

Межклеточная коммуникация: как клетки создали нас, наши эмоции и сознание

Александр Худяков

alexander.p.khudiakov@gmail.com

Аннотация

В данном исследовании предложена гипотеза о происхождении эмоций и сознания в результате межклеточной коммуникации в процессе интеграции многоклеточных организмов. Многоклеточные организмы ограничены в возможности непосредственно реагировать на стимулы из-за неоднородности реакций разных клеток. Клетки вынуждены координировать свои действия друг с другом, сообщая о своих гомеостатических состояниях посредством химических и электрических сигналов. Совокупность гомеостатических сигналов отдельных клеток формирует субъективную и дифференцированную оценку состояния многоклеточного организма в качестве первичных эмоций и позволяет перейти от автоматических реакций к активному оптимизационному поведению, основанному на конкуренции мотивов. Таким образом, сознание — это функция коммуникации живых существ (изначально - клеток), а свою субъективную форму оно обрело в результате интеграции многоклеточного организма в единый субъект.

Ключевые слова: происхождение сознания, происхождение эмоций, межклеточная коммуникация

Введение

Определение понятия сознания представляет значимую сложность. Так, исследование Sattin и др. (2021) по 29 гипотезам о природе сознания показывает низкую сходимость определений. Однако большинство исследователей, вероятно, согласится с тем, что ключевым свойством сознания является его субъективность (или субъективный опыт). Поиску минимальной субъективности посвящено и это исследование, однако, я не рассчитываю на то, что начальные формы сознания будут обладать антропоморфными свойствами.

Латинское слово *conscientia* происходит от сочетания двух слов – *cum* (*con*) и *scio* - и буквально означает «я знаю с» (Zeman, 2002), то есть знание, разделенное с другими. Таким образом, этимология термина указывает на то, что сознание относится к форме социального знания (Fabbro и др., 2019). Такая характеристика знания выступает подтверждением его истинности, позволяет избежать ошибок, охватить различные точки зрения. Даже для научных исследований ссылки на мнения других авторов являются одним из основных подтверждений обоснованности их тезисов, хотя, казалось бы, аргументы в научной дискуссии должны говорить сами за себя.

Термин «сознание» возник применительно к человеческим коммуникациям, однако, как я буду доказывать далее, начальная форма сознания появилась в результате межклеточных коммуникаций, основным содержанием которых изначально были гомеостатические состояния клеток. Субъективность они приобрели в ходе интеграции многоклеточного организма в единый субъект, когда совокупность гомеостатических сигналов множества отдельных клеток стала играть роль оценки состояния их объединенного организма.

Клетки общаются, используя химические и электрические сигналы. На основе этих сигналов они принимают решения о совместных действиях. Сначала эта сигнальность, возникающая в процессе координации, носила реактивный характер. Затем опережающая реакция и далее ассоциативное научение позволили перейти к поведению, основанному на конкуренции мотивов, выборе адаптивных действий и активной ориентировочной реакции.

Эта статья структурирована следующим образом. В первой части я объясняю, что эмоции являются источником субъективности (и сознания) в качестве средства оценки состояний гомеостаза. Во второй части я показываю, что клетки вынуждены сообщать друг другу о своих гомеостатических состояниях для координации действий в ходе интеграции многоклеточных организмов. В третьей части я объясняю, как именно эмоции сформировались на основе этих межклеточных коммуникаций.

1. Гомеостаз, эмоции и субъективность

Впервые идею о связи сознания с субъективным переживанием состояния организма мы встречаем в тезисах Аристотеля (1991) о чувствительной душе животных, которую он отличал от растительной души, способной лишь к поддержанию жизни посредством питания и репродуктивности. Романес (1883) считал ощущение боли и удовольствия смыслом существования сознания. Бергсон (1889) полагал, что сознательное поведение отличается от автоматических реакций аффективным ощущением, помещенным между внешним воздействием и желаемым действием. Платонов и Шингаров считали эмоции предпосылкой существования сознания, „чувствуемым" противоречием между внутренним состоянием организма и условиями его существования, а потому и источником всей его активности, лежащим в основе всех психических процессов и играющим центральную роль между волевой и познавательной деятельностью (Платонов и Шингаров, 1969; Платонов, 1982). Анохин (1970) подчеркивал интегративное свойство субъективного ощущения, позволяющее фокусировать на нем весь организм, а также классифицировать воздействия на две категории – положительные и отрицательные – в форме страдания или удовольствия. В настоящее время представление о

субъективном переживании гомеостатических состояний организма, в которых ведущую оценочную и связующую роль выполняют эмоции, является одним из основных направлений в вопросе происхождения сознания (Denton и др., 1996; Denton и др., 1999; Denton, 2006, 2009; Damasio, 1999; Damasio & Damasio 2023, 2024; Cabanac, 1996; Anil & Tsakiris, 2018; Solms, 2021). В свою очередь оценочная роль эмоций, благодаря которой возникает субъективность, хорошо изучена (see Gendron, M., & Feldman Barrett, L., 2009; Simonov, 1966, 1984, 1987; Cabanac, 1992; Veit, 2022), и вряд ли будет большим преувеличением назвать ее консенсусной.

