

УДК 573.01

## СЕТЕВЫЕ СТРУКТУРЫ В БИОСИСТЕМАХ

© 2013 г. А. В. Олескин

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,  
биологический факультет, кафедра общей экологии  
119991 Москва, Ленинские горы  
e-mail A.Oleskin@Rambler.ru; <http://biopolitika.ru>

Поступила в редакцию 10.05.2012 г.

Детально изученные в рамках гуманитарных наук *сетевые структуры (сети)* характеризуются отсутствием единого центра и связностью; многие сети отличаются также автомодельностью (фрактальностью). Сетевые структуры противопоставляются структурам с единым центром (иерархиям) и структурам, в которых элементы вступают лишь в конкурентные отношения (рыночным структурам и их аналогам). Обращение к биологическим системам показывает многовариантность сетевых структур: сетевая организация функционирует на всех уровнях организации от клеточной до социальной. Можно выделить два подтипа сетей в биосистемах: 1) плоские (без лидеров), характерные для структур из однородных элементов и представляющие собой модульные организмы или по крайней мере имеющие выраженные целостные свойства и 2) объёмные (отчасти иерархические), свойственные структурам, состоящим из элементов, имеющих существенные индивидуальные и/или функциональные (кастовые) различия. Сетевые структуры имеют в своём составе компонент, несущий структурную, адгезивную, интегративную, защитную, коммуникативную и синхронизирующую функции, который, по аналогии с клеточными системами, мы обозначаем как *матрикс* сетевой структуры. Матрикс имеет материальную (структуры, принадлежащие не отдельным элементам, а целой системе) и нематериальную (социальные нормы, правила поведения элементов) составляющие. Правила поведения могут быть алгоритмизированы, что позволяет моделировать поведение различных сетевых структур, в особенности нейронных сетей и их искусственных аналогов.

Одной из тенденций развития современной биологии является её сближение с науками о человеке и обществе. Эта тенденция проявляется, в частности, в использовании единых понятий и концепций в гуманитарных науках и в биологии. При исследовании поведения биологических систем, например, используются популярные в экономике понятия “издержек и выгод” с построением соответствующих “биоэкономических” моделей для описания, скажем, стратегий размножения у птиц (cost-benefit analysis, Докинз, 1993; Corning, 2003). Помимо этого, междисциплинарные системные исследования, включающие в себя кибернетику и синергетику, предоставляют учёным концептуальный инструментарий, подходящий и для биологических, и для гуманитарных объектов.

В настоящей статье мы постараемся оценить степень приложимости к биологическим системам модного в наше время понятия *сетевые структуры*, детально изученного в системных исследованиях и в гуманитарных науках.

*Сеть (сетевая структура)* представляет собой один из геометрических образов, существовавших в культуре, начиная с глубокой древно-

сти. В XX веке сложились междисциплинарные концепции, посвященные сетевым структурам, в особенности в гуманитарной сфере (Powell, 1990; Alstyne, 1997; Börzel, 1998; Meuleman, 2008; Kahler, 2009) и в системных исследованиях (Neuman, 2003; Князева, Курдюмов, 2007, и др. работы).

### СЕТЕВЫЕ СТРУКТУРЫ В ЧЕЛОВЕЧЕСКОМ СОЦИУМЕ

Сетевые структуры получили значительное развитие в гуманитарной сфере примерно с начала XX века во многом благодаря усилиям школы Георга Зиммеля, который разработал структурный подход к сети отношений между индивидами в социуме. В 30–40-е годы прошлого века психиатр Джакоб Морено и психолог Хелен Дженнингс изображали в форме сетевой структуры взаимоотношения между индивидами в своих пионерских исследованиях неформального лидерства в американской тюрьме Синг-Синг и Гудзоновской школе для девушек (Moreno, 1932; Jennings, 1943; Freeman, 2004). Тем не менее в строгом научном значении термин “*сеть*” (*network*) стал использо-

ваться лишь спустя полтора десятилетия, начиная с работ Барнеса (Barnes, 1954). Сеть определялась как любая “совокупность людей или их групп, между которыми существуют те или иные контакты и взаимодействия” (Newman, 2003), и это определение актуально для многих авторов до сих пор.

Однако, начиная с 80-х годов прошлого века, в гуманитарной литературе начинает приобретать все больший вес и более узкая интерпретация сетевых структур (Powell, 1990; Castells, 1996, 2004; Meulemann, 2008; Kahler, 2009). В рамках этой интерпретации не всякая совокупность взаимодействующих людей является сетевой структурой. Сетевая структура должна обладать 1) децентрализованностью и 2) связностью:

1. *Децентрализованность* в применении к сетям в человеческом социуме означает а) наличие в системе сразу многих центров активности – многих лидеров, а также б) приблизительное (в идеальной системе – полное) равенство статусов, социального веса, ранга и др. составляющих систему людей и их групп. “Сеть есть набор взаимосвязанных узлов, она не имеет центра, в ней есть лишь узлы” (Castells, 2004, р. 3).

Сети в узком смысле противопоставляются системам с единым центром (лидером, боссом, руководителем), которые обозначаются как *иерархические структуры*. Так, жесткие иерархические структуры характерны для авторитарных политических систем (монархий, империй, диктатур, хунт). Подобные структуры на социальном микроуровне – в пределах отдельных организаций или предприятий – складываются в том случае, если доминирует бюрократический сценарий организации труда. Предприятие (организацию) возглавляет Генеральный директор, ему подчинены начальники структурных подразделений, а они в свою очередь имеют в подчинении работников более низких рангов.

“Идеально плоская сеть”, все элементы (узлы) которой равны по значению и нет даже частичных лидеров, не существует в силу различий между входящими в состав сети индивидами или их группами. Реальные сетевые структуры включают частичных лидеров с лидерскими правами, ограниченными определенными ситуациями и/или областями деятельности (или отдельными задачами). Таких лидеров может быть достаточно много, как это было характерно для коммунарных структур, например, для существующей в США (Вашингтон) коммуны Твин Окс (Twin Oaks Intentional Community, 2011), где были “лидер по кухне”, “лидер по гамакам” и др. Вся структура в

подобных случаях всё ещё является *плоской*, лишённой характерной для иерархий пирамидальности (с единой вершиной).

Кратко проиллюстрируем принцип частичного лидерства на примере структуры под названием *хирама* (от англ. High Intensity Research and Management Association) (Oleskin, Masters, 1997). Это междисциплинарный творческий коллектив, объединенный широко сформулированной задачей или проблемой, например, “Реабилитация ВИЧ-инфицированных людей”. Проблема (задача) дробится на несколько субпроблем, однако членение проблемы на субпроблемы не означает деление коллектива участников на части. Они параллельно работают по нескольким субпроблемам сразу. За каждой из субпроблем закреплен только соответствующий частичный творческий лидер, коллекционирующий идеи всех участников хирамы по соответствующей теме (рис. 1). Имеется также психологический лидер, призванный налаживать отношения в коллективе, смягчать конфликты, способствовать успешной работе по всем субпроблемам. Структура может включать также лидера по внешним связям (внешнего лидера), координирующего контакты с другими организациями. Возможны другие частичные лидеры (например, коммерческий лидер, организационный лидер) в зависимости от специализации данной сетевой структуры (организации).

