

ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СИММЕТРИИ В МОРФОГЕНЕЗЕ СООБЩЕСТВ НИТЧАТЫХ ЦИАНОБАКТЕРИЙ (PROKARYOTA) И КУЛЬТИВИРУЕМЫХ КЛЕТОК НЕКОТОРЫХ METAZOA (EUKARYOTA)

В.В. Исаева^{1,2}, Е.Л. Сумина³, Д.Л. Сумин⁴

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

²Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

³Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Геологический ф-т

⁴САНИПЭБ, vv_isaeva@mail.ru

Анализируются результаты наблюдений и экспериментов, проведенных на нитчатых цианобактериях *Oscillatoria terebriformis* и *Microcoleus chthonoplastes*, и культивируемых клетках некоторых многоклеточных животных. Сообщества цианобактерий формируют состоящие из множества нитей пленки, тяжи, многолучевые агрегаты и полигональные сети. Культивируемые вне организма миогенные клетки куриного зародыша, гемоциты моллюска, целоциты морской звезды, как и клетки других Metazoa, проявляют координированное поведение и формируют упорядоченные ансамбли. Итак, при существенных различиях биологических механизмов подвижности и межклеточных взаимодействий и цианобактерии (Prokaryota), и культивируемые клетки Metazoa (Eukaryota) способны к социальному поведению и формированию упорядоченных сообществ с возникновением поворотной, спиральной и трансляционной симметрии.

ВВЕДЕНИЕ

Как известно, принято выделение трех крупнейших доменов живого мира: Archaea, Bacteria и Eukarya (Eukaryota), и первые два домена представлены прокариотическими клетками (Muller et al., 2010; Wassenaar, 2012). Упорядоченные паттерны пространственного распределения клеток наблюдаются у представителей как Prokaryota, так и Eukaryota. Например, некоторые археи, в частности, два вновь описанных вида рода

Giganthauma, могут формировать длинные, до 30 мм, филаменты, которые у *G. karukerense* ассоциированы с бактериальными клетками (Muller et al., 2010). Исследованы разнообразные пространственные паттерны бактериальных колоний. Представители Bacteria способны к созданию многоклеточных сообществ с упорядоченной структурой; такие бактерии, как *Bacillus subtilis*, *Escherichia coli*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Staphylococcus aureus* образуют параллельные ряды клеток, формируя радиальный, спиральный и фрактальный паттерны колоний (Ben-Jacob et al., 1992, 2004; Ben-Jacob, 1998; López et al., 2010). В частности, спиральный паттерн колоний движущихся бактерий *Bacillus subtilis* возникает за счет координированного перемещения клеток параллельно друг другу с отчетливой тенденцией к закручиванию клеточных потоков. У *Paenibacillus vortex* и некоторых представителей родов *Proteus* и *Pseudomonas* найдено «роевание» – координированное движение, обеспечиваемое активностью жгутиков (Ingham et al., 2012; Mastropaolo et al., 2012). Показано, что три вида вновь описанного рода *Winogradskyella* формируют сетеподобные клеточные агрегаты (Nedashkovskaya et al., 2005). Мухобактерии – социальные бактерии, способные к морфогенезу весьма сложных многоклеточных сообществ и дифференциации микроспор (Wassenaar, 2012). Сообщества нитчатых цианобактерий формируют пленки, тяжи, многолучевые агрегаты и полигональные сети (Сумина, 2005, 2006; Sumina et al., 2008; Sumina, Sumin, 2011; Сумина, Сумин, 2013).

Адаптивная организация сложных паттернов сообществ прокариотических клеток дала повод писать о «разуме» бактерий (Ben-Jacob, 1998; Ben-Jacob et al., 2004), «интеллекте» бактериального «роя», способного принимать коллективные решения (Ingham et al., 2012). Возникает новая область исследований – социомикробиология (Олескин, Кировская, 2006; Chandler, Greenberg, 2012); становится принятым рассмотрение бактерий как социальных существ, способных к сложной активности их сообществ (Chandler, Greenberg, 2012) и проявлениям «альтруизма» в бактериальных социумах (Strassmann, Queller, 2012).

В эволюции как бактерий, так и эукариот, многократно возникала многоклеточность (Rainey, Kert, 2012; Strassmann, Queller, 2012), характерная для некоторых современных цианобактерий, в частности, *O. terebriformis*.

Наиболее важные события в ранней эволюции многоклеточных Eukaryota обусловлены эволюционными приобретениями на клеточном уровне и появлением многоклеточности с системой межклеточной коммуникации, клеточных контактов и клеточной дифференциацией. Обычно предполагается, что клеточные органоиды возникли путем эндосимбиоза. Если митохондрии эволюционировали в результате симбиоза протеобактерий и архей, то это объединяет прокариотические домены, Archaea и Eubacteria, с доменом Eukarya (Wassenaar, 2012). Так или иначе, Eukaryota

произошли от Prokaryota (Гусев, Гохлернер, 1980; Маргелис, 1983; Gould, 2002; Wassenaar, 2012; Strassmann, Queller, 2012; Сумина, Сумин, 2013).

Популяции эукариотических одноклеточных организмов, например хламидомонад, способны к самоструктурированию (Albrecht-Buehler, 1990). Классическим примером биологической самоорганизации признана агрегация амёб миксоциета *Dictyostelium* с формированием концентрических или спиральных волн клеток, направляемая механизмом хемотаксиса в ответ на концентрацию хемоаттрактанта, цАМФ (Dogmann et al., 2011).

