Machine Translated by Google

PHILOSOPHICAL TRANSACTIONS B

royalsocietypublishing.org/journal/rstb

CC BY

Обзор

Цитирование данной статьи: Singer J, Damasio A. 2025 Физиология интероцепции и ее адаптивная роль в сознании. Phil. Trans. R. Soc. B 380: 20240305.

https://doi.org/10.1098/rstb.2024.0305

Получено: 3 марта 2025 г.

Принято к публикации: 5 сентября 2025 г.

Одна из 17 статей, опубликованных в тематическом выпуске. «Эволюционные функции сознания».

Области специализации: когнитивные науки, нейронаука, физиология.

Ключевые слова: сознание, интероцепция, гомеостаз, чувства, миелин, передача объема, эфаптическая связь, блуждающий нерв, ядро одиночного тракта, гематоэнцефалический барьер

Автор для корреспонденции: Антонио Дамасио

Электронная почта: damasio@usc.edu

THE ROYAL SOCIETY PUBLISHING

Физиология интероцепции и её адаптивная роль в сознании

Жак Сингер и Антонио Дамасио

Институт мозга и творчества, Университет Южной Калифорнии, Лос-Анджелес, Калифорния 90089, США

JS, 0009-0007-4414-9527; AD, 0000-0002-3067-0393

Интероцептивная нервная система использует механизмы передачи сигналов, отличные от механизмов экстероцептивных, произвольных двигательных, когнитивных и языковых процессов. В то время как интероцепция в основном опирается на аналоговую обработку, другие системы предпочитают цифровую передачу сигналов. Эта физиологическая особенность позволяет интероцепции отображать состояние внутренней среды организма в реальном времени, что резко контрастирует с быстрой, точной и чувствительной ко времени обработкой экстероцептивных, проприоцептивных, когнитивных и языковых сигналов. Это различие обусловлено уникальными особенностями интероцептивного процесса, а именно немиелинизированной и слабомиелинизированной природой афферентных интероцептивных нейронов, что облегчает несинаптическую передачу сигналов по интероцептивным путям, особенно в путях блуждающего нерва и нейронных структур, лишенных гематоэнцефалического барьера. Мы предполагаем, что, непрерывно представляя состояние тела, спонтанно осознанные гомеостатические ощущения составляют основополагающий субстрат субъективности и основу для сознания. Эта идея опирается на наши предыдущие работы, которые основывают сознание на фундаментальной биологии, а не на высокоуровневом познании. Сознание обеспечивает адаптивные и защитные реакции, которые поддерживают гомеостаз и обеспечивают жизнь.

Данная статья является частью тематического выпуска «Эволюционные функции сознания».

1. Введение

Чувства — это осознанные переживания, возникающие из представления мозга о внутреннем состоянии тела [1–5]. Важным и фундаментальным классом чувств являются гомеостатические. Они спонтанно осознанны и возникают при значительных отклонениях от физиологического равновесия, будь то негативные (например, голод, жажда, гипоксия, лихорадка) или позитивные (например, насыщение, благополучие). Другие чувства, такие как эмоции (например, страх или возбуждение), представляют собой закономерное сочетание гомеостатических сдвигов в ответ на вызовы внутренней стабильности или возможности её улучшения (например, учащенное сердцебиение и метаболические потребности при встрече с хищником способствуют возникновению чувства страха).

Этот взгляд на феномен чувств подчеркивает первенство гомеостатических ощущений в архитектуре разума. То, что мы обычно называем «сознанием», можно описать как совокупность непрерывно протекающих физиологических событий с различными функциональными характеристиками: (i) спонтанно осознанные гомеостатические ощущения , описывающие текущее внутреннее состояние организма (и не должны смешиваться с эмоциями); (ii) восприятие внешнего мира и собственных движений в результате экстероцептивных и проприоцептивных процессов; (iii) размышления об этих восприятиях и связанные с ними воспоминания, включая рассуждения; и (iv) лингвистические переводы любого из вышеперечисленных компонентов. Гомеостатический компонент сознания представляет собой чувственный разум. Другие компоненты — экстероцептивный/проприоцептивный, рефлексивный и лингвистический — составляют то, что мы называем современным разумом.

© 2025 Авторы. Опубликовано Королевским обществом в соответствии с условиями лицензии Creative Commons Attribution http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/, которое разрешает неограниченное использование при условии указания автора и источника.

Machine Translated by Google

Важно отметить, что гомеостатический процесс восприятия принципиально отличается от других измерений сознания.
Оно служит непрерывным, спонтанно осознанным интерфейсом между собственно телом и нервной системой, закрепляя субъективность и обеспечивая основную основу для сознания.

Тот факт, что каждое гомеостатическое эмоциональное событие спонтанно известно организму (т.е. находится в сознании), предоставляет организму информацию, необходимую для регулирования и поддержания жизни. Если бы чувства не были спонтанно известны, они не смогли бы направлять адаптивные реакции, и их функциональная цель в управлении поведением была бы иной или даже отсутствовала бы.

Ключевым моментом здесь является тип нейронов, ответственных за подобные ощущения. Цель данной статьи — описать различные механизмы, посредством которых генерируются гомеостатические ощущения. Это приводит к описанию специфической физиологии, ответственной за интероцепцию — процесс, обеспечивающий бдительную гомеостатическую регуляцию и, следовательно, поддерживающий выживание.
Мы также исследуем, как интероцепция закладывает основы сознания, понимаемого здесь как адаптивное, непрерывное ощущение живого организма.

Как правило, аксоны нейронов, поддерживающих гомеостаз и аффект, лишены миелина. Эта особенность открывает им доступ к множеству физиологических процессов, недоступных миелинизированным нейронам, поддерживающим экстероцептивные, рефлексивные и лингвистические процессы. В отсутствие миелина нейроны, отвечающие за мир ощущений, анатомически и функционально способны напрямую взаимодействовать с окружающими структурами тела. Вместо классических и физиологически сложных синапсов, изолирующих нервную систему от окружающих структур тела, немиелинизированные нейроны полагаются на более простые физиологические механизмы, обеспечивающие эффективную коммуникацию между нервной системой и невральными структурами тела. В этой статье мы описываем такие структуры и процессы и приводим примеры основных физиологических механизмов, лежащих в основе генерации гомеостатических ощущений. Эти механизмы включают передачу объема (прямую химическую сигнализацию), эфаптическую связь, условия сигнализации, создаваемые отсутствием гематоэнцефалического барьера, и сигнализацию в блуждающем нерве — десятом черепном нерве, который передает интероцептивную информацию со всего тела в мозг (см. §4b). В каждом из этих механизмов собственно тело и нервная система сливаются, буквально скользя друг на друга. В результате, в то время как нейроны, поддерживающие экстероцептивные/рефлексивные и лингвистические процессы, помогают создавать эскиз и формировать образные паттерны, такие как те, которые генерируются зрением или слухом, нейроны, поддерживающие гомеостатические ощущения, непосредственно взаимодействуют со структурами тела и генерируют фактическую смесь сигналов от собственно тела и самих нейронов. Такой термин, как «смешивание», который мы вводим, представляется уместным для описания образования и природы этой своеобразной смеси. Вкратце, с физиологической точки зрения, у нас нет единого типа разума, а скорее два: чувственный разум, который непрерывно отражает состояние жизни внутри нашего организма, пока тот справляется со своими внутренними функциями и окружающим миром; и остальные репрезентативные процессы, основанные на экстероцепции, проприоцепции, размышлениях об обоих процессах и лингвистическом переводе соответствующих образов. Как уже отмечалось, мы предложили назвать этот последний процесс современным разумом из-за его более позднего эволюционного происхождения.

Особая физиология интероцепции поддерживает «аналоговую» сигнализацию наряду с преимущественно «цифровой» сигнализацией миелинизированных систем, участвующих в экстероцептивных и логических операциях более высокого порядка. Аналоговые системы передают информацию непрерывно — в виде вещественных сигналов, — в то время как цифровые системы делают это бинарно, используя дискретные состояния. Ранние вычислительные системы опирались на аналоговые конструкции из-за их гибкости, но цифровые системы в конечном итоге стали доминирующими благодаря своей скорости. Однако в последнее время энергетические затраты сложных цифровых систем — особенно по сравнению с чрезвычайной эффективностью мозга — возродили интерес к аналоговым подходам [6–8].

