

ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ОСЦИЛЛЯТОРНЫХ ПРОЦЕССОВ В ПОВЕДЕНИИ БИОСОЦИАЛЬНЫХ СИСТЕМ¹

©2015 г. Т. Н. Греченко*, А. Н. Харитонов**, А. В. Жегалло***, Ю. И. Александров****

* Ведущий сотрудник лаборатории психофизиологии им. В.Б. Швыркова
Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института психологии РАН,
Москва, доктор психологических наук;
e-mail: grecht@mail.ru

** Научный сотрудник лаборатории познавательных процессов и математической психологии,
кандидат психологических наук, там же;
e-mail: ankhome47@list.ru

*** Научный сотрудник лаборатории познавательных процессов и математической психологии,
кандидат психологических наук, там же;
e-mail: zhegs@mail.ru

**** Заведующий лабораторией психофизиологии им. В.Б. Швыркова, доктор психологических наук,
профессор, там же

Изучалась роль осцилляторных процессов в происхождении ритмов электроэнцефалограммы. Предполагалось, что генерация ритмов является свойством любого живого вещества. Была зарегистрирована суммарная электрическая активность на разных участках пленки нитчатых цианобактерий (*Oscillatoria terebriformis*, а также *Geitlerinema sp.* и *Halothece sp.*), входивших в состав пробы цианобактериального мата. Суммарная электрическая активность также регистрировалась у эмбрионов лягушки (*Rana temporaria*) и рачка (*Artemia salina*) на разных этапах развития. Обнаружено, что основные ритмы, совпадающие по частотным диапазонам с ритмической активностью мозга человека, представлены уже у прокариотических организмов (цианобактерий). Установлено, что синхронизированная электрическая активность в сообществе микроорганизмов возникает при формировании биосоциальных систем. Предполагается, что с кооперации, “социального” поведения начиналась жизнь первых клеточных структур на Земле. Обсуждается роль осцилляторов в формировании сложных живых систем. Делается вывод о том, что осцилляторные процессы являются общим механизмом, организующим взаимодействие индивидуальных клеток – от сообщества прокариот до высокоорганизованного многоклеточного организма.

Ключевые слова: ЭЭГ, осцилляторы, ритмы, прокариоты, биопенки, эмбрионы, “социальное” поведение.

Настоящая работа является частью реализации более широкого исследовательского замысла, имеющего целью выявление роли спонтанных генераторов электрических колебаний в организации и эволюционной истории живого вещества на Земле. Предполагается, что объектами исследований будут представители большого числа разных биологических таксонов и живые системы разных уровней организации – клетки, сообщества, индивиды, социумы и пр. Другой целью данной работы является определение возможно-

стей и ограничений электрографического метода в исследованиях, проводимых в рамках эволюционной и сравнительной психологии.

Одним из признанных и эффективных подходов к анализу принципов работы мозга является изучение его активности по электрическим ритмам. Электроэнцефалография дает возможность качественного и количественного анализа функционального состояния мозга. Общепринято, что электроэнцефалограмма служит надежным индикатором функционального состояния мозга и показателем разветывания мозгового обеспечения поведения. На электроэнцефалограммах заметна ритмичность электрической активности

¹ Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 14-28-00229), ФГБУН Институт психологии РАН.

мозга; частотный анализ позволяет определить основные ритмы мозговой активности, среди которых особое внимание привлекают ритмы, доминирующие в состоянии сна и бодрствования [2, 13]. Согласно многочисленным данным, ритмы ЭЭГ играют важнейшую роль в механизмах восприятия, обработки и передачи информации в мозге и являются результатом срабатывания множества нейронных систем [14, 40, 51]. Одним из факторов, отражающихся во флуктуациях частотного состава спонтанной ЭЭГ, могут быть колебания состояния мозга. Было выдвинуто предположение, что текущий паттерн ЭЭГ отражает его “моментальное” функциональное состояние, соответствующее наличным условиям [45]. Среди этих ритмов выделяются колебания потенциалов в диапазоне 7–13 Гц (альфа-ритм), которые соотносят с широким кругом сенсорных, моторных и когнитивных процессов [14, 15, 17, 23, 38].

Между тем, и нейрофизиологические механизмы, и функциональное значение ритмов до сих пор остаются предметом дискуссий [4, 44]. Для примера можно упомянуть различные предположения о функциональной роли самого интенсивно изучаемого проявления осцилляторной активности мозга – альфа-ритма. Предполагают, что альфа-волна связана с колебаниями способности воспринимать внешние стимулы и реагировать на них. Во многих исследованиях установлена зависимость времени реакции от различных характеристик восприятия сигналов, от того, на какой фазе волны участник исследования реализует поведение [11, 18]. Также предполагалось, что альфа-ритм отражает работу сканирующего механизма, обеспечивающего зрительное восприятие [7], организует интеграцию и квантование сенсорных потоков [31, 59], отражает процессы обработки информации в мозге [67], организует связь афферентного и эфферентного звеньев при формировании условного рефлекса [22], а также участвует в обеспечении механизмов памяти [27]. В противовес представлениям о “полезной” роли альфа-ритма отмечается и его “отрицательная” сторона. В частности, была высказана идея о близости альфа-ритма и эпилептической активности [12].

Столь многообразное и противоречивое понимание функциональной роли ритмической активности этого диапазона, по-видимому, демонстрирует отсутствие прямой связи между нейрофизиологическим проявлением мозговой активности и ее ролью в реализации определенного поведения. Все большее подтверждение получает идея о том, что ЭЭГ отражает нейрофункциональную программу деятельности мозга, а в

нейрофизиологических феноменах проявляется его пространственно-временная организационная структура [5].

Решающий вклад в генерацию основных ритмов ЭЭГ вносят структуры, нервные клетки которых имеют выраженную осцилляторную активность [34, 44]. Необходимой предпосылкой формирования ритмической электрической активности является синхронная деятельность нервных элементов. Новые исследования, в которых проводилась регистрация ЭЭГ, позитронно-эмиссионная томография, магниторезонансная томография, позволяют предположить, что ведущую роль в генезе основных ритмов мозга играют нейроны-генераторы, а ЭЭГ отражает синхронизированную электрическую активность большой популяции нейронов. В качестве одного из возможных источников возникновения электрических ритмов мозга рассматривается пейсмекерная активность клеток [14, 44]. Установлено, что ретикулярная формация, мозжечок, гиппокамп, супрахиазмальное ядро, верхние оливы содержат нервные клетки, ритмические разряды которых задаются особым внутриклеточным механизмом (эндогенной основной ритмичности). Именно этот вид активности нейронов имеет в своей основе внутренние процессы, которые запускаются экспрессией определенных генов [32, 47, 58]. Следовательно, делается вывод, что для возникновения ритмической активности мозга необходимы генераторы, имеющие пейсмекерный механизм, а для синхронизации осцилляций необходимы межклеточные контакты (синапсы). Для проверки последнего положения в настоящей работе проводилось исследование на прокариотах.