Следует отдельно упомянуть линию рассуждений Джеймса, Рилля и Бергсона, которые независимо друг от друга связывали возникновение сознания с волевой деятельностью, а именно с выбором (то есть с принятием решений относительно) адаптивного действия в ответ на внешнее воздействие (Shalyutin, 2004). Другими словами, именно этот выбор (в противоположность автоматической реакции) определяет поведение как способность субъекта изменять свои действия под влиянием внутренних и внешних факторов. Бергсон (1889) называл этот выбор началом свободы. Очевидно, что оценка нужна именно для принятия решений, однако я считаю это существенным уточнением: хотя оценка воздействий и возможных приспособительных действий уже носит субъективный характер, принятие решений, переключаящее эти действия, возводит субъективность в новую степень.

Реакции живых существ, не обладающих способностью к субъективному (свободному по Бергсону) выбору, определяются свойством раздражимости, то есть способности клеток, живых тканей и организмов приходить в активное состояние и отвечать на жизненно значимые воздействия (раздражители). Раздражимость является одним из двух (наряду с гомеостазом) важнейших процессов защиты жизни (Kilgour, 1999). Реакция происходит при превышении порога раздражимости и направлена на поддержание состояния гомеостаза, а потому уже в самой своей природе предполагает некую автоматическую (химическую или биологическую) оценку соответствия стимула этой функции.

Как и в случае с сознанием в целом, не приходится ожидать, что начальная форма оценочной функции будет похожа на человеческие эмоции, сопряженные с высокоуровневыми когнитивными процессами и имеющими развитие в виде чувств и переживаний. Поэтому я буду искать ее простейшую форму без оглядки на антропоморфные представления.

Итак, я исхожу из предположения, что субъективность является результатом оценочного опыта (начальной формой эмоций), нацеленного на принятие решений, и возникшего на основе реакции раздражимости. Далее я покажу, что оценочная функция возникла в результате сигнальной коммуникации клеток в процессе интеграции многоклеточных организмов.

2. Клеточная коммуникация и интеграция многоклеточных

Идея о коммуникативной природе сознания не является новой, однако она изучалась преимущественно в применении к человеку и высокоразвитым животным, а также к человеческой речи как наиболее развитой форме коммуникаций. (Симонов, 1981; Hesslow, 1994; Van Hateren, 2015; Fedotov, Baidyuk, 2023; Massmann, 2024). Коммуникация является главным инструментом коллективного социального поведения, которое широко распространено среди видов, поскольку порождает единую реакцию множества отдельных участников без централизованной координации (Conrad, 2012). Рои насекомых и летучих мышей, стаи птиц и рыб функционируют как интегрированные самоорганизующиеся массивы датчиков, позволяя животным избавиться от зашумленности, расширить эффективный диапазон восприятия и получить доступ к вычислительным возможностям более высокого порядка (Couzin, 2007, 2009).

Социальное поведение демонстрируют дрожжи, амёбы, инфузории (Brodsky, 2009), ближайшие одноклеточные родственники животных хоанофлагелляты (Colgren, Burkhard, 2025). Бактерии

формируют надклеточные структуры (колонии, флочки, биопленки с развитой специализацией), проявляют скоординированную агрессию и избегание, используя контактную и дистантную сигнализацию, а также принимают решения на основе чувства кворума, ориентируясь на концентрацию сигнальных молекул в среде (Олескин, 2009; Waters & Bassler, 2005; Williams и др., 2007).

Межклеточная коммуникация в многоклеточных организмах необходима для поддержания гомеостаза, координации реакций и сопровождает весь жизненный цикл клетки, включая пролиферацию (деление), дифференцировку, развитие и апоптоз (гибель). Прямой контакт между клетками происходит посредством щелевых соединений, мембраносвязанных лиганд и рецепторов, а также посредством биоэлектрических сигналов; сигнальные молекулы гормонов и цитокинов используются для связи на больших расстояниях, а внеклеточные везикулы участвуют в обмене белками, генетическим материалом и в процессах клеточной дифференцировки (Hervé и др., 2013, Gerdes & Pepperkok, 2013; Polyakova и др., 2023; Brunet T., Arendt D., 2016; Morimoto, 2024).