Помимо плоских, существуют и так называемые *объёмные сети* (сети с вертикальным изменением). В сетевой структуре среди частичных

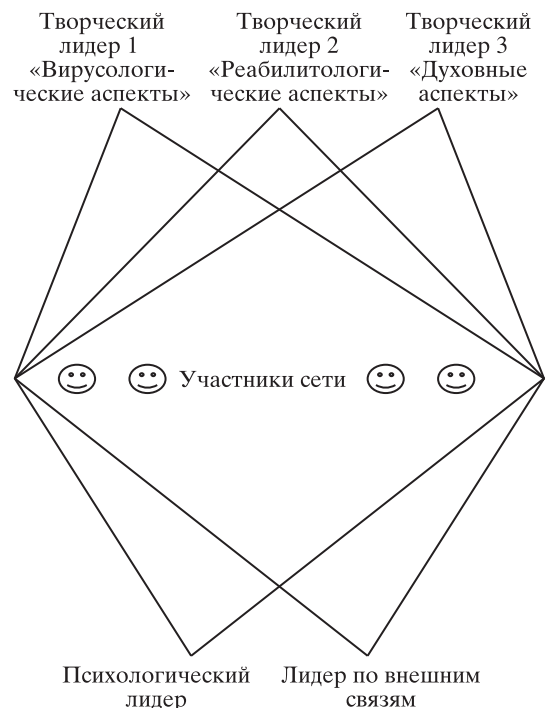


Рис. 1. Сетевая структура по вирусологическим, реабилитологическим и духовным (психическим) аспектам ВИЧ-инфекции.

лидеров выделяется один, который задает цели работы для всей сети. Если эта функция выполняется им кратковременно, с передачей её другим узлам при быстрой смене динамичной ситуации, то перед нами всё ещё сетевая структура, пусть и объёмная. Однако по мере нарастания концентрации даже временной социальной власти в одном из узлов вся структура угрожает превратиться в иерархию с несменяемым лидером на вершине.

Оба типа структур – иерархические и сетевые – имеют как достоинства, так и недостатки. Сети в человеческом обществе отличаются худшей управляемостью, медленным принятием решений (по пути консенсуса), недостаточной планомерностью развития (Чучкевич, 1999). Иерархиям свойственна “толстокожесть”, недостаточная гибкость, стремление рутинизировать свои планы без адекватного реагирования на изменчивую, динамичную ситуацию. Иерархии более уязвимы в том плане, что перестают функционировать при утрате центрального управляющего звена, в отличие от сетей.

Сетевым структурам свойственна гибкость (адаптивность), широта охвата тем и проблем, способность преодолевать границы социальных сфер и юрисдикций, упорство в решении определённого набора задач и т. д. (Alstynе, 1997). Однако эти преимущества существуют ситуационно – в определённых ситуациях иерархии оказываются лучше сетей. Например, сеть уступает иерархии в темпе работы, если речь идёт о рутинных, решаемых по “накатанному” плану задачах. Личный опыт создания сетей и иерархий среди учащихся на школьных уроках показал, что творческое задание решается иерархически организованной группой учащихся значительно быстрее, хотя сетевая организация приводит к более интересным и нестандартным вариантам решения поставленной учителем задачи (Олескин и др., 2001; Олескин, 2007).

Рассмотренная на качественном уровне децентрализованность сетевой структуры – в противовес иерархии – допускает количественную характеристику на базе такого параметра, как *централизация* структуры. Распространённый критерий оценки централизации основан на подсчёте числа прямых (не опосредованных) связей данного узла (т.е. элемента сети – индивида или их группы) с другими узлами (Wey et al., 2008). В этом случае централизацию (degree centrality) интерпретируют как разность между максимальным и минимальным числом прямых связей (рёбер), исходящих из одного узла данной структуры. В иерархии большая часть связей сконцен-

трирована вокруг одного или немногих узлов, а в децентрализованной сети разница между числом связей у разных элементов сети мала и степень централизации также мала.

2. *Связность*. В литературе представлены разные трактовки данного свойства сети. Многие ученые, включая автора настоящей статьи, понимают под связностью (cohesion) в первую очередь взаимозависимость и достаточно тесную кооперацию составляющих элементов с “коммуникацией на принципах взаимности” (Powell, 1990; Olson, 2005; Oleskin, 2012). Важная характеристика сетевых структур заложена в понятии кооперация. *Кооперация* определяется как *объединение и взаимодействие двух или более элементов (в социуме – людей и их групп) ради взаимопомощи в ходе совместного выполнения той или иной задачи* (Дьюсбери, 1981). Такая кооперация предполагает объединяющее все элементы (узлы) начало, которое может соответствовать сумме норм поведения, ценностей, целей, особых ритуалов, которыми руководствуются все элементы (все участники сети в случае сетевой структуры в человеческом социуме).

В работе Пауэлла (Powell, 1990) и ряде последующих публикаций сетевые структуры противопоставляются не только иерархическим структурам. Подчёркивается, что не все децентрализованные структуры в социуме относятся к сетевым структурам. Сетевая структура должна характеризоваться *доминированием кооперации над неизбежной в отношениях между человеческими индивидами конкуренцией*. Такое доминирование обеспечивается:

1) наличием объединяющих сеть целей и задач, на которые и направлена кооперация, а также норм и установок, которые укрепляют чувство принадлежности к сети, формируют сетевую идентичность вопреки себялюбивым устремлениям ее членов;

2) сознательными усилиями модераторов (психологических лидеров) в сетевых структурах, которые владеют психотехниками, стимулирующими людей к творческой работе и взаимопомощи в решении задач всей сети.

Структуры с преобладанием конкуренции над кооперацией обозначаются в литературе как *рынки* или их аналоги (Powell, 1990; Meulemann, 2008; Kahler, 2009), которые можно обозначить как *квазирыночные структуры* (Олескин, 2010; Oleskin, 2012). Последние базируются на конкуренции между автономными единицами, а кооперация ограничивается лишь сделками между

**Таблица 1.** Сравнение иерархических, сетевых и рыночных структур на базе гуманитарной литературы

| Характеристика                                 | Иерархическая структура                     | Сетевая структура               | Рыночная структура (ее аналог) |
|--|---|---------------------------------|--------------------------------|
| Степень централизации                          | Высокая                                     | Низкая                          | Низкая                         |
| Степень связности (кооперативности)            | Высокая                                     | Высокая                         | Низкая                         |
| Элементы (участники) по отношению друг к другу | Зависимы                                    | Взаимозависимы                  | Независимы                     |
| Преобладающие отношения между элементами       | Субординационные (доминирование-подчинение) | Кооперативные (координационные) | Конкурентные (+ констрактные)  |
| Метафорическое обозначение                     | Железный кулак                              | Мыслящий мозг                   | Невидимая рука                 |
| Принятие решений на уровне                     | Управляющей инстанции (лидера)              | Структуры в целом (группы)      | Индивида (контрагента)         |

этим независимыми элементами, заключаемыми на базе рыночных цен, баланса спроса и предложения. В рыночной среде действует принцип “*кооперация ради более успешной конкуренции*”, в то время как в сетях, напротив, имеет место принцип “*конкуренция ради более успешной кооперации*”. Например, сетевая децентрализованная творческая лаборатория решает единую научную или технологическую инновационную задачу, и естественное соперничество между её членами ведет к ускорению решения целевой задачи, скажем, создания лекарственных препаратов (Klausner, 1988), причем все члены используют общесетевые информационные и материальные ресурсы – сетевой рычаг (Чучкевич, 1999). И в то же время победившие в соперничестве готовы уступить часть полученных от сбыта препаратов доходов в общесетевую фонд.

Идеальный рынок с доминантой свободной конкуренции является абстракцией, приближением к которой был рынок викторианской эпохи в Англии. Реальный рынок в наши дни включает в себя *сетевые связи* между предприятиями как производящими однородную продукцию и вступающими в отношения типа картелей, трестов и др., так и связанными между собой отношениями поставщиков и клиентов, которые приобретают характер не временных сделок на базе рыночных цен на товары и услуги, а постоянного сотрудничества, вплоть до организационного объединения. Так, стабильные союзы формируются по неиерархическим принципам среди малых и средних предприятий, например, по производству трикотажа в одной из провинций Италии. Этот случай вдохновил одного из первых исследователей социальных сетей (Powell, 1990).

