр гомеостаза отклоняется от заданного оптимума, создавая потребность. Примеры: снижение уровня глюкозы в крови (голод), потеря жидкости (жажда), социальная изоляция. D- выступает как **сигнал тревоги и драйвер действия**, мотивируя организм на активность, направленную на устранение дефицита. Нейробиологически D- может быть связан со снижением тонической или фазовой активности DA в определённых контурах и с

активацией «детекторов потребности» (например, в гипоталамусе и островковой коре) [Berridge, 2004].

- **Сигнал D+ (прибыль, «выгода»):** Это нейрохимический коррелят **прогнозируемого результата** конкретного действия, который должен удовлетворить выявленную потребность. D+ — не само вознаграждение, а его предсказание, оценка. Например, для голодного животного вид знакомой пищи создаёт прогноз о её калорийности (D+). Этот прогноз формируется на основе интеграции сенсорных сигналов (вкус, запах, вид) и их сравнения с врождёнными или усвоенными шаблонами полезности в лимбических структурах и орбитофронтальной коре [Rolls, 2004]. Фазический выброс DA в момент получения неожиданного вознаграждения (RPE по Шульцу) является механизмом **коррекции прогноза D+**, а не первичным сигналом.

2.4. Фундаментальное уравнение поведения

Таким образом, в предлагаемой модели мозг постоянно производит оценку потенциальных поведенческих актов через вычисление их **прогнозируемого чистого баланса:**

$$D^{\wedge} = (D+ - D-).$$

Система стремится инициировать те действия, для которых величина D^{\wedge} максимальна и положительна. Если для всех доступных действий $D^{\wedge} \leq 0$ (то есть прогнозируемые затраты D- равны или превышают прогнозируемую выгоду D+), система входит в состояние **поведенческого торможения** — энергетически рационального бездействия в условиях отсутствия выгодных перспектив. Однако, как будет показано в последующих работах, такая ситуация («логический тупик») при жизненно важной потребности активирует аварийные механизмы, опосредованные другими системами (например, норадреналиновой).

Данный раздел устанавливает базовые постулаты модели: примат гомеостатической регуляции и представление дофамина как универсальной «валюты» для расчёта баланса между сигналами потребности (D-) и их прогнозируемого удовлетворения (D+).

3. Алгоритм формирования, оценки и выбора поведенческих схем

Предложенные переменные D- и D+ являются абстрактными величинами. Критический вопрос заключается в том, **как мозг оперирует ими для генерации адаптивного поведения?** В данном разделе мы описываем алгоритмическую последовательность, лежащую в основе этого процесса.

3.1. Шаблон поведенческой схемы: триада «Задача — Действие — Решение»

Любая целенаправленная поведенческая программа может быть представлена в виде связанной триады:

1. **Задача (Task):** Воспринимаемое состояние внутреннего дефицита, выраженное как **D-**. Это отправная точка, активирующая поиск решения.
2. **Действие (Action):** Последовательность моторных актов или когнитивных операций, направленных на изменение ситуации. Выполнение действия сопряжено с **дополнительными энергетическими затратами, которые также учитываются как компонент D- (D-_{action})**.
3. **Решение (Solution):** Конкретный **прогнозируемый результат**, который должен удовлетворить исходную потребность, выраженный как **D+**.

Таким образом, полная схема описывается уравнением: **Схема = [Задача (D-) → Действие (D-_{action}) → Решение (D+)]**. Эффективность схемы оценивается по её **прогнозируемому чистому выходу: $D^{\text{схемы}} = D+ - (D- + D\text{-action})$** .

3.2. Мыслительный эксперимент: выбор стратегии у голодного животного

Для иллюстрации работы алгоритма рассмотрим классическую поведенческую парадигму — **голодное животное (крыса) в среде с известными источниками пищи**.

