

УДК 159.9

ББК 88

П 86

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

Редакционная коллегия:

*Ю. И. Александров, Ю. В. Быховец, Г. А. Виленская (отв. секретарь),
А. Е. Войскунский, М. В. Дан, Е. Н. Дымова, А. Л. Журавлев (отв. ред.),
А. Н. Занковский, В. В. Знаков (отв. ред.), Н. Н. Казымова, М. М. Кашанов,
В. А. Кольцова, Е. И. Лебедева, В. И. Моросанова, Т. А. Нестик,
Е. А. Никитина, Н. Д. Павлова, Е. А. Сергиенко, Н. Е. Харламенкова,
М. А. Холодная, А. Ю. Уланова, Д. В. Ушаков, А. В. Юревич*

П 86 Психология человека как субъекта познания, общения и деятельности / Отв. ред. В. В. Знаков, А. Л. Журавлёв. — М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2018. — 2216 с.

ISBN 978-5-9270-0381-5

УДК 159.9

ББК 88

В книге представлены статьи, тематика которых перекликается с ключевыми темами творческого наследия двух выдающихся российских психологов — А. В. Брушлинского и О. К. Тихомирова. Работы написавших их ученых отражают перспективные направления развития современной психологической науки. В разделах книги представлены основные традиции психологических исследований — когнитивная, герменевтическая, экзистенциальная. Проблематика статей включает практически весь спектр изучения психики субъекта — познавательные, коммуникативные, деятельностьные основания ее развития.

Издание подготовлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ), проект (18-013-20048) организации Всероссийской научной конференции «Психология человека как субъекта познания, общения и деятельности», посвященной 85-летию со дня рождения А. В. Брушлинского и О. К. Тихомирова (22–23 ноября 2018 г., Москва)

© ФГБУН «Институт психологии РАН», 2018

ISBN 978-5-9270-0381-5

Электрофизиология социальной жизни микробов

*Т. Н. Греченко**, *А. Н. Харитонов***, *А. В. Жегалло**** (Москва)

** доктор психологических наук, Институт психологии РАН;
e-mail: grecht@mail.ru*

*** кандидат психологических наук, Институт психологии РАН;
e-mail: ankhome47@list.ru*

**** кандидат психологических наук, Институт психологии РАН;
e-mail: zhegs@mail.ru*

Социальная жизнь требует кооперации — объединения общих усилий для решения важной для общества задачи и конкуренции между членами сообщества, стремящимися получить наибольшее вознаграждение за участие в общих действиях. Найти объективные показатели для определения эффективности действий членов сообщества является важной задачей для психофизиологов, независимо от того, на каких объектах выполняются исследования. В данной работе представлены опыты на микроорганизмах, создающих социальные структуры. Методом регистрации полевых потенциалов показаны отличия электрических характеристик на разных этапах формирования социальных объединений.

Ключевые слова: электрическая активность, осцилляции, социальная жизнь, микроорганизмы, кооперация, конкуренция.

Социальная жизнь — это деятельность субъектов, направленная на сохранение и развитие условий существования. Исследования показывают, что общественный образ жизни характерен и для микроорганизмов, а взаимоотношения между членами сообщества предполагают сложные взаимодействия между ними как необходимые свойства социума в виде кооперации и конкуренции (Ben-Jacob et al., 1998). В биологических сообществах эти взаимодействия критичны для их дальнейшего развития (Hardin, 1968). Кооперативные свя-

Работа поддержана ФАНО РФ № 0159-2018-0002, № 0159-20180004.

зи между клетками широко распространены в природе и обнаружены в разнообразных системах от микробных популяций до мультиклеточных организмов (Fries, 2015). Кооперативное поведение часто увеличивает общую выгоду популяции благодаря таким процессам, как разделение труда и производство общего блага. В то же время индивидуумы в сообществе конкурируют друг с другом за ограниченные ресурсы – например, за питание. Для развития и сохранения кооперации внутри клеточного сообщества необходимо, чтобы преимущества от совместных действий превосходили затраты, вызванные конкуренцией (Eldar, 2011). Как конфликт между противоборствующими социальными поведениями – кооперацией и конкуренцией – разрешается на уровне социума для повышения общей выгоды можно узнать, используя методы объективных показателей на бактериальных сообществах. Изучение механизмов, инициирующих постановку задачи, и роль электрических явлений как одного из формирующих факторов в социальном процессе поиска коллективного решения, выгодного для социума, в наших экспериментах выполнено на миксомицетах – социальных амебах *Lycogala epidendrum* и дрожжевых клетках *Saccharomyces cerevisiae*.