2. Цифровые, быстрые и надежные сигналы поддерживают современное мышление.

Экстероцептивные, рефлексивные и языковые процессы зависят от наличия миелинизированных нейронов и синапсов для быстрой, оптимальной и «шумоустойчивой» нейротрансмиссии. Помимо своих изолирующих свойств, которые увеличивают скорость и эффективность сигнала, миелин служит физическим барьером, защищая аксоны от внеклеточной среды и тем самым предотвращая непреднамеренную модуляцию со стороны соседних нервных и ненервных тканей [9,10]. Благодаря быстрой передаче сигналов по принципу «всё или ничего», миелин позволяет потенциалам действия функционировать как бинарные входные данные для цифровых вычислений, таких как те, которые описываются булевой логикой [11,12]. Миелинизированные цепи обрабатывают информацию в дискретных, чувствительных ко времени единицах, что максимизирует точность и снижает уровень шума.
Цифровая обработка происходит быстро и преобразует информацию посредством интеграции внутри цепей, что позволяет выполнять сложные логические вычисления [13,14]. Теоретическая нейронаука использовала параллели между цифровыми системами и дискретной нейронной сигнализацией для моделирования обработки информации в рефлексивных, экстероцептивных и лингвистических функциях. Как и в цифровых архитектурах, мозг организует поток информации иерархически через цепеподобные структуры, которые выполняют прогрессивные, чувствительные ко времени преобразования [15].
Миелинизация обеспечивает скорость, точность и синхронность, необходимые для такой высокоточной обработки, позволяя выполнять сложные функции, такие как язык, координация движений и абстрактное мышление [16–18]. Эти цифровые нейронные системы напоминают модели глубокого обучения, где дискретизированные сигналы проходят через многослойные сети, управляемые функциями активации.

В отличие от процессов в чувственном мозге, экстероцептивный, лингвистический и рефлексивный мозг полагаются на быструю, дискретную и высокоточную передачу сигналов. Таким образом, миелинизация и синаптическая передача имеют решающее значение для вычислительных процессов, поддерживающих рассуждения высшего порядка, язык и экстероцепцию, но не для интероцепции.

3. Аналогоподобные, непрерывные сигналы поддерживают эмоциональное мышление.

Процессы ощущений выделяются благодаря обширному взаимодействию с самим телом, примером которого является автономная висцеральная чувствительность от афферентных волокон блуждающего нерва [19,20]. Большинство афферентных интероцептивных нейронов блуждающего нерва слабо миелинизированы (Aδ-волокна).

Machine Translated by Google

или немиелинизированные (С-волокна) [21] и плотно обволакиваются шванновскими клетками в пучки Ремака, которые обходятся без отдельных миелиновых оболочек [22]. В отличие от миелина, эти структуры обеспечивают поддержку и способствуют регенерации, сохраняя при этом некоторый доступ аксонов к внеклеточной среде и обеспечивая прямую биохимическую связь с окружающей невральной тканью и соседними немиелинизированными клетками [9,23,24]. Отсутствие миелина и тесная близость клеток в интероцептивной системе создают бесшовный, сильно взаимосвязанный и динамичный интерфейс между интероцептивной системой и самим телом [25,26]. Немиелинизированные волокна позволяют нейронам участвовать в различных формах несинаптической сигнализации (НСЗ), включая химическую и электромагнитную перекрестную связь, таким образом, не завися от специализированных синапсов для передачи межнейронного сигнала.

В результате отсутствия аксональной миелиновой изоляции передача сигналов в интероцептивной системе происходит медленно, непрерывно и чувствительно к широкому спектру градуированных входных сигналов из внеклеточной среды, таких как окружающие химические вещества, выделяемые локально соседними нервными или ненервными тканями, а также сигналы, передаваемые на расстоянии через кровоток или спинномозговую жидкость [27,28].
Это резко контрастирует с логикой «всё или ничего» миелинизированных путей, которая ставит во главу угла скорость, точность и надежность [9,29]. Интероцептивная система обеспечивает непрерывное, диффузное и интегративное восприятие внутренних состояний организма [25,30] — истинное общение нервной системы со своим собственным телом. Медленная и непрерывная интеграция информации во времени в интероцептивной системе зависит от аналоговой сигнализации. В аналоговых системах информация не строго дискретизируется в бинарные паттерны, такие как импульсы. Вместо этого она представляется посредством непрерывных, динамических и градуированных сигналов. Это обеспечивает стабильное восприятие, предоставляя системе надежный, адаптивный мониторинг информации [31].

Аналоговые вычисления, как в информатике, так и в биологии, отдают предпочтение адаптивности и непрерывности, а не точности и скорости [32]. Эта постоянно адаптирующаяся информация описывает ядро интероцептивных операций, которые постоянно отслеживают градуированную информацию для генерации непрерывных, динамических представлений тела в реальном времени. Но как именно этот прямой нейронно-невральный интерфейс приводит к аналоговой обработке? Ответ содержится в совокупности процессов, которые мы обсудим в следующем разделе.

Интенсивная миелинизация нейронных путей в современном мозге ограничивает модуляцию и интеграцию информации синапсами, что способствует цифровой обработке, хотя небольшая часть нейронов остается немиелинизированной, что позволяет в отдельных случаях использовать аналоговую сигнализацию. Вероятно, цифровая нейронная сигнализация эволюционировала из аналоговых систем, пожертвовав непрерывностью и вычислительной сложностью ради большей скорости проведения и надежности обработки информации в богатой, быстро меняющейся и неопределенной среде.

4. Механизмы несинаптической сигнализации (a)

Нейробиология несинаптической сигнализации

(i) Объёмная передача

Миелин действует как изолирующий барьер, повышающий эффективность передачи сигнала и обеспечивающий сальтаторную проводимость сигнала, когда электрические сигналы перескакивают от одного перехвата Ранвье к другому [33]. Ограничивая ионный обмен этими перехватами, миелин поддерживает целостность аксона, одновременно снижая проницаемость аксона для молекул и агентов, присутствующих во внеклеточной среде [25,34,35]. После того, как потенциал действия запускается в аксонном холмике, миелин способствует его быстрому и энергоэффективному распространению по цепи, в которую встроен нейрон [36]. Хотя внешние факторы все еще могут влиять на нейронную активность в перехватах Ранвье, миелин резко снижает модуляцию сигнала вдоль аксона, обеспечивая высокоточную передачу.

Напротив, немиелинизированные и слабомиелинизированные аксоны лишены этого барьера и подвергаются воздействию веществ, присутствующих в их внеклеточной среде. Это делает их более восприимчивыми к окружающим внеклеточным химическим веществам и позволяет им участвовать в альтернативных формах нейронной коммуникации, выходящих за рамки типичной синаптической передачи — несинаптической сигнализации (НСЗ). Например, эти аксоны могут участвовать в объемной передаче. Вместо того чтобы ограничиваться быстрой, точечной передачей сигналов, эти нейроны динамически взаимодействуют со своей средой, интегрируя физиологические сигналы из близлежащих нервных и ненервных тканей. Это позволяет осуществлять более непрерывную, градуированную передачу сигнала [24].

Структурные и функциональные различия между миелинизированными и немиелинизированными нейронами выявляют принципиально разные методы обработки информации в головном мозге. Миелинизированные аксоны, практически изолированные от окружающей среды своей изоляцией, полагаются на высокоскоростную, высоколокализованную синаптическую передачу, тогда как немиелинизированные или слабомиелинизированные аксоны используют дополнительные альтернативные сигнальные пути, которые отдают предпочтение непрерывной и широкой интеграции, а не эффективности и скорости.