Поскольку осцилляции регистрируются в нервных системах разной сложности – от человека до изолированных ганглиев беспозвоночных (в частности, наиболее изученными являются колебания частотой 10 Гц) [46], можно предполагать, что весь имеющийся у индивидов данного вида набор ритмов подготовлен эволюционно, а актуальный, реализуемый в данный момент частотный паттерн связан с текущим состоянием и реализуемым поведением.

Ритмическая активность мозга обусловлена химико-физическими процессами, метаболизмом нервной ткани, процессами синаптического возбуждения и торможения. Следовательно, показателями ритмической активности могут быть самые разные явления, связанные с биохимическими реакциями, происходящими в тканях организма, и с электрическими следствиями некоторых из них. Формы проявления ритмической

активности различны – ее изучают методами, демонстрирующими цикличность различных метаболических процессов, с помощью методов регистрации сопутствующих им электрических явлений, а также применяя методы визуализации различных ионных потоков [47, 56, 60]. Ярким примером биохимического ритма является функция автоколебательных явлений в развитии морфогенеза у миксомицет *Dictyostelium discoideum* (относится к простейшим эукариотам). В определенный период морфогенеза некоторые амебидные клетки начинают периодически выделять циклический аденозинмонофосфат (цАМФ). Эти клетки получили название пейсмекеров. Под влиянием периодически секретируемой цАМФ происходит структурная перестройка данного вида организмов [25].

Наиболее распространенным методом для обнаружения осцилляторов является регистрация электрических процессов посредством микро- и макроэлектродов. В настоящем исследовании использован метод регистрации электрических явлений, обнаруживаемых при использовании внутриклеточной микроэлектродной регистрации и при применении макроэлектродов, которые позволяли регистрировать суммарную электрическую активность.

Определяет ли сложность нервной системы уровень организации поведения. Эксперименты и наблюдения показывают, что среди одноклеточных организмов имеется немало высокоорганизованных существ, способных к различным видам обучения и имеющих сложное поведение, – например, парамеции. С другой стороны, многоклеточность не является гарантией высокой и совершенной организации [26]. Даже наличие нервной системы не является такой гарантией. Это становится все более очевидным в свете данных о поведении и сложности организации сообществ не только одноклеточных эукариот, но и прокариот, которые вообще не имеют нервной системы в обычном понимании этого слова [35, 36, 37]. Как показывают наши собственные исследования [9, 10] и результаты, полученные другими авторами, успешность в адаптации к условиям жизни зависит от таких видов активности как эндогенные осцилляторные процессы. Продолжая в данной работе исследование с регистрацией суммарной электрической активности различных живых существ, необходимо поставить ряд вопросов. Является ли суммарная активность отражением работы только нервной системы? Как она формируется? Необходимы ли для формирования осцилляций непосредственные межклеточные контакты? Когда появляется спонтанная электрическая

активность в эволюции и онтогенезе? Является ли пейсмекерный механизм универсальным для клеток живых существ разного эволюционного уровня? Когда начинают проявляться генераторные свойства нейрона: присущи ли они клеткам зрелой нервной системы или проходят своеобразный путь развития?

В поисках ответов на эти вопросы в настоящем исследовании были проведены опыты на микроорганизмах, эволюционный возраст которых достигает 3.5 млрд лет, а также на развивающихся эмбрионах амфибии и ракообразного. Объектами были цианобактериальные пленки и эмбрионы травяной лягушки *Oscillatoria terebriformis* и рачка *Artemia salina*.

Цианобактерии (цианеи) – это одноклеточные и нитчатые микроорганизмы-прокариоты, древнейшие представители которых имеют геологический возраст около 3.5 млрд лет. В природе они образуют биопленки и цианобактериальные маты (многослойные микробные сообщества, состоящее из цианобактерий и других микроорганизмов). В ходе “созревания” цианобактериальной пленки происходит формирование своеобразных специализированных “органов”, активность которых направлена на решение текущей задачи или устранение проблемы. Пленка дифференцирует органоподобные образования за счет движения нитей [35].

Если древнейшие организмы Земли обнаруживают функционально значимую осцилляторную активность, а у таких сложных систем как мозг имеются структуры, содержащие клетки с пейсмекерными свойствами, то важно понять, когда в развитии сложных биологических систем появляются ритмоводители (пейсмекеры) и каковы их функции. Опыты, выполненные эмбриологами, показывают, что начало развития жизни связано с генерацией эндогенной осцилляторной активности, которую продуцирует оплодотворенная яйцеклетка [52]. Эти осцилляции, постепенно распространяясь, охватывают всю яйцеклетку, а затем начинается дробление зиготы. Это сопровождается повторными кальциевыми волнами снижающейся амплитуды и длительности, что требуется для завершения мейотического клеточного цикла и для развития эмбриона. Период этих осцилляций может продолжаться от нескольких минут до получаса, в зависимости от рассматриваемого вида. Затем начинается дробление зиготы. Часть клеток нервной системы имеет актуальную эндогенно возникающую ритмику. Можно предположить, что появление таких прообразов нейронов – носителей ритмов – происходит на раннем

этапе дробления зиготы. Это предположение в настоящем исследовании было проверено в опытах на эмбрионах лягушки и рачка *Artemia salina*.

МЕТОДИКА

Процедура исследования электрической активности цианобактерий

Исследования были проведены на пленке нитчатых цианобактерий *Oscillatoria terebriformis*, а также *Geitlerinema sp.* и *Halotheca sp.*, входивших в состав пробы цианобактериального мата. Применялся метод регистрации электрической активности при помощи стеклянных микроэлектродов. Для работы с цианобактериями *Oscillatoria terebriformis* применяли физраствор следующего состава (в граммах на литр): $NaHCO_3 - 3$, $Na_2CO_3 - 17$, $K_2HPO_4 - 0.5$, $NaCl - 30$, $KNO_3 - 2.5$, $MgSO_4 - 0.2$, $CaCl_2 - 0.04$, $FeSO_4 - 0.01$. Фрагмент мата, в который входили *Geitlerinema sp.* и *Halotheca sp.*, исследовался в естественной среде (проба воды из соленого озера Дусь-Холь, Республика Тыва). Электроды заполняли 1 М раствором *KCl*.

Процедура исследования электрической активности эмбрионов лягушки и рачка

Электрическая активность у развивающегося организма изучалась у эмбрионов лягушки *Rana temporaria* и рачка *Artemia salina*. Для этого в чашку Петри переносили часть кладки эмбрионов лягушки *Rana temporaria*, и регистрация электрической активности производилась от икринок, находящихся в естественной для них среде. Применяли электроды, заполненные 2 М *KCl*. Для регистрации электрической активности эмбрионов рачка *Artemia salina* их помещали в чашку Петри с водой, химический состав которой был идентичен природному месту их обитания. Для регистрации электрической активности применяли электроды, заполненные 1 М раствором *KCl*.