Связность как характеристика сетевых структур – в противовес (квази)рыночным структурам – получила в литературе количественную интерпретацию. Один из критериев – *плотность или теснота (density)* сети, которая определяется как отношение между числом реально существующих и возможных связей между элементами (Wey et al., 2008). Например, если в сети из трёх элементов 1, 2 и 3 из возможных связей 12, 13, 23 могут реализоваться лишь связи 12 и 13, но не 23, тогда плотность будет  $2/3 = 0.667$ . Ещё один критерий связности – *степень кластеризации (clustering coefficient)* – вероятность того, что два узла, связанные с некоторым третьим узлом, также непосредственно связаны между собой. Если в сети выделяются подсети (cliques) с высокой степенью кластеризации, то такая сеть отличается высоким уровнем “групповщины” (cliquishness) и имеет тенденцию распасться (фрагментироваться) на самостоятельные “дочерние сети”, что проиллюстрировано ниже на поведении стай рыб.

Итак, сетевые структуры в узком смысле понимаются в гуманитарной литературе как *децентрализованные системы с доминированием кооперации над конкуренцией*; они противопоставлены централизованным иерархическим структурам и в то же время также в основном конкурентным структурам типа рынков. В табл. 1 все три типа структуры сравниваются по степени централизации и связности (кооперативности). С этими характеристиками связаны и доминирующие отношения между индивидами в их составе (субординационные, кооперативные или конкурентные).

Наряду с отмеченными характеристиками многие сети, в том числе и сетевые организации в

человеческом социуме, отличаются *автомодельными (фрактальными) свойствами*. Это означает, что часть сети также является сетью. Иначе говоря, сеть представляет собой многоуровневую структуру: она состоит из более малых сетей и в свою очередь может быть частью еще более крупной сети.

Так, кратко рассмотренные хирамы часто объединяются в сети второго порядка (хирамиады), в которых каждая отдельная малая хирама несёт функцию частичного творческого лидера по той или иной проблеме, являющейся субпроблемой в рамках задачи всей сети второго порядка (Oleskin, Masters, 1997).

#### ПРИЛОЖЕНИЕ КОНЦЕПЦИИ СЕТЕВЫХ СТРУКТУР К БИОСИСТЕМАМ

Экскурс в гуманитарную сферу преследовал цель дать нам отправные точки для анализа биологических систем. В последующей части статьи мы остановимся на системах в мире живого, представляющих собой, подобно “человеческим” сетевым структурам, децентрализованные структуры с кооперирующими элементами. Биологические сетевые структуры существенно различаются по конкретным вариантам сетевой организации и потому будут именоваться по-разному (клеточные, эквивалентные, модульные, эусоциальные, нейронные и эгалитарные сетевые структуры).

Прилагая знания о сетях в человеческом социуме к биосистемам, мы фактически совершаем перенос концепций из гуманитарных наук в биологию. Но результат этого переноса может быть интересен не только биологам, но и самим гуманитариям. Они могут взять на заметку, какие варианты сетевой организации имеются в мире живого и поискать соответствующие аналоги в человеческом социуме. Это “вторичный” возвратный путь концепций из биологии в гуманитарные науки. Возможен, например, вопрос, в каких ситуациях структуры в человеческом социуме приближаются по организации к эусоциальным структурам, которые характерны для перепончатокрылых и термитов (см. ниже), а в каких – к модульным структурам колониальных кишечнополостных или мшанок.

#### КЛЕТОЧНЫЕ (“МИКРОБНЫЕ”) СЕТЕВЫЕ СТРУКТУРЫ

Описание вариантов сетевых структур начнём с *клеточных сетей, формируемых* прокариотическими (бактериями) и эукариотическими (простейшими, водорослями, грибами и др.) организмами. Многие клеточные сети близки к иде-

альному сценарию плоской сетевой структуры – иерархизация наблюдается в них как исключение. Особенностью клеточных сетей, которые формируют микроорганизмы, является их гомогенность и слабо выраженная функциональная специализация клеток<sup>1</sup>.

Сетевые структуры из элементов любой природы обеспечивают координацию поведения элементов в отсутствие центрального управляющего звена. Такая координация характерна и для сетей в микробном мире. Так, колонии миксобактерий *Mucococcus xanthus* способны двигаться по агару как единое целое (как “строй солдат”), окружать пищевую частицу и коллективно переваривать её с помощью внеклеточных ферментов (Шапиро, 1988). Децентрализованная координация поведения позволяет, например, нитчатым цианобактериям формировать сложные структуры, в том числе тяжи, кольца, многолучевые агрегаты, ветвящиеся нити и др. (Еленкин, 1936; Шлегель, 1987). Такая координация поведения в неиерархической структуре опирается на комплекс механизмов (Олескин, 2009), функционирующих не только в клеточных (микробных) сетевых структурах, но и в других рассмотренных ниже системах. В целом механизмы координации и нецентрализованной интеграции можно представить в виде трех основных групп, различающихся по характеру взаимодействия составляющих: 1 – локальные; 2 – дистантные; и 3 – матричные.

1. *Локальные контакты между клетками (“ближний порядок”)*. В микробных колониях или биоплёнках происходят процессы, контролируемые *недиффундирующими* химическими факторами, т.е. молекулами, прикрепленными к генерировавшей их клетке. Их восприятие рецепторами другой клетки осуществляется путем непосредственного межклеточного контакта. Так, в голодающей популяции миксобактерий *Mucococcus xanthus* наблюдается агрегация клеток с последующим формированием плодовых тел со спорами. Поздние стадии процесса, когда клеточная агрегация уже идёт в течение 6 ч и осуществляется компактная укладка клеток для формирования спор, контролируются *недиффундирующим*, прикрепленным к поверхности клетки белковым фактором C (продукт гена *csgA*) (Brandner, Kroos, 1998).

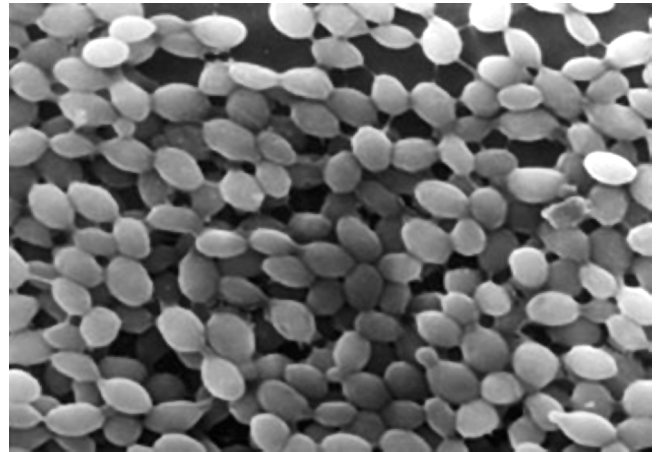
Есть также данные об участии в межклеточной коммуникации и регуляции поведения мик-

<sup>1</sup>Правда, у многих цианобактерий, например, есть морфологически и функционально специализированные гетероцисты, акинеты, гормогонии.

робных клеток многообразных поверхностных структур, включая микрофибриллы, шишко-видные выступы, эвагинаты клеточной стенки, гликокаликс (Ботвинко, 1985; Олескин и др., 2000). Эти поверхностные структуры образуют *контакты* между клетками, хорошо заметные на рис. 2. Контакты бывают различных типов: 1) цитоплазматические мостики (плазмодесмы), гипотетически рассматриваемые как межклеточные “волноводы” (Высоцкий и др., 1991), способные к переносу информации в виде волны изменений мембранного потенциала, т.е. электромагнитного импульса (работы С.А. Остроумова); 2) участки слияния наружных мембран (у грамотрицательных бактерий) или пептидогликановых клеточных стенок (у грамположительных бактерий, Tetz et al., 1990). Все типы контактов, вероятно, важны для синхронизации процессов в соседних клетках и дальнейшей передачи управляющих сигналов “по эстафете” (ср. цепную координацию в стаях рыб, см. ниже) посредством не только гипотетических электромагнитных волн, но и в первую очередь химических сигналов “ближнего радиуса действия”.