Мы выбрали для экспериментов миксомицетов, потому что они проходят весьма яркие стадии в организации социума. Социальные амебы по химическому сигналу, подаваемому при достижении слишком высокой плотности этих существ и, соответственно, нехватки питания, начинают образовывать плодовое тело. Осуществляя этот процесс, организмы передвигаются к некоему общему месту, занимая центральные или периферические позиции в этом своеобразном клубке. Строя плодовое тело, плазмодий ликогалы древесинной *Lycogala epidendrum* передвигается и в час проползает около 6 мм. Молодой плазмодий удаляется от света и стремится к более влажным местам субстрата. Создание такого сообщества необходимо, так как его структура позволяет выжить части микроорганизмов, сохраняя носителей определенных свойств, присущих данному роду, – ведь многие индивиды, преимущественно находящиеся во внешнем периферическом слое, погибнут. Противоречие местоположения заключается в том, что клетки, оказавшиеся на периферии, не только защищают внутренние клетки от различных внешних нападений, но и заставляют их голодать из-за ограничений питательных веществ. Мы предположили, что разные стадии социальной жизни миксомицетов характеризуются определенным типом электрической активности (что следовало из экспериментальных данных о создании биопленки цианобактериями) (Греченко и др., 2012). Для сравнения проводились опыты на дрожжевых клетках *Saccharomyces*

cerevisiae, которые могут формировать колонии, но в условиях короткого эксперимента не успевают создать какие-либо социальные структуры.

Методика

Электрофизиологические опыты выполнены на плодовом теле миксомицетов *Mухomycetes*, а именно *Lycogala epidendrum*, 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 при их одновременной регистрации выявлялась при помощи кросскорреляционного анализа. Для выявления структурных особенностей осцилляторной активности проводился автокорреляционный анализ. Длительность оцифрованных участков — 3 с. Обработано 75 записей *Saccharomyces cerevisiae*, 50 *Lycogala epidendrum*.

Результаты

Определяя уровень потребности миксомицетов в создании социальной структуры того или иного типа (плазмодия или плодового тела), можно ориентироваться не только по форме микробного сообщества — диффузная «клякса» или «шарики», но и по цвету микроорганизмов. На стадии плазмодия *Lycogala epidendrum* окраска розоватая, но, по мере создания плодового тела, она изменяется от оранжеватой до коричневой. Применение регистрации полевых потенциалов показало, что существует ряд отличий этих этапов формирования социума по электрофизиологическим показателям. Каждое состояние социума *Lycogala epidendrum* характеризуется доминирующей частотой, достоверно отличающейся от других, присутствующих в частотном спектре. Электрическая активность плазмодия имеет частоту