- **Шаг 1. Возникновение задачи:** Падение уровня глюкозы в крови регистрируется гомеостатическими детекторами. Это создаёт устойчивый сигнал **D-_{голод}**, поступающий в системы мотивации и принятия решений.
- **Шаг 2. Активация памяти и сенсорная оценка:** На основе прошлого опыта активируются **множественные поведенческие схемы**, связанные с устранением голода. Одновременно сенсорные системы (прежде всего обоняние) сканируют среду. Допустим, обнаружены два источника пищи (А и Б) на разном расстоянии. Для каждого источника мозг, интегрируя сенсорные данные (интенсивность/качество запаха) с энграммами прошлого опыта, формирует **предварительную оценку прогнозируемого D+** ($D+\text{A}$ и $D+\text{Б}$). Эта оценка отражает ожидаемую энергетическую ценность пищи.
- **Шаг 3. Оценка «стоимости» действия:** Для каждой схемы («идти к А», «идти к Б») мозг оценивает **D-_{action}** — энергетические и временные затраты на достижение цели. Эта оценка основывается на interoцептивных сигналах об общем состоянии, прошлом моторном опыте и воспринимаемом расстоянии/сложности пути.
- **Шаг 4. Вычисление и сравнение эффективности:** Для каждой конкурирующей схемы производится расчёт:
 - Для источника А: $D^{\text{A}} = D+\text{A} - (D\text{-голод} + D\text{-actionA})$.
 - Для источника Б: $D^{\text{Б}} = D+\text{Б} - (D\text{-голод} + D\text{-actionБ})$.
 Мозг выбирает для исполнения ту схему, значение **D[^]** для которой является **максимальным и положительным**. Если $D+\text{A} = 5$, $D\text{-actionA} = 1$, а $D+\text{Б} = 8$, $D\text{-actionБ} = 6$, то $D^{\text{A}} = 4$, а $D^{\text{Б}} = 2$.

Несмотря на абсолютно большее $D+$ у источника Б, схема А будет выбрана как более эффективная (бóльшая чистая «прибыль»).

- **Шаг 5. Исполнение и верификация:** После выбора схема инициируется. В момент достижения цели и потребления пищи реально полученный результат (фактический $D+_{\text{факт}}$) сравнивается с прогнозом ($D+_{\text{прогноз}}$). **Разница ($D+_{\text{факт}}$ - $D+_{\text{прогноз}}$) и является классической ошибкой предсказания вознаграждения (RPE), которая, опосредуясь фазическим выбросом DA, служит для **коррекции будущих прогнозов $D+$** для данной схемы в данном контексте [Schultz, 2016]. Успешное выполнение ($D+_{\text{факт}} \geq D+_{\text{прогноз}}$) приводит к консолидации (усилению) схемы, неудачное — к её ослаблению или модификации.**

3.3. Сенсорная и когнитивная основа прогноза $D+$

Критически важным является вопрос происхождения «первичных» оценок $D+$ для новых или знакомых стимулов. Мы постулируем, что эти оценки формируются в результате **интеграции мультимодальных сенсорных сигналов** (зрительных, обонятельных, вкусовых, тактильных) в специализированных контурах, включающих таламус, миндалину, орбитофронтальную кору и прилежащее ядро. Врождённые или приобретённые «шаблоны полезности» позволяют системе сопоставлять паттерны сенсорной активности с величиной ожидаемого подкрепления. Например, определённое сочетание молекул запаха (паттерн активации обонятельных рецепторов) через условные связи ассоциируется с прошлым опытом потребления высококалорийной пищи, что формирует высокий прогноз $D+$ для данного запаха. Таким образом, **сенсорные системы поставляют «сырые данные», которые лимбические и префронтальные контуры переводят в «валюту» $D+$** , делая их пригодными для расчётов в центральном алгоритме.

Данный раздел демонстрирует, как предложенная модель не только описывает абстрактный баланс, но и **детализирует последовательность вычислительных шагов**, ведущих от гомеостатического сбоя к конкретному действию, объясняя при этом ключевые эмпирические феномены, такие как выбор на основе ценности и обучение через RPE.

4. Расширение модели: когнитивный уровень, коммуникация и абстрактные ресурсы

Информационно-энергетическая модель не ограничивается описанием простых биологических драйвов. Её принципы могут быть экстраполированы на уровень сложного **символического и социального поведения человека**, где «ресурсы» и «затраты» часто носят абстрактный характер. В данном разделе мы продемонстрируем, как алгоритм $D-/D+$ работает в таких условиях.

4.1. Мыслительный эксперимент: человек в незнакомом городе

Рассмотрим ситуацию, в которой потребность выражена не как прямой физиологический дефицит, а как **когнитивно-эмоциональное состояние дискомфорта**, возникающее в новой среде.