2. *Поле дистантных регуляторов* (“дальний кратковременный порядок”), осуществляющее координацию движения клеток и структурообразование в масштабах целой микробной колонии (биоплёнки и др.) за счёт диффундирующих *химических сигнальных агентов*. Макро- и микроструктура колоний *E. coli* образуется под влиянием образуемых ее клетками градиентов аттрактанта – аспарагиновой кислоты. Сложные орнаменты (концентрические круги, гексагональные решетки и др.) формируются при интерференции двух градиентов – 1) исходящего от центра колонии и 2) образуемого клетками на её границе (Budrene, Berg, 1991, 2002; Mittal et al., 2003). В этой ситуации взаимодействие двух градиентов порождает пространственную регулярную неоднородность их концентраций, т.е. “размечает” пространство, на что и реагируют клетки в виде регулярных скоплений.

Остановимся на системах оценки плотности микробной популяции (“кворума”) по концентрации вырабатываемых всеми клетками популяции *феромонов*. Это *кворум-зависимые (quorum-sensing, QS) системы* (Fuqua et al., 1994; Waters, Bassler, 2005; Long et al., 2009; Шпаков, 2009). Если плотность бактериальных клеток достаточно высокая, в клетках популяции происходят синхронизированные процессы. Например, морские бактерии *Vibrio fischeri* и *V. harveyi* синхронно начинают светиться.



**Рис. 2.** Сетевая структура у микроорганизмов. Сканирующая электронная микрофотография клеток *Escherichia coli* M-17, видны контакты между клетками. Дар О. Рыбальченко.

К числу кворум-зависимых процессов относятся также: 1) биосинтез и секреция антибиотиков и белковых компонентов, включая ферментные комплексы и факторы вирулентности, 2) межклеточный перенос генетической информации (трансформация, конъюгация), 3) морфогенетические события (клеточная агрегация, формирование биоплёнок, споруляция) (Fuqua et al., 1994; Waters, Bassler, 2005; Шпаков, 2009). Феромоны связываются с рецепторами (R-белками), и комплекс феромон-рецептор активирует транскрипцию генов, отвечающих за кворум-зависимые процессы, перечисленные выше. Феромоны активируют также транскрипцию ферментов, катализирующих синтез самих феромонов, так что многие кворум-зависимые системы являются автокаталитическими (с положительной обратной связью).

QS-системы существуют не только у бактерий; например, их обнаружили у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (Chen, Fink, 2006). Достижение пороговой концентрации двух феромонов (триптофола и фенилэтанол), вырабатываемых всеми клетками *S. cerevisiae*, активирует экспрессию гена *FLO11*, чей продукт (поверхностный белок) стимулирует адгезию клеток друг к другу, препятствует расхождению родительской и дочерней клеток при почковании дрожжей и тем самым приводит к морфогенетическому событию: дрожжи начинают формировать разветвлённые нити (псевдомицелий). Интересно, что эта QS-система функционирует лишь при дефиците азота в среде. Высокие концентрации азота репрессируют гены, чьи продукты участвуют в биосинтезе феромонов. Итак, морфогенез находится под комбинированным контролем плотности дрожжевой популяции и уровня азота, т.е. фактически уровня стресса, вызванного его дефицитом. Клетки животных выделяют ретиноевую кислоту и в то же время реагируют на ее концентра-

цию, т.е. ретиноевая кислота выступает как аналог микробных QS-феромонов. Она представляет собой важный регулятор пролиферации клеток, морфогенеза и дифференциации клеток в процессе индивидуально-го развития животных (Mangelsdorf et al., 1995).

Итак, “чувство кворума” (quorum sensing) есть распространенный в мире одноклеточных “демократический” механизм, обуславливающий координированные действия элементов микробной сетевой структуры. Согласованное групповое поведение при этом основано на своеобразном химическом “голосовании”. Бактерии в популяции выделяют сигнальное вещество, и когда концентрация этого вещества в окружающей среде достигает порогового значения, все клетки меняют свое поведение (например, начинают активно агрегировать с формированием микроколоний). На молекулярном уровне изменение поведения микробов обеспечивается изменением уровня активности определенных генов в ответ на связывания феромонов с рецепторами (Марков, 2009).

Подобные QS-системы или их аналоги представляются характерными для сетевых структур в биосистемах вообще (см. пример из мира рыб ниже), поскольку позволяют осуществить выбор стратегии поведения системы и её элементов, не прибегая к централизованной регуляции.

3. *Матрикс* (“дальний долговременный порядок”). Матрикс – межклеточные биополимерные компоненты фибриллярной, ламеллярной или тубулярной структуры – скрепляет клетки в тканях многоклеточного организма или микробные клетки в составе сетевых структур (колоний, биоплёнок, флоков, гранул и др.) между собой и не принадлежит никакой из клеток по отдельности. Он представляет собой результат слияния наружных слоев индивидуальных клеточных оболочек бактериальных клеток (капсул, внеклеточной слизи и т.п.). Как “орган” микробной колонии/биоплёнки, внеклеточный биополимерный матрикс выполняет по крайней мере шесть ролей (функций), относящихся к надклеточному уровню организации (Ботвинко, 1985; Сафронова, Ботвинко, 1998; Олескин и др., 2000; Олескин, 2009; Sutherland, 2001), а именно:

*Структурообразующую и дифференцирующую функцию.* Матрикс образует общий покров колонии, а также делит её на небольшие “камеры” – обиталища микроколоний, тем самым способствуя взаимовлиянию клеток-соседей в пределах каждой из “камер”.

*Интегративную функцию:* матрикс объединяет относительно независимые микроколонии,

способствуя формированию целостной колонии или биоплёнки.

*Адгезивную функцию.* Матрикс во многих случаях способствует закреплению бактерий на той или иной поверхности с формированием структурированных биоплёнок. Состоящий из полисахаридов (гликоканов) матрикс стрептококков ротовой полости способствует их прикреплению к поверхности зубов (см. Ботвинко, 1985).

*Защитную (протекторную) функцию.* Матрикс как буферная внутренняя среда предохраняет клетки в колонии или биоплёнке от неблагоприятных воздействий извне (высыхание, нагревание/охлаждение, атака гидролитических ферментов и др.), а также, в случае патогенных микроорганизмов, от воздействия антибиотиков и от иммунной системы хозяина (Олескин, 2009; Oleskin et al., 2010).

*Коммуникативную функцию.* В матрикс выделяются и по нему распространяются экзометаболиты, включая химические сигнальные вещества, в том числе служащие для оценки плотности собственной популяции в рассмотренных quorum sensing-системах.

*Синхронизирующую функцию:* благодаря матриксу и распространению сигналов в нем происходит синхронизация процессов, выполняемых относительно независимыми частями. Показано накопление в матриксе бактерий нейромедиаторов (Цавкелова и др., 2000), которые могут синхронизировать клеточное деление в колонии (Олескин и др., 1998).

Матрикс выступает как своего рода “надорганизменная постройка”, дом, или “город микробов”, как метафорически обозначают биоплёнки (Watnick, Kolter, 2000; Николаев, Плакунов, 2007).

Микробные сетевые структуры (колонии, биоплёнки, флоры и др.) обладают способностью к коллективной переработке информации и “принятию решений” (Ben-Jacob, 1998), используя quorum sensing и другие системы межклеточной коммуникации. Созданы модели, в которых постулируется наличие внутриклеточных обрабатывающих информацию *элементов-процессоров*, которые подают сигнал на *элементы выхода*, связанные с переключателями генной активности. Последние также регулируются таймерами с переменными временными характеристиками, связанными от сигналов других клеток бактериальной популяции. Элементы-процессоры разных клеток связаны между собой благодаря химическим сигналам, гарантирующим принятие коллективного

решения в интересах всей популяции (Ben Jacob, 2003; Ben Jacob et al., 2004).

У миксобактерий *M. xanthus*, наряду с недиффундирующим фактором С (см. выше), имеется диффузный фактор А, ответственный за кворум-зависимую инициацию агрегации клеток с последующим формированием плодовых тел. Фактор А является смесью аминокислот и представляет собой продукт действия внеклеточных протеаз на поверхностные белки клеток (Kaplan, Plamann, 1996). Фактор А связывается с рецептором SasS, что приводит к активации регулятора транскрипции SasR, который стимулирует экспрессию генов, участвующих в агрегации клеток и в формировании плодовых тел (Kaiser, Dworkin, 2008). Концентрация фактора А в среде зависит как от степени дефицита питательных веществ в среде, так и от концентрации клеток в ней, т.е. данная система комбинирует несколько “входов” (информационных параметров) и генерирует интегрированный ответ на них.

