



СОЦИАЛЬНЫЕ СТРУКТУРЫ И КОММУНИКАЦИИ В МИРЕ МИКРООРГАНИЗМОВ

ГРЕЧЕНКО Т.Н.*, *Институт психологии РАН; Москва, Россия,*
e-mail: grecht@mail.ru

ХАРИТОНОВ А.Н.**, *Институт психологии РАН; МГППУ, Москва, Россия,*
e-mail: ankhome47@list.ru

ЖЕГАЛЛО А.В.***, *Институт психологии РАН, МГППУ, Москва, Россия,*
e-mail: zhegs@mail.ru

Социальная жизнь основана на взаимодействии членов сообществ. Объектом нашего исследования были микроорганизмы на разных стадиях морфогенеза сообществ и в процессе восстановления целостности социальных структур. Регистрировались показатели электрической активности отдельных клеток и групп, составляющих эти структуры. В проведенных опытах на цианобактериях *Oscillatoria terebriformis*, миксомицетах *Lycogala epidendrum*, дрожжах *Saccharomyces cerevisiae* получены электрографические характеристики состояний и событийной динамики социальных структур, свидетельствующие о процессах синхронизации в ходе решения задач, общих для каждого из исследованных сообществ.

Ключевые слова: социальная жизнь, микроорганизмы, электрические осцилляции, конкуренция, кооперация, разделение труда.

Введение

Социальность — это предрасположенность живых существ к совместному существованию, обусловленная невозможностью индивидуального выживания во внешнем мире. Социальная жизнь предполагает совместную деятельность членов сообщества, направленную на сохранение и развитие условий своего существования. Она присуща (Масионис, 2004; Шовен, 1965; Эспинас, 2012), в том числе и микроорганизмам (Ben-Jacob, Cohen, 1998; Сумина, 2006, Харитонов и др., 2014; Греченко и др., 2015, 2017). Отношения между членами сообщества предполагают сложные взаимодействия — например, в форме кооперации и конкуренции (Ben-Jacob et al., 2004). В биологических сообществах независимо от систематического положения и места объекта на эволюционной лестнице такие

Для цитаты:

Греченко Т.Н., Харитонов А.Н., Жегалло А.В. Социальные структуры и коммуникации в мире микроорганизмов // Экспериментальная психология. 2019. Т. 12. № 4. С. 106—119. doi:10.17759/exppsy.2019120409

* Греченко Т.Н. Доктор психологических наук, ведущий научный сотрудник, Институт психологии РАН, Москва, Россия. E-mail: grecht@mail.ru

** Харитонов А.Н. Кандидат психологических наук, старший научный сотрудник, Институт психологии РАН, ведущий научный сотрудник, МГППУ, Москва, Россия. E-mail: ankhome47@list.ru

*** Жегалло А.В. Кандидат психологических наук, старший научный сотрудник, Институт психологии РАН и МГППУ, Москва, Россия. E-mail: zhegs@mail.ru



виды взаимодействия критичны для его дальнейшего развития (Кольцов, 1923; Hardin, 1968). Кооперативные связи широко распространены в природе и обнаружены в самых разнообразных живых системах: от микробных сообществ до многоклеточных организмов (Czaran, Hoekstra, 2009; Dumas et al., 2010; Eldar, 2011; Fries, 2015; Харитонов и др., 2014).

Изучение механизмов, инициирующих и обеспечивающих решение задачи, общей для всего сообщества, и соответствующих этим процессам электрических явлений в наших экспериментах проводилось на цианобактериях *Oscillatoria terebriformis*, миксомицетах (социальных амебах) *Lycogala epidendrum* и дрожжевых клетках *Saccharomyces cerevisiae*. При этом мы исходили из представлений, согласно которым электрические явления характеризуют динамику метаболических процессов, обеспечивающих наблюдаемые морфогенетические изменения у исследуемых объектов в процессах формирования и поддержания целостности социальных структур.

Цианобактерии *Oscillatoria terebriformis* строят биопленку, отвечающую внешним обстоятельствам и внутрисоциальным потребностям колонии. Эти организмы умеют преобразовывать физическую пространственную форму своего сообщества в зависимости от конкретных условий: перемещают сплетения нитей, формируют или устраняют связи и образуют органоподобные структуры, которые существуют во время выполнения функции (Сумина, 2006; Харитонов и др., 2014). Их древнейшие сообщества (как и современные) образовывали сложные системы, управлявшие собственным морфогенезом, что позволяло им синхронизированно осуществлять целенаправленное индивидуальное (отдельные нити) и коллективное поведение. Фактически именно цианобактерии создали первые функциональные объединения, которые стали как бы прообразами социальных отношений у более развитых живых существ. При пространственных перемещениях поведение отдельных нитей определяется целями сообщества, а наблюдаемые явления связаны с формированием социальных приоритетов, часто входящих в противоречие с необходимостью индивидуального выживания. Миксомицетов *Lycogala epidendrum* выбрали для экспериментов, 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 (Czaran, Hoekstra, 2009). Осуществляя этот процесс, организмы передвигаются к некоему общему месту, занимая центральные или периферические позиции в этом своеобразном клубке. Строя плодовое тело, плазмодий *Lycogala epidendrum* передвигается, проползая в час около 6 миллиметров. 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, погибают. Противоречие, порождаемое местоположением, заключается в том, что и клетки, оказавшиеся на периферии, не только защищают внутренние клетки от различных внешних нападений, но и заставляют их голодать из-за ограничения питательных веществ. Предполагалось, что разные стадии социальной жизни цианобактерий и миксомицетов характеризуются определенным («специальным») типом электрической активности (Греченко и др., 2012). Для сравнения проводились опыты на дрожжевых клетках *Saccharomyces cerevisiae*, которые в принципе могут формировать колонии, но в условиях относительно короткого эксперимента не успевают создать какие-либо социальные структуры (Štovíček et al., 2012).