Разнообразные нейронные специализации и структуры способствуют этим альтернативным путям NSS в немиелинизированных цепях. Например, в блуждающем нерве аксоны плотно упакованы в пучки Ремака [22]. Это облегчает межаксональные взаимодействия и способствует передаче объема, которая критически зависит от расстояния [24]. Кроме того, варикозные расширения аксонов — утолщения вдоль длины немиелинизированных аксонов — действуют как центры для восприятия синаптического высвобождения вдоль аксонов, участвуя в передаче объема и модуляции сигнала вдоль аксона. Наличие высокоаффинных рецепторов на этих нейронах еще больше подчеркивает их способность непрерывно обнаруживать и реагировать на молекулы в низких концентрациях во внеклеточном пространстве, укрепляя их роль в динамическом аналоговом восприятии, а не в цифровой сигнализации по принципу «все или ничего» [37]. Например, передача сигнала в объеме может позволить немиелинизированным аксонам генерировать или усиливать субпороговые деполяризации, которые слишком слабы, чтобы вызвать возбуждение, но могут распространяться вдоль аксона, модулировать высвобождение нейромедиаторов градуированным, аналоговым образом и влиять на последующие импульсы.
Следовательно, некоторые нейроны могут передавать как аналоговые, так и цифровые сигналы, что ставит под сомнение представление об аксонах как о чисто цифровых каналах [31,38,39]. Таким образом, субпороговые деполяризации обеспечивают эффективный способ передачи информации непрерывным и аналоговым образом, не требуя исключительно преобразования в дискретные коды на основе импульсов, такие как кодирование скорости, которое широко распространено в миелинизированных нейронах. Могут существовать и другие неидентифицированные альтернативные механизмы, посредством которых немиелинизированные нейроны передают информацию.

Machine Translated by Google

Важным аспектом в изучении несинаптических систем является роль фармакокинетики несинаптических соединений. Определение периода полураспада и диапазона диффузии этих молекул во внеклеточном пространстве имеет ключевое значение для понимания их несинаптической активности.
Некоторые могут преодолевать лишь минимальные расстояния, тогда как другие могут преодолевать большие расстояния в течение длительных периодов времени — некоторые даже могут транспортироваться по всему организму через кровь и спинномозговую жидкость [40,41]. Еще одним важным аспектом является кинетика и чувствительность высокоаффинных несинаптических рецепторов вдоль немиелинизированных аксонов.

Этот прямой нейро-нейронный интерфейс лежит в основе интероцепции. Он позволяет нейронам непрерывно интегрировать широкий спектр различной химической информации, не полагаясь исключительно на специализированные синаптические структуры.

Несмотря на значительное влияние NSS на передачу сигналов, лишь немногие исследования охарактеризовали задействованные молекулы. До сих пор электрофизиологические эксперименты подтвердили, что аденозинтрифосфат (АТФ) [42], γ-аминомасляная кислота (ГАМК) [43], серотонин [44–47], ацетилхолин [48], вазопрессин [49] и капсаицин [50] участвуют в работе блуждающего нерва. Более глубокое нейробиологическое понимание этих соединений, их рецепторов и аналоговой сигнализации, которую они поддерживают в интероцептивной системе, могло бы переосмыслить наше представление о нейронной коммуникации и раскрыть всю сложность интероцепции. Признание NSS как фундаментального способа прямой связи мозга и тела имеет важное значение для продвижения нашего понимания самой интероцепции и субъективного осознания/сознания (см. §5) [3,51].

(ii) Эфаптическая связь

В плотно упакованных пучках немиелинизированных или слабомиелинизированных нейронов — таких, как в блуждающем нерве — электромагнитные поля, генерируемые одним или несколькими нейронами, могут влиять на активность нейронов вблизи друг друга посредством эфаптической связи [52]. Этот процесс происходит на нескольких уровнях — от формирования распределения ионов до модуляции мембранных потенциалов и обеспечения пространственно-временной синхронности в нейронных цепях [53]. Такая НСС поддерживает сложную, градуированную, аналоговую обработку в различных временных масштабах, отличных от цифровых вычислений, обнаруженных в традиционных миелинизированных цепях, участвующих в экстероцепции, познании и языке [52,54,55].
Эфаптическая связь была продемонстрирована in vitro и in vivo , а также широко изучена in silico в плотно упакованных или в немиелинизированных областях мозга [53,56,57].

Интероцептивная система обладает всеми атрибутами, необходимыми для эфаптических взаимодействий. Таким образом, вполне вероятно, что эфаптические взаимодействия могут обеспечивать непрерывную, градуированную нейросенсорную стимуляцию, поддерживающую сложные аналоговые паттерны нейронной активации, необходимые для восприятия внутреннего состояния в реальном времени и построения карт самосознания в стволе головного мозга. Необходимы дальнейшие исследования для подтверждения наличия эфаптической сигнализации в интероцептивной системе и уточнения ее роли в аффективных процессах.

(iii) Фенестрации гематоэнцефалического барьера

Помимо прямой клеточной нейро-невральной тканевой связи между нервной и ненервной тканями, интероцептивная система состоит из специализированных центральных областей, непосредственно контактирующих с сосудистой системой головного мозга. Как правило, сосудистая система головного мозга герметизирована эндотелиальными клетками, которые строго регулируют проникновение агентов, переносимых кровью, защищая большую часть мозга от патогенов и сохраняя его сложный химический баланс. Однако некоторые области, известные как околожелудочковые органы (ОЖО), лишены этого барьера и обеспечивают свободный обмен между кровью и нервной тканью [58]. Хотя эти фенестрации делают эти области — и мозг — уязвимыми, они позволяют быстро обнаруживать критически важные молекулы (например, гормоны, токсины и нейромодуляторы).

Многие центральные операционные области (ЦВО), включая область постеремы, субфорникальный орган и срединное возвышение, тесно связаны с центральными интероцептивными областями, такими как ядро одиночного тракта, дугообразное ядро и парабрахиальное ядро [26,59]. Область постеремы обнаруживает токсины, переносимые кровью, и может вызывать рвоту, чтобы предотвратить дальнейшее всасывание токсинов; субфорникальный орган определяет уровень солей в крови и посылает сигналы гипоталамусу для регулирования функции почек с целью восстановления водного баланса [60]; срединное возвышение служит нейро-ненейронным интерфейсом для нейроэндокринной сигнализации [61].

Таким образом, ЦВО служат местами непрерывного центрального мониторинга внутренних состояний, обеспечивая эффективную гомеостатическую регуляцию. посредством прямого взаимодействия — смешения — между нейронными и ненейронными системами [62].

(б) Уникальные особенности системы блуждающего нерва

Интероцептивная система состоит из афферентных путей, центральных центров обработки и эфферентных систем управления. Ключевые афферентные пути включают блуждающий нерв и спинной мозг, в частности пластинку I, которые передают сенсорные сигналы от внутренних органов через специализированные рецепторы. Кроме того, структуры, включая центральные обонятельные тракты и энтеральную нервную систему, также вносят вклад в интероцептивную систему, передавая внутреннюю сенсорную информацию, интегрируясь периферически с афферентными путями или центрально в рамках центров обработки [19,63]. Блуждающий нерв и спинной мозг также содержат эфферентные ветви управления для поддержания внутреннего гомеостаза и реагирования на физиологические нарушения. Вместе они воспринимают внутренние условия, поддерживают гомеостаз и строят динамические, непрерывные карты организма [30]. Хотя интероцептивную систему можно разделить на отдельные ветви, структуры и пути, она остается глубоко взаимосвязанной, участвуя в обширной периферической и центральной коммуникации и в конечном итоге порождая чувственный разум.

Блуждающий нерв (черепной нерв X), от латинского «блуждающий нерв», иннервирует практически всю «внутреннюю среду» (milieu intérieur), термин, введенный французским физиологом Клодом Бернаром для обозначения нашего физиологического внутреннего пространства. Правая и левая ветви блуждающего нерва берут начало в стволе головного мозга от ядра одиночного тракта (NTS) продолговатого мозга и проецируются по всему телу, образуя многочисленные связи с жизненно важными внутренними органами, такими как сердце, легкие, пищевод, желудок, кишечник, печень, желчный пузырь, иммунные ткани и части толстой кишки [64,65]. Будучи основным нервом парасимпатической нервной системы, он регулирует непроизвольные функции, включая сердечные, дыхательные, пищеварительные и иммунные процессы.