Клетка многоклеточного организма вовлечена в организацию онтогенеза всех уровней. Достаточно распространён взгляд на организм Metazoa как государство клеток, согласно формулировке Р. Вирхова, которое, сохраняя целостность, контролирует самообновление, дифференциацию, апоптоз и поведение своих клеток, способствуя их «альтруизму», выживанию в рамках потребностей организма и подавляя клеточную индивидуальность (Васильев, 1997; Самойлов, Васильев, 2009). Тем не менее, эукариотические клетки сохраняют черты индивидуальных существ, способных к поиску, коллективному поведению и коллективной самоорганизации, о чем свидетельствуют эксперименты с клетками, культивируемыми вне организма. В клеточных культурах различных представителей Metazoa наглядно проявляется поисковое движение клеток (Kirschner, Gerhart, 2005; Васильев, Гельфанд, 2006), контактная ориентация клеток, контактное ингибирование клеточной репродукции и движения (Weiss, 1958; Abercrombie, 1980; Самойлов, Васильев, 2009). Контактное ингибирование движения клеток предотвращает пересечение путей клеточного перемещения; путем контактной ориентации фибробласты и миобласты в однослойной культуре располагаются параллельными рядами (Исаева, 1980, 1994; Isaeva et al., 2008). Таким образом, координированное, социальное поведение клеток Metazoa ведет к формированию упорядоченных морфологических паттернов клеточных ансамблей (Исаева, 2005, 2012; Васильев, Гельфанд, 2006; Isaeva et al., 2008, 2012; Deisboeck, Couzin, 2009).

Социальное поведение нормальных фибробластов проявляется, в частности, в реакции «заживления раны», когда клетки в однослойной культуре перемещаются на освободившуюся поверхность и делятся там, заживляя «рану» клеточного слоя (Самойлов, Васильев, 2009). Опухолевым клеткам свойственно «асоциальное» поведение, которое проявляется в отсутствии контактного ингибирования перемещения клеток (Васильев, 1997). Альбрехт-Бюлер в замечательной статье, озаглавленной “Is cytoplasm intelligent too?” (Albrecht-Buehler, 1985), привлек внимание к способности клетки воспринимать информацию от других клеток, обрабатывать ее и осуществлять целесообразный ответ.

Клетки крови или гемолимфы животных, в частности, гемоциты моллюсков и ракообразных, целомциты иглокожих характеризуются быстротой переходов из одного состояния в другое и потому удобны для исследо-

вания самоорганизации клеток в упорядоченные ансамбли (Исаева, 1994; Isaeva et al., 2008). Эти системы осуществляют *in vivo* клеточные защитные функции тромбообразования, инкапсуляции, фагоцитоза, первичной репарации раны; в условиях *in vitro* реакции фагоцитоза и инкапсуляции проявляются в прикреплении к искусственному твердому субстрату, реакция свертывания – в клеточной агрегации (Исаева, 1994; Isaeva et al., 2008).

У многоклеточных эукариот возникновение и преобразования симметрии – ключевые события индивидуального развития. В процессе морфогенеза упорядоченных надклеточных ассоциаций представителей Prokaryota и Eukaryota наблюдаются преобразования симметрии с возникновением радиальной, спиральной и трансляционной симметрии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В проведенных экспериментах была использована культура нитчатых цианобактерий (из коллекции Института микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН), выделенная из термальных источников кальдеры вулкана Узон на Камчатке. Основным структурообразующим компонентом этой культуры является *Oscillatoria terebriformis* (Ag.) Elenk. emend. (Сумина, 2006) – нитчатая цианобактерия, имеющая многоклеточные трихомы, состоящие из цилиндрических клеток. Дополнительно использовалась культура цианобактерий *Microcoleus chthonoplastes* (Fl. Dan.) Thur. из гиперсоленых водоемов Крыма. В природных местообитаниях формы этого вида также, как осциллятория, имеют многоклеточные трихомы сходного размера, но, в отличие от нее, трихомы окружены толстыми влагалищами, что, однако, не всегда наблюдается в лабораторной культуре (Сумина, 2008).

Для исследования самоорганизации *in vitro* эукариотических клеток представителей Metazoa были использованы миогенные клетки бедренной мышцы 11-дневного куриного эмбриона, культивируемые в искусственной питательной среде с добавлением эмбрионального экстракта и антибиотиков (Исаева, 1979, 1994); целомциты морской звезды *Asterias amurensis* Lütken 1871, в морской воде с добавлением 5 % фетальной коровьей сыворотки и антибиотиков; гемоциты приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* Jay 1857, культивируемые в гомологичной гемолимфе с добавлением антибиотиков (Державин, Исаева, 2000; Исаева, 1994).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сообщество цианобактерий в целом не обладает какой-либо определенной симметрией. Трихомы и *O. terebriformis*, и *M. chthonoplastes* проявляют поисковую активность, демонстрируемую веерообразным расхождением нитей на конце тяжа (рис. 1а) и последующим установлением контактов с твердым субстратом или другими тяжами. Прикрепительные тяжи цианобактерии, при образовании которых нити располагаются параллельно друг

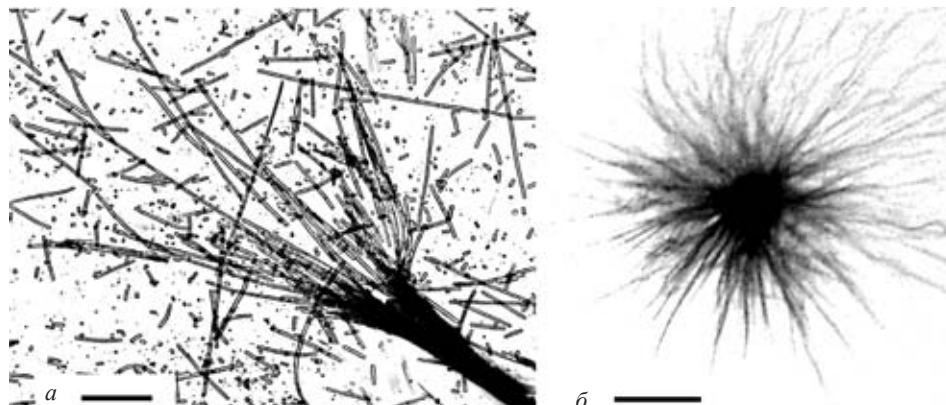


Рис. 1. Проявления поискового поведения, параллельной ориентации и контактного ингибирования движения трихомов *O. terebriformis*: *a* – веерообразное расхождение нитей на конце тяжа (билатеральная симметрия); *б* – многолучевой агрегат (радиальная симметрия). Масштабная линейка: *a* – 0.1 мм; *б* – 1 мм.