Методика

Электрофизиологические опыты выполнены на плодовом теле миксомицетов *Mucoromycetes*, а именно *Lycogala epidendrum*, цианобактериях *Oscillatoria terebriformis* и дрожжевых клетках *Saccharomyces cerevisiae*. В части опытов использовалась регистрация одновременно двумя электродами, помещенными в разные области плодового тела, био пленки или разные скопления клеток дрожжей. Взятые из природной среды, миксомицеты исследовались в лабораторных условиях при комнатной температуре воздуха (23–25°C). 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. Регистрация электрической активности производилась стеклянными микроэлектродами, 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 выявлялось при помощи кросскорреляционного анализа. Для выявления структурных особенностей осциляторной активности проводился автокорреляционный анализ. Длительность оцифрованных участков – 3 с. Обработано 75 записей *Saccharomyces cerevisiae* (32 регистрации из клеток, находящихся на расстоянии не менее 10 мм друг от друга, 43 регистрации от клеток, расстояние между которыми не более 0,5 мм), 50 записей *Lycogala epidendrum* (19 в ранней стадии формирования плодового тела, 16 в стадии созревания, 15 в стадии зрелого плодового тела), 120 записей *Oscillatoria terebriformis* (65 регистраций от локусов неактивированных специальными вмешательствами, 32 регистрации от локусов, расположенных в активных областях био пленки, инициированных нанесением травмы, 23 регистрации при локализации пары электродов в спокойной и активной областях). Длительность опытов – от 52 мин до 18 часов. Интервалы между регистрациями (от 1 мин до 45–50 мин) определялись морфогенетическими и электрофизиологическими событиями, происходящими с исследуемыми объектами.

Результаты

Для того чтобы вызвать повышение активности цианобактерий, кончиком стеклянного электрода производили небольшое повреждение био пленки. Одновременно из двух разных локусов био пленки, расположенных на разном расстоянии от места повреждения, проводилась регистрация электрической активности. Результаты показали, что частота и амплитуда электрических осцилляций зависит от близости расположения регистрирующих электродов к месту разрушения. Подробный анализ активности элементов двух локусов био пленки, расположенных по разные стороны от места разрыва, выявил сохранение доминирующей частоты осцилляций в течение всего времени наблюдения (1 час 20 мин для регистраций, представленных на рис. 1). Периодограммы демонстрируют устойчивое распределение частот, а графики кросскорреляции показывают наличие функциональной связи между вовлеченными в созидательный процесс местами био пленки (рис. 1). Степень участия разных локусов био пленки в активном процессе можно определять по интенсивности зеленой окраски: наиболее активные имели яркий густозеленый цвет, их электрическая активность выражена высокоамплитудными колебаниями, организованными в веретена. Длительность таких веретен достигала 2 с. Участки био пленки, удаленные от места



повреждения, могли иметь светлозеленую окраску и отсутствие функциональной связи с элементами, находившимися в месте строительства.

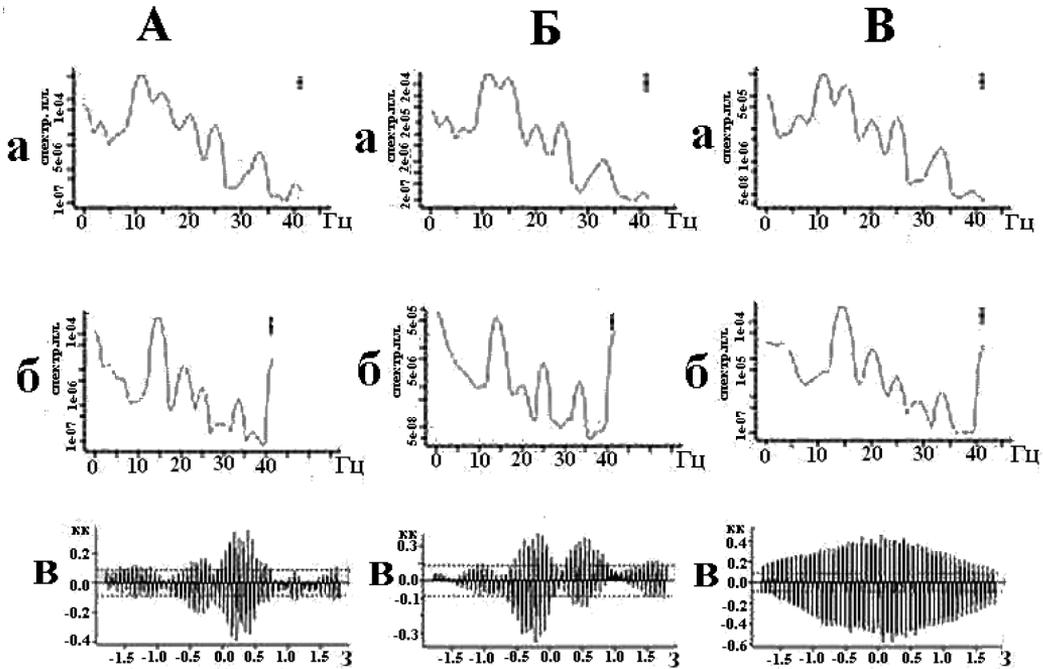


Рис. 1. Электрическая активность цианобактерий при восстановлении целостности биопленки, зарегистрированная одновременно в двух локусах, вовлеченных в активный процесс.

А, Б, В – активность первого и второго канала (Аа, Аб, Ба, Бб, Ва, Вб) соответственно через 0 с, 20 с и 120 с от начала регистрации. Ав, Бв, Вв – взаимозависимость локусов, выраженная кросскорреляционной функцией. Обозначения: а, б, в: ось абсцисс – частота в Гц; ось ординат – спектральная плотность; горизонтальная черта – полоса пропускания, вертикальная черта – 95% доверительный интервал; в – кросскорреляционная функция, показывающая взаимосвязь осцилляторов в этих локусах: ось абсцисс – запаздывание в секундах; ось ординат – коэффициент корреляции

Другие участники нашей экспериментальной группы микроорганизмов – миксомицеты *Lycogala epidendrum*. 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 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 скопленных микроорганизмов. 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 во всех 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 Фурье-анализа 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).