Статистический анализ

Фрагменты записи электрической активности цианобактерий *Oscillatoria terebriformis* и *Geitlerinema sp./Halotheca sp.* оцифровывалась и подвергалась 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 [65]. 95% доверительные интервалы мощности спектра вычислялись на основе аппроксимации χ^2 распределением [49]. Для выявления особенностей осцилляторной активности проводился автокорреляционный анализ, а на-

личие электрической связи между парой локусов биопленки при их одновременной регистрации выявлялась при помощи кросскорреляционного анализа. Кросскорреляционный анализ позволяет количественно охарактеризовать степень сходства электрических процессов и их взаимосвязи, выявить общие компоненты двух процессов и определить их временные отношения по сдвигу максимума кросскорреляционной функции. Длительность оцифрованных участков была равна 3 с.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Цианобактерии

При внутриклеточной регистрации электрической активности от индивидуальной цианобактериальной нити обнаружена работа пейсмейкерного механизма с регулярными колебаниями, частота которых составляла 0.1–0.5 Гц, а амплитуда – до 50 мВ. Стабильный уровень мембранного потенциала и частота генерации осцилляций сохранялись в течение всего исследования.

При регистрации электрической активности макроэлектродом в цианобактериальной пленке обнаружены синусоидальные колебания, частота которых варьировала от 3 до 45 Гц. Применение Фурье-анализа для описания частотного спектра выявило локализацию пиков активности в областях около 5, 15, 40–45 Гц (Рис. 1).

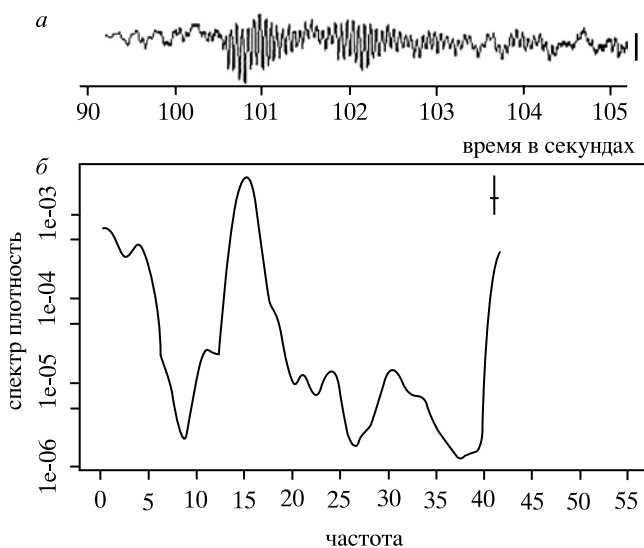


Рис. 1. Суммарная электрическая активность, зарегистрированная от биопленки цианобактерий и периодограмма этой активности: **а** – электрическая активность цианобактерий, длительность фрагмента 3 с., калибровка 20 мкВ; **б** – частотный спектр этого фрагмента, горизонтальная черта – полоса пропускания, вертикальная черта – 95% доверительный интервал. Ось абсцисс – частоты в Гц, ось ординат – спектральная плотность в условных единицах.

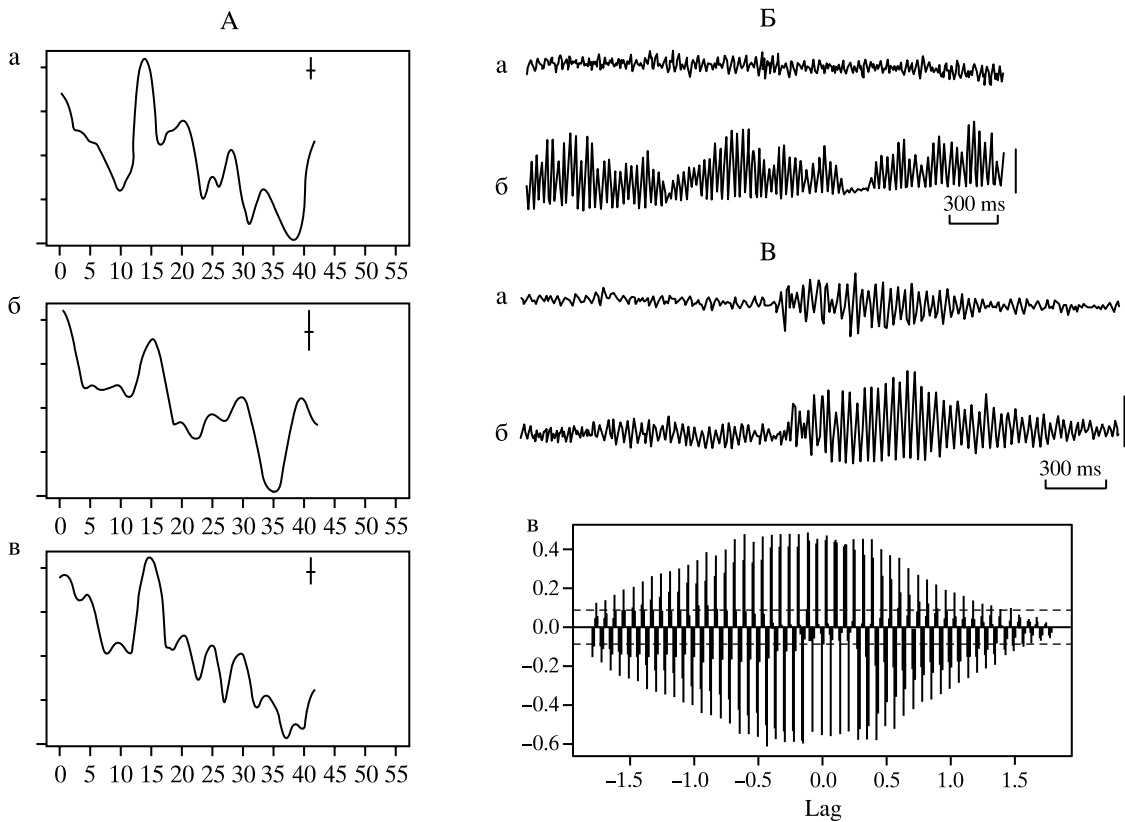


Рис. 2. Осцилляторная электрическая активность цианобактериальной пленки и ее частотные и временные характеристики: А – периодограммы электрической активности, зарегистрированной в разное время в течение одного опыта: а – через 1 мин, б – через 3 мин, в – через 5 мин от начала опыта. Обозначения как на рис. 1 Б. Б – регистрация из двух локусов биопленки, отличающихся уровнем активности: а – электрические процессы, зарегистрированные в неактивной области; б – в активной области. В – одновременная регистрация электрической активности двумя электродами из разных локусов биопленки с повышенной “строительной” активностью: а, б – фрагменты электрической активности в разных локусах; в – кросс-корреляционная функция, показывающая взаимосвязь осцилляторов в этих локусах; ось абсцисс – запаздывание в сек.; ось ординат – коэффициент корреляции. Калибровка для Б (а, б) и В (а, б) – 300 мс, 20 мкВ.

Ритмы суммарной активности, регистрируемой от цианобактериальной пленки, чрезвычайно изменчивы, и анализ частотного состава осцилляций подтверждает это непостоянство (Рис. 2 А, а–в).