другу, обычно обладают осевой симметрией. Достаточно часто встречаемой структурой сообщества *O. terebriformis* являются многолучевые агрегаты с радиальной симметрией (рис. 1б). Свободные концы нитей радиально располагаются по периферии агрегата, в центре которого располагается плотное скопление нитей.

Мигрирующие из небольших агрегатов и проявляющие поисковую активность клетки исследованных представителей Metazoa располагаются радиально. Радиальная симметрия проявляется при миграции клеток из агрегатов миобластов куриного зародыша (рис. 2а) и целомоцитов морской звезды *A. amurensis* (рис. 2б). В однослойной культуре миогенных клеток ку-

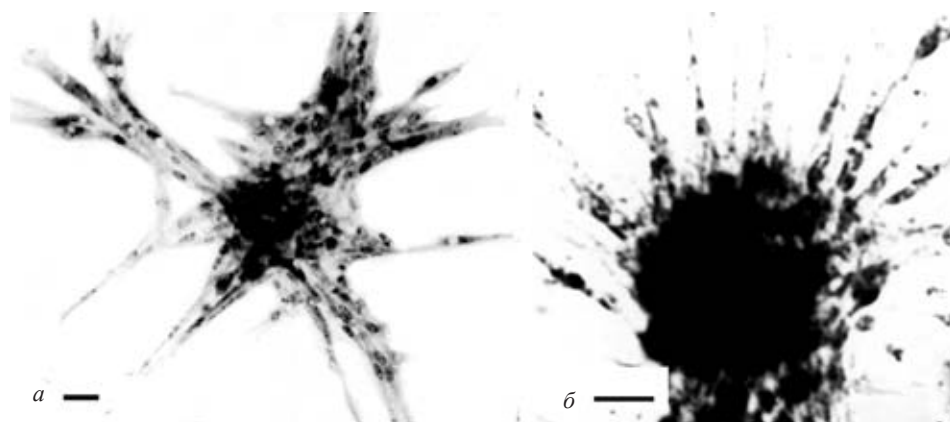


Рис. 2. Проявления поискового поведения, параллельной ориентации и контактного ингибирования движения культивируемых *in vitro* клеток Metazoa: *a* – мигрирующие из клеточного агрегата миобласты куриного зародыша; *б* – миграция целомоцитов морской звезды *A. amurensis* (радиальная симметрия). Масштабная линейка: *a*, *б* – 10 мкм.

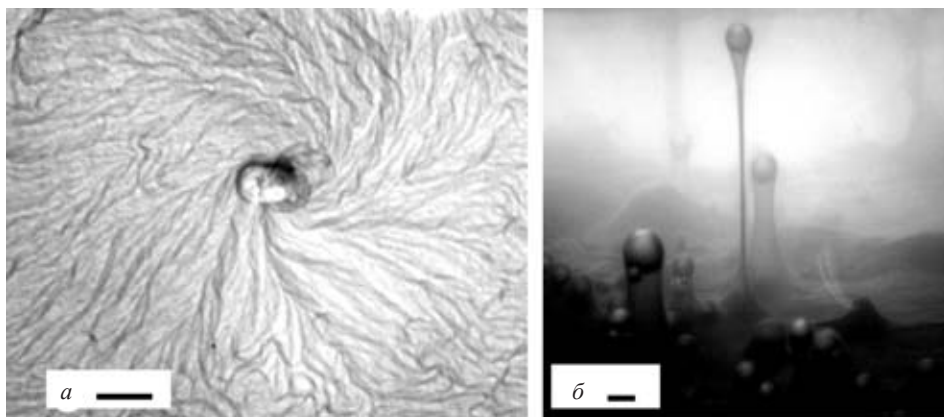


Рис. 3. Структурирование сообщества *M. chthonoplastes*: *a* – спиральная структура с образующимся в ее центре газовым пузырем; *б* – «гидростаты» с газовыми пузырями (осевая симметрия). Масштабная линейка: *a* – 0.2 мм; *б* – 0.4 мм.

риноного эмбриона удлиненные миобласты самоорганизуются параллельными рядами путем контактной ориентации (Исаева, 1994; Isaeva et al., 2008).

У нитчатых цианобактерий наблюдается образование структур, функциональная активность которых связана с образованием газовых пузырей. У *M. chthonoplastes* они обладают сферической и спиральной симметрией; спиральная структура с образующимся в ее центре пузырем, представлена рис. 3а. Трехмерные структуры, включающие газовые пузыри – гидростаты, обладают осевой симметрией (рис. 3б). Многолучевые агрегаты *O. terebriformis*, обладающие сферической поворотной симметрией, имеют плотное ядро и лучи из нитей, радиально расходящихся в трехмерном пространстве.

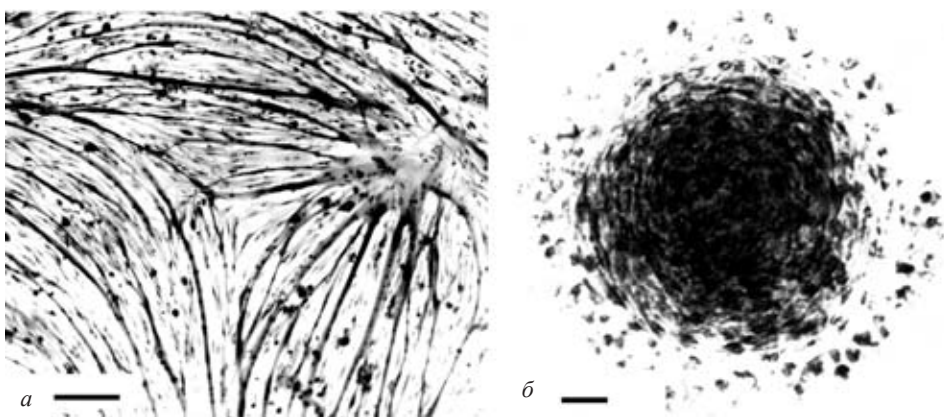


Рис. 4. Структурирование клеточных ансамблей культивируемых *in vitro* клеток Metazoa: *a* – топологическая сингулярность в однослойной миогенной культуре клеток куриного зародыша (билатеральная симметрия); *б* – агрегат гемоцитов моллюска *M. yessoensis* (сферическая симметрия). Масштабная линейка: *a* – 50 мкм; *б* – 20 мкм.