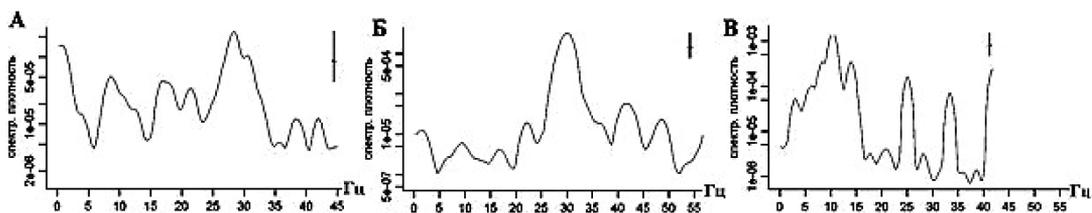


Рис. 2. Электрическая активность миксомицетов *Lycogala epidendrum* на разных стадиях формирования плодового тела: А – стадия плазмодия (розоватый цвет); Б – плодовое тело на стадии формирования (оранжевый цвет); В – зрелое плодовое тело (коричневый цвет). Обозначения: ось абсцисс – частота осцилляций в Гц; ось ординат – спектральная плотность в условных единицах

Аналогичные опыты выполнены 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, рис. 3Б). При этом клетки могли находиться как в одном и том же скоплении, так и в разных, находящихся на расстоянии от 1 до 5 см. Сравнение кросскоррелограмм активностей, зарегистрированных в разных локусах биопленки, в скоплениях дрожжевых клеток и от клеток, расположенных в плодном теле миксомицетов, указывает на синхронизацию, реализуемую для выполнения «коллективных» действий (см. рис. 3 и 1).

Во время экспериментов, выполненных на микроорганизмах, имеющих разное таксономическое положение и различный эволюционный возраст, – прокариотах цианобактериях *Oscillatoria terebriformis*, одноклеточных эукариотах дрожжах *Saccharomyces cerevisiae*, миксомицетах *Lycogala epidendrum*, – от одних и тех же мест локализации перечисленных объектов зарегистрирована осцилляторная электрическая активность, имеющая частоты от

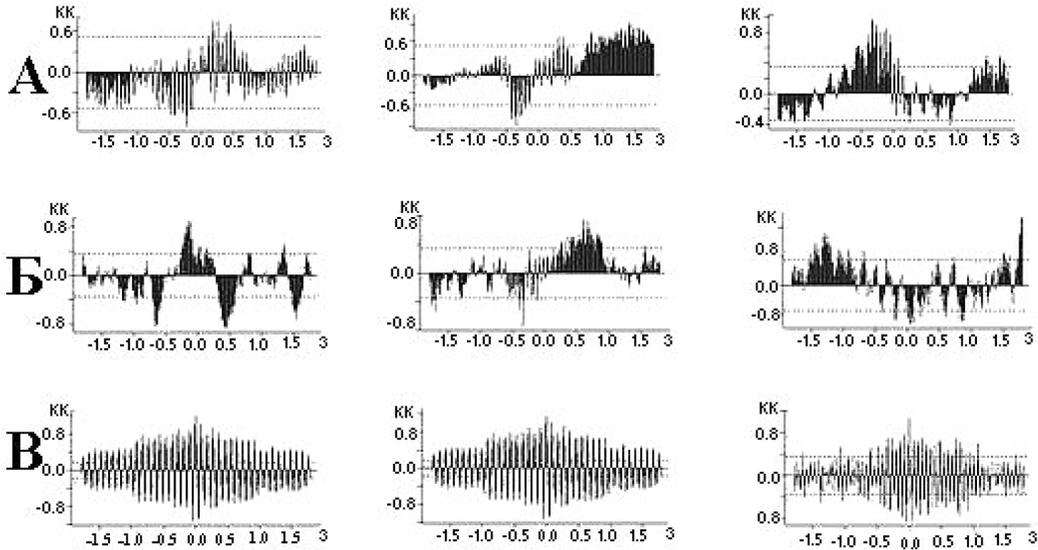


Рис. 3. Виды взаимодействия разных структур (и локусов) у цианобактерий (А), дрожжей (Б) и миксомицетов (В): кроссcorreлогаммы активностей, зарегистрированных у цианобактерий в неактивном (спокойном) состоянии в разных локусах биоопленки, у дрожжей, находящихся в разных скоплениях, у миксомицетов в зрелом плодовом теле: ось абсцисс — запаздывание в секундах; ось ординат — коэффициент корреляции

0,5 Гц до 45 Гц (рис. 4). Наибольший интерес вызывает изменение доминирующей частоты (рис. 4в, 4г). Сравнение частотных спектров этой активности показывает, что как высокочастотный, так и низкочастотный компоненты могут присутствовать в составе осцилляций, как одновременно, так и при выключении одного из них (рис. 4а, 4б). Эти данные приводят к предположению о наличии специализированных элементов, поддерживающих определенные частотные составляющие электрических осцилляций у живых существ, что может указывать на «разделение труда» в микробных сообществах.

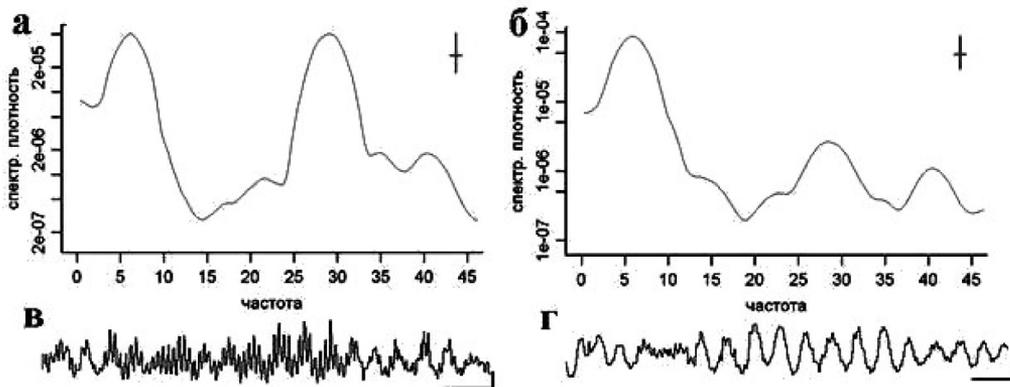


Рис. 4. Независимая активность высокочастотных и низкочастотных осцилляторов сообщества цианобактерий: а, б — частотные спектры полевых потенциалов, представленных на в, г. Обозначения для а, б: ось абсцисс — частота в Гц, ось ординат — спектральная плотность в условных единицах; горизонтальная черта — полоса пропускания, вертикальная черта — 95% доверительный интервал; в, г — калибровка: 300 мс, 5 мкВ