Можно предполагать, что текущий паттерн суммарной электрической активности отражает “моментальное” функциональное состояние биологической системы. Оно зависит от условий, в которых протекает жизнь сообщества в данный момент времени. Когда деятельность членов цианобактериального сообщества направлена на решение жизненно важной задачи (например, освоение новых поверхностей, противостояние другому сообществу), то их активность синхронизирована, и это выражается в генерации высокоамплитудных ритмических колебаний суммарного потенциала. Это доказывают результаты серий настоящего исследования, в которых применялось два макроэлектрода, размещенных в разных ло-

кусах биопленки. Выраженность осцилляторных процессов зависела от активности, проявляемой членами сообщества: если цианобактерии вели “спокойный” образ жизни, это состояние характеризовалось низкоамплитудными осцилляциями (рис. 2Б, а), участки с повышенной активностью, связанной с “залечиванием” разрыва биопленки, намеренно произведенного экспериментатором, генерировали высокоамплитудные синхронизированные ритмы (рис. 2Б, б). Локусы, из которых проводились регистрации, отличались по цвету микроорганизмов и по близости расположения к месту разрыва. Наиболее активные цианобактерии имели ярко зеленый цвет и локализовались вблизи травмированного участка, менее активные члены сообщества имели желтовато-зеленоватый цвет и находились на периферии пленки. Так как регистрация проводилась одновременно от двух электродов, результаты опыта показали, что микроорганизмы создают очаги активности при решении конкретной задачи. Регистрация элек-

трических процессов из двух активных областей, расположенных по разные стороны от линии разрыва биопленки, выявила синхронизированные осцилляции с устойчивым паттерном разрядов (рис. 2В, а–б). Построение кросскорреляционной функции показало высокую степень синхронности этих ритмических процессов (рис. 2В, в). При регистрации потенциалов из зон, заведомо отличающихся активностью элементов, например, из области формирования тяжей (структурных элементов) и из “зон спокойствия” были получены разные по уровню синхронизированной активности явления.

Осцилляторы развивающейся нервной системы

Было обследовано более 50 эмбрионов травяной лягушки *Rana temporaria* и 15 эмбрионов соленоводного рачка *Artemia salina*. Микро- и макроэлектродами на разных этапах эмбриогенеза выполнили регистрации электрической активности. Зарегистрирована активность 64 единиц. Результаты показали следующее: на ранних стадиях клеточной дифференциации (бластулы и гастролы) почти любая клетка *Rana temporaria* имеет потенциал покоя от -20 мВ до -42 мВ. У 70% клеток была зарегистрирована осцилляторная электрическая активность. Амплитуда колебаний составляла 5–15 мВ. Осцилляции оказались организованы в веретена, содержащие до 40 колебаний возрастающей амплитуды (рис. 3, а). Продолжительность во времени такого веретена не была постоянной – у одной и той же бластулы вариации составляли от 200 мс до 15 сек. Частота колебаний варьировалась от 3–5 кол/с до 30 кол/сек. По мере развития эмбриона и перехода в стадию органогенеза количество клеток, имевших осциллирующую активность, снижалось на ранних

стадиях (бластулы и гастролы). Периодограммы, характеризующие частотный состав электрической активности зиготы показали наличие пика в области 5–7 Гц в первые часы дробления и смещение в область высоких частот – 25–30 Гц – через 6–10 часов, т.е. если выделять для анализа паттерн в виде веретена, то его частотный состав изменяется в зависимости от стадии развития эмбриона (рис. 3б, в).

Другая часть этих опытов выполнена на эмбрионах рачка *Artemia salina*. Опыты показали, что и в этом случае регистрируются электрические осцилляции, частотный спектр которых зависит от стадии развития эмбриона (рис. 4, а–в).

Типичная электрическая активность эмбриона рачка представлена веретенообразными осцилляторными колебаниями продолжительностью от 300 мс до 3–4 с. Частотный состав электрической активности менялся в зависимости от стадии эмбриогенеза (рис. 4б, в). Как и у эмбрионов травяной лягушки, более поздние стадии характеризовались преобладанием высоких частот в спектральной характеристике осцилляций.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты настоящего исследования, полученные на прокариотах, показывают, что уже у самых ранних форм жизни существуют осцилляторы, а “древние” ритмы по частоте сопоставимы с современными ритмами, обнаруженными в таких сложных биологических системах как мозг человека. Цианобактериальное сообщество имеет чрезвычайно устойчивую внутриклеточную ритмическую электрическую активность, характеризующуюся постоянством периодичности. Синхронизированная электрическая активность характеризует совместную деятельность циано-

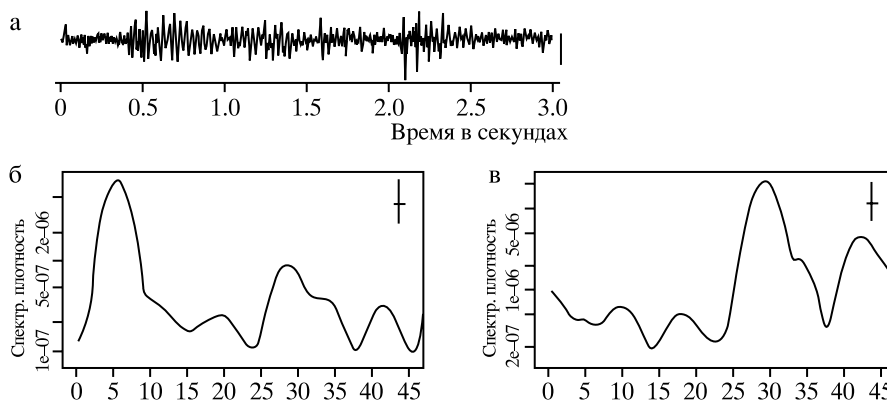


Рис. 3. Электрическая активность, зарегистрированная у эмбриона травяной лягушки *Rana temporaria*: а – электрические осцилляции, зарегистрированные макроэлектродом, калибровка – 20 мкВ; б, в – периодограммы, характеризующие осцилляторную активность эмбриона через 1 час (б) и через 6 часов (в) от начала опыта. Обозначения для б и в как на рис 1 б.

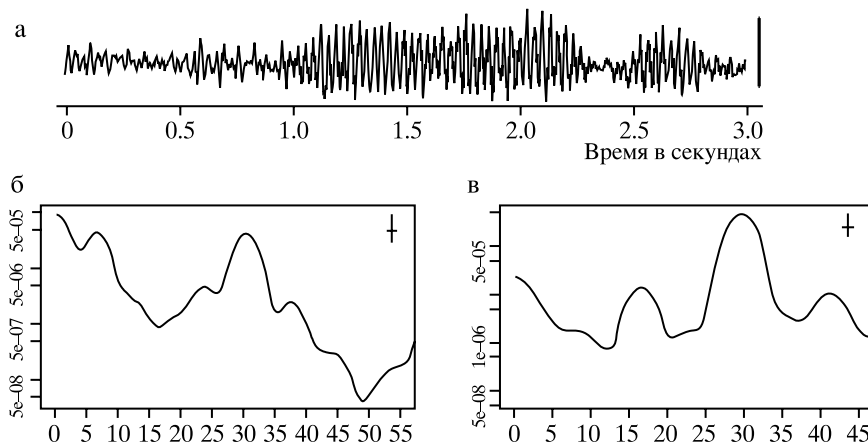


Рис. 4. Электрическая активность эмбриона рачка *Artemia salina* и периодограммы, характеризующие разные этапы его развития: **а** – электрическая осцилляторная активность эмбриона, калибровка – 20 мкВ; **б, в** – периодограммы, характеризующие электрическую активность эмбриона в разные периоды развития: на второй (**б**) и на шестой (**в**) день эмбриогенеза. Обозначения как на рис.1 **б**.