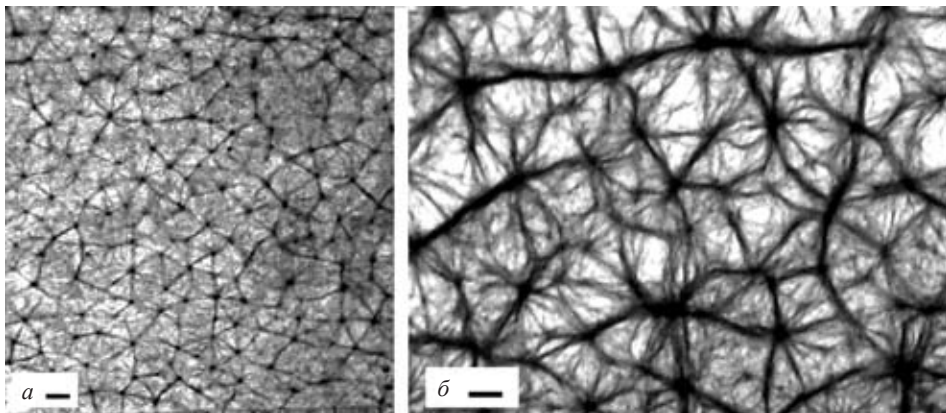


Рис. 5. Трансляционная симметрия полигональных сетей *O. terebriformis* при различном увеличении. Масштабная линейка: *a* – 0.2 мм; *б* – 0.4 мм.

В культурах клеток многоклеточных животных спиральные структуры наблюдаются относительно редко; спиральные паттерны типичны для культур кожных фибробластов (Green, Thomas, 1978).

В миогенной культуре потоки движения параллельно ориентированных миоцитов формируют топологические сингулярности (рис. 4а).

Контакт гемолимфы моллюска *M. yessoensis* с внешней средой вызывает немедленную агрегацию гемоцитов как модифицированную *in vitro* защитную реакцию тромбообразования. Агрегаты гемоцитов в течение нескольких часов компактизируются и сокращаются, становясь через 24 часа упорядоченными сферическими телами, подобными телам инкапсуляции, образованные несколькими слоями удлиненных уплощенных клеток. Такие упорядоченные агрегаты гемоцитов обладают сферической симметрией (рис. 4б).

Когда структуры, аналогичные многолучевым агрегатам, образуются в толще пленки *O. terebriformis*, они могут формировать полигональную сеть с трансляционной симметрией (рис. 5а, б). Сначала появляются равномерно распределенные центры, между которыми впоследствии образуются связи.

В однослойных культурах клеток животных мигрирующие из клетки формируют мостики между агрегатами (рис. 6а). Вдоль образованных клетками мостиков происходит миграция других клеток, и такая положительная обратная связь обеспечивает поддержание и усиление возникшего паттерна. Возникает интегрированный ретикулярный паттерн посредством образования клеточных мостиков, соединяющих агрегаты и формирующих полигональную систему с триангуляционным разбиением (рис. 6б). Такой паттерн очень сходен и почти неотличим в культурах клеток различных тканей и животных: миоцитов куриного эмбриона, цело-

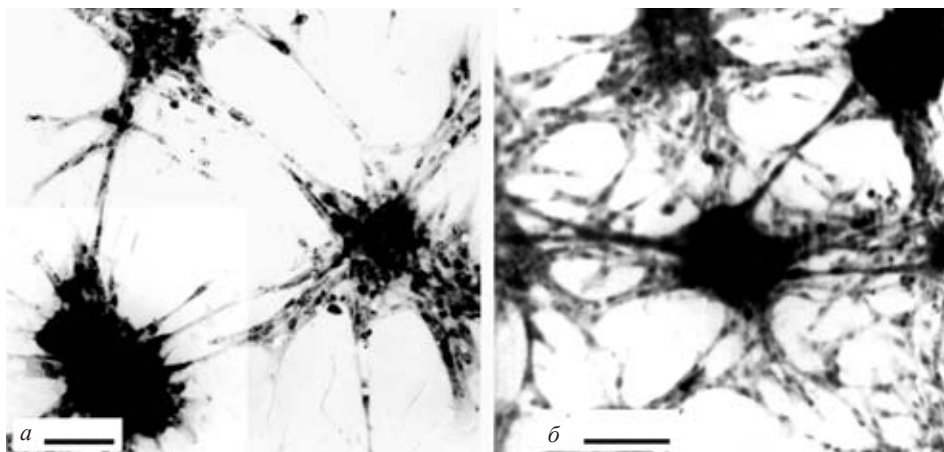


Рис. 6. Формирование полигональных сетей в миогенной культуре клеток куриного зародыша: *а* – образование мостиков между клеточными агрегатами; *б* – интегрированный ретикулярный паттерн с триангуляционным разбиением (трансляционная симметрия). Масштабная линейка: *а*, *б* – 20 мкм.

моцитов морского ежа *Strongylocentrotus nudus* и морской звезды *Asterias amurensis* (Исаева, 1994, 2005; Isaeva et al., 2008).

У *O. terebriformis* наблюдается подобная картина миграции нитей при искусственном разбиении на отдельные агрегаты и при их естественном возникновении: между агрегатами также возникают мостики, задающие направление последующей миграции нитей, что в конечном итоге приводит к образованию полигональной сети.