ту 28–30 Гц. В частотном спектре именно эти частоты значительно превышают критерий достоверности, а все другие, как более высокие, так и более низкие, его не достигают. Аналогичные частоты осцилляторной активности характерны и для ранней стадии создания плодового тела, когда уже произошло (или происходит) формообразование в виде полусферических скоплений микроорганизмов – 28–30 Гц. Особенностью, по сравнению со стадией плазмодия, является большая представленность колебаний в высокочастотной части спектра (после 30 Гц). Тем не менее ни одна из частот этого диапазона не достигает уровня достоверности. Наконец, зрелое плодовое тело характеризуется частотами 10–12 Гц. Из 23 фрагментов именно эти частоты доминируют в 23 случаях. При регистрации одновременно двумя электродами от плодового тела миксомицетов они 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 20 из 22 рассмотренных случаев активации осцилляций наблюдаются синхронно в обоих отведениях. Применение анализа Фурье показало, что на частотных спектрах максимумы локализованы примерно на одних и тех же местах, а автокорреляционная функция выявляет весьма сходную временную структуру осцилляторных веретен. Кроме того, были проанализированы фрагменты записей, на которых отсутствует высокоамплитудная активация. Оказалось, что фактически нет отличий в спектральных характеристиках между участками с высокоамплитудной и фоновой (низкоамплитудной) активностью (отличия есть по оси ординат – по спектральной плотности). Это означает постоянство функционального состояния, характерного для зрелого плодового тела. Эти данные поддерживаются также наблюдениями о синхронизированном метаболизме индивидуумов, создающих определенные локусы плодового тела (Liu et al., 2015). Вопрос возникает относительно происхождения всплесков веретен, отличающихся амплитудой от фоновых осцилляций. Предполагается, что происходит увеличение количества синхронно осциллирующих микроорганизмов по принципу биологического резонанса. Наиболее интересные результаты получены при построении графика кросскорреляции активностей, регистрируемых в разных локусах плодового тела. Согласованность осцилляторных процессов, сходство их структурных и временных параметров характерны для всех парных регистраций от плодового тела *Mухомуцетес*. Особенно стабильной эта характеристика становится на стадии зрелого плодового тела, когда проблема места индивида в структуре социума уже решена и наступает пора стабильного существова-

ния и совместного решения жизненно важной задачи. По-видимому, такая особенность координированных внутри- и внеклеточных событий этой организации отражает общность поведенческой стратегии, направленной на выживание популяции.

Аналогичные опыты выполнены и на дрожжевых клетках *Saccharomyces cerevisiae*. Локализация доминирующих частот на графиках спектральных частотных характеристик располагалась в области 22–30 Гц (50 фрагментов), 2–15 Гц (25 фрагментов). Неизвестно, с чем связано то или иное доминирование частоты, так как дрожжевые клетки могли находиться близко и далеко друг от друга, а кросскорреляционные графики, которые можно было построить при одновременной регистрации активности двух дрожжевых клеток, показывали случайные синхронизированные осцилляции (6 из проанализированных 35). При этом клетки могли находиться как в одном и том же скоплении, так и в разных, находящихся на расстоянии от 1 до 5 см.

Обсуждение

Опыты, выполненные на миксомицетах и дрожжевых клетках, показали, что синхронизированные электрические осцилляции могут быть объективными показателями, характеризующими активность микробной социальной структуры. Главный результат опытов продемонстрировал, что для выполнения социально значимой задачи необходим высокий уровень синхронизированной активности, иницируемой отдельными индивидами. На разных этапах подвижность амёб различна. Осцилляторная активность выше на первых двух стадиях формирования плодового тела, потому что они требуют движений, так как нужно достичь определенной позиции. Спектральный анализ показал, что наиболее часто встречающаяся частота — это 28–32 Гц. Когда достигается стабильное положение членов сообщества в созданной структуре, значительная двигательная активность становится ненужной, что, по-видимому, отражается и в снижении частоты осцилляторной электрической активности — она падает до 10–12 Гц. В решении внутреннего конфликта социума между кооперацией для защиты своего рода и конкуренцией между индивидами за выживание существенна не только синхронизация электрических осцилляторных процессов, но и метаболическая созависимость между периферическими и центральными слоями сообщества (Liu et al., 2015). Данные о необходимости синхронизации активностей разного рода при выполнении заданий, требующих совместных действий, получены на различных экспериментальных объектах — они типичны не только для микроорганизмов, которые решают проблемы, объе-

динив усилия тысяч индивидов, но и для многоклеточных существ. Результаты охватывают объективные показатели в виде регистрации электрически выраженных событий головного мозга человека и животных, движений глаз и словесного отчета испытуемых при решении когнитивных задач (Ананьева и др., 2016; Гаврилов, 2017; Зотов, Андрианова, 2017). Результаты экспериментов на людях показывают, что при взаимодействии участников во время решения задачи для достижения общей цели осцилляторная активность определенных областей мозга синхронизируется и ее вспышки ассоциируются с действиями партнеров (Funane et al., 2011). Во время социального общения оба участника постоянно активны, подстраивая свои собственные усилия к изменениям действий партнера (Dumas et al., 2010). Эта общая активность по поводу достижения цели проходит на фоне синхронизированных процессов определенных областей мозга каждого из участников. Предполагается, что синхронизация электрических процессов является одним из возможных механизмов координации работы функционирующих клеточных ансамблей (Canolty et al., 2010).

