

Московский институт психоанализа

ЭВОЛЮЦИОННАЯ И СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПСИХОЛОГИЯ В РОССИИ

**теория и практика
исследований**

Под редакцией

И. А. Хватова и А. Н. Харитонова

Москва
Когито-Центр
2017

УДК 159.9
ББК 88
Э 15

*Все права защищены.
Любое использование материалов данной книги полностью
или частично без разрешения правообладателя запрещается*

Редакционная коллегия:

*Ю. И. Александров, К. И. Ананьева, В. А. Барабанщиков, В. В. Гаврилов,
И. И. Знаменская, О. А. Королькова, В. И. Панов, А. А. Созинов (отв. секретарь),
А. Н. Харитонов (отв. ред.), И. А. Хватов (отв. ред.)*

Э 15 Эволюционная и сравнительная психология в России: Теория и практика исследований / Под ред. И. А. Хватова, А. Н. Харитонova. — М.: Когито-Центр, 2017. — 334 с.

ISBN 978-5-89353-528-0

УДК 159.9
ББК 88

Коллективный труд, подготовленный ведущими отечественными специалистами, представляет собой современный срез эволюционной и сравнительной психологии в России. Рассматриваются вопросы истории и теории эволюционных и сравнительно-психологических исследований, а также использования психологических методов в исследованиях поведения. Проблема межвидового взаимодействия представлена на материале взаимодействия человека и других видов животных. В книге отражен широкий спектр эмпирических исследований и материалы, представляющие попытку экспериментально-психологического решения ряда конкретных проблем фило- и онтогенетического плана. Монография ориентирована на психологов-эволюционистов, зоопсихологов, этологов, а также на широкий круг специалистов разного профиля, интересующихся эволюционной и сравнительно-психологической проблематикой.

*Подготовка и публикация коллективного труда осуществлена
при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований
(РФФИ), проект № 17-06-14161z*

© НОЧУ ВО Московский институт психоанализа, 2017

ISBN 978-5-89353-528-0

О природе коммуникаций в среде микроорганизмов*

Т. Н. Греченко, А. Н. Харитонов, А. В. Жегалло

Общепринято, что микроорганизмы являются социальными существами. По определению коммуникации – это процесс информационного обмена между отправителем и получателем через общую среду. Кооперация приносит выгоду индивидуальным клеткам в микробных популяциях, помогая решить задачу, которая была бы слишком сложна и неразрешима для индивида. Поэтому существует масса примеров микробных коопераций, обеспечивающих всеобщую выгоду. Разделение общего блага посредством чувства кворума является одним из способов сотрудничества индивидов во многих микробных популяциях (Prajapat et al., 2016).

В то время как коммуникации посредством химических веществ привлекают внимание исследователей, использование физической сигнализации изучено сравнительно мало, и остается много неизвестного о природе и роли физических сигналов. Эволюционное значение физической (в частности, электрической) коммуникации можно лучше понять при сравнении с химической коммуникацией. Чувство кворума основано на способности организмов общаться через накопленный во внешней среде сигнал в виде химического вещества и репрограммировать экспрессию генов как функцию, зависящую от плотности клеточного сообщества. Независимо от природы химического сигнала чувство кворума требует существенных энергетических затрат на синтез сигнала и распознающих рецепторов. Сигнал должен быть синтезирован в необходимых количествах, чтобы достигать порога детекции распознающими рецепторами при учетывании его разжижения. Наоборот, физические сигналы

* Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 14-28-00229, Институт психологии РАН.

требуют минимальной энергии, потому что они оперируют низкими интенсивностями и используют энергию, высвобождающуюся из естественных клеточных процессов. Например, метаболическая деятельность и темп роста клетки увеличиваются в окружающей среде, богатой питательными веществами. Это приводит к осцилляторным движениям и поляризации клетки, что в свою очередь вызывает звуковую волну, электромагнитную радиацию или электрический сигнал. Таким способом избыток энергии может использоваться на передачу физического сигнала. Как только он достигнет воспринимающей клетки, он вызовет вибрацию или поляризацию. Интенсивность и частота входящих сигналов так же, как и метаболический статус воспринимающей клетки, будут определять ответ и вид ответа на входящий сигнал.