Таким образом, возникает радиальная, спиральная и трансляционная симметрия сообществ прокариотических нитей и культивируемых вне организма эукариотических клеток.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Бактериальные сообщества играют важнейшую роль в эволюции биосферы (Little et al., 2012). Исследование современных цианобактерий и их роли в глобальном осадконакоплении важно для понимания геологической истории Земли. Современные нитчатые цианобактерии могут формировать пленки, в одних условиях образующие циано-бактериальные маты, а в других условиях – строматолиты. Сложная морфология строматолитов определяется сложностью пространственной организации сообществ цианобактерий, выявляемой при лабораторных исследованиях современных видов (Petroff et al., 2008; Sumina et al., 2008; Sumina, Sumin, 2011). Обнаружены трехмерные сети с триангуляционным и гексагональным разбиением, формируемые современными нитчатыми цианобактериями (Petroff et al., 2008; Shepard, Sumner, 2010), в частности, *O. terebriformis* (Сумина, Сумин, 2013). Формирование таких сетей связано с фотосинтезом и под-

вижностью нитей. *Oscillatoria* и другие нитчатые цианобактерии обладают подвижностью путем скольжения трихомов, а также их вращения и сгибания. Представители семейства *Oscillatoriaceae* способны перемещаться со скоростью до 10 мкм/сек, причем при скольжении трихомы вращаются. Скользящее движение *O. terebriformis* сопровождается лево- или правонаправленным вращением трихома; если терминальные участки трихомов не контактируют с субстратом, свободный конец может колебаться при вращении трихома (Хоулт, Криг, 1997). У нитчатых цианобактерий наблюдали сложные паттерны движения в бактериальных матах и суточные изменения подвижности, объясняемые реакцией на свет и представляющие собой адаптацию для поддержания оптимального для фотосинтеза светового режима (Richardson, Castenholtz, 1987, 1989). Преобразования сообщества *O. terebriformis*, возникающие при суточных изменениях освещенности, в частности, сокращение и расслабление клеточных тяжей и пленки, описаны и в лабораторной культуре (Сумина, 2006; Сумина, Сумин, 2013).

Сообщество *O. terebriformis* способно к адаптивному изменению своего положения и плотности за счет миграции и сокращения сети трихомов (Castenholz, 1968; Сумина, 2006, 2008). Выявлены физические и химические влияния на морфологию ассоциаций цианобактерий (Shepard, Sumner, 2010). Многие сложные морфологические черты зависят от паттернов клеточной подвижности, и лабораторные эксперименты выявляют такую зависимость (Сумина, Сумин, 2013). Механизм скользящего движения Cyanobacteria и других бактерий не установлен и до сих пор представляет собой загадку (Adams, 2001; McBride, 2001; Wassenaar, 2012). Скользящую подвижность объясняют поверхностными волнами при смещении фибрилл клеточной стенки или секрецией слизи; вероятно, единственный механизм не может обеспечить все формы скольжения бактерий (Hoiczuk, 2000; Adams 2001; McBride, 2001; Read et al., 2007).

Ретикулярная геометрия, выявленная в естественных бактериальных пленках и в ископаемых структурах, может быть приписана подвижности нитчатых бактерий (Shepard, Sumner, 2010). Показано, что такая клеточная подвижность, как однонаправленное скольжение, параллельное выстраивание филаментов и столкновение филаментов, существенна для формирования ретикулярных структур (Shepard, Sumner, 2010; Сумина, Сумин, 2013).

Итак, показана прямая связь между поведением нитей и морфологией сообщества. Таким образом, изученные сообщества цианобактерий, как и других бактерий и архей, способны к сложным социальным взаимодействиям, динамичной и обратимой адаптации к изменениям окружающей среды. Способность бактериальных клеток к коммуникации при развитии колоний и адаптивным изменениям морфогенеза сообществ, как полагает Бен Джакоб (Ven-Jacob, 1998; Ven-Jacob et al., 2004), свидетельствует о «разуме» бактерий. Коммуникация бактерий, координирующая поведение и морфо-

генез их сообществ, включает межклеточную химическую сигнализацию, обеспечивающую согласованный бактериальный «кворум», включающий координированную транскрипцию (Chandler, Greenberg, 2012).

Образование структур описываемых цианобактерий происходит в результате перегруппировки нитей, без их специализации (Сумина, Сумин, 2013). Дифференциация клеток – свойство многоклеточных эукариот, и пространственно-временная регуляция генной экспрессии существенна для развития многоклеточных эукариотических организмов. Тем не менее, дифференцировка клеток наблюдается и среди нитчатых цианобактерий, у осцилляториевых довольно слабая, а, например, у стигонемовых – весьма выраженная. Кроме того, получены свидетельства клеточной дифференциации в биопленках *Bacillus subtilis* и дифференциации с образованием микоспор у миксобактерий (Wassenaar, 2012).

Структурирование сообществ нитчатых цианобактерий изученных видов обратимо. Дифференциация же клеток эукариотических организмов ведет к необратимости динамики пространственной организации культивируемых клеток в условиях, способствующих дифференцировке.

Эксперименты с культивируемыми *in vitro* диссоциированными клетками организма *Metazoa* наглядно раскрывают замечательные возможности самоорганизации клеточных сообществ при отсутствии контролирующих влияний организма (Isaeva et al., 2008; Самойлов, Васильев, 2009; Исаева, 2012). Клетки *in vitro* спонтанно образуют ансамбли с координированным социальным поведением клеток и генерацией упорядоченных морфологических паттернов, нередко сходных с интактными структурами *in vivo* (Isaeva et al., 2008; Самойлов, Васильев, 2009; Deisboeck, Couzin, 2009). В однослойной миогенной культуре наблюдаются топологические сингулярности расположения потоков движения клеток. Топологические ограничения планарного морфогенеза в однослойных культурах при формировании биологических двумерных паттернов определяют небольшое число морфологически различных паттернов (Исаева, 1994; Isaeva et al., 2008; Presnov et al., 2010).