Многоклеточные организмы обладают рядом преимуществ перед одноклеточными, главные из которых — это размер и специализация клеток. Большой размер позволяет употреблять в пищу более крупную добычу и снижает вероятность самому стать добычей, а специализация позволяет формировать специализированные ткани и органы. Однако создание такого симбиоза из отдельных клеток (даже если это не отделившиеся от материнской клетки-зиготы в результате ее деления) представляет собой нетривиальную интеграционную задачу, включающую сохранение целостности организма, поддержание жизнедеятельности всех его клеток (включая распределение питательных веществ), координацию движений и иных взаимодействий.

Живым воплощением проблем координации является трихоплакс (*Trichoplax adhaerens*) семейства пластинчатых (Placozoa), единственное свободноживущее (не паразитическое) подвижное животное без нервной системы, которое может служить эволюционной моделью донервных организмов. Это тонкая пластина размером в несколько миллиметров, не имеющая фиксированной формы и состоящая всего из трех слоев клеток общей толщиной 25 мкм. Трихоплакс питается водорослями посредством внешнего пищеварения между нижним слоем и субстратом, в поисках пищи его клетки реагируют на градиент нутриентов посредством хемотаксиса.

Для межклеточной коммуникации трихоплакс использует множество разнообразных пептидов в различных комбинациях посредством 85 видов рецепторов - больше, чем у любого другого секвенированного животного (Nikitin и др., 2023). Davidescu и др. (2023) показывают, что рост трихоплакса ограничен возможностями координации. Нарушение координации передвижения трихоплакса приводит к микротрещинам и разрывам в эпителии животного. Фактически, он разделяется на части, что, однако, выполняет роль механизма бесполого деления. Prakash и др., (2021) одну из причин слабой координации видят в том, что у трихоплакса взаимодействие между клетками является локальным, ограниченным ближайшими соседями. Неразвитая координация, вероятно, является причиной того, что другие животные, не имеющие нервной системы - губки и кораллы - ведут неподвижный образ жизни.

Таким образом, для интеграции и увеличения размера требовался новый уровень взаимодействия клеток, и коммуникация сыграла в нем ключевую роль. Какую информацию должны сообщать клетки друг другу для успешной совместной деятельности? Во-первых, они должны сообщать о состоянии своего гомеостаза. Во-вторых, клетки должны обмениваться информацией о происходящем во внешней среде, поскольку они имеют для этого существенно различающиеся возможности. Клетки эпителия, находящиеся на границе организма с внешней средой, являются наиболее информированными в этом отношении. Напротив, внутренние клетки зависят от получаемых ими сигналов и вынуждены полагаться на них, не имея собственной объективной информации. С другой стороны, если исходить из того, что на начальном этапе интеграции у клеток отсутствует сигнальное обнаружение воздействий среды, то они могут обнаруживать их

лишь непосредственно вступая с ними в гомеостатические отношения. В этом случае воздействия среды на клетки внешнего (эпителиального) слоя являются лишь одним из видов гомеостатических клеточных реакций. Так, Moroz (2021) рассматривает метаболиты распада клеток как информацию огромной важности, послужившую причиной формирования нервной системы.

Таким образом клетки, каждая из которых обладает лишь способностью к автоматической недифференцированной реакции раздражимости в результате интеграционной сигнальной коммуникации, создают гомеостатическую картину, в которой каждая клетка играет роль точки или пикселя. Нет оснований полагать, что клетки способны увидеть эту картину целиком, тем более нет никакого наблюдателя, подобного человеческому сознанию, способного воспринять и оценить эту картину. Однако каждая клетка способна реагировать, во-первых, на содержание сигнальных веществ в межклеточной среде, играющих, вероятно, ту же роль фоновой сигнальности, что и гормоны у более развитых организмов, а, во-вторых, на прямые сигналы соседей, сравнение которых составляет некое подобие компаса, ориентирующего клетку относительно происходящего внутри общего организма и, возможно, наиболее значимых воздействий среды. Клетки обладают свойством раздражимости по отношению к разнообразным раздражителям, соответственно, они используют различные сигнальные вещества (см., например, Dyakonova, 2022), которые с учетом концентрации формируют весьма дифференцированную картину.

Одноклеточный организм непосредственно реагирует на стимул посредством реакции раздражимости. В отличие от него многоклеточный организм мог бы непосредственно реагировать только на стимул, одинаково воздействующий на все клетки или на подавляющее их большинство. В этом случае клетки реагировали бы на него однонаправленно. Однако в общем случае лишь часть клеток испытывают непосредственное воздействие стимула, а остальные вынуждены полагаться на информацию, поступающую от них. Более того, клетки имеют различную специализацию, могут испытывать различные воздействия и находиться в различных гомеостатических состояниях. Поэтому многоклеточный организм вынужден отвечать скоординированным действием не на сами стимулы, а на оценочные клеточные сигналы, связанные с ними. Таким образом, гомеостатические сигналы отдельных клеток создают дифференцированный оценочный образ, который для общего многоклеточного организма уже является субъективным, то есть принадлежащим ему как субъекту. Точнее, клетки в процессе интеграции организма фактически создают его субъектность, принимая совместные решения в его (и в то же время в общих) интересах на основании этого оценочного образа, отражающего состояние организма как субъекта.