Кроме того, физические сигналы распространяются быстрее химических, так как они мало лимитированы диффузией. Поэтому они и обеспечивают наилучший механизм клеточной сигнализации, когда требуется быстрый ответ. В добавок к сказанному, они способны распространяться через оболочку воспринимающей клетки и прямо затрагивать активность энзимов и экспрессию генов, таким способом обходя требование проходить через распознающий рецептор плазматической мембраны. Тем не менее многие данные говорят о том, что физические сигналы в коммуникации микроорганизмов широко распространены в естественных природных условиях. Есть наблюдения за тремя видами физических сигналов — звуковыми волнами, электромагнитной радиацией и электрическим током (Matsuhashi et al., 1998; Fels, 2009; Reguera et al., 2006). Эти сигналы быстро распространяются и даже при малых интенсивностях обеспечивают быстрый ответ. Экспериментальные данные также показывают, что микроорганизмы могут и генерировать, и отвечать на физические сигналы типа звуковых волн, электромагнитных радиаций и электрических влияний (Reguera, 2006).

В природе биопленки являются наиболее распространенными структурами, формируемыми во время роста микроорганизмов. В биопленках бактерии проявляют высококоординированную активность, чтобы выполнить специфические функции. Мы изучаем электрическую сигнализацию, чтобы показать ее роль как управляющего механизма в социобиологии микроорганизмов. Для того чтобы выявить эту функцию электрических процессов наиболее ярко, опыты были проведены на плодовом теле миксомицетов и дрожжевых клетках. В определенном смысле эти объекты ведут разный образ жизни — плодовое тело объединяет микроорганизмы, создавая

прототип многоклеточного организма как квинтэссенцию в борьбе за выживание, а дрожжевые клетки, находясь в комфортной для них среде, ведут относительно независимый образ жизни.

Методика

Электрофизиологические опыты выполнены на плодовом теле миксомицетов *Mухомyцetes* и дрожжевых клетках *Saccharomyces cerevisiae*. В части опытов использовалась регистрация одновременно двумя электродами, помещенными в разные области плодового тела или разные скопления клеток дрожжей. Взятые из природной среды, миксомицеты исследовались в лабораторных условиях при комнатной температуре воздуха (23–25 °С). Регистрация электрической активности производилась стеклянными электродами, заполненными 1 М КСl. Фрагменты записи электрической активности оцифровывались и подвергались спектральному анализу в среде статистической обработки R 3.0 (R Development Core Team, 2011). Спектральный анализ выполнялся для исходной записи путем построения периодограммы с использованием быстрого преобразования Фурье, 95% доверительные интервалы мощности спектра вычислялись на основе аппроксимации χ^2 распределением. Наличие электрической связи между парой локусов плодов при их одновременной регистрации выявлялась при помощи кросскорреляционного анализа. Для выявления структурных особенностей осцилляторной активности проводился автокорреляционный анализ. Длительность оцифрованных участков 3 с.

Результаты

Ранее было показано, что электрическая активность, зарегистрированная от клеток дрожжей и плодового тела в виде полевых потенциалов, имеет частоты от 0,1 до 45 Гц (Греченко и др., 2015). При регистрации одновременно двумя электродами от плодового тела миксомицетов электроды располагались или рядом по диаметру плодового тела, или же примерно на одной линии при расположении одного в поверхностном слое клеток, а другого во внутренних слоях. Анализ электрической активности показал, что в 15 из 20 рассмотренных случаев активации осцилляций наблюдаются синхронно в обоих отведениях (рисунок 1А). Применение Фурье-анализа показало, что на частотных спектрах максимумы локализованы примерно на одних и тех же местах (рисунок 1Б), а автокорреляци-