Обсуждение

Опыты, выполненные на цианобактериях, миксомицетах и дрожжах, показали, что синхронизированные электрические осцилляции могут быть объективными показателями, характеризующими разные состояния и активность микробной социальной структуры. Для выполнения социально значимой задачи необходим высокий уровень синхронизированной активности, инициируемой разными источниками (ср.: Греченко и др., 2012).

Социальные микроорганизмы координируют свое поведение для выполнения специфических функций. Создание или восстановление целостности биопленки является примером такого поведения. Техника генетики и молекулярной биохимии в соединении с микроскопной визуализацией показала, что развитие биопленки является хорошо регулируемым процессом, в котором бактерии интегрируются в сообщества посредством внутренней и внешней сигнализации (Fiegna, Velicer, 2005). Сложность создания биопленки заставляет предполагать, что это не стохастический процесс, а скорее способ развития, в котором изменение формы и функции играет ведущую роль в жизненном цикле бактерий (Шапиро, 1988; Ben-Jacob, Cohen, 1998). Изучение поведения цианобактерий показало, что они достигают высокого уровня приспособляемости благодаря социальным отношениям, а электрофизиологические опыты позволяют изучить информационные каналы, функциональное значение которых заключается в установлении взаимодействия между членами сообщества. Регистрация электрической активности в двух разных локусах биопленки и дальнейший анализ посредством построения графиков кросскорреляции показал, что в процессе взаимодействия неоднократно происходит смена «лидера», обнаруживаются типы взаимосвязи, которые найдены и при коммуникации высших организмов.

О роли синхронизации электрических процессов и их частотных характеристик свидетельствуют и результаты, полученные на плодовых телах миксомицетов *Lycogala epidendrum*. На разных этапах подвижность амёб зависит от этапа формирования социальной структуры. Осцилляторная активность выше на первых двух стадиях, потому что они требуют движений, 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 уже не нужна, что, по-видимому, отражается и в снижении частоты электрических осцилляций: 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 процессов, но и метаболическая созависимость между периферическими и центральными слоями сообщества (Liu et al, 2015). Вопрос возникает относительно происхождения всплеск 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 миксомицетов *Lycogala epidendrum*. Согласованность осцилляторных процессов, сходство их структурных и временных параметров характерны для всех парных регистраций от плодового тела. Особенно стабильной эта характеристика становится на стадии зрелого плодового тела, когда проблема места индивида в структуре социума уже решена и наступает пора стабильного существования 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.



Результаты анализа биокommunikаций в сообществе микроорганизмов показали, что взаимодействие между его членами динамично и в то же время достаточно стабильно. Это следует из факта регистрации стереотипных паттернов электрической активности, которые генерируются рассматриваемыми локусами. Следовательно, должны быть факторы, определяющие характер осцилляторных электрических процессов и их модификации при получении сигналов из других локусов. Одними из таких факторов могут быть способы организации совместной жизни и взаимодействий в конкретных условиях.

Кооперативное поведение часто увеличивает общую выгоду популяции благодаря таким процессам, как разделение труда и производство общего блага. Для развития и сохранения кооперации внутри клеточного сообщества необходимо, чтобы преимущества от совместных действий превосходили затраты, вызванные конкуренцией (Ben-Jacob et al., 2004; Eldar, 2011). В то же время индивидуумы в сообществе конкурируют друг с другом за ограниченные ресурсы, например, за питание. Наблюдаемые явления связаны с формированием социальных приоритетов, часто входящих в противоречие с необходимостью индивидуального выживания. Присутствуют и явно негативные социальные взаимодействия, которые часто развиваются между разными родословными относительно асоциальных видов бактерий, например таких, как *Escherichia coli* (Fiegna and Velicer, 2005). У высоко социальных микроорганизмов, формирующих многоклеточные плодовые структуры, биопленки и маты, признаки социальной совместимости или антагонизма среди дивергирующих свойств и механизмы, ответственные за их возникновение, остаются слабо исследованными.

Данные о синхронизации разного рода активностей при решении задач, требующих совместных действий, получены на различных экспериментальных объектах — они типичны не только для микроорганизмов, которые решают проблемы, объединив 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 (см. например: Гаврилов, 2017; Зотов, Андрианова, 2017; Ананьева и др., 2016). 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 всплески ассоциируются с действиями партнеров (Funane et al., 2011). Во время социального взаимодействия 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). При социальных взаимодействиях меняется тактика поведения в зависимости от стратегии, которой пользуется оппонент (Delgado et al., 2005).

Многие виды социального поведения людей предполагают высокий уровень синхронности поведения и нейрофизиологической активности определенных мозговых структур (Keller et al., 2014). В мозговой активности индивидуумов идентифицируются специфические паттерны, возникающие только во время социальных взаимодействий (Ménoret et al., 2014; Likens et al., 2014). Электрофизиологические регистрации показывают, что действия в социальном контексте вызывают у участников общения сходные изменения в двигательной и сенсомоторной области. В то же время, в зависимости от типа отношений (например,



кооперация или конкуренция) и индивидуальных характеристик когнитивной деятельности субъектов, показатели активности мозга у вступающих во взаимодействие индивидов имеют выраженные различия (Апанович и др., 2016).