Итак, субъективность возникает в результате интеграции организма и в целом соответствует степени его интегрированности. Чем сложнее экологическая ниша, занимаемая видом, тем сложнее его адаптивное поведение, и тем большей степени интеграции и субъектности требуется для его воплощения. Далее я покажу, как на основе межклеточной сигнальности возникают первичные эмоции.

3. Этапы развития эмоций

В формировании эмоциональной оценочной функции можно выделить следующие этапы:

- 1) **Реактивная оценка.** Раздражимость как способность отвечать действиями на стимулы является свойством всех живых клеток и тканей. Разные клетки испытывают воздействие различных стимулов в разной степени, и вынуждены коммуницировать для принятия компромиссного решения о скоординированной реакции. В худшем случае коммуникация не приводит к компромиссу, и результатом становится отсутствие скоординированной реакции. В любом из этих случаев гомеостатические сигналы отдельных клеток формируют оценочный

образ состояния всего организма, то есть примитивную эмоцию, которая на начальном этапе носит характер химических сигналов.

Стимул → Реакция → **Эмоция**

2) **Опережающая оценка.** Научение итогам реакции раздражимости на повторяющиеся стимулы приводит к тому, что организмы в начале действия стимула или при появлении его непосредственных признаков начинают реагировать опережающим образом. Способностью к такому простейшему виду научения обладают все клеточные организмы, включая прокариот (Ginsburg & Jablonka, 2019; Reber & Baluška, 2021; Baluška & Levin, 2016). Наглядным примером такого опережения является сбрасывание листьев деревьями в преддверии наступления холодов (Анохин, 1978). Особенностью опережающей реакции многоклеточных животных состоит в том, что до нее осуществляется сигнальная оценка. То есть оценка возникает теперь не только в процессе реакции, но и до неё. Ещё не вступая в физическое взаимодействие, а лишь обнаруживая некоторые его первые признаки, клетки дают ему свою оценку соответствующими химическими сигналами.

Стимул → **Эмоция** → Реакция

3) **Ассоциативная оценка.** Ассоциативное обучение даже в сложных формах, связанных с реакцией на абиотические (не связанные непосредственно с гомеостазом и раздражимостью) сигнальные стимулы, изучено не только у животных, но также и у прокариот и высших растений (Gagliano, 2018; Trewavas, 1999, 2003, 2005; Brenner и др., 2006; Grime & Mackey, 2002; Waters & Bassler, 2005; Williams и др., 2007; Reber & Baluška, 2021). Благодаря ассоциативному научению животное получает возможность сопоставлять стимулы и их признаки уже не с реактивной, а с опережающей оценкой, корректируя ее с результатами реакции в случае ее реализации. Таким образом участие физиологической реакции в оценке ситуации и научении становится необязательным, что открывает широкие возможности для научения. То есть если некий признак (например, запах хищника) ассоциирован в опыте животного с травматическим опытом, вызвавшим эмоцию страха, то при достаточном количестве предъявлений нового признака (например, следов этого хищника) вместе с первым (запахом), он (следы) также начнет вызывать страх даже без подкрепления опытом.

Стимул 1 → Эмоция => Стимул 2 → Эмоция
Стимул 2 ~ Стимул 1

4) **Конкуренция мотивов.** Симонов (1987, с.81) считал, что в процессе эволюции эмоции “сформировались в качестве своеобразной “валюты” мозга, универсальной меры ценностей, сами по себе этой ценностью не обладая” (см. также Cabanas, 1992, 1996; Veit, 2022). Он рассматривал их как функцию силы потребности и оценочной вероятности ее удовлетворения, которая в свою очередь зависит от информации о требующихся и имеющихся средствах ее удовлетворения (Симонов, 1966, 1984, 1987). В наиболее общем виде он представлял ее в виде формулы:

$$E = f(N, (In - Ia)),$$

где N – сила потребности, In - информация о требующихся средствах, Ia – информация об имеющихся средствах. В ходе многократного оценивания и сверки с результатами реакций животное научается определять степень влияния каждого стимула на итоговый результат. В

математическом смысле это соответствует измерению производной функции эмоций по силе каждой потребности, а с точки зрения статистики - вычислению вероятностей удовлетворения потребностей на основе апостериорных данных из опыта животного. Это позволяет рассматривать оптимизацию поведения как задачу максимизации функции эмоций. Способность к поведению, основанному на апостериорной (байесовской) статистической оценке подтверждена в настоящее время у птиц и млекопитающих (Kording, 2014; Керес, Mainen, 2012; Meyniel и др., 2015; McNamara и др., 2006). Meyniel и др. (2015) рассматривают эту оценку как степень уверенности животного в том или ином исходе событий и считают ее ключевым элементом познавательной способности животных в условиях стохастической неопределенности и зашумленной информационной среды.