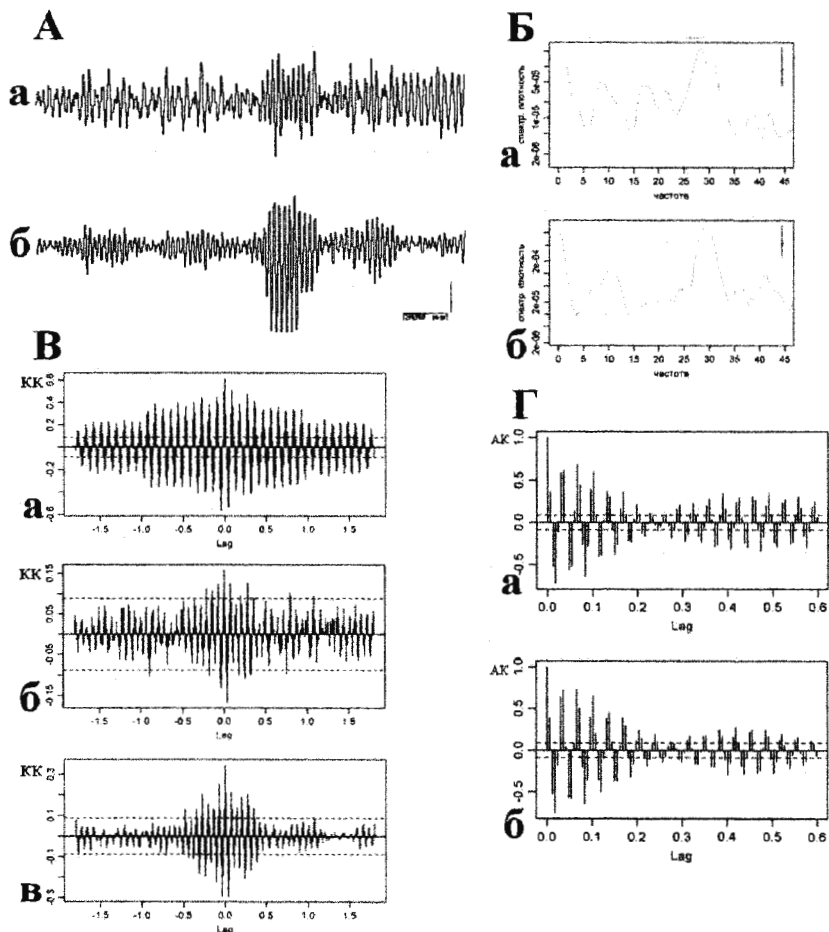


Рис. 1. Электрическая активность плодового тела миксомицетов *Muxomyces*, зарегистрированная от разных локусов одновременно двумя электродами. А — электрические осцилляции в локусе (а) и локусе (б); Калибровка: 300 мс, 10 мкВ; Б — частотные характеристики этих видов активности — Б,а соответственно является спектром А,а, Б,б соответствует А,б. Обозначения: по оси абсцисс частота в Гц, по оси ординат — спектральная плотность в условных единицах. В — графики кросскорреляционной функции, показывающие взаимозависимость осцилляций локусов. В,б — характеристика активностей, приведенных на А через 2 мин 18 с, В,а,в — характеристики активностей в этих же локусах через 20 с и 4 мин 30 с от начала регистрации; Г — графики автокорреляционной функции, характеризующие структуру активности. Г,а соответствует А,а, Г,б — А,б. Обозначения: по оси абсцисс запаздывание в секундах, по оси ординат — значение коэффициента кросскорреляции (В), автокорреляции (Г)

онная функция выявляет весьма сходную структуру осцилляторных веретен (рисунок 1Г). Наиболее интересные результаты получены при построении графика кросскорреляции активностей, регистрируемых в разных локусах плодового тела (рисунок 1В). Согласованность осцилляторных процессов, сходство их структурных и временных параметров характерно для всех парных регистраций от плодового тела *Mухомyцetes*. По-видимому, такая особенность координированных внутри- и внеклеточных событий этой организации отражает общность поведенческой стратегии, направленной на выживание популяции.

Анализ электрической активности, зарегистрированной двумя электродами от клеток дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* показал, что в их общении синхронизация является редким событием — из 30 рассмотренных фрагментов активности только в 6 случаях выявлена синхронизация осцилляций. Необходимо отметить, что расстояние между скоплениями (пуфами) дрожжевых клеток достигало 2–3 см. Электрические осцилляции дрожжевых клеток, как правило, организованы в веретена (рисунок 2А,а,б), которые наблюдаются от 10 с до 30 с. Частотный спектр показывает локализацию пиков активности в области 15–30 Гц (рисунок 2Б). Кросскорреляционный анализ демонстрирует динамику взаимосвязи между парой клеток (рисунок 2Ва, б, в).