Создание сообщества требует координированных действий участников, между которыми происходит коммуникация (Masi et al., 2015). Предполагается, что в бактериальном сообществе существует «разделение труда», которое основано на определенных морфологических, физиологических и функциональных свойствах клеток. В зависимости от задачи, решаемой сообществом, может понадобиться тот или иной тип активности, который и обеспечивают специальные члены сообщества. Возможны такие состояния, которые обеспечиваются только одним типом его членов («высокочастотным» или «низкочастотным»). Примером может быть стабильное состояние биопленки, имеющей определенную конфигурацию и морфофункциональное оформление. Электрическая активность, отводимая в любом локусе такой системы, представлена низкочастотными (от 2 до 5–6 Гц) высокоамплитудными осцилляциями. Противоположным этому является состояние активности, порожденное «восстановительными работами»; в этом случае зоны, охваченные активностью, характеризуются частотами до 30–35 Гц. Эти наблюдения подтверждаются исследованиями, зафиксировавшими высокий уровень электрической активности в аналогичных обстоятельствах (Masi et al., 2015). Для идеи о разделении труда вопрос в том, обеспечиваются ли высокочастотные и низкочастотные осцилляции специальными клетками или же это электрически выраженные состояния одних и тех же клеток, представляет особый интерес. Предположение о специализированных членах сообщества опирается на результаты работ по электронной микроскопии. В частности, в ряде работ показана морфологическая гетерогенность микробных популяций; установлены закономерности в изменении структуры микробных сообществ на разных этапах развития, проявляющиеся в изменении соотношения различных типов клеток: физиологически активных, покоящихся, инволюционных и автолизированных (Рыбальченко, 2003; von Bronk et al., 2017). О функциональном разделении клеток микробного сообщества также могут свидетельствовать данные о том, что в любой популяции наряду с бактериями, имеющими характерную для данного вида ультраструктурную организацию, можно обнаружить различные морфологические варианты, отличающиеся не только по строению, но и по физиологическим и генетическим свойствам (Иванов и др., 1984). Методом электронно-микроскопической автордиографии было показано, что отмеченные морфологические варианты отличаются функционально и репродуктивно. Кроме того, показано, что клетки, имеющие общие функции, формируют структурно-функциональные кластеры (Воскун и др., 1989). Колониям микроорганизмов, помимо вертикальной слоистости, свойственно формирование секторов и концентрических зон. Сектора соответствуют генетически различающимся клонам, а концентрические зоны отражают стадии развития бактериальных клеток, что находит свое отражение в их различной окраске, форме, и др. (Смирнов, 1985). Таким образом, предположение о «разделении труда» в бактериальном сообществе в форме генераторов, обеспечивающих высокочастотную и низкочастотную осцилляторную активность, на сегодняшний день имеет ряд экспериментальных подтверждений.

Выводы

Эксперименты, в которых регистрировалась электрическая активность от цианобактерий *Oscillatoria terebriformis*, миксомицетов *Lycogala epidendrum* и дрожжей *Saccharomyces*



cerevisiae, показывают, что стадии восстановления и формирования социальных структур характеризуются синхронизацией специфической электрической активности взаимодействующих единиц.

Полученные нами данные могут также свидетельствовать о том, что в социальной среде микроорганизмов существует специализация, которая является биологической основой для «разделения труда» и в данном случае является источником высокочастотных и низкочастотных составляющих осцилляторной электрической активности.

Финансирование

Исследование выполнено по госзаданию Минобрнауки, № 0159-2019-0001 и 0159-2019-0009.

Литература

1. Ананьева К.И., Басюл И.А., Харитонов А.Н. Диалоги в эксперименте: опыт многоканальной регистрации и анализа // Материалы 7 Международной конференции по когнитивной науке. Светлогорск: Институт психологии РАН, 2016. С. 670–672.
2. Апанович В.В., Безденежных Б.Н., Знаков В.В., Самс М., Яаскелайнен И., Александров Ю.И. Различия мозгового обеспечения индивидуального, кооперативного и конкурентного поведения у субъектов с аналитическим и холистическим когнитивными стилями // Экспериментальная психология. 2016. Т. 9. № 2. С. 5–22. doi:10.17759/exppsy.2016090202
3. Воскун С.Е., Смирнов С.Г., Панов Л.А. Гетерогенность популяции *Escherichia coli* THR по усвоению ЗН-треонина // Микробиология. 1989. Т. 58. Вып. 4. С. 602–606.
4. Гаврилов В.В. Кооперация и ультразвуковая коммуникация у крыс // Когнитивные исследования / Под ред. Д.В. Ушакова, А.А. Медынцева. Изд. ИП РАН. 2017, С. 81–92.
5. Греченко Т.Н., Харитонов А.Н., Жегалло А.В. Инвариантные частоты биоритмов живых организмов разного эволюционного возраста // Психологический журнал. 2018. Т. 39. № 3. С. 90–101.
6. Греченко Т.Н., Харитонов А.Н., Жегалло А.В., Александров Ю.И. Психофизиологический анализ осцилляторных процессов в поведении биосоциальных систем // Психологический журнал. 2015. Т. 36. № 6. С. 76–87.
7. Греченко Т.Н., Сумина Е.Л., Сумин Д.Л., Харитонов А.Н. Синхронизация электрических процессов и организация поведения прокариот // Материалы 5 Международной конференции по когнитивной науке. Светлогорск: Институт психологии РАН, 2012. Т. 1. С. 327.
8. Греченко Т.Н., Харитонов А.Н., Орлеанский В.К., Жегалло А.В. Новые объекты психологических исследований и перспективы развития науки // История российской психологии в лицах: Дайджест. 2017. № 6. С. 248–259.
9. Зотов М.В., Андрианова Н.Е. Процессы координации в восприятии коммуникативного взаимодействия // Когнитивные исследования / Под ред. Д.В. Ушакова, А.А. Медынцева. Изд. ИП РАН, 2017. С. 50–67.
10. Иванов В.Н., Угодчиков Г.А. Клеточный цикл микроорганизмов и гетерогенность их популяций. Киев: Наукова Думка. 1984. 279 с.
11. Кольцов Н.К. Генетический анализ психических особенностей человека. Русск. евгенический журн., 1923. С. 253–307.
12. Масионис Дж. Социология. СПб.: Питер, 2004. 752 с.
13. Рыбальченко О.В. Морфо-физиологические аспекты взаимодействий микроорганизмов в микробных сообществах: дисс. д-ра биол. наук. СПб., 2003. С-Петерб. Универ., медицинский ф-т.
14. Смирнов С.Г. Этология бактерий — новое направление в исследовании прокариотов // Физико-химические исследования патогенных энтеробактерий в процессе культивирования. Иваново: ИвГУ, 1985. С. 5–10.
15. Сумина Е.Л. Поведение нитчатых цианобактерий в лабораторной культуре // Микробиология. 2006. Т. 75. № 4. С. 532–537.