- **Шаг 1. Формулировка задачи (D-):** После долгого перелёта человек заселяется в отель и начинает испытывать голод. Это состояние регистрируется как **D-_{голод}**. Однако в отличие от животного, у человека этот D- немедленно обрастает **когнитивной оценкой контекста**: «Я в незнакомом городе, не знаю, где есть еда». Эта неопределённость сама по себе добавляет компонент **D-_{неопределённость}** к общей сумме D-, усиливая мотивацию к решению задачи.
- **Шаг 2. Поиск решений и дефицит данных:** В памяти активируются обобщённые категории решений: «ресторан», «кафе», «пиццерия» — каждая с усреднённой исторической оценкой D+, основанной на прошлом опыте (например, $D+_{\text{пиццерия}} = 6$, $D+_{\text{ресторан}} = 5$). Однако для построения конкретной схемы поведения («идти в заведение X по маршруту Y») **не хватает критической переменной — локации (действия)**. Без неё невозможно оценить D-_{action}, а значит, и итоговый D^{\wedge} .
- **Шаг 3. Коммуникация как инструмент получения данных для схемы:** Для восполнения информационного дефицита человек прибегает к **социальной коммуникации** (вопрос администратору). Это действие само по себе имеет небольшую стоимость (D-_{коммуникация}), но позволяет получить недостающие данные: наличие пиццерии в 300 м и ресторана в 100 м.
- **Шаг 4. Завершение построения и выбор схемы:** Получив данные, мозг достраивает две конкурирующие схемы, оценивая D-_{action} для каждого расстояния на основе субъективной шкалы усилий. Производится финальный расчёт:
 - o Схема «Пиццерия»: $D^{\wedge} = 6 (D+) - [1 (D-_{\text{голод}}) + 3 (D-_{\text{action}} \text{ за } 300 \text{ м})] = 2$
 - o Схема «Ресторан»: $D^{\wedge} = 5 (D+) - [1 (D-_{\text{голод}}) + 1 (D-_{\text{action}} \text{ за } 100 \text{ м})] = 3$Несмотря на меньшую абсолютную ценность D+, выбирается ресторан, так как его **чистая эффективность (D^{\wedge}) выше**.
- **Шаг 5. Абстрактное предвкушение и верификация:** Решающим моментом является то, что **предварительный расчёт D^{\wedge} вызывает субъективное переживание предвкушения (anticipatory pleasure) ещё до действия**. Это переживание и есть субъективное ощущение положительного D^{\wedge} . Посещение ресторана и удовлетворение голода служат конечной верификацией схемы, обновляя в памяти точные значения D+ и D-_{action} для данного конкретного места в данном городе.

4.2. Деньги и статус как универсальные конвертеры в D+

Модель позволяет объяснить мотивационную силу абстрактных социальных конструкторов, таких как **деньги** и **статус**. Они функционируют как **универсальные промежуточные конвертеры**.

- **Деньги** не имеют собственной биологической ценности, но обладают почти абсолютной **ликвидностью** — способностью быть конвертированными в любой первичный ресурс (еду, безопасность, комфорт, доступ к партнёрам). Поэтому в когнитивной системе они приобретают чрезвычайно высокую и стабильную прогнозную оценку **D+_{деньги}**. Стремление их получить (работа) или не потерять (страх увольнения) становится мощнейшим драйвером поведения, производным от всех базовых потребностей.
- **Социальный статус** действует аналогично, выступая как конвертер в **долгосрочный доступ к ресурсам и партнёрам**, что также транслируется в высокий прогноз D+. Угроза статусу (публичное унижение, профессиональный провал) воспринимается как мощный **D-_{статус}**, часто превышающий по субъективной интенсивности физиологические D-.

4.3. Цикл «Тупик — Коммуникация — Решение» как основа социального обучения

Пример с администратором демонстрирует ключевой механизм **культурной передачи адаптивных схем**. Когда индивид сталкивается с «логическим тупиком» (D- есть, но построить схему нельзя из-за недостатка данных о D+ или D-_{action}), он может запросить готовую оценку у conspecific'ов, обладающих опытом. Таким образом, коммуникация позволяет **импортировать фрагменты поведенческих схем** (оценки D+ и D-_{action}), минуя энергозатратный и рискованный метод проб и ошибок. Это делает модель применимой не только к индивидуальному, но и к **социальному познанию и культурной эволюции**.