Machine Translated by Google

Тем не менее, блуждающий нерв преимущественно сенсорный; 80% его волокон являются афферентными и 20% эфферентными [66], что позволяет ему как воспринимать , так и регулировать гомеостаз. Афферентные сенсорные нейроны непрерывно воспринимают внутренние состояния, используя специализированные трансдукционные структуры, такие как механорецепторы и хемосенсоры [26] (таблица 1), а затем проецируются в центральную часть ядра одиночного тракта (ЯЯТ). У млекопитающих около 80% волокон блуждающего нерва немиелинизированы, а остальные слабо миелинизированы [25,85]. Как отмечалось ранее, аксоны организованы в пучки Ремака, что приводит к чрезвычайно близкому расположению составляющих волокон. Все эти особенности облегчают НСС и обеспечивают непрерывный и бесшовный нервно-невральный интерфейс [86].

Афферентные волокна блуждающего нерва представляют собой псевдоуниполярные нейроны с периферической ветвью, которая воспринимает сенсорные стимулы, и центральной ветвью, проецирующей в ядро одиночного тракта (ЯЯТ). Их клеточные тела расположены в узловом ганглионе или яремном ганглионе, где сходятся периферические аксоны от внутренних органов, прежде чем продолжить движение к центру ствола головного мозга.

Интероцептивная система состоит из различных путей с обширным перекрестным взаимодействием на разных уровнях. Например, блуждающий нерв получает прямой входной сигнал от определенных ЦВО, таких как area postrema [59], но не зависит от периферических связей со спинным мозгом [87]. Вместо этого спинномозговые реципиентные области в стволе головного мозга и коре головного мозга тесно взаимосвязаны с центральными целевыми областями блуждающего нерва [30]. Почему природа допустила такое разделение? Вероятный ответ кроется в структурной и функциональной специализации. Спинной мозг в основном передает сигналы, связанные с болью, температурой и повреждением тканей — часто через симпатическую нервную систему, — в то время как блуждающий нерв передает «сигналы физиологического диапазона» от внутренних органов, в основном связанные с парасимпатическими функциями [26]. Вкратце, кажется, что блуждающий нерв в основном передает сигналы физиологического диапазона — и, следовательно, участвует в физиологической регуляции, — тогда как пути спинного мозга связаны с чувствительными ко времени сигналами тревоги, связанными с патологическими состояниями. Необходимы дальнейшие исследования для уточнения функциональных различий между различными путями интероцептивной системы [26,58].

По мере того, как блуждающие аксоны поднимаются к стволу головного мозга, они поддерживают «соль-перец» организацию, сохраняя структуру интероцептивных сигналов, одновременно обеспечивая обширную кросс-модальную NSS [88]. Эти входы сходятся в NTS продолговатого мозга, где они систематически картируются для формирования детального представления внутренних органов [89] и впоследствии повторно представляются в висцеральных картах островковой коры [30]. Таким образом, NTS служит первым центральным узлом для самопредставления, подчеркивая решающую роль ствола головного мозга в процессе формирования «самосознания» и сознания. Это бросает вызов преобладающим взглядам, которые приписывают сознание активности корковых областей более высокого порядка, в частности островковой коры, или общей сложности корковых взаимодействий [90,91]. Вместо этого, мы отдаем предпочтение ориентированной на ствол головного мозга точке зрения, которая рассматривает сознание как часть нейробиологического процесса, направленного на гомеостатическую регуляцию, укорененного в интероцепции и в структурах ствола головного мозга более низкого порядка.

Хотя доступ к блуждающему нерву затруднен, его жизненно важная роль в гомеостазе сделала его объектом современных исследований и клинического интереса. Неинвазивные терапевтические стратегии, включая стимуляцию блуждающего нерва, подтвердили его роль в сердечно-сосудистой, дыхательной, иммунной и пищеварительной функциях, а также в купировании боли [66,92–94]. Эти вмешательства показали свою эффективность в лечении нейропсихиатрических расстройств, включая депрессию и тревогу. Следует отметить, что нисходящая регуляция гомеостаза также может влиять на настроение, чувства и, следовательно, на состояние сознания [95].

Блуждающий нерв играет ключевую роль в интероцепции, обладая уникальной анатомией и связями, обеспечивающими непрерывную, градуированную и реальную связь с телом. Соединяясь с ядром одиночного тракта (ЯЯ), он формирует динамические карты внутренней среды, поддерживая непрерывное представление организма как основного субстрата для сознания. Хотя блуждающий нерв не является единственным интероцептивным афферентным путем, он играет фундаментальную роль в картировании внутренних состояний. Понимание того, как его афферентные нейроны собирают, передают и интегрируют информацию, важно для выяснения того, как гомеостатические ощущения поддерживают процесс сознания.

5. Адаптивное преимущество сознания

(а) Интероцептивные ощущения поддерживают непрерывность сознательного опыта.

Наша концепция сознания предполагает, что непрерывный поток спонтанно осознанных интероцептивных ощущений способен отражать текущее состояние тела, формируя де-факто основу для непрерывного ощущения себя. Интероцептивные ощущения лежат в основе чувства непосредственной принадлежности тела организма.

В отличие от этого, экстероцепция описывает мир, находящийся вне тела, включая произвольные движения, которые мы совершаем в этом внешнем мире, предоставляя таким образом информацию об окружающей среде, а не о самом себе. За исключением взгляда на себя в зеркало или на собственное тело, регистрируемые ею свойства не являются составляющими самосознания. Экстероцептивные ощущения носят эпизодический и событийный характер, характеризуются дискретной, целенаправленной, быстрой и четко определенной передачей сигналов, типичными особенностями обработки цифровых сигналов, что позволяет эффективно сканировать неопределенную и в значительной степени неизвестную среду.

Аналогичным образом, когнитивные и лингвистические процессы описывают мир посредством вычислений и моделирования, генерируя высокоуровневые выводы, образы и повествования на основе информации более низкого уровня. Хотя они бесценны для абстрактного мышления, планирования и коммуникации, они не являются непосредственно необходимыми для поддержания целостности личности в каждый конкретный момент времени. В отличие от интероцепции, они не закрепляют телесное единство; вместо этого они его развивают.

Таким образом, мы предполагаем, что чувственный разум является основой, на которой могут функционировать экстероцепция, познание и язык, и в конечном итоге обеспечивать собственно сознание. Спонтанно осознанные интероцептивные, гомеостатические ощущения являются основой субъективности. Собственно сознание является результатом сочетания субъективности с экстероцептивными, когнитивными и лингвистическими процессами, составляющими современный разум.

Для исследования различных аспектов интероцепции необходимы мультимодальные задачи [96]. Более глубокое понимание внутренней структуры интероцептивной системы может помочь прояснить, как конкретные компоненты приводят к различным аффективным состояниям. Хотя в этой области уже начата некоторая работа [97–99], необходимы дальнейшие исследования.

Machine Translated by Google

Таблица 1. Основные сенсорные рецепторы в афферентных волокнах блуждающего нерва: функция и анатомическое расположение. Афферентные нейроны интероцептивной системы передают сигналы самых разных типов. информации для построения динамических карт внутренней среды.

сенсорные рецепторы	функция	анатомические области
механорецепторы	обнаружение растяжения внутренних	кишечник [67], сердечно-сосудистая система [68], легкие [69] и т. д.
хеморецепторы	органов мониторинг химических сигналов (например, pCO_2, pH, кислород, инсулин и глюкоза) для регулирования химических процессов гомеостаз	мышцы [70], печень [71], жировая ткань [72], почки [73], мозг [74], сердечно-сосудистая система [75], кишечник [76] и т. д.
метаборецепторы	воспринимать продукты метаболизма (например, лактат и АТФ) для сигнализирует об утомлении мышц и потребности в энергии.	скелетные мышцы [77], соединительная ткань [78] и т. д.
терморецепторы	измерить внутреннюю температуру	глубокие соматические ткани [79], кишечник [80] и т. д.
ноцицепторы	выявляет висцеральную боль, раздражение и воспаление.	пищевод [81], легкие [81], сердечно-сосудистая система [82] и т. д.
осморецепторы	монитор осмоляльности	кишечник [83], печень [84] и т. д.

(б) Сознание обеспечивает всестороннюю гомеостатическую регуляцию.