Микроорганизмы могут формировать сложные структуры из многих объединенных матриksom клеток. Эти структуры во многом ведут себя как единое целое – способны координировано перемещаться по субстрату, создавать клеточные рои и плодовые тела, регенерировать в случае механических повреждений (Шапиро, 1988; Shapiro, 1995). В литературе дискутируется вопрос о том, представляют ли собой микробные сетевые структуры многоклеточные организмы (Шапиро, 1988; Ben-Jacob et al., 2004) или лишь агрегации независимых индивидов, “города микробов” (Watnick, Kolter, 2000; Николаев, Плакунов, 2007)? Так, С.Г. Смирнов (2004) рассматривает развивающуюся популяцию бактерий как своеобразный сложно устроенный организм. В пользу представления о микробных клеточных сетях как единых организмах – “особях” свидетельствует наличие у них многих характеристик, о которых писал, опираясь на работы Г. Спенсера, В.Н. Беклемишев (1950) в приложении к другим биосистемам – колониям (кормусам) кишечнорастворимых и мшанок (см. о них особый раздел ниже) под рубриками “усиления индивидуальности колонии” и “ослабления индивидуальности особей”, из которых она состоит:

“Создание колониальных органов...”: их примером в случае клеточных сетей служит рассмотренный нами матрикс; однако есть и более специализированные органы колонии или биоплёнки в целом. С этим связан отмеченный В.Н. Беклемишевым перенос функций с уровня элемента структуры (в нашем случае: микробной клетки) на уровень структуры в целом. Так, защитные свойства матрикса избавляют клетки от необхо-

димости иметь дополнительные протекторные органеллы.

“Регуляция общего плана колонии”. Микроорганизмы имеют специальные генные системы, обуславливающие согласованное и во многих случаях синхронное движение бактериальных клеток в масштабе колонии. Примером являются так называемые S-гены (S от слова social), в частности ген *bsg* у миксобактерий (Kroos et al., 1990). Они необходимы для роения миксобактериальных клеток с последующим морфогенезом – образованием плодовых тел. Подчиняясь единому общеколониальному ритму, некоторые бактерии (*Proteus mirabilis*, *Serratia marcescens*, *E. coli* и др.) синхронно переходят из вегетативных клеток в высокоподвижные швермеры с большим числом жгутиков; швермеры дают вегетативные клетки через определенное фиксированное для данной колонии время (1–3 ч у *P. mirabilis* – Harshey, 1994). Каждый цикл взаимопревращения есть создание еще одного концентрического круга на поверхности колонии (Rauprich et al., 1996).

“Способность колонии к размножению и регенерации” проявляется в мире микроорганизмов. Так, у ряда бактерий наблюдается своеобразное почкование колоний – “отстрелы”. На периферии материнской колонии её матрикс формирует трубочки, через которые клетки колоний мигрируют на еще не занятый колонией участок, давая там начало микроколонии и в перспективе полноправной дочерней колонии. Подобные “отстрелы”, в частности, характерны для бактерий, входящих в состав симбиотической микробиоты человека и животных (Павлова и др., 1990).

“Уменьшение размеров и упрощение строения” элементов структуры – в данном случае микробных клеток. В составе объединенной матриksom структуры присутствуют бактериальные клетки, полностью или частично утратившие клеточную стенку (L-формы) как “индивидуальное средство защиты”, ибо защитная функция возлагается на матрикс. L-формы имеют аномальную морфологию в виде, например, субмикроскопических, форм микроорганизмов (микроклеток, элементарных телец и др., см. Высоцкий и др., 1991).

Оппоненты организмического подхода к микробным сетевым структурам указывают на вариабельность их “онтогенеза” – существенную зависимость пути развития колонии (биоплёнки) от условий среды, на слабую и в основном обратимую дифференцировку клеток в популяции. Впрочем, слабая дифференцировка частей харак-



терна для многих модульных организмов, сложенных из повторяющихся элементов, (см. раздел о модульных структурах ниже).

Формирование иерархий представляет в этих системах редкий феномен, обнаруживаемый в экстремальных ситуациях. Так, в популяциях голодающих бактерий (например, *E. coli*, *Bacillus subtilis*) клетки дифференцируются на две функциональные подгруппы (Акайзин и др., 1990; Ellermeier et al., 2006): 1) гибнущие клетки, претерпевающие автолиз, и 2) активно растущие клетки, утилизирующие продукты автолиза. Многие клеточные сети близки к идеальному варианту плоской сетевой структуры без иерархии.

Клеточные сети формируются не только у микроорганизмов, но также растительными или животными клетками внутри многоклеточных организмов (в процессе онтогенеза) или же в культуре. В таких сетевых структурах могут содержаться хотя бы временные клетки-лидеры (пейс-мейкеры), так что вся структура оказывается в той или иной мере объемной. Классический пример представляет сердце, в ткани которого расположен синусно-предсердный узел. Его клетки выступают как главные пейс-мейкеры сердечной мышцы: они спонтанно деполяризуются (генерируют импульсы), которые распространяются и навязывают свой ритм всему органу. Также в культуре клеток эпителия животного выделяются “лидерные клетки”, которые обгоняют соседние клетки при росте клеточного пласта, но не теряют контакта с ними (Самойлов, Васильев, 2009). Такое поведение клеток в культуре воспроизводит процесс регенерации тканей после их повреждения.

Пейс-мейкеры в виде первичных продуцентов химических сигналов описаны и в некоторых сообществах одноклеточных эукариот, если они претерпевают морфогенез (формирование организованных многоклеточных структур). Таковы амёбы *Dictyostelium discoideum*, большие группы которых формируют мигрирующий “слизевик” и далее плодовое тело под воздействием циклического аденозинмонофосфата, первоначально образуемого немногими клетками-лидерами (Mutzel, 1995). Весь процесс начинается с того, что клетки-лидеры (примерно одна клетка на  $10^5$ ) вырабатывают достаточно высокие концентрации цАМФ, чтобы индуцировать согласованное движение других клеток с формированием клеточных роёв, объединяющихся в мигрирующий “слизевик” (псевдоплазмодий) и вторичную выработку цАМФ принявшими сигнал клетками,

которые, таким образом, становятся вторичными лидерами<sup>2</sup>.

*Фрактальный характер* клеточных, в частности бактериальных сетей обусловлен тем, что колонии состоят не из отдельных бактериальных клеток, а из их компактных групп (*микрocolоний* или *модулей*), каждая из которых представляет собой меньшую сеть, состоящую из десятков или сотен клеток. Подобные модули служат “строительными блоками для колонии” (Ben Jacob et al., 2004). Клетки внутри такой микроколонии ведут себя координированно, например, у высокоподвижных бактерий *Proteus* они синхронно перемещаются по поверхности питательной среды. Джеймс Шапиро (Shapiro, 1995) отмечал факт координированного перемещения по поверхности питательной среды агрегированных групп подвижных бактериальных клеток – “плотов” (rafts). Если одна из клеток “плота” случайно выдвигается вперед остальных клеток, она останавливается до тех пор, пока с ней не поравняются остальные клетки.

В то же время принцип фрактальности проявляется и на более высоких уровнях организации, ибо целая колония служит “...строительным блоком для мультиколониальных сообществ или ассоциаций, таких как многовидовые биопленки” (Ben Jacob et al., 2004, p. 369). Примером служит микробная биопленка десневого кармана в ротовой полости: она включает сотни видов бактерий, каждый из которых образует свою колонию из примерно  $10^{10}$  клеток. Сложность микробной многопорядковой сетевой системы превышает таковую компьютерных, электрических, транспортных и прочих созданных человеком сетей, вместе взятых (Ben Jacob et al., 2004).