Данный раздел показывает, что предложенная модель является **масштабируемой**. Она описывает не только выбор между двумя источниками пищи, но и сложные процессы человеческого планирования, социального взаимодействия и мотивации, основанной на абстрактных ценностях, — всё через призму единого алгоритма расчёта баланса D-/D+.

5. Обсуждение и выводы

Представленная работа предлагает **информационно-энергетическую модель** дофаминовой системы, которая позиционирует этот ключевой нейромедиатор не как медиатор отдельных функций, а как центральную «валюту» в алгоритме, обслуживающем фундаментальную задачу организма — поддержание гомеостатического и энергетического баланса. Резюмируя, модель постулирует, что мозг оперирует двумя интегральными переменными: **D-** (сигнал дефицита, потребность) и **D+** (прогнозируемая выгода от действия), постоянно стремясь максимизировать их чистый баланс $D^{\wedge} = (D+ - D-)$ для выбора поведенческих стратегий.

5.1. Согласование модели с эмпирическими данными

Сила предложенного подхода заключается в его

способности **интегрировать и переосмыслить** широкий спектр установленных фактов о работе дофамина:

- **Теория ошибки предсказания вознаграждения (RPE)** естественным образом вытекает из модели как механизм **коррекции прогноза D+**. Фазический выброс DA кодирует разницу между полученным (фактический D+) и ожидаемым (прогнозируемый D+) результатом, обновляя внутренние «ценности» для будущих расчётов [Schultz, 2016].
- **Мотивационная теория «хотения» (wanting)**, связываемая с дофамином [Berridge, 2007], находит своё место как **процесс управления через переменную D-**. Высокий уровень D- (например, при голоде или лишении наркотика) создаёт сильный драйвер для действия, повышая значимость любых потенциальных источников D+.
- **Роль DA в моторном контроле и инициации действий** интерпретируется как конечный этап алгоритма: когда схема с максимальным положительным D^+ выбрана, дофаминергическая активация прямого пути в стриатуме **снимает тормозные влияния** базальных ганглиев, разрешая исполнение [Gerfen & Surmeier, 2011]. Дефицит DA при болезни Паркинсона, ведущий к акинезии, может быть понят как сбой в переводе положительного D^+ в двигательную команду.
- **Функционирование орбитофронтальной коры (OFC) и вентрального стриатума** как структур, кодирующих субъективную ценность стимулов и ожидаемое вознаграждение [Padoa-Schioppa & Assad, 2006; Schultz et al., 1992], напрямую соответствует их предполагаемой роли в формировании и хранении оценок **D+** для различных стимулов и контекстов.

Таким образом, модель не отвергает существующие данные, а предлагает для них **единый объяснительный каркас**, где они выступают как компоненты более общего вычислительного процесса.

5.2. Новые предсказания и направления для исследований

Модель генерирует ряд проверяемых гипотез, выходящих за рамки классических теорий:

1. **О «негативном» дофамине:** Модель предсказывает, что состояния хронического, неудовлетворённого D- (например, при социальной изоляции, хроническом стрессе или резистентной депрессии) должны характеризоваться не просто низким, но **качественно иным паттерном дофаминергической передачи**, ведущим к глобальному подавлению поведенческой инициативы (отрицательный D^+ для большинства действий).
2. **О природе апатии:** Апатия может быть переосмыслена не как отсутствие мотивации, а как состояние, в котором **система оценки постоянно выдаёт отрицательные или нулевые значения D^+ для всех потенциальных схем**, что рационально блокирует действие с точки зрения энергозатрат.
3. **О связи с другими системами:** Модель создаёт чёткую теоретическую основу для анализа взаимодействия DA с другими системами. В частности, она предсказывает, что **норадреналиновая система** активируется именно в состоянии «логического тупика» —

когда D- высоко, а D+ = 0 или неизвестно, — и выполняет функцию аварийного переключения режимов, что является предметом отдельного исследования [Орлов, в подготовке].

4. **О сенсорной основе оценки:** Модель предполагает, что сила условных рефлексов и субъективная ценность стимулов должны коррелировать не просто с активностью DA, а с **точностью, с которой сенсорные паттерны предсказывают итоговый баланс D+ - D-**.