Пространственные паттерны в культурах клеток *Metazoa* – результат межклеточных взаимодействий: адгезии, контактной ориентации клетка–клетка и контактного ингибирования клеточного размножения и движения. Путем контактной ориентации клетка–клетка и клетка–субстрат осуществляется трансляция ближнего, локального порядка клеточных взаимодействий в дальний, глобальный порядок клеточного сообщества (Исаева, 2005, 2012; Isaeva et al., 2008). Перемещение эукариотических клеток происходит путем непрерывной перестройки цитоскелета, главным образом, системы актиновых филаментов (Васильев, 2007; Самойлов, Васильев, 2009). Обработка цитохалазином (ингибитором системы фибриллярного актина) предотвращает миграцию клеток, контактную ориентацию

их движения и формирование упорядоченных паттернов культивируемыми клетками (Исаева, 1994; Isaeva et al., 2008).

В бактериальных сообществах *E. coli* найдено контактно-зависимое ингибирование роста (Aoki et al., 2005; Diner et al., 2012), аналогичное контактному ингибированию размножения культивируемых клеток животных. Зависимое от клеточных контактов подавление репродукции клеток Prokaryota и Eukaryota определяет социальное поведение сообществ тех и других клеток, но молекулярные механизмы такого ингибирования различны у про- и эукариотических клеток.

Контактное ингибирование и контактная ориентация клеточного движения найдены в однослойных культурах клеток Metazoa, а также при движении трихомов цианобактерий (Сумина, 2011), но не были обнаружены в трехмерных агрегатах клеток эукариот и, насколько нам известно, в каких-либо сообществах прокариотических клеток, помимо *O. terebriformis* и *M. chthonoplastes*. Фактическое проявление радиальной и сферической симметрии в таких клеточных сообществах, возможно, свидетельствует о более широкой распространенности реакций контактного ингибирования и контактной ориентации движения клеток.

Итак, сообщества клеток и Prokaryota, и Eukaryota, при существенных различиях биологических механизмов клеточной подвижности и межклеточных взаимодействий, способны к проявлениям контактного ингибирования и контактной ориентации клеточного движения, определяющим упорядоченный морфогенез надклеточных ансамблей с возникновением поворотной, спиральной и трансляционной симметрии.

Пространственная и временная вариабельность проявлений симметрии сообществ прокариотических и эукариотических клеток *in vitro* зависит также от физических ограничений: гравитации, возможности прикрепления к субстрату, механического натяжения, у цианобактерий – от освещенности. Поскольку цианобактерии являются фотосинтезирующими организмами, наиболее важными и выраженными морфогенетическими реакциями их сообществ являются реакции на изменение параметров освещенности (Сумина, Сумин, 2013). Структуры, образуемые цианобактериями *O. terebriformis*, в частности, многолучевые агрегаты, обладают механической чувствительностью (Сумина, Сумин, 2013).

Отсутствие субстрата для прикрепления клеток определяет физическое ограничение морфогенеза и цитодифференциации некоторых типов эукариотических клеток. Например, для дифференциации миотуб в миогенной культуре необходимо прикрепление к твердому субстрату, создающее возможность механического натяжения (Исаева, 2005, Isaeva et al., 2008). В однослойной культуре наблюдается самоорганизация планарных полей направлений с определенным набором топологических особенностей (Elsdale, 1973; Исаева, 1994; Isaeva et al., 2008; Presnov et al., 2010).

Неизбежное возникновение топологических сингулярностей планарных клеточных ассоциаций вовлекает преобразования симметрии (Isaeva et al., 2008, 2012). Таким образом, топологические и физические ограничения направляют морфогенез и преобразования симметрии клеточных сообществ.

В процессе эволюции Eukaryota унаследовали и усовершенствовали способность к адаптивному, «разумному» поведению от Prokaryota.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ результатов наблюдений и экспериментов, проведенных на цианобактериях *O. terebriformis* и *M. chthonoplastes* и культивируемых клетках некоторых представителей Metazoa, показал способность исследованных сообществ многоклеточных прокариотических организмов и эукариотических клеток координированному поведению, в частности, контактному ингибированию и контактной ориентации клеточного движения, с формированием упорядоченных морфологических паттернов, обладающих поворотной (радиальной и сферической), спиральной и трансляционной симметрией.

В эволюции постоянно отбиралось поисковое поведение клеток и их способность к адаптивной самоорганизации. В сообществе цианобактерий морфогенетические преобразования, включающие возникновение различных типов симметрии, носят адаптивный характер. Эукариотические клетки так или иначе произошли от прокариотических, наследуя и совершенствуя их способность к межклеточной коммуникации и гибкому адаптивному поведению.

Итак, при существенных различиях биологических механизмов подвижности и межклеточных взаимодействий как одноклеточные и многоклеточные Prokaryota, так и клетки Metazoa (Eukaryota) способны к социальному поведению, ведущему к формированию упорядоченных сообществ сходных типов симметрии.

Авторы благодарны проф. А.В. Чернышеву за информационную помощь при подготовке рукописи статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев Ю.М. 1997. Социальное поведение нормальных клеток и антисоциальное поведение опухолевых клеток // Соросовский образов. журн. № 5. С. 20–25.
- Васильев Ю.М. 2007. Реорганизация цитоскелета – основа морфогенеза // Онтогенез. Т. 38. № 2. С. 120–125.
- Васильев Ю.М., Гельфанд И.М. 2006. Поисковые миграции клеток в нормальном развитии и в канцерогенезе // Биохимия. Т. 71. № 8. С. 1030–1020.
- Гусев М.В., Гохлернер Г.Б. 1980. Свободный кислород и эволюция клетки. М.: Изд-во МГУ. 223 с.