## МОДУЛЬНЫЕ СТРУКТУРЫ

Плоские сетевые структуры присущи многим колониальным кишечнополостным, мшанкам, оболочникам, растениям, мицелиальным грибам и другим биосистемам, построенным из повторяющихся структурных единиц (*модулей*). Останемся на модульных системах колониальных кишечнополостных. Каждый отдельный питающий полип (*зооид*) в составе колонии (*кормуса*) напоминает одиночный организм типа гидры: у него есть щупальца, ротовое отверстие для захвата пищи, децентрализованная сеть из нервных

<sup>2</sup> Аналогично, в сердце имеются пейс-мейкеры второго порядка в предсердно-желудочном узле, которые генерируют импульсы под влиянием импульсов пейс-мейкеров первого порядка – в синусно-предсердном узле.

клеток. Весь комплекс зооидов расположен на общем стволе и его побочных ветвях (Догель, 2009). Поглощаемая полипом пищевая частица поступает далее в общую для всей колонии гастроваскулярную полость, находящуюся в *ценосарке*, связывающем все полипы. В настоящее время в научном сообществе доминирует обоснованная большим количеством фактов интерпретация колонии (*кормуса*) как *единого модульного организма*, и тогда отдельный питающий "...зооид функционально является передним отделом пищеварительной системы с необходимыми органами чувств, захвата, проглатывания добычи и частичного переваривания пищи" (Марфенин, 1993, с. 34).

Модульные организмы могут сочетать в себе характеристики разных организационных типов. В кормусах морских перьев возможна *иерархическая* структура: в них выделяется крупный полип-лидер, который может направлять движение кормуса, если он подвижен.

Однако во многих других случаях размер зооидов примерно одинаковы. Зооиды могут быть функционально эквивалентны или различаться по специализации. Помимо гастрозоидов, поглощающих пищу и создающих ток жидкости в ценосарке своими периодическими сокращениями, в кормусе могут присутствовать зооиды с функцией размножения; возможны и другие специализированные типы. Так, в составе сифонофор типа *Physalia* есть несколько специализированных типов полипов (гастрозоиды; дактилозоиды с оборонительной функцией; гонозоиды, производящие медуз бесполом путём, пневматофоры для парения в толще воды; нектофоры с плавательной функцией; несущие защитную функцию филлозоиды; гонозоиды, на которых формируются гонады и др.). В подобных системах имеются модули нескольких уровней: роль повторяющейся структурной единицы играет как отдельный зооид, так и комплекс из нескольких функционально взаимодополняющих зооидов – *кормидий*. У сифонофоры *Bargmannia elongata* "... каждый зрелый кормидий состоит из гастрозоида, тентакулозоида... и нескольких малых почек" (Dunn, 2005, p. 839).

Такая колония представляет собой децентрализованную структуру. Кроме децентрализованного характера сетевая структура в узком смысле (см. начало статьи) является *связной, кооперативной*. Кооперация между компонентами колонии (зооидами) проявляется в том, что "... в процессе роста форма, размеры и число компонентов всё время меняются, но остаются оптимальными для данных условий существования. Это дости-

гается с помощью регуляции потребления питательного материала при линейном росте, ветвлении и увеличении объёма тела, связанных друг с другом определённой последовательностью смены процессов" (Леонтович, Марфенин, 1990, с. 353).

Как было продемонстрировано в опытах по избыточному или же недостаточному кормлению колоний гидроидных полипов *Gonothyrea loveni* (Allm.), саморегуляция поведения и развития всего кормуса как сетевой структуры "... осуществляется благодаря простым механизмам остановки роста, его возобновления, ветвления и рассасывания гидрантов в зависимости от баланса между количеством пищи и интенсивностью роста" (Марфенин, 2009, с. 319).

В колониях (кормусах) кишечнополостных и подобных им модульных системах кооперация между элементами сети на базе "*нецентрализованной регуляции*" (Марфенин, 2002, 2009) обеспечивается взаимодействием двух факторов:

1. *Структурной связи* элементов в масштабе целой структуры, которая обеспечивается единым ценосарком в колонии кишечнополостных.

2. *Поведения каждого элемента*, зависящего от *локальных факторов*. У зооидов кормуса речь идёт, например, "... о простой местной реакции... на уровень обеспечения пищей" (Марфенин, 2009, с. 318). Подобно животным клеткам в их культурах, структурные единицы модульного организма соблюдают социальную норму, обозначаемую гистологами как "контактное торможение" (Васильев, 2000) – "... при недостатке свободного пространства рост колонии снижается" (Марфенин, 1999, с. 11).

Каждый полип, совершая те или иные действия (например, сжимаясь и создавая ток жидкости) слабо воздействует на целую систему, но его эффект усиливается, если поведение этого полипа соответствует поведению большинства остальных полипов в системе. "Если в момент сжатия пульсара (т.е. совершающего периодические сжатия и растяжения полипа – примечание О.А.) в него поступает мощное течение..., т.е. его сжатие встречает сопротивление со стороны других пульсаров, также испытывающих сокращение в это же время, то побеждает группа консолидированных пульсаров, а у остальных происходит поддержка собственного сжатия, после которой происходит *сдвиг фазы* (выделено О.А.) пульсаций" (Марфенин, 2002, с. 32), что является основным механизмом согласования их функционирования и усиления физиологической интеграции за счет

увеличения дальности транспортировки пищи внутри колонии.

Ценосарк вместе с покрывающей ценосарк плотной оболочкой (перисарком), подобно микробному матриксу, выполняет структурообразующую и защитную функции. Ценосарк позволяет колонии пережить неблагоприятные условия (сезонную диапаузу) в неактивной форме (без зооидов, см. Марфенин, 1993); сходным образом в неблагоприятных условиях микробные клетки в составе спаянной матриксом биопленки редуцируются до спор или неактивных L-форм (микрочлесток и др.) или даже подвергаются апоптозу (программируемой гибели), за счет чего в структуре биопленки формируются пустоты, облегчающие расселение живых клеток и, кроме того, выступающие аналогом циркуляторной системы. Аналогом адгезивной функции микробного матрикса выступает прикрепление ценосарка к тому или иному субстрату, закоривающее всю колонию. По полости ценосарка могут распространяться, как по матриксу микробной биопленки, регуляторные и сигнальные молекулы. Туника (аналог перисарка) асцидий является средой проведения химических сигналов, интегрирующих поведение отдельных зооидов. В плане структурообразующей и интегративной функций матрикса следует отметить, что у шестилучевых кораллов известковый скелет (составная часть перисарка) хранит информацию о форме и месте расположения каждого кораллита (зооида). После оголения скелета и обрастания его вновь мягкими тканями они повторяют прежнее расположение кораллитов.

В рамках концепции “нецентрализованной регуляции” у модульных организмов можно говорить о следующих основных принципах интеграции целого (Марфенин, 1993, 2002, 2009, 2011):

1. *Принцип множественности паритетных частей в системе (в целом).* Любая характерная часть системы представлена множеством однотипных элементов (в общем случае – клеток, а у модульных организмов – многоклеточных модулей), ни один из которых не имеет силы господствовать над остальными.

2. *Принцип слабого воздействия* каждой части на целое. У колониальных гидроидов сокращения отдельных зооидов не обеспечивают физиологической интеграции за счет перемещения внутриполостной жидкости и не могут по отдельности повлиять на этот процесс, хотя он является продуктом их нецентрализованной самоорганизации.

3. *Принцип возрастания силы действия* части пропорционально ее соответствию доминирую-

щим в системе процессам, складывающимся из совпадающих действий остальных частей. Иными словами, каждая составляющая обладает слабой силой воздействия, но при взаимном совпадении они способны определять системные процессы.

4. *Принцип генетического тождества программ функционирования.* Одинаковые элементы (“полимеры”) целого должны действовать на основе однотипных внутренних программ.