В то время как раздражимость позволяет реагировать лишь на наиболее сильный раздражитель, сравнение в единой валюте эмоций позволяет учесть помимо потребности еще и вероятность ее удовлетворения в конкретных жизненных условиях животного, что дает ему принципиально новый уровень адаптации к окружающей среде. Так, животное, обладающее эмоциональной оценкой, покинет место кормления лишь тогда, когда ожидаемые предельные потери (риски) от продолжения кормления сравняются со статистически ожидаемой предельной полезностью этого кормления или, в терминах эмоций, когда страх нападения сравняется с удовольствием от еды. Поэтому животные обычно ближе подпускают хищников, прежде чем покинуть место кормления, если питательность корма относительно высока (Barnard, 1980; Lima & Dill, 1990; Welton и др., 2003; Paulin, Cahill-Lane, 2021; Paulin, Cahill-Lane, 2021).

Таким образом реакция, основанная на конкуренции мотивов, подразумевает бергсоновский свободный выбор, и приобретает право называться действием:

$$\frac{\text{Стимул 1}}{\text{Стимул 2}} \Rightarrow \frac{\text{Эмоция 1}}{\text{Эмоция 2}} \Rightarrow \text{Действие}$$

5) Активная ориентация. С ростом количества воспринимаемых стимулов конкуренция мотивов чрезвычайно усложняется, поскольку процесс оценки носит ассоциативный характер и не имеет точных решений. В результате поведение нередко оказывается переориентированным на менее важную, но легко достижимую цель (Симонов, 1987). Еще более важным следствием усиления конкуренции мотивов является то, что животные приобретают стремление получить дополнительную информацию (I_a в формуле Симонова) о возможных доступных ресурсах и способах удовлетворения потребностей, поскольку она повышает вероятность их удовлетворения. Таким образом, животные обретают потребность в активной ориентации и активном поведении и осваивают всё новые факторы и стимулы окружающей среды, а также способы взаимодействия с ними. Ориентировочная реакция приобретает активный характер и становится важнейшим компонентом поведения.

Таким образом оценка стимулов приобретает основные черты эмоций. Создание системы сигнализации в виде полноценных эмоций, сопровождаемых чувствами и переживаниями, потребует нервной системы, возможно, цефализации и многих миллионов лет эволюции. Однако уже эти донервные первобытные эмоции, основанные на межклеточной биохимической коммуникации, пусть не так быстро и эффективно, но позволяют выполнять свою оценочную функцию для принятия решений о действиях, совокупность которых с этого момента имеет право называться поведением.

Обсуждение

Я утверждаю в этом исследовании, что сознание в своем изначальном, социальном смысле есть функция коммуникации любых живых существ. Однако в психологическом смысле, представляющем основной интерес данного исследования, сознание должно иметь свойство субъективности, а значит должно принадлежать субъекту, а не социальной группе. Субъективное сознание, таким образом, появляется вместе с субъектом в ходе интеграции отдельных клеток в единый организм, и степень его субъективности прямо зависит от степени интегрированности этого организма. Критерием субъективного сознания я считаю поведение, основанное на конкуренции мотивов и выборе приспособительного действия, а также активное ориентировочное поведение, являющееся их прямым следствием.

Напротив, автоматическую реакцию сложно считать поведением, даже если в ее основе лежит оценочная сигнальность. Поэтому несмотря на довольно развитые когнитивные способности отдельных видов растений, в настоящий момент нет достаточных оснований, чтобы считать их обладающих субъективным сознанием. Вероятно, то же будет справедливо и в отношении животных, не имеющих нервной системы и фиксированной формы тела.

В целом отношение к вопросу распределения сознания в природе, вероятно, должно определяться целями соответствующего исследования. Например, с позиций этического обращения с животными вполне резонно оценивать сознание с акцентом на восприятие боли. Для общего случая оценки уровня развития сознания животных Birch и др. (2020), а также Dung & Newen (2023) предлагают формировать для разных видов оценочные профили сознания на основе ряда измерений. Однако я считаю, что дальнейшее развитие сознания неразрывно связано с эволюцией когнитивных способностей животных. В рамках своей двигательной концепции эволюции разума (готовится к публикации) я буду доказывать, что восприятие имеет структуру, состоящую из четырех когнитивных элементов – свойства среды, изменения среды, свойства объектов и поведение субъектов. Поэтому оценка развития сознания животных видов должна в первую очередь основываться на этой когнитивной структуре, что, конечно, не исключает возможности дополнения ее другими параметрами.