бактериальных нитей, составляющих сообщество, а возможно, и является ее пусковым механизмом.

Именно осцилляторные процессы осуществляют интеграцию организма в гармонично функционирующее целое, регулируя жизнь животных и растений через систему взаимосвязанных ритмов [16]. Чем сложнее внутренняя организация живого существа, тем в большей степени метаболические процессы отражаются в эндогенной ритмике: они актуализируются в электрической активности клеток и организуют (или включают) определенные системы исполнения.

Роль ритмической активности продемонстрирована во многих исследованиях на позвоночных и беспозвоночных животных. Задолго до того, как органы чувств и движения начнут выполнять свои функции, осциллирующая активность нейронов обнаруживается в разных отделах ЦНС, а спонтанная периодическая активность является характерной чертой развивающейся нейронной системы [42, 53]. Спонтанная ритмическая активность развивающихся нейронов, по-видимому, хотя и не несет сенсорной информации, чрезвычайно важна для формирования связей нервной системы. Например, ганглиозные клетки сетчатки зародыша крысы спонтанно активны в то время, когда сетчатка еще слишком незрелая для того, чтобы передавать зрительную информацию. В пренатальном периоде фоторецепторов слишком мало, биполярные клетки соединяются с фоторецепторами и ганглиозными клетками после рождения. В зрительной системе спонтанная активность необходима для установления связей между слоями сетчатки и нейронными структурами, анализирующими зрительную информацию. Резуль-

таты исследований показывают, что нарушение спонтанной электрической активности ганглиозных клеток (например, блокатором натриевых каналов тетродотоксином или электрическими воздействиями соответствующих параметров) изменяет настройку топографической проекции сетчатки и разведение синаптических входов от двух глаз. В сетчатке ритмические разряды в виде спонтанных распространяющихся волн впервые появляются в пренатальном периоде и являются решающими для развития нейронных связей внутри сетчатки и латерального коленчатого тела [63]. Эти явления обнаружены как при развитии зрительной системы, так и при ее регенерации у взрослых животных [66].

Решающая роль осцилляторной активности нейронов доказана и при формировании системы, контролирующей движения. Распространяющаяся коррелированная нейронная активность, вызванная деполяризационными волнами, активируется сигналами, поступающими через разные сенсорные входы. У позвоночных локомоторная активность мышц задних конечностей генерируется при помощи системы центрального генератора паттернов (*central pattern generator, CPG*), расположенного в спинном мозге. Клетки *CPG* могут выполнять две задачи: они генерируют ритм (“биологические часы”) и продуцируют соответствующую мышечную активность (“паттерны”) с сокращением сгибателей и разгибателей и альтернативой между движениями правой и левой конечностей. Уникальное свойство деполяризационной волны заключается в том, что она широко распространяется по головному и спинному мозгу. В ходе эмбрионального развития при

формировании сегментов спинного мозга у позвоночных животных в проводящих путях идентифицирована синусоидальная электрическая активность. У 15–16-дневных эмбрионов крысы спонтанные сигналы появляются в ассоциации с ритмическими разрядами краниальных мотонейронов и широко распространяются, что совпадает с подобными характеристиками вызванной деполяризационной волны [43]. Эти результаты показывают, что деполяризационная волна может запускаться множеством нейронных популяций, которые широко представлены начиная от моста и до люмбосакральной части спинного мозга [61].

Ритмическая спонтанная электрическая активность обнаруживается во многих отделах развивающейся нервной системы, где она играет важную роль в установлении нейрональных связей, а ее блокада приводит к развитию различных патологий. Например, в спинном мозге эмбрионов мышей и цыплят залпы ритмической активности, которые распространяются по спинному мозгу и обладают многими свойствами, схожими с сетчаточными волнами, появляются на ранних стадиях развития. Уничтожение или изменение частоты ритма спонтанной генерации приводит к неправильному развитию отделов спинного мозга [55]. Функциональная роль пейсмекеров была показана и на элементах сетчатки: при “выключении” осцилляций фармакологическими воздействиями происходит изменение связей, формирующихся в средних слоях сетчатки [64].

Накопленные к настоящему времени данные указывают на то, что многие биоритмы синхронизируются гелиогеофизическими колебательными процессами [6]. В частности, обнаружено сходство преобладающих частот ЭЭГ мозга человека и низкочастотных пульсаций геомагнитного поля. Согласно теоретическим и экспериментальным данным, в системе Земля–ионосфера присутствуют резонансные частоты, равные 6–8, 14, 20, 26 и 32 Гц. Шумановские волны с основной частотой 7.8 Гц, имеющие 24-часовую гармонику, влияют на циркадианный ритм организма. В эти частоты входят и основные ритмы ЭЭГ, в том числе, альфа-ритм. Эти данные указывают на взаимосвязь альфа-ритмов и шумановских частот.

Альфа-ритм, как и другие ритмы, отражает сложные психофизиологические процессы, происходящие в мозге. Имеющиеся эмпирические данные свидетельствуют в пользу того, что характер альфа-ритма является врожденным и, вероятно, наследственным [24, 47, 54]. Корни этого и других основных ритмов мозга могут быть прослежены до самых ранних проявлений жизни на

Земле. Эндогенная ритмика, сформировавшаяся под влиянием циклических процессов окружающей среды, надежно и адекватно “вписывает” живые системы в быстро меняющуюся обстановку.

Обычно выделяют цитоплазматические осцилляции и мембранные колебания, связанные с ритмическими изменениями проницаемости мембраны или с периодической активностью электрогенных насосов [48]. Функциональное назначение эндогенных осцилляций в одних случаях сводится к регуляции активности самой клетки, генерирующей ритм, в других, как мы полагаем, обеспечивается сигнал для управления активностью соседних клеток и синхронизации взаимодействий на довольно больших расстояниях.

Ритмичность разрядов нейронов некоторых мозговых структур (таламуса, гипоталамуса и т.д.) многие исследователи связывают с регулярным поступлением к клеткам синаптических сигналов – в этом заключается идея о сетевой основе осцилляций. Однако в проведенных нами опытах на цианобактериях поступление синаптических сигналов полностью исключено – по причине отсутствия синапсов. Это позволяет предположить наличие другого синхронизирующего источника, позволяющего микроорганизмам взаимодействовать между собой.