5. *Принцип периодической корректировки функционирования относительно независимых частей целого (принцип периодической обратной связи).* Согласование во времени однотипных программ полимеров может быть обеспечено периодическими корректировками старта одинаковых процессов (например, разовыми сдвигами фаз пульсаций отдельных верхушек роста в распределительной системе гидроидов).

Общебиологический и даже социальный интерес имеют преимущества модульных организмов, связанные с их преобладающей сетевой организацией, а именно:

*Пластичность формы тела,* достигаемая “...простым способом. Отдельные части модульного организма, оказавшиеся в благоприятных условиях, растут быстрее, а в неблагоприятных – медленнее...” (Марфенин, 1999, с. 10). Колония может быть рассмотрена как “... модульный организм, состоящий из множества однотипных частей, размеры и форма которого все время изменяются, т.е. это очень пластичная система” (Марфенин, 2011).

*Способность изменения размеров тела.* В благоприятных условиях, в частности при обильном (избыточном) снабжении пищей, колония активно растёт, причём достижение системой крупного размера не замедляет, а ещё более ускоряет её рост. Однако, если условия неблагоприятны, вся сетевая структура модульного организма может уменьшаться в размерах, сохраняя при этом жизнеспособность и готовность к экспансии при улучшении условий. В человеческом социуме аналогичная способность сетевых структур уменьшаться, миниатюризоваться, сохраняя свою целостность и целевые задачи, обозначается как способность к *деволюции* (Корнинг, 2004).

*Саморегулируемость,* возможность подстройки к внешним требованиям (условиям среды или заданным параметрам) – адаптивность (Марфенин, 2011).

Такое характерное свойство сетевых структур, как их *фрактальность*, (*автомодельность*), находит своё отражение в том, что в составе це-

лой сети (кормуса) есть в свою очередь сетевые структуры – кормидии, а последние состоят из зооидов, имеющих децентрализованную нервную систему – сети из нервных клеток. У сифонофор нейронные сети разных зооидов соединены в единую нейронную сеть, что способствует координации их поведения.

Итак, в модульных организмах множественность однородных структур, параллелизм процессов лежат в основе согласованности поведения элементов системы, которая основана на двух принципах – слабого воздействия каждой части на целое и возрастания силы действия части пропорционально её соответствию преобладающим в системе процессам.

### ЭКВИПОТЕНЦИАЛЬНЫЕ СТРУКТУРЫ

*Плоская сетевая организация* свойственна организованным сообществам (*стаям*) достаточно многих беспозвоночных и позвоночных животных и в особенности большинству видов рыб (Михеев, 2006). Конечно, рыбы многовариантны с организационной точки зрения. Не образуют стай европейский керчак, бельдюга, маслюк, осетровые рыбы. Иерархические стаи (в которых имеется доминирующая особь – “вожак”) формируют придонные рыбы и рыбы в малых водоемах (Радаков, 1972), такие как пятнистый и жемчужный гурами, лялиусы и лябиозы (род *Colisa*). Формирование долговременных иерархий характерно в малых стаях, где рыбы взаимодействуют длительное время, например, в стайках каранкса и желтохвоста, насчитывавших не более четырех особей (Павлов, Касумян, 2003).

Здесь мы, однако, сосредоточим внимание на более распространённой среди рыб неиерархической организации. Подобные структуры рыб представляют собой совершенно *плоские (безлидерные) сети – экvipотенциальные стаи, которые “можно определить как временные объединения особей, преимущественно одного вида, размера и физиологического статуса, в которых отсутствуют постоянные лидеры и внутригрупповое доминирование, характеризующиеся тесной взаимосвязью между особями и их взаимным стремлением к объединению и проявлению согласованных и единообразных действий при реагировании на внешние стимулы”* (Павлов, Касумян, 2003, с. 143). Кроме отсутствия постоянных иерархий, в данном определении стай заложены их дополнительные характеристики, которые кратко раскрываются нами в дальнейшем тексте данного раздела.

В отсутствие лидера первой в движущейся стае плывёт *случайная особь*, вскоре сменяемая другой особью. У молоди сайды одна и та же рыба “лидерствует” “...от долей секунды (0.25–0.5) до нескольких секунд..., после чего скатывается в середину или даже в самый арьергард стаи” (Радаков, 1972, с. 86).

Рыбы в безлидерной стае стремятся быть вместе (выплывшая из стаи рыба возвращается обратно)<sup>3</sup>, следят за поведением друг друга с помощью зрения, механорецепции посредством боковой линии; известный вклад вносит химическое чувство (обоняние) и, предположительно, восприятие электрического поля (Павлов, Касумян, 2002; Михеев, 2006). Как отмечено в цитированном определении Д.С. Павлова и А.О. Касумяна (2003), стаи характеризуются “*взаимным стремлением к объединению*” особей. “Опытами на верховке показано, что даже одинокая особь вызывает реакцию привлечения, при увеличении численности рыб-, актёров” (т.е., других рыб того же вида, демонстрируемых данной особи в эксперименте) интенсивность привлекающего эффекта быстро возрастает и достигает максимума, когда число рыб достигает трёх” (Павлов, Касумян, 2003, с. 54).

“Подобное стремится к подобному”: стая состоит из особей “*преимущественно одного размера, вида и физиологического статуса*”. Если в колониях или биоплёнках бактерий индивидуальность клеток выражена слабо, то в стаях рыб индивидуальность особей активно *нивелируется*. Есть данные, что в пределах одной стаи предпочтительно собираются рыбы, напоминающие друг друга по индивидуальным параметрам, таким, как длина тела, степень тенденции к стайному поведению (Croft et al., 2005), окраска. Тенденция к нивелированию различий связана с тем, что реакция привлечения к особям того же вида, “...присущая стайным рыбам, лучше всего проявляется по отношению к рыбам близкого размера” (Павлов, Касумян, 2003, с. 23).

Снижение индивидуальных различий – во многом адаптация к прессингу хищников, который испытывает замешательство (перегрузку зрительного канала восприятия информации), если все члены стаи почти одинаковы, в то же время уклоняющиеся по внешнему виду или поведению рыбы легче становятся добычей хищника. Под большей угрозой находятся, в частности,

<sup>3</sup> Аналогично, в сетевых структурах бактерий *Proteus* случайно опередившая других малая группа клеток останавливается и ждёт, пока с ней поравняются другие группы (Шапиро, 1988).

более крупные особи, которые, наоборот, имеют преимущество в случае нестойких рыб (рыб с индивидуальными территориями). Так хищники работают против *иерархизации* стаи, сохраняя её плоскую сетевую природу.

Стайные рыбы способны к “*проявлению согласованных и единообразных действий*” (Павлов, Касумян, 2003). Так, при появлении хищника или имитирующего его объекта, стая формирует плотное шаровое скопление, дезориентируя хищника, который может воспринимать шаровую стаю как единую “суперрыбу”. Дезориентирует хищника и само “мельтешение” постоянно перемещающихся и внешне неотличимых зрительных объектов. Наблюдается замешательство хищника – “...сниженное соотношение между числом нападений и числом убитых особей..., вызванное неспособностью <хищника> выделить и атаковать индивидуальную добычу в группе” (Krause, Ruxton, 2002, p. 19). Альтернативная стратегия – стая пропускает хищника, образуя как бы впячивание или “вакуоль”, не содержащую рыб (“фонтанный эффект”, или *φ*-манёвр) и затем воссоединяется вновь.

Такая координация поведения особей зависит в известной мере от факторов “дальнего кратковременного дальнего порядка” – от диффузных регуляторов: феромонов и, вероятно, от воспринимаемых ими электрических полей.

Однако весьма существенную роль играет также механизм, который выступает как промежуточный между “ближним” и “дальним порядком”. Хотя механизм непосредственно основан на восприятии комплексом органов чувств (особенно зрением) поведения ближайших соседей, его эффект быстро распространяется на всю стаю, меняя её поведение. Речь идёт об *эстафетной передаче информации* от особи к особи за счет весьма характерной для стайных рыб *имитации* (подражания поведению других особей в стае). Новая важная информация распространяется на всю стаю с быстрой перестройкой её пространственной структуры. Так, “...рыбы, первые обнаружившие корм и проявившие направленную поведенческую реакцию к нему, увлекают за собой остальных партнёров по стае” (Павлов, Касумян, 2002, с. 36). Волна возбуждения (“поток движения”) в стае не затухает, если возбуждающий фактор (опасность, пища и др.) был непосредственно распознан примерно 1/3 всех особей (Радаков, 1972; Герасимов, Дарков, 1984).