Бергсоновский выбор, а вместе с ним и субъективное сознание, начинается с конкуренции мотивов, основанной на сигнальности клеток. Зажатый в тисках между желаниями, которыми мы не управляем, и вариантами действий, заданных нам условиями существования и определяемых ассоциативной памятью прошлых событий, является ли он свободным в том смысле, который мы обычно вкладываем в это слово? Этот вопрос становится особенно актуальным, если учесть, что не сознание появилось у нас, а мы появились у сознания.

Литература

- Анохин, П. К. (1970). Теория отражения и современная наука о мозге. Москва, Издательство «Знание».
- Анохин П. К. (1978) Философские аспекты теории функциональной системы. Москва, Издательство «Наука».
- Олескин А.В. (2009). Биосоциальность одноклеточных (на материале исследований прокариот). Журнал общей биологии, Т.70, №3, с. 225-238.
- Платонов К.К., Шингаров Г.Х. (1969) Эмоции, чувства и воля как формы отражения действительности //Ленинская теория отражения и современность. София.
- Платонов К. К. (1982). Система психологии и теория отражения. Москва, Издательство «Наука».
- Симонов П.В. (1966). Что такое эмоция? Москва, Издательство «Наука».
- Симонов П. В. (1987). Мотивированный мозг. Москва, Издательство «Наука».
- Симонов П. В. (1981). Эмоциональный мозг. Москва, Издательство «Наука».
- Шалютин Б.С. (2004). Концепции происхождения психики: сравнительный анализ. Вестник Курганского государственного университета, 2004, №1.
- Anil K.S., Tsakiris M. Being a Beast Machine: The Somatic Basis of Selfhood. Trends in Cognitive Sciences, Volume 22, Issue 11, 969 – 981 DOI: [10.1016/j.tics.2018.08.008](https://doi.org/10.1016/j.tics.2018.08.008)
- Aristotle (1991). On the soul. The complete works of Aristotle: the revised Oxford translation, vol. 1 (ed: Barnes J; trans: Smith JA). Princeton University Press, Princeton
- Baluška F., Levin M. (2016) On Having No Head: Cognition throughout Biological Systems. Front. Psychol. 7:902. doi: 10.3389/fpsyg.2016.00902
- Bergson H. (1889) Essai sur les données immédiates de la conscience. Paris: Alcan.
- Brunet T., Arendt D., (2016). From damage response to action potentials: early evolution of neural and contractile modules in stem eukaryotes Phil. Trans. R. Soc. B371: 20150043 <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0043>
- Barnard C.J., (1980). Flock feeding and time budgets in the house sparrow (*Passer domesticus* L.). Animal Behaviour, Volume 28, Issue 1, Pages 295-309. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80032-7](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80032-7)
- Brenner E.D., Stahlberg R., Mancuso S., Vivanco J., Baluska F., Van Volkenburgh E. (2006). Plant neurobiology: an integrated view of plant signaling. Trends Plant Sci. Vol. 11(8). P. 413–419. DOI: 10.1016/j.tplants.2006.06.009
- Birch, J. Schnell A.K., Clayton N.S. (2020) Dimensions of Animal Consciousness. Trends in Cognitive Sciences, Volume 24, Issue 10, 789 – 801. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.07.007>
- Brodsky, V.Y. (2009). Direct cell-cell communications and social behavior of cells in mammals, protists, and bacteria. Possible causes of multicellularity. *Russ J Dev Biol* 40, 69–82. <https://doi.org/10.1134/S1062360409020027>