Компонент субъективности в сознании служит очевидной эволюционной цели: порождать спонтанное чувство собственного «я» и принадлежности.
Это мотивирует коррекцию гомеостатических нарушений, угрожающих продолжению жизни (например, голод, боль), а также
с использованием отклонений, которые обещают поддержание и продление жизни (например, здоровья). Сочетание
В организме человека, посредством нервной системы, происходит преобразование нарушений гомеостаза, таких как гипогликемия, повреждение тканей или
Изменения осмоляльности приводят к непрерывным и осознанным ощущениям: голоду, боли и жажде, соответственно. Такие ощущения
передают важную информацию о внутреннем состоянии организма, вызывая сложные нейронные реакции, которые задействуют внешние факторы.
окружающая среда и восстановить баланс. Например, субъективное ощущение болезни в ответ на инфекцию возникает спонтанно, как
Это сигнал о нарушении внутреннего гомеостаза. Далеко не эпизодическое, это устойчивое и непрерывное состояние осознания, занимающее...
На переднем плане сознания до тех пор, пока инфекция не будет устранена и гомеостаз не будет восстановлен. Его интенсивность отражает тяжесть заболевания.
Нарушение: чем сильнее инфекция, тем сильнее ощущаемый дисбаланс — ощущение носит градационный характер. Плохое самочувствие — это диффузное, мультимодальное
переживание, формируемое обширным взаимодействием между интероцептивными путями. Энергия угасает, температура тела повышается, и
Широко распространенный телесный дискомфорт вынуждает человека, теперь осознающего нарушение гомеостаза, принять корректирующие меры.
и защитных реакций.

Поскольку ядра ствола головного мозга, отвечающие за интероцепцию, в значительной степени консервативны у разных видов [100–102], они обеспечивают
Ценная филогенетическая возможность для изучения сознания. У приматов интеграция интероцептивных областей ствола головного мозга.
Благодаря когнитивным функциям высшего порядка формируются формы сознания, обусловленные не только чувствами, но и повествованием.
Рассуждение и память — раскрывая континуум сознательного опыта.

6. Сравните с другими теориями сознания.

В отличие от таких теорий, как глобальное нейронное рабочее пространство (GNW) [103,104], интегрированная теория информации (IIT) [105] и
мысли высшего порядка (HOT) [106], мы предполагаем, что интероцептивные, гомеостатические ощущения являются основополагающим субстратом
сознание. Мы признаем, что подобные концептуальные модели дают ценное представление о богатстве и структуре сложного сознания.
состояния — особенно у людей — по мере того, как расширенные информационные и когнитивные способности обогащают опыт. Однако мы считаем, что
даже высокоинтегрированные системы нуждаются в объединяющем репрезентативном якоре — гомеостатических чувствах и чувственном «я».
Сознание должно возникнуть.

7. Искусственный интеллект и естественный интеллект

В настоящее время искусственный интеллект (ИИ) превосходно справляется с воспроизведением архитектуры и обработки экстероцептивных, когнитивных и
лингвистические системы, но им сложно уловить динамику интероцептивной обработки. Большинство нейронных сетей основаны на дискретных,
быстрое и точное обучение по принципу «стимул-реакция», тогда как чувственный разум работает в различных временных масштабах, интегрируя медленные процессы.
непрерывная и градуированная информация [107]. Хотя цифровая сигнализация иногда может создавать аналоговое поведение посредством
Этот метод, использующий сложные — и зачастую дорогостоящие — рекурсивные вычисления, не в полной мере отражает принципиально аналоговый характер работы мозга.
Недавние исследования в области теоретической нейронауки, программного обеспечения и электротехники начинают обращать эту тенденцию вспять за счет включения
аналоговых функций. Убедительным примером является появление «нейроморфных устройств» — аппаратного обеспечения, предназначенного для эмуляции
биологических процессов. Среди них выделяются «мемристорные» системы, обладающие способностью сохранять память о предшествующих сигналах, влияющих на
будущие вычисления будут выполняться таким образом, чтобы имитировать нейронное обучение и отражать функцию подпороговых потенциалов в мозге.
[7]. Обширная, аналогоподобная межнейронная коммуникация, лежащая в основе интероцепции в различных временных масштабах, требует
Для учета нелинейностей и многомерной обработки данных требуются более совершенные модели. Однако эти усилия становятся все более дорогостоящими.
традиционные цифровые системы.

Machine Translated by Google

Многие архитектуры ИИ испытывают трудности с учетом непрерывного самоконтроля организма, где избыточность, адаптивность и медленная интеграция определяют физиологическую регуляцию. Современный ИИ плохо подходит для моделирования интероцептивных механизмов, которые лежат в основе гомеостатических ощущений и сознания.

8. Заключение

Интероцептивная нервная система функционирует с использованием принципиально иных механизмов обработки информации по сравнению с экстероцептивной, когнитивной и лингвистической системами. Первая в основном опирается на аналоговые процессы, которые приводят к созданию непрерывных и адаптивных карт внутренней среды в реальном времени, тогда как вторая преимущественно полагается на быструю, точную и точечную передачу сигналов, чувствительную ко времени.

Мы утверждаем, что эти различия в передаче сигналов возникают из-за различных нейробиологических и анатомических особенностей. Низкая миелинизация афферентных интероцептивных нейронов обеспечивает обширную несинаптическую передачу сигналов по всем интероцептивным путям, особенно в плотно связанных аксонах блуждающего нерва. Ключевые интероцептивные органы, лишенные гематоэнцефалического барьера, позволяют осуществлять прямую связь между интероцептивной нервной системой и самим телом. Эти особенности создают бесшовный интерфейс между мозгом и телом — по сути, смешанный, взаимосвязанный интерфейс — порождая динамические и непрерывные карты внутренней среды в реальном времени, которые лежат в основе гомеостатической регуляции и составляют субъективность, основу сознания. Сознание выполняет адаптивную функцию, позволяя спонтанно ощущать отклонения гомеостаза и позволяя организму координировать сложные взаимодействия с окружающей средой — направляемые экстероцепцией и процессами более высокого порядка — для восстановления или использования гомеостаза.

Сложности интероцептивной сигнализации в значительной степени отсутствуют в современных разработках искусственного интеллекта, что указывает на фундаментальный разрыв между процессами искусственного и естественного интеллекта. Аналоговая сигнализация часто игнорируется в вычислительной нейробиологии, это слепое пятно, которое часто приводит к неэффективным алгоритмам, вдохновленным работой мозга, ограниченному нейроморфному дизайну и узкому вычислительному описанию когнитивных процессов высшего порядка [108]. Хотя существенный прогресс уже достигнут, полная вычислительная сложность человеческого мозга остается невоспроизводимой с помощью современных технологий.

Доступность данных. В данной статье отсутствуют дополнительные данные.

Заявление об использовании ИИ. При создании данной статьи мы не использовали технологии, основанные на искусственном интеллекте.

Вклад авторов. AD: разработка концепции, привлечение финансирования, исследование, методология, администрирование проекта, научное руководство, написание — рецензирование и редактирование; JS: разработка концепции, исследование, методология, написание — первоначальный вариант, написание — рецензирование и редактирование.

Оба автора дали окончательное разрешение на публикацию и согласились нести ответственность за проделанную работу.

Заявление о конфликте интересов. Мы заявляем, что у нас нет конфликта интересов.

Ссылки

1. Дамасио А., Дамасио Х. 2023. Чувства — источник сознания. Нейронные вычисления. 35, 277–286. (doi:10.1162/neco_a_01521)

2. Дамасио А., Дамасио Х. 2022. Гомеостатические чувства и биология сознания. Brain 145, 2231–2235. (doi:10.1093/brain/awac194) 3. Карвалью Г.Б., Дамасио А. 2021 Интероцепция и происхождение чувств: новый синтез. BioEssays 43, e2000261. (doi:10.1002/bies.202000261)

4. Дамасио А., Дамасио Х. 2024. Ощущение, чувство и сознание. Phil. Trans. R. Soc. B 379, 20230243. (doi:10.1098/rstb.2023.0243)

5. Дамасио А.Р. 2010. «Самосознание приходит на ум: конструирование сознательного мозга». Нью-Йорк, штат Нью-Йорк: Pantheon Books. См. http://archive.org/details/selfcomestomindc0000dama.