16. Харитонов А.Н., Греченко Т.Н., Сумина Е.Л., Сумин Д.Л., Орлеанский В.К. Социальная жизнь цианобактерий // Дифференционно-интеграционная теория развития. Кн. 2 / Под ред. Н.И. Чуприковой и Е.В. Волковой. М.: Языки славянской культуры, 2014. С. 283–302.
17. Шапиро Дж.А. Бактерии как многоклеточные организмы // В мире науки. 1988. № 8. С. 46–55.
18. Шовен Р. От пчелы до гориллы. М.: Мир, 1965. 330 с.
19. Эстинас А. Социальная жизнь животных. Опыт сравнительной психологии. 3-е изд. М.: Либроком, 2012. 320 с.
20. Ben-Jacob E., Cohen I., Gutnick D. Cooperative organization of bacterial colonies: from genotype to morphotype // Annu. Rev. Microbiol. 1998. Vol. 52. P. 779–806.
21. Ben-Jacob E., Becker I., Shapiro Y., Levine H. Bacterial linguistic communication and social intelligence // Trends in Microbiology. 2004. Vol. 12. № 8. P. 366–372.
22. Canolty R. T., Ganguly K., Kennerley St. W., Cadieu Ch. F., Koepsell K., Wallis J.D., Carmena J.M. Oscillatory phase coupling coordinates anatomically dispersed functional cell assemblies // PNAS. 2010. Vol. 107. № 40. P. 17356–17361.
23. Carmena J.M. Oscillatory phase coupling coordinates anatomically dispersed functional cell assemblies // PNAS. 2010, vol.107, pp. 17356–17361.
24. Czaran T., Hoekstra R. Microbial communication, cooperation and cheating: quorum sensing drives the evolution of cooperation in bacteria // PLoS ONE. 2009. Vol. 4. № 8. P. 1–10.
25. Delgado M.R., Frank R.H., Phelps E.A. Perceptions of moral character modulate the neural systems of reward during the trust game // Nature Neuroscience. 2005. Vol. 8, P. 1611–1618.
26. Dumas G., Nadel J., Soussignan R., Martinerie J., Garnero L. Inter-Brain Synchronization during Social Interaction // PLoS ONE. 2010. Vol. 5. № 8. P. 12166.
27. Eldar A. Social conflict drives the evolutionary divergence of quorum sensing // PNAS. 2011. Vol. 108. № 33. P. 13635–13640.
28. Fiegna F., Velicer G.J. Exploitative and hierarchical antagonism in a cooperative bacterium. PLoS Biol. 2005. № 3(11): e370.
29. Fries P. Rhythms for cognition: communication through coherence // Neuron. 2015. Vol. 88. P. 220–235.
30. 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. Vol. 16. № 7. P. 077011.
31. Hardin G. The tragedy of the commons // Science. 1968. Vol. 162. № 3859. P. 1243–1248.
32. Keller P.E., Novembre G., Hove M.J. Rhythm in joint action: psychological and neurophysiological mechanisms for real-time interpersonal coordination // Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 2014. Dec 19. № 369. P. 1658.
33. Likens A.D., Amazeen P.G., Stevens R., Galloway T., Gorman J.C. Neural signatures of team coordination are revealed by multifractal analysis // Soc. Neurosci. 2014. V. 9. № 3). P. 219-34.
34. Liu J., Prindle A., Humphries J., Gabalda-Sagarra M., Munehiro A., Lee D.D., Ly San, Garcia-Ojalvo J., Suel G.M. Metabolic co-dependence gives rise to collective oscillations within biofilms // Nature. 2015. Vol. 30. № 523. P. 550–554.
35. 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. Jan 6. V. 102. № 12: 20141036
36. Ménoret M., Varnet L., Fargier R., Cheylus A., Curie A., des Portes V., Nazir T.A., Paulignan Y. Neural correlates of non-verbal social interactions: a dual-EEG study // Neuropsychologia. 2014. Mar. № 55. P. 85–97.
37. Štoviček V., Váchová L., Palková Z. Yeast biofilm colony as an orchestrated multicellular organism // Communicative & Integrative Biology. 2012. Vol. 5. № 2. P. 203–205.
38. Von Bronk B., Schaffer S.A., Götz A., Opitz M. 2017. Effects of stochasticity and division of labor in toxin production on two-strain bacterial competition in Escherichia coli // PLoS Biol. May 1. V. 15. № 5: e2001457.



SOCIAL STRUCTURES AND COMMUNICATIONS IN THE WORLD OF MICROORGANISMS

GRECHENKO T.N.*, *Institute of Psychology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia,*
e-mail: grecht@mail.ru

KHARITONOV A.N.**, *Institute of Psychology, Russian Academy of Sciences; MSUPE, Moscow, Russia,*
e-mail: ankhome47@list.ru

ZHEGALLO A.V.***, *Institute of Psychology, Russian Academy of Sciences; MSUPE, Moscow, Russia,*
e-mail: zhegs@mail.ru

Social life is based on the interaction of community members. The object of our study was microorganisms at different stages of community morphogenesis and in the process of restoring the integrity of social structures. The electrical activity indices of individual cells and groups making up these structures were recorded. In our experiments on the cyanobacteria *Oscillatoria terebriformis*, myxomycetes *Lycogala epidendrum*, and yeast *Saccharomyces cerevisiae*, we obtained electrographic characteristics of the states and event dynamics of social structures, which indicate synchronization processes in solving a common problem in each of the studied communities.