Колонии микроорганизмов являются сложными кооперативными системами, что проявляется в наличии между клетками двух типов контактов: плотного слипания клеточных стенок и цитоплазматических выростов. К структурам, способствующим тесному взаимодействию элементов, относятся и капсулоподобные оболочки у клеток, расположенных в строго определенных частях микробных сообществ [30]. Микробные сообщества со стороны воздуха окружены поверхностной оболочкой, выполняющей защитную функцию. Синхронизация электрической активности в определенном локусе биопленки может обеспечиваться прямыми контактами между цианобактериями, однако этот механизм не объясняет возникновения синхронных осцилляций между удаленными участками колонии микроорганизмов (рис. 2В, б). Поэтому не исключено существование еще одного вида информационного канала, который включается в случае взаимодействия таких удаленных локусов. Показано, что одноклеточные организмы в колониях обеспечивают дыхание, питание и другие функции за счет “кооперативной организации” и сложной коммуникации, демонстрируя своеобразный “социальный интеллект” [57]. Известно также, что метаболизмы отдельных клеточных организмов при кооперации одно-

клеточных синхронизируются в осцилляторных колебаниях разной частоты (см., напр., в [68]). Можно полагать, что обнаруженные в настоящей работе осцилляции имеют подобную природу и значимость, а бактериальные пленки и маты могут быть рассмотрены как модель (прообраз) нервной системы.

Проведенные в настоящем исследовании опыты на эмбрионах также показали, что осцилляции – это первый вид электрической активности, которую можно зарегистрировать у дробящейся зиготы. Присутствие генетически заданной ритмической активности, инициирующей на самых ранних этапах развития организма – как показали данные, полученные на эмбрионах лягушки *Rana temporaria* и рачка *Artemia salina* – позволяет предположить, что она может быть ориентиром для формирующейся нервной системы, т.е. клетки с этой ритмикой являются своеобразными “маркерами”, размечающими путь связи между зарождающимися элементами будущей центральной нервной системы. Осциллирующие клетки становятся “системообразующей” основой для формирования функциональных ансамблей нейронов и играют роль центров, вокруг которых создается своеобразное синаптическое “кружево” – множество клеток с синаптическими переключениями, обладающих определенными свойствами и задействованных в различных жизненных задачах организма. Экспериментально показано, что на самой ранней стадии дробления бластомеры начинают образовывать кластеры, объединяющие прообразы нейронов, наделенных определенными свойствами [62]. По-видимому, такая реорганизация поверхности, формирование кластеров является первым проявлением системообразующей функции электрически активных бластомеров. Уровень мембранного потенциала, ионные токи и мембранная проводимость зависят от стадии деления клетки [8].

Осцилляторная активность бластомеров задана генетически, как это было показано в опытах по торможению трансляции информации циклогексимидом, что приводит к острой деполяризации мембраны и полному уничтожению мембранных осцилляций, которые в норме соответствуют митотическим циклам во время синхронной дифференциации бластомеров [20].

Клетки-носители генетически заданной пейсмекерной программы становятся структурообразующими элементами, формирующими вокруг себя систему синаптически связанных клеток, поэтому от их собственных врожденных свойств зависят многие особенности создаваемых нейрон-

ных систем, а, следовательно, и поведенческих особенностей организма. Результаты исследований микроорганизмов показывают, что усложнение структуры и организации нервной системы, связанное с появлением синаптической передачи, не только не привело к вырождению или обеднению функций пейсмекерной активности, а наоборот – увеличило ее значение.

Нельзя не обратить внимание на то, что синхронные осцилляции, связанные с метаболическими циклами, наблюдаются и у клеток многоклеточных организмов [50], в том числе в нервной системе ракообразных [16], птиц (см. напр. [19]), человека (см. напр. [21, 28]). Бактериальные биосоциальные системы характеризуются единым жизненным циклом, следовательно, механизм упорядочивания их активности во времени проще, чем, например, у дрожжей или парамеций. Отмечаемое при рассмотрении целостных организмов сходство с осцилляторными процессами, регистрируемыми в сообществе микроорганизмов, хорошо согласуется с известным представлением, согласно которому “всякий сложный индивид представляет собой комбинации клеточек, он есть особый род общества”, представленного индивидуальными клетками [41, с. 112], любое живое существо составлено из других живых существ, поэтому оно – коллективно и кооперативно [3].

Существуют эмпирические данные о связи выраженности тех или иных частот в ЭЭГ человека с тем, каков уровень системной дифференциации поведения, реализуемого в данной ситуации [21], какие именно группы нейронов (специализированных относительно систем поведения, направленного на решение пространственно-образных или вербально-логических задач) активированы [28, 29]. По-видимому, эта связь (ритм–поведение) обусловлена тем, что нейрон может обеспечить “потребности” своего метаболизма, только объединясь с другими элементами организма в функциональную систему, направленную на достижение результата целостным организмом (ср. с клеточными колониями, пленками и матами). Формирование подобных объединений, обусловленное как онтогенетической (научение), так и филогенетической [33, 34] памятью, может рассматриваться и как метаболическое взаимодействие нейронов, глиальных клеток и других клеток организма. Достижение результата индивидом как целым выступает на уровне каждой вовлеченной клетки этого индивида как достижение ее “метаболического результата” [1, 39]. Удовлетворение всего спектра метаболических “потребностей” клеток многоклеточного организма обеспечивается, в частности, разнообразием