6. Gao B et al. 2022 Аналоговые вычисления на основе мемристоров для локализации звука, вдохновленной работой мозга, с обучением на месте. Nat. Commun. 13, 2026. (doi:10.1038/s41467-022-29712-8)

7. Yang JJ, Strukov DB, Stewart DR. 2013 Мемристорные устройства для вычислений. Nat. Nanotechnol. 8, 13–24. (doi:10.1038/nnano.2012.240)

8. Ся Ц., Ян Дж.Дж. 2019. Мемристорные перекрестные матрицы для вычислений, вдохновленных работой мозга. Nat. Mater. 18, 309–323. (doi:10.1038/s41563-019-0291-x)

9. Филдс Р.Д. 2014. Миелин — больше, чем просто изоляция. Science 344, 264–266. (doi:10.1126/science.1253851)

10. Stadelmann C, Timmler S, Barrantes-Freer A, Simons M. 2019 Миелин в центральной нервной системе: структура, функция и патология. Physiol. Rev. 99, 1381–1431. (doi:10.1152/physrev.00031.2018)

11. Goldental A, Guberman S, Vardi R, Kanter I. 2014. Вычислительная парадигма для динамических логических вентилей в нейронной активности. Front. Comput. Neurosci. 8, 52. (doi:10.3389/fncom.2014.00052)

12. Koren V, Bondanelli G, Panzeri S. 2023 Вычислительные методы для изучения обработки информации в нейронных цепях. Comput. Struct. Biotechnol. J. 21, 910–922. (doi:10.1016/j.csbj.2023.01.009)

13. Фридрих Р.М., Фридеричи А.Д. 2013. Математическая логика в человеческом мозге: семантика. PLoS One 8, e53699. (doi:10.1371/journal.pone.0053699)

14. Маккалок У. С., Питтс У. 1943. Логическое исчисление идей, имманентных нервной деятельности. Bull. Math. Biophys. 5, 115–133. (doi:10.1007/BF02478259)

15. Collins DP, Anastasiades PG, Marlin JJ, Carter AG. 2018. Взаимные цепи, связывающие префронтальную кору с дорсальными и вентральными ядрами таламуса. Neuron 98, 366–379. (doi:10.1016/j.нейрон.2018.03.024)

16. Noori R, Park D, Griffiths JD, Bells S, Frankland PW, Mabbott D, Lefebvre J. 2020. Зависимая от активности миелинизация: глиальный механизм осцилляторной самоорганизации в крупномасштабных процессах. сети головного мозга. Труды Национальной академии наук США 117, 13227–13237. (doi:10.1073/pnas.1916646117)

17. Calmus R, Wilson B, Kikuchi Y, Petkov CI. 2020. Структурированная обработка последовательностей и комбинаторное связывание: нейробиологически и вычислительно обоснованные гипотезы. Phil. Trans. R. Soc. B 375, 20190304. (doi:10.1098/rstb.2019.0304)

18. Никель М., Гу Ч. 2018. Регуляция миелинизации центральной нервной системы в высших функциях головного мозга. Neural Plast. 2018, 6436453. (doi:10.1155/2018/6436453)

19. Chen WG et al. 2021. Новая наука об интероцепции: восприятие, интеграция, интерпретация и регулирование сигналов внутри себя. Trends Neurosci. 44, 3–16. (doi:10.1016/j.tins.2020.10.007)

Machine Translated by Google

20. Quigley KS, Kanoski S, Grill WM, Barrett LF, Tsakiris M. 2021 Функции интероцепции: от регулирования энергии до опыта самопознания. Trends Neurosci. 44, 29–38. (doi:10.1016/j.tins.2020.09.008)

(doi:10.1016/B978-0-12-805353-9.00018-8)

22. Харти Б.Л., Монк К.Р. 2017. Раскрывая недооцененное: последние достижения в биологии шванновских клеток Ремака. Curr. Opin. Neurobiol. 47, 131–137. (doi:10.1016/j.conb.2017.10.003)

23. Griffin JW, Thompson WJ. 2008 Биология и патология немиелинизирующих шванновских клеток. Glia 56, 1518–1531. (doi:10.1002/glia.20778)

24. Vizi E, Fekete A, Karoly R, Mike A. 2010 Несинаптические рецепторы и транспортеры, участвующие в функциях головного мозга и являющиеся мишенями для лекарственной терапии. Br. J. Pharmacol. 160, 785–809. (doi:10.1111/j.1476-5381.2009.00624.x)

25. Дамасио А., Карвалью Г.Б. 2013. Природа чувств: эволюционное и нейробиологическое происхождение. Nat. Rev. Neurosci. 14, 143–152. (doi:10.1038/nrn3403)

26. Ван РЛ, Чан РБ. 2024. Кодирующая логика интероцепции. Annu. Rev. Physiol. 86, 301–327. (doi:10.1146/annurev-physiol-042222-023455)

27. Fuxe K et al. 2007 От картирования Гольджи-Кахаля к характеристике нейронных сетей на основе передатчиков, что приводит к двум режимам мозговой коммуникации: организации связей и объемная передача. Brain Res. Rev. 55, 17–54. (doi:10.1016/j.brainresrev.2007.02.009)

28. Мюнцберг Х., Моррисон К. Д. 2015. Структура, продукция и передача сигналов лептина. Метаболизм 64, 13–23. (doi:10.1016/j.metabol.2014.09.010)

29. Морелл П., Нортон У.Т. 1980 Myelin. Scient. Am. 242, 88–90. (doi:10.1038/scientificamerican0580-88)

30. Крейг А.Д. 2002. Как вы себя чувствуете? Интероцепция: ощущение физиологического состояния тела. Nat. Rev. Neurosci. 3, 655–666. (doi:10.1038/nrn894)

31. Debanne D, Bialowas A, Rama S. 2013 Каковы механизмы аналоговой и цифровой сигнализации в мозге? Nat. Rev. Neurosci. 14, 63–69. (doi:10.1038/nrn3361)

32. Блок Ф.Е. 1987. Теория аналоговых и цифровых компьютеров. Int. J. Clin. Monit. Comput. 4, 47–51. (doi:10.1007/BF02919574)

33. Тасаки И. 1939 Электросальтаторная передача нервного импульса и влияние наркоза на нервное волокно. Am. J. Physiol. Legacy Content 127, 211–227. (doi:10.1152/ajplegacy.1939.127.2.211)

34. Жиро Ж.А., Пелеш Э. 2002. Разработка узлов Ранвье. Курс. Мнение. Нейробиол. 12, 476–485. (doi:10.1016/s0959-4388(02)00370-7)

35. Mather M. 2025 Автономная дисфункция при нейродегенеративных заболеваниях. Nat. Rev. Neurosci. 26, 276–292. (doi:10.1038/s41583-025-00911-8)

36. Хаксли А.Ф., Штампели Р. 1949. Доказательства сальтаторной проводимости в периферических миелинизированных нервных волокнах. J. Physiol. 108, 315–339. (doi:10.1113/jphysiol.1949.sp004335)

37. Визи Э.С. 2000 Роль высокоаффинных рецепторов и мембранных транспортеров в несинаптической коммуникации и действии лекарственных средств в центральной нервной системе. Фармакол. Обзор. 52, 63–89. (doi:10.1016/S0031-6997(24)01436-4)

38. Clark B, Häusser M. 2006 Нейронное кодирование: гибридная аналоговая и цифровая сигнализация в аксонах. Curr. Biol. 16, R585–R588. (doi:10.1016/j.cub.2006.07.007)

39. Мочизуки Ю., Шиномото С. 2014. Аналоговые и цифровые коды в мозге. Phys. Rev. E 89, 022705. (doi:10.1103/physreve.89.022705)

40. Fuxe K, Dahlström AB, Jonsson G, Marcellino D, Guescini M, Dam M, Manger P, Agnati L. 2010. Открытие центральных моноаминовых нейронов позволило обеспечить передачу объемного сигнала в проводящих путях. мозг. Прог. Нейробиология. 90, 82–100. (doi:10.1016/j.pneurobio.2009.10.012)

41. Fuxe K, Borroto-Escuela DO. 2016. Передача объема и рецептор-рецепторные взаимодействия в гетерорецепторных комплексах: понимание роли новых концепций для коммуникации в мозге. Neural Regen. Res. 11, 1220–1223. (doi:10.4103/1673-5374.189168)