Литература

- Ананьева К. И., Басюл И. А., Харитонов А. Н.* Диалоги в эксперименте: опыт многоканальной регистрации и анализа // *Материалы VII-й Международной конференции по когнитивной науке.* Светлогорск: Изд-во «Институт психологии РАН», 2016. С. 670–672.
- Гаврилов В. В.* Кооперация и ультразвуковая коммуникация у крыс // *Когнитивные исследования* / Отв. ред. Д. В. Ушаков, А. А. Медынцева. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2017. С. 81–92.
- Греченко Т. Н., Сумина Е. Л., Сумин Д. Л., Харитонов А. Н.* Синхронизация электрических процессов и организация поведения проکاریот // *Материалы V-й Международной конференции по когнитивной науке.* Светлогорск: Изд-во «Институт психологии РАН», 2012. Т. 1. С. 327.
- Зотов М. В., Андрианова Н. Е.* Процессы координации в восприятии коммуникативного взаимодействия // *Когнитивные исследования* / Отв. ред. Д. В. Ушаков, А. А. Медынцева. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2017. С. 50–67.
- Ben-Jacob E., Cohen I., Gutnick D.* Cooperative organization of bacterial colonies: from genotype to morphotype // *Annu. Rev. Microbiol.* 1998. V. 52. P. 779–806.
- Canolty R. T., Ganguly K., Kennerley St. W., Cadieu Ch. F., Koepsell K., Wallis J. D., Carmena J. M.* Oscillatory phase coupling coordinates anatom-

- ically dispersed functional cell assemblies // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2010. V. 107. № 40. P. 17356–17361.
- Carmenaa J. M.* Oscillatory phase coupling coordinates anatomically dispersed functional cell assemblies // PNAS. 2010. V. 107. P. 17356–17361.
- Dumas G., Nadel J., Soussignan R., Martinerie J., Garnero L.* Inter-Brain Synchronization during Social Interaction // PLoS ONE. 2010. V. 5. № 8. 12166.
- Eldar A.* Social conflict drives the evolutionary divergence of quorum sensing // PNAS. 2011. V. 108. № 33. P. 13635–13640.
- Fries P.* Rhythms for cognition: communication through coherence // Neuron. 2015. V. 88. P. 220–235.
- Funane T., Kiguchi M., Atsumori H., Sato H., Kubota K., Koizumi H.* Synchronous activity of two people's prefrontal cortices during a cooperative task measured by simultaneous near-infrared spectroscopy // J. Biomed. Opt. 2011. V. 16. № 7. P. 077011.
- Hardin G.* The tragedy of the commons // Science. 1968. V. 162. № 3859. P. 1243–1248.
- Liu J., Prindle A., Humphries J., Gabalda-Sagarra M., Munehiro A., Lee D. D., Ly San, Garcia-Ojalvo J., Sue G. M.* Metabolic co-dependence gives rise to collective oscillations within biofilms // Nature. 2015. V. 30. № 523. P. 550–554.

Electrophysiology of microbial social life

*T. N. Grechenko**, *A. N. Kharitonov***, *A. V. Zhhegalo**** (Moscow)

* Doctor of Psychology, Institute of Psychology of RAS

** Candidate of Psychological Sciences, Institute of Psychology of RAS

*** Candidate of Psychological Sciences, Institute of Psychology of RAS

Social life requires cooperation – the union of common efforts to solve an important task for society, and competition among members of the community, seeking to get the most reward for participating in common actions. Finding objective indicators to determine the effectiveness of community members' activities is an important task for psychophysicologists, regardless of which objects are being researched. This paper presents experiments on microorganisms that create social structures. The method of registration of field potentials shows the differences in electrical characteristics at different stages of the formation of social associations.

Keywords: electrical activity, oscillations, social life, microorganisms, cooperation, competition.