Keywords: social life, microorganisms, electrical oscillations, competition, cooperation, division of labor.

Funding

The study was supported by the Ministry of Education and Science, assn. nos. 0159-2019-0001 and 0159-2019-0009.

References

1. *Ananyeva K.I., Basyul I.A., Kharitonov A.N.* Dialogi v eksperimente: opyt mnogokanal'noi registratsii i analiza. Materialy 7 Mezhdunarodnoi konferentsii po kognitivnoi nauke [Multichannel registration of experimental dialogues] // Materials of the 7th International Conference on cognitive science. Svetlogorsk: Institute of Psychology, Russian Academy of Sciences publ., 2016, pp. 670–672. (In Russ.)
2. *Apanovich V.V., Bezdenzhnykh B.N., Znakov V.V., Sams M., Jaaskelainen J., Aleksandrov Yu.I.* Razlichiya mozgovogo obespecheniya individualnogo, kooperativnogo i konkurentnogo povedeniya u subjektov s analiticheskimi i holisticheskimi kognitivnymi stilyami [Differences of the brain activity in individual, competitive and cooperative behavior between subjects with analytic and holistic cognitive styles] // Eksperimental'naya psikhologiya = Experimental psychology (Russia), 2016, vol. 9, no. 2, pp. 5–22. doi:10.17759/exppsy.2016090202 (In Russ., abstr. in Engl.)
3. *Ben-Jacob E., Becker I., Shapiro Y., Levine H.* Bacterial linguistic communication and social intelligence // Trends in Microbiology. 2004. Vol. 12. № 8.P. 366–372.

For citation:

Grechenko T.N., Kharitonov A.N., Zhegallo A.V. Social structures and communications in the world of microorganisms. *Eksperimental'naya psikhologiya = Experimental psychology (Russia)*, 2019, vol. 12, no. 4, pp. 106–119. doi:10.17759/exppsy.2019120409

* *Grechenko T.N.* Dr. Sci. in Psychology, Leading Researcher, Institute of Psychology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia. E-mail: grecht@mail.ru

** *Kharitonov A.N.* Cand. Sci. in Psychology, Senior Researcher, Institute of Psychology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia. E-mail: ankhome47@list.ru

*** *Zhegallo A.V.* Cand. Sci. in Psychology, Senior Researcher, Institute of Psychology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia. E-mail: zhegs@mail.ru



4. Ben-Jacob E., Cohen I., Gutnick D. Cooperative organization of bacterial colonies: from genotype to morphotype // *Annu. Rev. Microbiol.* 1998, vol. 52, pp.779–806.
5. Bronk B. von, Schaffer S.A., Götz A., Opitz M. 2017. Effects of stochasticity and division of labor in toxin production on two-strain bacterial competition in *Escherichia coli*. *PLoS Biol.* May 1, no.15(5): e2001457.
6. Canolty R. T., Ganguly K., Kennerley St. W., Cadieu Ch. F., Koepsell K., Wallis J.D., Carmena J.M. Oscillatory phase coupling coordinates anatomically dispersed functional cell assemblies // *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2010, vol. 107, no. 40, pp. 17356–17361.
7. Carmena J.M. Oscillatory phase coupling coordinates anatomically dispersed functional cell assemblies // *PNAS.* 2010, vol.107, pp. 17356–17361.
8. Czarán T., Hoekstra R. Microbial communication, cooperation and cheating: quorum sensing drives the evolution of cooperation in bacteria // *PLoS ONE*, 2009, vol. 4, no. 8, pp.1–10.
9. Delgado M.R., Frank R.H., Phelps E.A. Perceptions of moral character modulate the neural systems of reward during the trust game // *Nature Neuroscience*, 2005, vol. 8, pp. 1611 – 1618.
10. Dumas G., Nadel J., Soussignan R., Martinerie J., Garnero L. Inter-Brain Synchronization During Social Interaction // *PLoS ONE.* 2010, vol. 5, no. 8. 12166.
11. Eldar A. Social conflict drives the evolutionary divergence of quorum sensing // *PNAS.* 2011, vol. 108, no. 33, pp. 13635–13640.
12. Espinas A. Sotsial'naya zhizn' zhivotnykh. Opyt sravnitel'noi psikhologii [The social life of animals. Comparative Psychology View] 3rd edition. M.: Librokom, 2012. (Russ. transl.)
13. Fiegna F., Velicer G.J. Exploitative and hierarchical antagonism in a cooperative bacterium. *PLoS Biol.*, 2005, Nov: 3(11): e370.
14. Fries P. Rhythms for cognition: communication through coherence // *Neuron.* 2015, vol. 88, pp. 220–235
15. 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, vol. 16, no. 7. 077011.
16. Gavrilov V.V. Kooperatsiya i ul'trazvukovaya kommunikatsiya u krysa [Cooperation and ultrasound communication in rats] // *Kognitivnye issledovaniya [Cognitive Studies]* D.V. Ushakov, A.A. Medyntsev (eds). Institute of Psychology, Russian Academy of Sciences publ., 2017, pp. 81–92. (In Russ.)
17. Grechenko T.N., Kharitonov A.N., Orleanskii V.K., Zhegallo A.V. Novye objekty psikhologicheskikh issledovaniy i perspektivy razvitiya nauki [New objects of psychological research and prospects for the development of science] // *Istoriya rossiiskoi psikhologii v litsakh: Daidzhest [The history of Russian psychology in persons: Digest.]*, 2017, no. 6, pp. 248–259. (In Russ.)
18. Grechenko T.N., Kharitonov A.N., Zhegallo A.V. Invariantnye chastoty bioritmov zhivykh organizmov raznogo evolyutsionnogo vozrasta [Invariant frequencies of biorhythms of living organisms of different evolutionary age] // *Psikhologicheskii zhurnal*, 2018, vol. 39, no. 3, pp. 90–101. (In Russ.)
19. Grechenko T.N., Kharitonov A.N., Zhegallo A.V., Aleksandrov Yu.I. Psihofiziologicheskij analiz oscillatorynykh processov v povedenii biosocialnykh system [Psychophysiological analysis of oscillatory processes in behavior of biosocial systems] // *Psikhologicheskij zhurnal*, 2015, vol. 36, no.6, pp. 76–87. (In Russ.)
20. Grechenko T.N., Sumina E.L., Sumin D.L., Kharitonov A.N. Sinkhronizatsiya elektricheskikh protsessov i organizatsiya povedeniya prokariot. Materialy 5 Mezhdunarodnoi konferentsii po kognitivnoi nauke [Synchronization of electrical processes and organization of prokaryotic behavior. Materials of the 5th International Conference on Cognitive Science.] Svetlogorsk: Institute of Psychology, Russian Academy of Sciences publ., 2012, vol. 1, p. 327. (In Russ.)
21. Hardin G. The tragedy of the commons // *Science.* 1968, vol. 162, no. 3859, pp. 1243–1248.
22. Ivanov V.N., Ugodchikov G.A. Kletochnyi tsikl mikroorganizmov i geterogenost' ikh populyatsii [The cell cycle of microorganisms and the heterogeneity of their population]. Kiev: Naukova Dumka, 1984.
23. Keller P.E., Novembre G., Hove M.J. Rhythm in joint action: psychological and neurophysiological mechanisms for real-time interpersonal coordination // *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.*, 2014, Dec 19, no. 369, pp. 1658.
24. Kharitonov A.N., Grechenko T.N., Sumina E.L., Sumin D.L., Orleanskiy V.K. Sotsial'naya zhizn' tsianobakterii [Social life of cyanobacteria]. In: N.I. Chuprikova, E.V. Volkova (eds.) *Differentsionno-integratsionnaya*