42. Ирних Д., Бургсталер Р., Босток Х., Графе П. 2001. АТФ влияет как на аксоны, так и на шванновские клетки немиелинизированных С-волокон. Боль 92, 343–350. (doi:10.1016/s0304-3959(01)00277-9)

43. Браун Д.А., Марш С. 1978. Аксональные ГАМК-рецепторы в периферических нервных стволах млекопитающих. Brain Res. 156, 187–191. (doi:10.1016/0006-8993(78)90098-7)

44. Fueri C, Faudon M, Hery M, Hery F. 1984 Высвобождение серотонина из перикарионов в узловых ганглиях кошки. Brain Res. 304, 173–177. (doi:10.1016/0006-8993(84)90877-1)

45. Lacolley P, Owen JR, Sandock K, Lewis THJ, Bates JN, Robertson TP, Lewis SJ. 2006. 5-HT активирует афферентные клетки блуждающего нерва in vivo: роль рецепторов 5-HT2 и 5-HT3 . Neuroscience 143, 273–287. (doi:10.1016/j.neuroscience.2006.07.032)

46. Lacolley P, Owen JR, Sandock K, Lewis THJ, Bates JN, Robertson TP, Lewis SJ. 2006. Инъекции 5-HT в затылочную артерию могут напрямую активировать тела блуждающих нервов и Тела афферентных клеток языкоглоточного нерва у крысы. Нейробиология 143, 289–308. (doi:10.1016/j.neuroscience.2006.08.047)

47. Lang PM, Grafe P. 2007 Хемочувствительность немиелинизированных аксонов в изолированном блуждающем нерве желудка человека. Auton. Neurosci. 136, 100–104. (doi:10.1016/j.autneu.2007.05.001)

48. Палузье-Полиньян Б., Шамуэн М.К., Терно Ж.П. 1992. Соматическое высвобождение ацетилхолина в узловом ганглионе кролика. Eur. J. Neurosci. 4, 1123–1129. (doi:10.1111/j.1460-9568.1992.tb00139.x)

49. Gao X, Phillips PA, Widdop RE, Trinder D, Jarrott B, Johnston CI. 1992 Наличие функциональных рецепторов вазопрессина V1 в афферентных нейронах блуждающего нерва крысы. Neurosci. Lett. 145, 79–82. (doi:10.1016/0304-3940(92)90208-o)

50. Sauer SK, Bove GM, Averbeck B, Reeh PW. 1999. Компоненты периферических нервов крыс высвобождают пептид, связанный с геном кальцитонина, и простагландин E2 в ответ на болевые стимулы: Доказательства того, что нервные нервы являются ноцицепторами. Нейронаука 92, 319–325. (doi:10.1016/s0306-4522(98)00731-3)

51. Дамасио А., Дамасио Х. 2024. Гомеостатические ощущения и возникновение сознания. Журнал когнитивной нейронауки. 36, 1653–1659. (doi:10.1162/jocn_a_02119)

52. Анастассиу К.А., Кох К. 2015. Эфаптическая связь с эндогенной активностью электрического поля: зачем это нужно? Curr. Opin. Neurobiol. 31, 95–103. (doi:10.1016/j.conb.2014.09.002)

53. Han KS, Guo C, Chen CH, Witter L, Osorno T, Regehr WG. 2018 Эфаптическая связь способствует синхронной активации клеток Пуркинье мозжечка. Neuron 100, 564–578. (doi:10.1016/j.нейрон.2018.09.018)

54. Морено Кунья Дж., Корсо Дж., Бразил де Соуза, член парламента, Дос Сантос Лима Г.З. 2024 Может ли эфаптичность способствовать усложнению мозга? PLoS One 19, e0310640. (doi:10.1371/journal.pone.0310640)

55. Шехейтли Х., Джирса В.К. 2020. Математическая модель эфаптических взаимодействий в нейронных волоконных путях: может ли быть что-то большее, чем просто передача вдоль трактов? Netw. Neurosci. 4, 595–610. (doi:10.1162/netn_a_00134)

56. Бокил Х., Лаарис Н., Блиндер К., Эннис М., Келлер А. 2001. Эфаптические взаимодействия в обонятельной системе млекопитающих. J. Neurosci. 21, RC173. (doi:10.1523/jneurosci.21-20-j0004.2001)

57. Meyer RA, Raja SN, Campbell JN. 1985. Связывание активности потенциала действия между немиелинизированными волокнами в периферическом нерве обезьяны. Science 227, 184–187. (doi:10.1126/наука.3966152)

58. Berntson GG, Khalsa SS. 2021 Нейронные цепи интероцепции. Trends Neurosci. 44, 17–28. (doi:10.1016/j.tins.2020.09.011)

59. van de Lisdonk D, Li B. 2024 Area postrema: критический медиатор взаимодействия мозга и тела. Genes Dev. 38, 793–797. (doi:10.1101/gad.352276.124)

60. Anderson JW, Washburn DLS, Ferguson AV. 2000 Внутренняя осмочувствительность нейронов субфорникального органа. Neuroscience 100, 539–547. (doi:10.1016/s0306-4522(00)00313-4)

61. Инь В., Гор АС. 2010. Срединное возвышение гипоталамуса и его роль в репродуктивном старении. Ann. NY Acad. Sci. 1204, 113–122. (doi:10.1111/j.1749-6632.2010.05518.x)

62. Armocida D, Pesce A, Paternò G, Palmieri M, Salvati M, Ascenzi BM, Frati A. 2025 Околожелудочковые органы. В книге «От анатомии к функциям центральной нервной системы» (ред. BM). Асченци), стр. 487–506. Лондон, Великобритания: Academic Press. (doi:10.1016/B978-0-12-822404-5.00010-3)

63. Furness JB, Callaghan BP, Rivera LR, Cho HJ. 2014. Энтеральная нервная система и иннервация желудочно-кишечного тракта: интегрированный локальный и центральный контроль. Adv. Exp. Med. Biol. 817, 39–71. (doi:10.1007/978-1-4939-0897-4_3)

Machine Translated by Google

64. Browning KN, Verheijden S, Boeckxstaens GE. 2017. Блуждающий нерв в регуляции аппетита, настроения и воспаления кишечника. Гастроэнтерология 152, 730–744. (doi:10.1053/j.гастро.2016.10.046)

65. Prescott SL, Liberles SD. 2022 Внутренние ощущения блуждающего нерва. Neuron 110, 579–599. (doi:10.1016/j.neuron.2021.12.020)

66. Bonaz B, Sinniger V, Pellissier S. 2021 Терапевтический потенциал стимуляции блуждающего нерва при воспалительных заболеваниях кишечника. Front. Neurosci. 15, 650971. (doi:10.3389/fnins.2021.650971)

67. Mercado-Perez A, Beyder A. 2022. Кишечные ощущения: механосенсорные ощущения в желудочно-кишечном тракте. Nat. Rev. Gastroenterol. Hepatol. 19, 283–296. (doi:10.1038/s41575-021-00561-y)

68. Elsaafien K et al. 2022 Новый органоспецифический подход к избирательному воздействию на сенсорные афферентные волокна, иннервирующие дугу аорты. Front. Physiol. 13, 841078. (doi:10.3389/fphys.2022.841078)

69. Kubin L, Alheid GF, Zuperku EJ, McCrimmon DR. 2006 Центральные пути легочных и нижних дыхательных путей блуждающих нервов. J. Appl. Physiol. 101, 618–627. (doi:10.1152/japplphysiol.00252.2006)

70. DeFronzo RA, Tripathy D. 2009. Инсулинорезистентность скелетных мышц является основным дефектом при диабете 2 типа. Diabetes Care 32, S157–S163. (doi:10.2337/dc09-s302)

71. Jensen KJ, Alpini G, Glaser S. 2013 Печеночная нервная система и нейробиология печени. Compr. Physiol. 3, 655–665. (doi:10.1002/cphy.c120018)

72. Чиньярелли А., Генчи В., Перрини С., Наталиккио А., Лавиола Л., Джорджино Ф. 2019. Инсулин и рецепторы инсулина в развитии жировой ткани. Межд. Дж. Мол. наук. 20, 759. (doi:10.3390/ijms20030759)