- Державин Д.К., Исаева В.В. 2000. Фрактальная самоорганизация агрегирующих *in vitro* клеток гемолимфы моллюска *Mizuhopecten yessoensis* // Докл. РАН. Т. 373. № 2. С. 254–256.
- Исаева В.В. 1979. Модуляция фенотипа мышечных клеток куриного зародыша в суспензионной культуре // Онтогенез. Т. 10. № 6. С. 616–621.
- Исаева В.В. 1980. Контактная ориентация миобластов и мышечных волокон в дифференцирующейся культуре миогенных клеток // Онтогенез. Т. 11. № 2. С. 168–173.
- Исаева В.В. 1994. Клетки в морфогенезе. М.: Наука. 224 с.
- Исаева В.В. 2005. Синергетика для биологов. Вводный курс. М.: Наука. 158 с.
- Исаева В.В. 2012. Самоорганизация в биологических системах // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 144–153.
- Маргелис Л. 1983. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир. 351 с.
- Олескин А.В., Кировская Т.А. 2006. Популяционно-коммуникативное направление в микробиологии // Микробиология. Т. 75. № 4. С. 440–445.
- Самойлов В.И., Васильев Ю.М. 2009. Механизмы социального поведения тканевых клеток позвоночных: культуральные модели // Журн. общ. биол. Т. 70. С. 239–244.
- Сумина Е. Л. 2008. Экспериментальное изучение сообщества нитчатых цианобактерий и проблема морфогенеза строматолитов. Автореф. канд. дисс. М.: ПИН РАН. 24 с.
- Сумина Е.Л. 2005. О формировании уровней организации клеточных организмов (на примере цианобионтов). Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: КМК. С. 95–102.
- Сумина Е.Л. 2006. Поведение нитчатых цианобактерий в лабораторной культуре // Микробиология. Т. 75. № 4. С. 532–537.
- Сумина Е.Л. 2011. Морфогенетические движения в культурах прокариот и эукариот // Тез. конф. Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии. М.: ПИН РАН. С. 47–48.
- Сумина Е.Л., Сумин Д.Л. 2013. Морфогенез в сообществе нитчатых цианобактерий // Онтогенез. Т. 44. № 3 (в печати).
- Хоулт Дж., Криг Н. 1997. Определитель бактерий Берджи. М.: Мир. Т. 1. С. 375–409.
- Abercrombie M. 1980. The crawling movement of metazoan cells / Proc. roy. soc. London. V. 207. P. 129–147.
- Adams D.G. 2001. How do cyanobacteria glide // Microbiol. today. V. 28. P. 131–133.
- Albrecht-Buehler G. 1985. Is cytoplasm intelligent too? / Cell and muscle motility. Ed. J.W. Shay. N.-Y.: Plenum press. V. 6. P. 1–21.
- Albrecht-Buehler G. 1990. In defense of “non-molecular” cell biology // Int. rev. cytol. V. 120. P. 191–241.
- Aoki S.K., Pamma R., Hernday A.D. et al. 2005. Contact-dependent inhibition of growth in *Escherichia coli* // Science. V. 309. P. 1245–1248.
- Ben-Jacob E. 1998. Bacterial wisdom // Physica A. V. 249. P. 553–577.

- Ben-Jacob E., Aharonov Y., Shapira Y.* 2004. Bacteria harnessing complexity // *Biofilms*. V. 1. P. 239–263.
- Ben-Jacob E., Schmueli H., Shochet O., Tenenbaum A.* 1992. Adaptive self-organization during growth of bacterial colonies // *Physica A*. V. 187. P. 378–424.
- Camazine S., Deneubourg J.L., Franks N.R.* et al. 2001. Self-organization in biological systems. Princeton univ. press, Princeton. 538. 560 p.
- Castenholz R.W.* 1968. The behavior of *Oscillatoria terebriformis* in hot springs // *J. phycol.* V. 4. P. 132–139.
- Chandler J.R., Greenberg E.P.* 2012. Sociomicrobiology and quorum sensing – mediated communication / *The social biology of microbial communities*. Eds L.A. Olsen, E.R. Choffnes, A. Mack. Washington: Nat. acad. press. P. 213–222.
- Deisboeck T.S., Couzin I.D.* 2009. Collective behavior in cancer cell populations // *BioEssays*. V. 31. P. 190–197.
- Diner E.J., Beck C.M., Webb J.S.* et al. 2012. Identification of a target cell permissive factor required for contact-dependent growth inhibition (CDI) / *The social biology of microbial communities*. Eds L.A. Olsen, E.R. Choffnes, A. Mack. Washington: Nat. acad. press. P. 385–408.
- Dormann D., Vasiev B., Weijer C.J.* 2011. The control of chemotactic cell movement during *Dictyostelium* morphogenesis // *Philos. trans. roy. soc. London B*. V. 355. P. 983–991.
- Elsdale T.* 1973. The generation and maintenance of parallel arrays in cultures of diploid fibroblasts / *Biol. fibroblasts*. Eds E. Kulonen, J. Pikkariainen. N.-Y., London: Acad. press. P. 41–58.
- Glass L.* 2005. Multistable spatiotemporal patterns of cardiac activity // *Proc. nat. acad. sci. USA*. V. 102. P. 10409–10410.
- Gould S.J.* 2002. *The structure of evolutionary theory*. Cambridge, USA, London, England: Belknap press Harvard univ. press. 1392 p.
- Green H., Thomas J.* 1978. Pattern formation by cultured human epidermal cells: development of curved ridges resembling dermatoglyphs // *Science*. V. 200. P. 1385–1388.
- Hoiczyk E.* 2000. Gliding motility in cyanobacterial: observations and possible explanations // *Arch. microbiol.* V. 174. P. 11–17.
- Ingham C.J.* 2012. Dispersal of cargo microorganisms by swarming bacteria / *The social biology of microbial communities*. Eds L.A. Olsen, E.R. Choffnes, A. Mack. Washington: Nat. acad. press. P. 304–322.
- Isaeva V.V., Kasyanov N.V., Presnov E.V.* 2008. Analysis situs of spatial-temporal architecture in biological morphogenesis / *Progress mathem. biol. res.* Ed. J.T. Kelly. N.-Y.: Nov. sci. publ. P. 141–189.
- Isaeva V.V., Kasyanov N.V., Presnov E.V.* 2012. Topological singularities and symmetry breaking in development // *Biosystems*. V. 109. P. 280–298.
- Johnson B.R., Lam S.K.* 2010. Self-organization, natural selection, and evolution: cellular hardware and genetic software // *Bioscience*. V. 60. P. 879–885.