- Cabanac, M. (1992). Pleasure: the common currency. *Journal of Theoretical Biology*, Volume 155, Issue 2. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(05\)80594-6](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(05)80594-6)
- Cabanac M. (1996) On the origin of consciousness, a postulate and its corollary. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, Volume 20, Issue 1, 1996, [https://doi.org/10.1016/0149-7634\(95\)00032-A](https://doi.org/10.1016/0149-7634(95)00032-A)
- Colgren J., Burkhardt P. (2025). Electrical signaling and coordinated behavior in the closest relative of animals. *Sci. Adv.* 11, eadr7434. DOI:10.1126/sciadv.adr7434
- Conrad J.C. (2012). Quantifying collective behavior in mammalian cells, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 109 (20) 7591-7592, <https://doi.org/10.1073/pnas.1205451109>
- Couzin, I. (2007). Collective minds. *Nature* 445, 715. <https://doi.org/10.1038/445715a>
- Couzin I.D. (2009). Collective cognition in animal groups. *Trends in Cognitive Sciences*, Volume 13, Issue 1, 36 – 43 DOI: [10.1016/j.tics.2008.10.002](https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.10.002)
- Damasio A., Damasio H. (2023). Feelings Are the Source of Consciousness. *Neural Comput* 2023; 35 (3): 277–286. https://doi.org/10.1162/neco_a_01521
- Damasio A. (1999) *The feeling of what happens: body, emotion and the making of consciousness*. Harcourt Brace, New York
- Damasio A, Damasio H. (2024) Sensing, feeling and consciousness. *Phil. Trans. R. Soc. B* 379: 20230243. <https://doi.org/10.1098/rstb.2023.0243>
- Davidescu, M.R., Romanczuk, P., Gregor T., Couzin I.D. (2023). Growth produces coordination trade-offs in *Trichoplax adhaerens*, an animal lacking a central nervous system, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 120 (11) e2206163120, <https://doi.org/10.1073/pnas.2206163120>
- Denton, D. A., McKinley, K. J., & Weisinger, R. S. (1996). Hypothalamic integration of body fluid regulation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 93, 7397–7404. DOI: [10.1073/pnas.93.14.7397](https://doi.org/10.1073/pnas.93.14.7397)
- Denton D.A., McKinley M.J., Farrell M., Egan G.F. (2009). The role of primordial emotions in the evolutionary origin of consciousness. *Consciousness and Cognition*, Volume 18, Issue 2, Pages 500-514, <https://doi.org/10.1016/j.concog.2008.06.009>
- Denton, D. A., Shade, R., Zamarripa, F., Egan, G., Blair-West, J., McKinley, M., et al (1999). Neuroimaging of genesis and satiation of thirst: An interoceptor driven theory of origins of primary consciousness. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 96, 5304–5309. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.9.5304>
- Dung, L., Newen, A. (2023) Profiles of animal consciousness: A species-sensitive, two-tier account to quality and distribution. *Cognition*, Volume 235. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2023.105409>
- Dyakonova, V.E. (2022). Origin and Evolution of the Nervous System: New Data from Comparative Whole Genome Studies of Multicellular Animals. *Russ J Dev Biol* 53, 55–64. <https://doi.org/10.1134/S1062360422010088>
- Fabbro, F., Cantonec D., Feruglio S., Crescentinia C. (2019) Origin and evolution of human consciousness, Chapter 12. *Progress in Brain Research*, Volume 250. <https://doi.org/10.1016/bs.pbr.2019.03.031>
- Fedotov, S.A., Baidyuk, E.V. (2023). Communication as the Origin of Consciousness. *Integr. psych. behav.* 57, 20–42 . <https://doi.org/10.1007/s12124-022-09686-4>

- Gagliano, M. (2018). Inside the Vegetal Mind: On the Cognitive Abilities of Plants. In: Baluska, F., Gagliano, M., Witzany, G. (eds) *Memory and Learning in Plants. Signaling and Communication in Plants*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-75596-0_11
- Gendron, M., & Feldman Barrett, L. (2009). Reconstructing the Past: A Century of Ideas About Emotion in Psychology. *Emotion Review*, 1(4), 316-339. <https://doi.org/10.1177/1754073909338877>
- Gerdes, HH., Pepperkok, R. Cell-to-cell communication: current views and future perspectives. *Cell Tissue Res* 352, 1–3 (2013). <https://doi.org/10.1007/s00441-013-1590-1>
- Ginsburg S., Jablonka E., (2019). *The Evolution of the Sensitive Soul*, The MIT Press, 2019.
- Grime, J., Mackey, J. (2002). The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecology* 16, 299–307. <https://doi.org/10.1023/A:1019640813676>
- Hervé, JC., Derangeon, M. (2013). Gap-junction-mediated cell-to-cell communication. *Cell Tissue Res* 352, 21–31 . <https://doi.org/10.1007/s00441-012-1485-6>
- Hesslow G. (1994). Will Neuroscience Explain Consciousness? *Journal of Theoretical Biology*, Volume 171, Issue 1, Pages 29-39. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1994.1209>
- Kilgour, O.F.G., Riley, P.D. (1999). Irritability. In: *Mastering Biology*. Macmillan Master Series. Palgrave, London. https://doi.org/10.1007/978-1-349-14068-8_9
- Kepecs, A., & Mainen, Z. F. (2012). A computational framework for the study of confidence in humans and animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1594), 1322–1337. doi:10.1098/rstb.2012.0037
- Kording K.P. (2014). Bayesian statistics: relevant for the brain? *Current Opinion in Neurobiology*, Volume 25, Pages 130-133. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2014.01.003>
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). *Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus*. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619–640. <http://doi:10.1139/z90-092>
- Massmann, D. (2024). The Communication-Language Hypothesis for the Evolution of Consciousness. *Veritas*, 69(1), e46080. <https://doi.org/10.15448/1984-6746.2024.1.46080>
- McFarland D. J., Sibly R. M., (1975). The behavioural final common path. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* B270265–293. <http://doi.org/10.1098/rstb.1975.0009>
- McNamara, J. M., Green, R. F., & Olsson, O. (2006). Bayes' theorem and its applications in animal behaviour. *Oikos*, 112(2), 243–251. doi:10.1111/j.0030-1299.2006.14228.x
- Meyniel F. Sigman M., Mainen Z.F., (2015). Confidence as Bayesian Probability: From Neural Origins to Behavior. *Neuron*, Volume 88, Issue 1, 78 - 92. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.09.039>
- Moroz, L.L. (2021). Multiple origins of neurons from secretory cells, *Front. Cell. Dev. Biol.*, 2021, vol. 9. <https://doi.org/10.3389/fcell.2021.669087>
- Nikitin MA, Romanova DY, Borman SI and Moroz LL (2023) Amino acids integrate behaviors in nerveless placozoans. *Front. Neurosci.* 17:1125624. doi: [10.3389/fnins.2023.1125624](https://doi.org/10.3389/fnins.2023.1125624)
- Paulin M.G., Cahill-Lane J. (2021). Events in Early Nervous System Evolution. *Top Cogn Sci.* 2021 Jan;13(1):25-44. doi: 10.1111/tops.12461.