Обсуждение

Регистрация осцилляторной активности от плодового тела миксомицетов *Mухомyцetes* и от дрожжевых клеток *Saccharomyces cerevisiae* показала, что электрические сигналы являются передатчиками информации и выражают состояние популяции микроорганизмов. Миксомицеты, осуществляя борьбу за существование, организуют структурно оформленное сообщество. Синхронизированные электрические осцилляции, по-видимому, свидетельствуют о тонкой подстройке метаболических процессов, осуществляемых каждым микроорганизмом этого своеобразного содружества. Управляющая функция электрических информационных сигналов в этом случае становится наиболее очевидной в сравнении с осцилляциями, регистрируемыми от скоплений дрожжевых клеток, расположенных на значительном расстоянии друг от друга.

Роль электрических сигналов привлекла внимание исследователей сравнительно недавно (Masi et al., 2015), хотя биофизические работы по изучению генеза ионных каналов были проведены

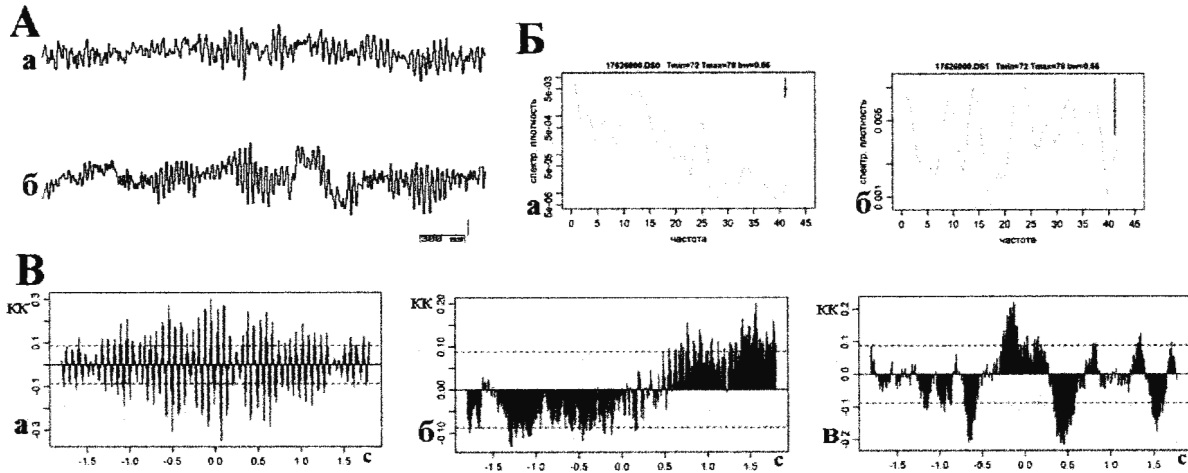


Рис. 2. Электрическая активность дрожжевых клеток *Saccharomyces cerevisiae*, зарегистрированная двумя электродами. А – осцилляции, организованные в веретена, в двух скоплениях клеток. Калибровка: 300 мс, 10 мкВ. Б – спектральный анализ активности, представленной на А (а,б). В – графики кросскорреляции, показывающие динамику взаимосвязи скопления клеток дрожжей: В,а – зависимость между электрическими осцилляциями, представленными на А,а,б. Фрагмент активности через 1 мин 12 с от начала регистрации, через 3 мин 42 с (В,б) и через 4 мин 36 с (В,в). Обозначения как на рис. 1