5.3. Ограничения и заключение

Как и любая теоретическая модель, представленный подход имеет ограничения. Он является **макроскопическим и функциональным**, абстрагируясь от множества молекулярных и клеточных деталей. Требуется дальнейшая работа по формализации математических соотношений между D-/D+ и конкретными нейрофизиологическими параметрами (частота спайков DA-нейронов, концентрация медиатора в синаптической щели).

Несмотря на это, предлагаемая **информационно-энергетическая модель дофаминовой системы** представляет собой значительный шаг к **синтезу разрозненных функций DA в единую систему**. Она объясняет, как обучение, мотивация и действие возникают из одной и той же базовой задачи — поддержания гомеостатического баланса через прогнозируемый расчёт выгоды и затрат. Модель обладает эвристической ценностью, предлагая новые ракурсы для понимания как нормального поведения, так и патофизиологии психических и неврологических расстройств, связанных с дофамином, и задаёт направление для их дальнейшего экспериментального изучения.

Благодарности

Автор выражает признательность создателям и поддерживающим организациям открытых научных архивов (таких как Zenodo), которые обеспечивают независимым исследователям возможность публичного представления и обсуждения идей. Работа выполнена без привлечения внешнего целевого финансирования.

Заявление о конфликте интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов, связанного с публикацией данной работы.

References

Berridge, K. C. (2004). Motivation concepts in behavioral neuroscience. *Physiology & Behavior*, *81*(2), 179–209.

<https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2004.02.004>

Berridge, K. C. (2007). The debate over dopamine's role in reward: the case for incentive salience. *Psychopharmacology*, *191*(3), 391–431.

<https://doi.org/10.1007/s00213-006-0578-x>

Berridge, K. C., & Robinson, T. E. (1998). What is the role of dopamine in reward: hedonic impact, reward learning, or incentive salience? *Brain Research Reviews*, *28*(3), 309–369.

[https://doi.org/10.1016/S0165-0173\(98\)00019-8](https://doi.org/10.1016/S0165-0173(98)00019-8)

Cannon, W. B. (1932). *The wisdom of the body*. W.W. Norton & Company.

Gerfen, C. R., & Surmeier, D. J. (2011). Modulation of striatal projection systems by dopamine. *Annual Review of Neuroscience*, *34*, 441–466.

<https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-061010-113641>

Montague, P. R., Dayan, P., & Sejnowski, T. J. (1996). A framework for mesencephalic dopamine systems based on predictive Hebbian learning. *The Journal of Neuroscience*, *16*(5), 1936–1947.

<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.16-05-01936.1996>

Padoa-Schioppa, C., & Assad, J. A. (2006). Neurons in the orbitofrontal cortex encode economic value. *Nature*, *441*(7090), 223–226.

<https://doi.org/10.1038/nature04676>

Rolls, E. T. (2004). The functions of the orbitofrontal cortex. *Brain and Cognition*, *55*(1), 11–29.

[https://doi.org/10.1016/S0278-2626\(03\)00277-X](https://doi.org/10.1016/S0278-2626(03)00277-X)

Schultz, W. (2016). Dopamine reward prediction-error signalling: a two-component response. *Nature Reviews Neuroscience*, *17*(3), 183–195.

<https://doi.org/10.1038/nrn.2015.26>

Schultz, W., Dayan, P., & Montague, P. R. (1997). A neural substrate of prediction and reward. *Science*, *275*(5306), 1593–1599.

<https://doi.org/10.1126/science.275.5306.1593>

Schultz, W., Apicella, P., Scarnati, E., & Ljungberg, T. (1992). Neuronal activity in monkey ventral striatum related to the expectation of reward. *The Journal of Neuroscience*, *12*(12), 4595–4610.

<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.12-12-04595.1992>

Surmeier, D. J., Ding, J., Day, M., Wang, Z., & Shen, W. (2007). D1 and D2 dopamine-receptor modulation of striatal glutamatergic signaling in striatal

medium spiny neurons. *Trends in Neurosciences*, 30(5), 228–235.

<https://doi.org/10.1016/j.tins.2007.03.008>

Автор статьи

Автор: Орлов Сергей Борисович

Email: [mranderson1@gmail.com]

ORCID: [0009-0001-3059-0545]

(Независимый исследователь)