- Polyakova, N., Kalashnikova, M., & Belyavsky, A. (2023). Non-Classical Intercellular Communications: Basic Mechanisms and Roles in Biology and Medicine. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(7), 6455. <https://doi.org/10.3390/ijms24076455>
- Prakash, V.N., Bull, M.S. & Prakash, M. (2021). Motility-induced fracture reveals a ductile-to-brittle crossover in a simple animal's epithelia. *Nat. Phys.* 17, 504–511. <https://doi.org/10.1038/s41567-020-01134-7>
- Reber, A. S., Baluška, F. (2021). Cognition in some surprising places. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. doi:10.1016/j.bbrc.2020.08.115
- Reber, A. S., Baluška F., William B. Miller W.B. (2023). 'The Biological Information Cycle: The Terms of Consciousness', *The Sentient Cell: The Cellular Foundations of Consciousness* (Oxford, 2023; online edn, Oxford Academic, 19 Oct. 2023), <https://doi.org/10.1093/oso/9780198873211.003.0007>
- Romanes G.J. (1883) *Mental evolution in animals*. Kegan Paul, Trench, London
- Simonov P.V. (1984) The need-informational theory of emotions. *International Journal of Psychophysiology*, Volume 1, Issue 3, Pages 277-289. [https://doi.org/10.1016/0167-8760\(84\)90047-3](https://doi.org/10.1016/0167-8760(84)90047-3)
- Solms M (2021) *The hidden spring: a journey to the source of consciousness*. WW Norton, New York
- Sattin, D., Magnani, F. G., Bartesaghi, L., Caputo, M., Fittipaldo, A. V., Cacciatore, M., Picozzi, M., & Leonardi, M. (2021). Theoretical Models of Consciousness: A Scoping Review. *Brain Sciences*, 11(5), 535. <https://doi.org/10.3390/brainsci11050535>
- Trewavas A. (1999). How plants learn // *PNAS*. 1999. Vol. 96(8). P. 4216–4218. DOI: 10.1073/pnas.96.8.4216
- Trewavas, A. (2003). Aspects of Plant Intelligence. *Annals of Botany*, 92(1), 1–20. doi:[10.1093/aob/mcg101](https://doi.org/10.1093/aob/mcg101)
- Trewavas A. (2005) Green plants as intelligent organisms. *Trends in Plant Science*, Volume 10, Issue 9, 413 – 419. DOI: [10.1016/j.tplants.2005.07.005](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.07.005)
- Van Hateren, J.H. (2015). The origin of agency, consciousness, and free will. *Phenom Cogn Sci* 14, 979–1000 . <https://doi.org/10.1007/s11097-014-9396-5>
- Veit, W. (2022). Complexity and the Evolution of Consciousness. *Biol Theory* 18, 175–190 . <https://doi.org/10.1007/s13752-022-00407-z>
- Williams, P., Winzer, K., Chan, W. C., & Camara, M. (2007). Look who's talking: communication and quorum sensing in the bacterial world. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1483), 1119–1134. doi:10.1098/rstb.2007.2039
- Waters C.M., Bassler B.L. (2005). Quorum sensing: cell-to-cell communication in bacteria // *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* Vol. 21. P. 319–346. <https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.21.012704.131001>
- Welton N.J., McNamara J.M., Houston A.I. (2003). Assessing predation risk: optimal behaviour and rules of thumb. *Theoretical Population Biology*, Volume 64, Issue 4, 2003, Pages 417-430. [https://doi.org/10.1016/S0040-5809\(03\)00097-2](https://doi.org/10.1016/S0040-5809(03)00097-2)
- Zeman, A., (2002). *Consciousness. A User's Guide*. Yale University Press, New Haven.