еще в 1980-е годы и показали, что прокариоты уже имеют не только калиевые каналы, но также натриевые и кальциевые и кальций-зависимые калиевые (Harris-Warrick, 2000; Prindle et al., 2015). Изучение бактериальных ионных каналов обеспечивает фундаментальное понимание структурных основ нейронной сигнализации. Однако природная функция ионных каналов у бактерий остается туманной. Показано, что электрический сигнал проводится по биопленке и играет значительную роль в коммуникации благодаря пространственному распространению калиевой волны. Эти волны являются результатом положительной обратной связи, при которой метаболические триггеры вызывают высвобождение внутриклеточного калия, который в свой черед деполяризует рядом стоящие клетки (Prindle et al., 2015). Распространяясь по пленке, эта волна деполяризации координирует метаболическое состояние клеток биопленки. Удаление калиевых каналов уничтожает этот ответ. Эти результаты показывают функцию ионных каналов в бактериальных биопленках, обеспечивающих сигнализацию во время клеточных коммуникаций. Исследования калиевых каналов у прокариот вида *KcsA* способствовали получению первой информации о ионной избирательности и проводимости. Совсем недавно было установлено, что бактерии имеют многие важные классы других каналов, таких как натриевые, хлорные кальций-управляемые калиевые и ионотропные глутаматные рецепторы, подобные тем, которые найдены на нейронах (Harris-Warrick, 2000). Тем не менее естественная функция этих бактериальных каналов остается неясной.

Открытие того, что *Geobacter sulfurreducens* (грамотрицательная метал- и сульфат-редуцирующая протеобактерия) может создавать филаменты протеинов с металлоподобной проводимостью, которые известны под названием нанопроводов и облегчают транспорт электронов, вызывало парадигмальный сдвиг в биологии (Lovley, 2012). Были найдены типы филаментов, которые необходимы для экстраклеточного транспорта электронов к экстраклеточным акцепторам электронов для их передачи в биопленках. Этот механизм электронной проводимости контрастирует с ранее известным механизмом биологической передачи электронов через электронные туннели или же захватыванием рядом расположенных молекул (Prindle et al., 2015).

Результаты показывают, что анализ пространственно-временной электрической активности при бактериальном росте может открывать новые перспективы в исследовании коллективного поведения микроорганизмов (Malvankar, Lovley, 2012).

Литература

- Греченко Т. Н., Харитонов А. Н., Жегалло А. В., Александров Ю. И. Психологический анализ осцилляторных процессов в поведении биосоциальных систем // Психологический журнал. 2015. Т. 36. № 6. С. 75–87.
- Fels D. Cellular communication through light // PLOS One. 2009. V. 4. P. 1–8.
- Harris-Warrick R. M. Ion channels and receptors: molecular targets for behavioral evolution // J. Comp. Physiol. A. 2000. V. 186. № 7–8. P. 605–16.
- Lovley D. R. Long-range electron transport to Fe (III) oxide via pili with metallic-like conductivity // Biochem. Soc. Trans. 2012. V. 1. № 40 (6). P. 1186–90.
- Malvankar N. S., Lovley D. R. Microbial nanowires: a new paradigm for biological electron transfer and bioelectronics // ChemSusChem. 2012. V. 5. № 6. P. 1039–46.
- Masi E., Ciszak M., Santopolo L., Frascella A., Giovannetti L., Marchi E., Viti C., Mancuso S. Electrical spiking in bacterial biofilms // J. R. Soc. Interface. 2015. V. 6. № 12 (102). P. 20141036.
- Matsushashi M. et al. Production of sound waves by bacterial cells and the response of bacterial cells to sound // J. Gen. Appl. Microbiol. 1998. V. 44. P. 49–55.
- Prajapat M. K., Shroff I., Brajesh R. G., Saini S. Analysis of a strategy for cooperating cells to survive the presence of cheaters // Molecular Biosyst. 2016. V. 18. № 12 (11). P. 3338–3346.
- Prindle A., Liu Jintao, Asally M., Ly S., Garcia-Ojalvo J., Suel G. M. Ion channels enable electrical communication within bacterial communities // Nature. 2015. V. 527. № 7576. P. 59–63.
- Reguera G. When microbial conversations get physical // Trends Microbiol. 2011. V. 19. № 3. P. 105–113.
- Reguera G., McCarthy K. D., Mehta T., Nicoll J. S., Tuominen M. T., Lovley D. R. Extracellular electron transfer via microbial nanowires // Nature. 2005. V. 435. P. 1098–1101.
- Reguera G., Nevin K. P., Nicoll J. S., Covalla S. F., Woodard T. L., Lovley D. R. Biofilm and nanowire production lead to increased current in microbial fuel cells // Appl. Environ. Microbiol. 2006. V. 72. P. 7345–7348.