73. Recordati G, Moss NG, Genovesi S, Rogenes P. 1981 Почечные хеморецепторы. J. Auton. Nerv. Syst. 3, 237–251. (doi:10.1016/0165-1838(81)90066-7)

74. Натти Э., Ли А. 2012 Центральные хеморецепторы: их расположение и функции. Compr. Physiol. 2, 221–254. (doi:10.1002/cphy.c100083)

75. Wang FB, Liao YH, Kao CK, Fang CL. 2019. Вагальные баро- и хеморецепторы в средней внутренней сонной артерии и каротидном теле у крысы. J. Anat. 235, 953–961. (doi:10.1111/joa.13054)

76. Berthoud HR, Powley TL. 1992. Афферентная иннервация дна желудка крысы блуждающим нервом: морфологическая характеристика рецептора желудочного напряжения. J. Comp. Neurol. 319, 261–276. (doi:10.1002/cne.903190206)

Нидерланды: Elsevier. (doi:10.1016/B978-0-444-63912-7.00002-3)

1016/s0016-5085(82)80065-6)

81. Колларик М., Ру Ф., Брозманова М. 2010. Афферентные блуждающие нервы со свойствами ноцицепторов. Автон. Нейробиология. 153, 12–20. (doi:10.1016/j.autneu.2009.08.001)

82. Hisata Y, Zeredo JL, Eishi K, Toda K. 2006 Сердечные ноцицепторы, иннервируемые афферентными волокнами блуждающего нерва у крыс. Auton. Neurosci. 126–127, 174–178. (doi:10.1016/j.autneu.2006.02.008)

83. Мей Н., Гарнье Л. 1986. Осмочувствительные вагальные рецепторы в тонком кишечнике кошки. J. Auton. Nerv. Syst. 16, 159–170. (doi:10.1016/0165-1838(86)90022-6)

84. Адачи А. 1984 Термочувствительные и осморецептивные афферентные волокна в печеночной ветви блуждающего нерва. J. Auton. Nerv. Syst. 10, 269–273. (doi:10.1016/0165-1838(84)90023-7)

85. Havton LA et al. 2021. Биопсия блуждающего нерва, полученного от донора органов человека, позволяет получить хорошо сохранившуюся ультраструктуру и картирование миелинизированных и немиелинизированных тканей с высоким разрешением. волокна. Научный отчет 11, 23831. (doi:10.1038/s41598-021-03248-1)

86. Murinson BB, Griffin JW. 2004. Структура С-волокон варьируется в зависимости от локализации в периферическом нерве. J. Neuropathol. Exp. Neurol. 63, 246–254. (doi:10.1093/jnen/63.3.246)

87. Herrity AN, Petruska JC, Stirling DP, Rau KK, Hubscher CH. 2015 Влияние травмы спинного мозга на нейрохимические свойства вагальных сенсорных нейронов. Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 308, R1021–R1033. (doi:10.1152/ajpregu.00445.2014)

88. Zhao Q, Yu CD, Wang R, Xu QJ, Dai Pra R, Zhang L, Chang RB. 2022 Многомерная кодирующая архитектура вагальной интероцептивной системы. Nature 603, 878–884. (doi:10.1038/s41586-022-04515-5)

89. Ран С., Бетчер Дж.К., Кэй Дж.А., Галлори К.Э., Либерлес С.Д. 2022 Карта ствола мозга для висцеральных ощущений. Природа 609, 320–326. (doi:10.1038/s41586-022-05139-5)

90. LeDoux JE, Brown R. 2017 Теория эмоционального сознания высшего порядка. Proc. Natl Acad. Sci. USA 114, E2016–E2025. (doi:10.1073/pnas.1619316114)

91. Тонони Г., Кох К. 2015. Сознание: здесь, там и повсюду? Phil. Trans. R. Soc. B 370, 20140167. (doi:10.1098/rstb.2014.0167)

92. Dolphin H, Dukelow T, Finucane C, Commins S, McElwaine P, Kennelly SP. 2022 «Блуждающий нерв, связывающий сердце и разум» — дополнительная роль транскутанного блуждающего нерва. Стимуляция нервов в модулировании нейро-сердечно-сосудистой и когнитивной деятельности. Front. Neurosci. 16, 897303. (doi:10.3389/fnins.2022.897303)

93. Фалвей А., Метц К.Н., Трейси К.Дж., Павлов В.А. 2022. Стимуляция периферических нервов и иммунитет: расширяющиеся возможности для получения механистических данных и терапевтических методов. вмешательство. Int. Immunol. 34, 107–118. (doi:10.1093/intimm/dxab068)

94. Вудбери А., Стаатс П. 2024 Редакционная статья: неинвазивная и минимально инвазивная стимуляция блуждающего нерва при хронической боли. Front. Pain Res. 5, 1402918. (doi:10.3389/fpain.2024.1402918)

95. Тейлор А.Г., Голер Л.Е., Гальпер Д.И., Иннес К.Е., Бургиньон К. 2010. Механизмы «сверху вниз» и «снизу вверх» в психосоматической медицине: разработка интегративной структуры для психофизиологические исследования. Explore 6, 29–41. (doi:10.1016/j.explore.2009.10.004)

96. Шёллер Ф.А., Чжан Б., Гарсия Т., Реггенте Н. 2025. Интероцепции как таковой не существует. Фронт. Психол. 16, 1488415. (doi:10.3389/fpsyg.2025.1488415)

97. Пинна Т., Эдвардс Д.Дж. 2020. Систематический обзор взаимосвязей между интероцепцией, вагусным тонусом и эмоциональной регуляцией: потенциальные области применения для психического здоровья и благополучия. Психологическая гибкость и хронические состояния. Фронт. Психол. 11, 1792. (doi:10.3389/fpsyg.2020.01792)

98. Porges SW, Doussard-Roosevelt JA, Maiti AK. 1994 Вагусный тонус и физиологическая регуляция эмоций. Monogr. Soc. Res. Child Dev. 59, 167–186. (doi:10.1111/j.1540-5834.1994.tb01283.x)

99. Кричли Х.Д., Гарфинкель С.Н. 2017. Интероцепция и эмоции. Curr. Opin. Psychol. 17, 7–14. (doi:10.1016/j.copsyc.2017.04.020)

100. Chiang MC, Bowen A, Schier LA, Tupone D, Uddin O, Heinricher MM. 2019 Парабрахиальный комплекс: центр боли и отвращения. J. Neurosci. 39, 8225–8230. (doi:10.1523/JNEUROSCI.1162-19.2019)

101. Стемпель А.В. 2024. Сохранившаяся область ствола головного мозга для контроля инстинктивного поведения: околоводопроводное серое вещество позвоночных. Curr. Opin. Neurobiol. 86, 102878. (doi:10.1016/j.conb.2024.102878)

102. Лесли Р.А. 1986 Сравнительные аспекты area postrema: тонкоструктурные соображения помогают определить ее функцию. Cell. Mol. Neurobiol. 6, 95–120. (doi:10.1007/BF00711065)

103. Dehaene S, Kerszberg M, Changeux JP. 1998 Нейронная модель глобального рабочего пространства в когнитивных задачах, требующих усилий. Proc. Natl Acad. Sci. USA 95, 14529–14534. (doi:10.1073/pnas.95.24.14529)

104. Дехан С. 2001. Когнитивная нейронаука сознания. Кембридж, Массачусетс: MIT/Elsevier.

Machine Translated by Google

105. Тонони Г., Боли М., Массимини М., Кох К. 2016. Интегрированная теория информации: от сознания к его физическому субстрату. Nat. Rev. Neurosci. 17, 450–461. (doi:10.1038/nrn.2016.44)

106. Розенталь Д.М. 1986. Две концепции сознания. Phil. Stud. 49, 329–359. (doi:10.1007/BF00355521)

107. Петцшнер Ф.Х., Гарфинкель С.Н., Паулюс М.П., Кох К., Кхалса С.С. 2021. Вычислительные модели интероцепции и регуляции тела. Trends Neurosci. 44, 63–76. (doi:10.1016/j.tins.2020.09.012)

108. Maley CJ. 2024 Вычисления для когнитивной науки: аналоговые против цифровых. WIREs Cogn. Sci. 15, e1679. (doi:10.1002/wcs.1679)