- Kirschner M.W., Gerhart J.C. 2005. The Plausibility of Life. New Haven and London: Yale univ. press. 314 p.
- Little A.E.F., Robinson C.J., Peterson S.B. et al. 2012. Rules of engagement: Interspecies interactions that regulate microbial communities / The social biology of microbial communities. Eds L.A. Olsen, E.R. Choffnes, A. Mack. Washington: Nat. acad. press. P. 242–275.
- López D., Vlamakis H., Kolter R. 2010. Biofilms // Cold spring harb perspect biol. V. 2 (7): a000398.
- Mastropaolo M.D., Silby M.W., Nicoll J.S., Levy S.B. 2012. Novel genes involved in *Pseudomonas fluorescens* Pf0-1 motility and biofilm formation // Appl. environ. microbiol. V. 78. P. 4318–4329.
- McBride M.J. 2001. Bacterial gliding motility: Multiple mechanisms for cell movement over surfaces // Ann. rev. microbiol. V. 55. P. 49–75.
- Misteli T. 2001. The concept of self-organization in cellular architecture // J. cell biol. V. 155. P. 181–185.
- Muller F., Brissac T., Le Bris N. et al. 2010. First description of giant *Archaea* (*Thaumarchaeota*) associated with putative bacterial ectosymbionts in a sulfidic marine habitat // Environ. microbiol. V. 12. P. 2371–2383.
- Nedashkovskaya O.I., Kim S.B., Han S.K. et al. 2005. *Winogradskyella thalassocola* gen. nov., sp. nov., *Winogradskyella epiphytica* sp. nov. and *Winogradskyella eximia* sp. nov., marine bacteria of the family Flavobacteriaceae // Intern. j. syst. evol. microbiol. V. 55. P. 49–55.
- Petroff A., Sim M.S., Liang B. et al. 2008. Aggregation phenomena in Cyanobacterial analogues of ancient stromatolites / Geobiology of stromatolites. Eds J. Reitner, N.-V. Quéric, M. Reich. Göttingen: Universitätsverlag Göttingen. P. 106–107.
- Presnov E., Isaeva V., Kasyanov N. 2010. Topological determination of early morphogenesis in Metazoa // Theory bioscience. V. 129. P. 259–270.
- Rainey P.B., Kerr B. 2012. Cheats as first propagules: A new hypothesis for the evolution of individuality during the transition from single cells to multicellularity / The social biology of microbial communities. Eds L.A. Olsen, E.R. Choffnes, A. Mack. Washington: Nat. acad. press. P. 409–425.
- Read N., Connell S., Adams D.G. 2007. Nanoscale visualization of a fibrillar array in the cell wall of filamentous Cyanobacteria and its implications for gliding motility // J. bacteriol. V. 189. P. 7361–7366.
- Richardson L.L., Castenholtz R.W. 1987. Diel vertical movements of the cyanobacterium *Oscillatoria terebriformis* in a sulfide-rich hot spring microbial matt // Appl. environ. microbiol. V. 53. P. 2142–2150.
- Richardson L.L., Castenholtz R.W. 1989. Chemokinetic motility responses of the cyanobacterium *Oscillatoria terebriformis* // Appl. environ. microbiol. V. 55. P. 261–263.
- Shepard R.N., Sumner D.Y. 2010. Undirected motility of filamentous cyanobacteria produces reticulate mats // Geobiology. V. 8. P. 179–190.

- Strassmann J.E., Queller D.C.* 2012. Evolution of cooperation and control of cheating in a social microbe / The social biology of microbial communities. Eds L.A. Olsen, E.R. Choffnes, A. Mack. Washington: Nat. acad. press. P. 509–533.
- Sumina E., Orleansky V.K., Sumin D.* 2008. Are the stromatolites the most ancient skeleton organisms? // Geobiology stromatolites. Eds J. Reitner, N.-V. Quéric, M. Reich. Göttingen: Universitätsverlag Göttingen. P. 123–124.
- Sumina E.L., Sumin D.L.* 2011. New representations on the nature of stromatolites / Stromatolites: interaction of microbes with sediments. Cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology. Eds V.C. Tewari, J. Seekbach. Springer. V. 18. Pt 5. P. 675–686.
- Wassenaar T.M.* 2012. Bacteria: The benign, the bad, and the beautiful. Hoboken, USA: Wiley-Blackwell. 215 p.
- Weiss P.* 1958. Cell contact // Int. rev. cytol. V. 7. P. 391–423.

**SYMMETRY TRANSFORMATIONS DURING THE MORPHOGENESIS
OF FILAMENTOUS CYANOBACTERIA (PROKARYOTA) COMMUNITIES
AND CULTIVATED CELLS OF SOME METAZOA (EUKARYOTA)**

V.V. Isaeva, E.L. Sumina, D.L. Sumin

Data obtained during observations and experiments performed on filamentous cyanobacteria *Oscillatoria terebriformis* and *Microcoleus chthonoplastes* and cultivated cells of some Metazoa were analyzed. Cyanobacteria communities form mats, composed of many threads, bundles, multiradiate aggregates and polygonal networks. In vitro cultivated miogenic cells of a chicken embryo, mollusk blood cells, starfish coelomocytes and other Metazoa cells show coordinated movement and form ordered ensembles. So, despite the considerable differences between locomotion mechanisms and cell-cell interaction of the pro- and eukaryota, they both are able to demonstrate social behavior and to form ordered communities with emergence of rotational, spiral and translational symmetry.