реализуемых актов. Сходно с тем, как это происходит в сообществе бактерий, организованном в целостную биопленку, изменение метаболизма кооперирующих клеток в мозге (и теле) согласуется с тем, какое именно поведение совершает целостный индивид. Таким образом, можно предположить, что удовлетворение клеточных потребностей (по крайней мере, некоторых из них) может осуществляться через поведение сообщества клеток как целого (колонии, биопленки, маты, временные объединения клеток, многоклеточные индивиды), а разнообразие метаболических циклов, осуществляемых в рамках указанного поведения, может быть охарактеризовано через разнообразие ритмов электрической активности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Александров Ю.И.* Активный нейрон // Нейрон. Обработка сигналов. Пластичность. Моделирование. Фундаментальное руководство. Ред. Соколов Е.Н., Черноризов А.М. М.: Изд-во Тюменского Государственного Университета. 2008. С. 33–58.
2. *Безденежных Б.Н.* Динамика взаимодействия функциональных систем в структуре деятельности. М.: Изд-во “Институт психологии РАН”, 2004.
3. *Беклемишев В.Н.* Методология систематики. М.: КМК Sci. Press, 1994.
4. *Бодунов М.В.* Соотношение нестационарных свойств ЭЭГ с временными характеристиками поведения // Психологический журнал. 1985. Т. 6. № 6. С. 125–134.
5. *Бодунов М.В.* “Алфавит” ЭЭГ: типология стационарных сегментов ЭЭГ человека // Индивидуально-психологические различия и биоэлектрическая активность мозга человека. М.: Наука, 1988. С. 56–70.
6. *Бреус Т.К., Халберг Ф., Корнелиссен Ж.* Влияние солнечной активности на физиологические ритмы биологических систем // Биофизика. 1995. Т. 40. Вып. 4. С. 737–749.
7. *Винер Н.* Кибернетика. М.: Сов. радио, 1958.
8. *Гойда О.А., Шабан В.В., Медина В.В.* Электрофизиологические параметры ионной транспортной системы на ранних стадиях развития рыб и амфибий // Физиол. журн. 1992. Т. 38. № 6. С. 102–105.
9. *Греченко Т.Н., Жегалло А.В., Харитонов А.Н.* Частотный анализ электрической активности микроорганизмов // Эволюционная и сравнительная психология в России: традиции и перспективы / Отв. ред. Харитонов А.Н. М.: Изд-во “Институт психологии РАН”, 2013. С. 201–207.
10. *Греченко Т.Н., Харитонов А.Н., Сумина Е.Л., Сумин Д.Л.* Генез памяти // Экспериментальная психология. 2013. Т. 6. № 4. С. 67–78.
11. *Гусельников В.И., Изнак А.Ф.* Ритмическая активность в сенсорных системах. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983.
12. *Гусельников В.И., Супин А.Я.* Ритмическая активность головного мозга. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968.
13. *Данилова Н.Н.* Психофизиология. М.: Аспект Пресс, 2000.
14. *Данилова Н.Н.* Роль высокочастотных ритмов электрической активности мозга в обеспечении психических процессов // Психология. Журнал Высшей школы экономики. 2006. Т. 3. № 2. С. 62–72
15. *Данилова Н.Н., Ушакова Т.Н., Волков Г.В., Плигина А.М., Страбыкина Е.А.* Отображение семантических категорий в электрической активности мозга // Экспериментальная психология. 2013. Т. 6. № 4. С. 5–22.
16. *Загускин С.Л., Загускина Л.Д.* Ритмы микроструктур нервной клетки речного рака и их физиологическое значение // Морфология. 1996. № 4. С. 90–95.
17. *Иваницкий Г.А.* Распознавание типа решаемой в уме задачи по нескольким секундам ЭЭГ с помощью обучаемого классификатора // Журнал высшей нервной деятельности. 1997. Т. 47. № 4. С. 743–747.
18. *Изнак А.Ф.* Модуляция сенсомоторной деятельности человека на фоне альфа-ритма ЭЭГ // Проблемы развития научных исследований в области психического здоровья. МЗ СССР, АМН СССР. 1989. С. 3–24.
19. *Корнеева Е.В., Александров Л.И., Храмов А.Е., Ситникова Е.Ю., Раевский В.В.* ЭЭГ незрелорождающихся птенцов мухоловки-пеструшки при состояниях, связанных с циклом естественного поведения // Журнал высшей нервной деятельности. 2014. Т. 64. № 2. С. 208–217.
20. *Кузень С.И., Санагурский Д.И., Мурацик И.Г., Гойда О.А.* Изменения трансмембранного потенциала развивающегося эмбриона выюна при действии инсулина, торможении транскрипции и трансляции // Биофизика. 1980. Т. 25. № 4. С. 658–663.
21. *Кустубаева А.М., Толегенова А., Мэттьюс Дж.* ЭЭГ-активность головного мозга при различных стратегиях саморегуляции эмоций: подавление и переоценка // Психологический журнал. 2013. Т. 34. № 4. С. 58–68.
22. *Ливанов М.Н.* Пространственная организация процессов головного мозга. М.: Наука, 1972.
23. *Марченко О.П.* Электрические потенциалы мозга, связанные с категоризацией названий одушевленных и неодушевленных объектов // Экспериментальная психология. 2010. Т. 3. № 1. С. 5–29.
24. *Марютина Т.М.* Промежуточные фенотипы интеллекта в контексте генетической психофизиологии // Психология. Журнал Высшей школы экономики. 2007. Т. 4. № 2. С. 22–47.

25. *Медведев С.С.* Электрофизиология растений. Учебное пособие. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского гос. ун-та, 2012.
26. *Панов Е.И.* Бегство от одиночества. Индивидуальное и коллективное в природе и человеческом обществе. М.: Лазурь, 2001.
27. *Прибрам К.* Языки мозга. М: Прогресс. 1975.
28. *Роик А.О., Иваницкий Г.А.* Нейрофизиологическая модель когнитивного пространства // Журнал высшей нервной деятельности. 2011. Т. 61. № 6. С. 688–696.
29. *Роик А.О., Иваницкий Г.А., Иваницкий А.М.* Когнитивное пространство человека: совпадение моделей, построенных на основе анализа ритмов мозга и на психометрических измерениях // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. 2012. Т. 98. № 11. С. 1314–1328.
30. *Рыбальченко О.В.* Морфо-физиологические аспекты взаимодействий микроорганизмов в микробных сообществах: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. СПб., 2003.
31. *Симонов П.В.* Тета-ритм и механизмы квантования извлекаемых из памяти энграмм // Память и следовые процессы. Тезисы докл. 4-й Всесоюзн. конференц. Пушино, 1979.
32. *Соколов Е.Н.* Пейсмекерный потенциал в организации поведения // Пейсмекерный потенциал нейрона. Ред. Соколов Е.Н., Тавкхелидзе Н.Н. Тбилиси: Мецниереба, 1975. С. 177–190.
33. *Соколов Е.Н.* Нейронные механизмы памяти и научения. М: Наука, 1981.
34. *Соколов Е.Н.* Нейрофизиологические механизмы сознания // Журнал высшей нервной деятельности. 1990. Т. 40. № 6. С. 1049–1052.
35. *Сумина Е.Л.* Поведение нитчатых цианобактерий в лабораторной культуре // Микробиология. 2006. Т. 75. № 4. С. 532–537.
36. *Харитонов А.Н.* Коммуникативные структуры: у истоков // Познание и общение. Теория. Эксперимент. Практика. / Отв. ред. Барабанщиков В.А., Самойленко Е.С. М.: Изд-во "Институт психологии РАН". 2009. С. 66–75.
37. *Харитонов А.Н., Греченко Т.Н., Сумина Е.Л., Сумин Д.Л., Орлеанский В.К.* Социальная жизнь цианобактерий // Дифференционно-интеграционная теория развития. Кн. 2 / Сост. и ред. Н.И. Чуприкова, Е.В. Волкова. М.: Языки славянской культуры. 2014. С. 283–302.
38. *Чернышева М.П.* Циркадианные осцилляторы и гормоны // Цитология. 2013. Т. 55. № 11. С. 761–777.
39. *Швырков В.Б.* Введение в объективную психологию. Нейрональные основы психики // Избранные труды / Под ред. Александрова Ю.И. М.: Изд-во "Институт психологии РАН", 2006.
40. *Шишкин С.Л.* Исследование синхронности резких изменений альфа-активности ЭЭГ человека: Дисс. ... канд. биол. наук. М., 1997.
41. *Эспинас А.В.* Социальная жизнь животных: Опыт сравнительной психологии. М.: Книжный мир "Либром", 2012.
42. *Alle`ne C., Cattani A., Ackman J.B., Bonifazi P., Aniksztejn L., Ben-Ari Y., Cossart R.* Sequential generation of two distinct synapse-driven network patterns in developing neocortex // J. Neurosci. 2008. V. 28. № 48. P. 12851–12863.
43. *Aulehla A., Pourquié O.* Oscillating signaling pathways during embryonic development // Curr. Opin. Cell Biol. 2008. V. 20(6). P. 632–637.
44. *Başar E.* Oscillations in "brain-body-mind" – a holistic view including the autonomous system // Brain Res. 2008. V. 1235. P. 2–11.
45. *Başar E., Schürmann M.* Alpha rhythms in the brain: functional correlates // News in Physiol. Sci. 1996. V. 11. P. 90–96.
46. *Başar E., Schürmann M.* Functional correlates of alphas Panel discussion of the conference "Alpha Processes in the Brain" // Int. J. Psychophysiol. 1997. V. 26(1–3). P. 455–474.
47. *Begleiter H., Porjesz B.* Genetic of human brain oscillations // International Journal of Psychophysiology. 2006. V. 60. P. 162–171.
48. *Berridge M.J.* The interaction of cyclic nucleotides and calcium in the control of cellular activity // Adv. Cyclic Nucleotide Res. 1975. № 6. P. 1–98.
49. *Bloomfield P.* Furier analysis of time series. New York. John Wiley and sons, inc., 2000.
50. *Brodsky V.Y.* Direct cell–cell communication: a new approach derived from recent data on the nature and self-organisation of ultradian (circahoralian) intracellular rhythms // Biological Review. 2006. V. 81 № 1. P. 143–162.
51. *Buzsaki G.* Rhythms of the brain. Oxford University Press. 2006.
52. *Dumollard R., Carroll J., Dupont G., Sardet C.* Calcium wave pacemakers in eggs // Journal of Cell Science. 2002. V. 115. № 18. P. 3557–3564.
53. *Furlan F., Taccola G., Grandolfo M., Guasti L., Arcangeli A., Nistri A., Ballerini L.* ERG conductance expression modulates the excitability of ventral horn gabaergic interneurons that control rhythmic oscillations in the developing mouse spinal cord // J. Neurosci. 2007. V. 24. P. 919–928.
54. *Gallinat J., Winterer G., Herrmann C.S., Senkowski D.* Reduced oscillatory gamma-band responses in unmedicated schizophrenic patients indicate impaired frontal network processing // Clin. Neurophysiol. 2004. V. 115. P. 1863–1874.
55. *Hanson M. G., Landmesser L.T.* Normal patterns of spontaneous activity are required for correct motor