- teoriya razvitiya [Differentiation-integration theory of development]. M.: Yazyki slavyanskoi kul'tury, 2014, vol. 2, pp. 283–302. (In Russ.)
25. *Koltsov N.K.* Geneticheskii analiz psikhicheskikh osobennosti cheloveka [Genetic analysis of human mental characteristics] // Russian Eugenic Journal, 1923, pp. 253–307. (In Russ.)
26. *Likens A.D., Amazeen P.G., Stevens R., Galloway T., Gorman J.C.* Neural signatures of team coordination are revealed by multifractal analysis // Soc. Neurosci. 2014; vol. 9, no. 3, pp. 219–34.
27. *Liu J., Prindle A., Humphries J., Gabalda-Sagarra M., Munehiro A., Lee D.D., Ly San, Garcia-Ojalvo J., Suel G.M.* Metabolic co-dependence gives rise to collective oscillations within biofilms // Nature. 2015. vol. 30, no. 523, pp. 550–554.
28. *Masi E., Cizak M., Santopolo L., Frascella A., Giovannetti L., Marchi E., Viti C. and Mancuso S.* // J Electrical spiking in bacterial biofilms R Soc Interface. 2015. Jan 6; 12(102): 20141036
29. *Masionis Dzh.* Sotsiologiya [Sociology] Piter publ. 2004. (Russ. transl.)
30. *Ménoret M., Varnet L., Fargier R., Cheylus A., Curie A., des Portes V., Nazir T.A., Paulignan Y.* Neural correlates of non-verbal social interactions: a dual-EEG study // Neuropsychologia. 2014. Mar; 55:85–97.
31. *Rybal'chenko O. V.* Morfo-fiziologicheskie aspekty vzaimodeistvii mikroorganizmov v mikrobnnykh soobshchestvakh [Morpho-physiological aspects of the interactions of microorganisms in microbial communities] Doctoral Diss. 03.00. Spb, 2003. (In Russ.)
32. *Shapiro Dzh.A.* Bakterii kak mnogokletochnye organizmy [Bacteria as multicellular organisms] // V mire nauki. 1988, no. 8, pp. 46–55. (Russ. transl.)
33. *Shoven R.* Ot pchely do gorilly [From bee to gorilla]. 1965. Moscow: Mir. (Russ. transl.)
34. *Smirnov S.G.* Etologiya bakterii – novoe napravlenie v issledovanii prokariotov [Ethology of bacteria. A new direction in the study of prokaryotes] // Fiziko-khimicheskie issledovaniya patogennykh enterobakterii v protsesse kul'tivirovaniya [Physico-chemical studies of pathogenic enterobacteria in the process of cultivation]. Ivanovo. IvGU publ., 1985, pp. 5–10. (In Russ.)
35. *Sumina E.L.* Povedenie nitchatykh tsianobakterii v laboratornoi kul'ture [The behavior of filamentous cyanobacteria in laboratory culture] // Mikrobiologiya, 2006, vol. 75, no. 4, pp. 532–537. (In Russ.)
36. *Štoviček V., Váchová L., Palková Z.* Yeast biofilm colony as an orchestrated multicellular organism // Communicative & Integrative Biology, 2012, vol. 5, no.2, pp. 203–205.
37. *Voskun S.E., Smirnov S.G., Panov L.A.* Geterogenost' populyatsii Escherichia coli THR po usvoeniyu 3N-treonina [Heterogeneity of the Escherichia coli THR population in 3H-threonine uptake] // Mikrobiologiya, 1989, vol. 58, issue 4, pp. 602–606. (In Russ.)
38. *Zotov M.V., Andrianova N.E.* Protssesy koordinatsii v vospriyatii kommunikativnogo vzaimodeistviya [Coordination processes in the perception of communicative interaction] // In: Ushakov D.V., Medyntsev A.A. (eds.) Kognitivnye issledovaniya [Cognitive Studies]. Institute of Psychology, Russian Academy of Sciences publ., 2017, pp. 50–67. (In Russ.).