- axon guidance and the expression of specific guidance molecules // *Neuron*. 2004. V. 43. P. 687–701.
56. *Igoshin O.A., Goldbeter A., Kaiser D., Oster G.* A biochemical oscillator explains several aspects of *Myxococcus xanthus* behavior during development // *PNAS*. 2004. V. 101. № 44. P. 15560–15565.
57. *Jacob E.B., Becker I., Shapira Y., Levine H.* Bacterial linguistic communication and social intelligence // *Trends in Microbiology*. 2004. V. 12. № 8. P. 366–372.
58. *Leznik E., Llinás R.* Role of gap junctions in synchronized neuronal oscillations in the inferior olive // *J. Neurophysiol.* 2005. V. 94. № 4. P. 2447–2456.
59. *Lindsley D.B.* Psychological phenomena and the electroencephalogram // *Electroencephalogr. clin. Neurophysiol.* 1952. V. 4. № 3. P. 443–456.
60. *Meijer J.H., Michel S.* Neurophysiological analysis of the suprachiasmatic nucleus: a challenge at multiple levels // *Methods in Enzymology*. 2015. V. 552. P. 75–102.
61. *Momose-Sato Y., Sato K., Kinoshita M.* Spontaneous depolarization waves of multiple origins in the embryonic rat CNS // *Eur. J. Neurosci.* 2007. V. 25(4). P. 929–944.
62. *Muller H.A.* Of mice, frogs and flies: generation of membrane asymmetries in early development // *Dev. Growth Differ.* 2001. V. 43. № 4. P. 327–342.
63. *Petit-Jacques J., Bloomfield S.A.* Synaptic Regulation of the light-dependent oscillatory currents in starburst amacrine cells of the mouse Retina // *J. Neurophysiol.* 2008. V. 100. № 2. P. 993–1006.
64. *Sernagor E., Mehta V.* The role of early neural activity in the maturation of turtle retinal function // *J. Anat.* 2001. V. 199. № 4. P. 375–383.
65. *Shumway R.H., Stoffer D.S.* Time series analysis and its applications. Springer Texts in Statistics, 2011.
66. *Sretavan D.W., Shatz C.J., Stryker M.P.* Modification of retinal ganglion cell axon morphology by prenatal infusion of tetrodotoxin // *Nature*. 1988. V. 336. № 6198. P. 468–471.
67. *Walter W.G.* Intrinsic rhythms of the brain // *Handbook of physiology / J. Field et al. (Eds.)* Washington: Amer. Physiol. Soc., 1959. Sect. 1. P. 279–298.
68. *Weber A., Prokazov Y., Zuschratter W., Hauser M.J.B.* Desynchronization of glycolytic oscillations in yeast cell populations // *PLoS ONE*. 2012. 7(9): e43276.

PSYCHOPHYSIOLOGICAL ANALYSIS OF OSCILLATORY PROCESSES IN BIOSOCIAL SYSTEMS' BEHAVIOR

T. N. Grechenko*, **A. N. Haritonov****, **A. V. Zhegallo*****, **Y. I. Alexandrov******

* *Sc.D. (psychology), leading research officer, laboratory of psychophysiology named after V.B. Shvyrkov, Federal State-financed Establishment of Science, Institute of Psychology RAS, Moscow;*

** *PhD, research officer, laboratory of cognitive processes and mathematical psychology, the same place;*

*** *PhD, research officer, laboratory of cognitive processes and mathematical psychology, the same place;*

**** *Sc.D. (psychology), professor, head of laboratory of psychophysiology named after V.B. Shvyrkov, the same place*

The role of oscillatory processes in electroencephalogram rhythms' origin has been studied. Generation of rhythms was supposed to be an attribute of every living material. Total electrical activity was recorded on different parts of films of filamentous cyanobacteria (*Oscillatoria terebriformis* as well as on *Geitlerinema sp.* and *Halotheca sp.*) which form a part of cyanobacterial mat test. Total electrical activity was registered in embryos of frogs (*Rana temporaria*) and brine shrimps (*Artemia salina*) at different stages of development. It was discovered that fundamental rhythms coincident with frequency range of rhythmic activity of human brain are presented even in prokaryotic organisms (cyanobacteria). It was revealed that synchronized electrical activity in association of microorganisms arises with biosocial systems' formation. It is supposed that the life of the first cellular structures on the Earth began with cooperation – “social” behavior. The role of oscillators in complex live systems' formation is discussed. The conclusion that oscillatory processes constitute a common mechanism by which interaction of individual cells – from association of prokaryote to complex multicellular organisms is organized – was drawn.

Key words: EEG, oscillators, rhythms, prokaryotes, biofilm, embryos, “social” behavior.