Волны возбуждения в сетевых стаях рыб аналогичны в функциональном отношении распространяющимся импульсам в нейронных

сетях (см. о них ниже). В обоих типах децентрализованных структур реализуются две функции: 1) передача сигнала (импульса) в те части системы, которые не восприняли первичный стимул непосредственно; 2) торможение распространения сигнала (импульса), вызванного малозначимыми или утратившими актуальность причинами. Прореагировавшая на сигнал рыба (например, изменившая направление движения в ответ на опасность) на некоторое время становится нечувствительной к аналогичным сигналам (Павлов, Касумян, 2003); сходным образом воспринявший импульс нейрон временно утрачивает восприимчивость – становится *рефрактерным*.

Крупные стаи рыб (например, лососёвых) склонны сегментироваться, образуя относительно самостоятельные малые “стайки”, более слабо связанные между собой (Croft et al., 2005). Идёт и противоположный процесс – объединение мелких стай в более крупные. Стаи рыб, таким образом, демонстрируют *феномен многоуровневости (фрактальности) сетевых структур*: сеть состоит из узлов, каждый из которых в свою очередь является сетью. Поэтому эквипотенциальные стаи рыб имеют ячеистую структуру: в роли минимальных ячеек выступают субстайные группировки, включающие не более 3–5 рыб. В случае сетевых структур рыб агрегация особей в мелкие группировки снижает вероятность случайной встречи каждого данного индивида с хищником (Павлов, Касумян, 2003), т. е. усиливает защитную функцию стаи.

Для большинства стайных рыб не характерны коллективные постройки<sup>4</sup>, но сама надиндивидуальная структура их стаи выполняет *защитную (маскирующую), коммуникативную и структурообразующую* функции, аналогичные таковым микробного *матрикса*. Эффективные формы коллективной защиты и избегания хищников в виде манёвров стай позволяют стайным рыбам иметь слабо выраженные индивидуальные средства защиты (шипы, колючки, ядовитые железы, Павлов, Касумян, 2003). Упорядоченное расположение особей в виде ячеек в единой сетевой матрице способствует эстафетной передаче сигналов между ними. Стая имеет единую геометрическую форму (которую хищник нередко принимает за одну большую рыбу), которая выступает как материализация стабильных социальных норм поведения (*нематериальной компоненты* матрикса сетевой структуры).

<sup>4</sup>Трёхиглая корюшка строит, впрочем, гнездо – коллективный “дом” для развивающихся икринок.

Предложена математическая модель, в которой форма и структура стаи обусловлена сравнительно простыми социальными нормами поведения особей: 1) уходить от слишком близко расположенных соседей; 2) двигаться в том же направлении, что и соседи; 3) не допускать слишком большого расстояния между данным индивидом и соседями. Получатся три окружающих индивида зоны: 1 – отталкивания, 2 – следования за соседями и 3 – притяжения к ним. Размеры этих зон удовлетворяют неравенству:  $1 < 2 < 3$ . Варьируя размер зоны следования 2 и внося соответствующие изменения в размеры зон 1 и 3, можно получить различные геометрические образы на уровне целой стаи – разреженную, стоящую на месте стаю; тор (“бублик”), где особи двигаются вокруг центра масс, как при фонтанном манёвре; ходовую стаю с параллельным движением особей (Couzin et al., 2002).

Формирование стай – процесс, который происходит по достижении пороговой плотности популяции, что аналогично механизму “чувства кворума” у микроорганизмов (см. выше). У идущей на нерест сельди достижение плотности около 0.2 особи на  $1 \text{ м}^2$  приводит к изменению поведения – рыбы начинают образовывать плотные агрегации (до 2–5 рыб на  $1 \text{ м}^2$ ). От этих агрегаций распространяется “волна” изменённого поведения, что ведёт к формированию стаи 20–30 × 3–4 км (Makris et al., 2009).

Вся эквипотенциальная стая представляет собой целостную систему. Конечно, особи у рыб представляют собой “одиночных животных с социальным поведением” и как таковые не могут быть отнесены в одну группу с теми животными, «...у которых “особи” объединены вместе единым телом» (Марфенин, 1993, с. 7).

Тем не менее и стаи рыб образуют *единые* (очевидно, модульные) *целостные системы*. В стае нет постоянных “колониальных органов” (Беклемишев, 1950), однако временными функциональными органами всей стаи можно считать, например, формируемые в ней внутренние пустоты (вакуоли), в которых и оказываются хищники во время кратко рассмотренного нами *ф-манёвра*. Имеет место структурно-функциональная координация всей стаи, что проявляется в её координированном передвижении, охоте, переходе к нересту, создании единой геометрической формы всей стаи. Наблюдается также перенос некоторых важных функций (в частности, защитной и маскирующей) с индивидуального на коллективный уровень. Стаи способны фрагментироваться – делиться или почковаться.

Резюмируя, мы должны подчеркнуть способность плоских сетевых структур на примере стаи рыб – их стай – к кооперативному поведению с высоким уровнем координации, во многом обеспечиваемым эстафетной передачей сигналов от особи к особи. Высокий уровень интеграции особей в эквипотенциальной стае придаёт ей некоторые организмоподобные характеристики, выраженные, однако, существенно слабее, чем в микробных сетевых структурах и тем более в модульных системах.

Эквипотенциальные сетевые структуры представляют достаточно общий вариант социальной организации: безлидерные (эквипотенциальные) стаи, помимо рыб, формируются, например, морскими беспозвоночными (головоногими моллюсками), некоторыми птицами и млекопитающими (морскими котиками).

## ЭУСОЦИАЛЬНЫЕ СТРУКТУРЫ

Рассмотренные в данном разделе структуры сочетают в себе сетевые и иерархические принципы. Однако преобладает всё же сетевая *децентрализованная* организация – в этих структурах *отсутствует центральный лидер*.

Таковы структуры, формируемые общественными насекомыми (термитами, муравьями, пчёлами, осами). Вслед за Уилсоном (Wilson, 1971; Hölldobler, Wilson, 1990, 2008) они обозначаются в литературе как *эусоциальные* структуры (приставка ‘ευ-’ означает по-гречески “истинный, хороший”). Аналоги подобных структур характерны также для млекопитающих – голых землекопов *Heterocephalus glaber* и *Cryptomys hottentotus*; черты эусоциальности усматривают у птиц (общественный ткачик, клушица, некоторые пингвины) и пауков, строящих социальные сети (коллективную паутину) (Захаров, 2005). Эусоциальными называют структуры со следующими тремя свойствами (Wilson, 1971):

1. *Совместное обитание как минимум двух (родительского и дочернего) поколений*. Это – предпосылка координации (согласования) поведения особей на основе систем эффективной контактной коммуникации, т.е. отмеченных выше “факторов ближнего порядка”. Так, у муравьев важная информация (например, о расположении пищевых ресурсов) передаётся при контакте антенн двух особей. Рабочие старшего поколения хранят в памяти систему дорог к источникам пищи и расположение деревьев с тлями и в критической ситуации выводят молодых фуражиров на кормовой участок (Длусский, 1984; Захаров, 1991).

В эусоциальных структурах активно функционируют и “факторы дальнего порядка”: в отсутствие центрального лидера координирующее действие оказывают заполняющие всю территорию, скажем, семьи термитов или муравьёв, феромоны, что напоминает регуляцию по механизму “чувства кворума” у микроорганизмов (см. выше). Функционирование рабочих муравьёв активируется, например, феромонами, распространяемыми расплодом и репродуктивной самкой (маткой). Совместное обитание двух или более поколений, связанных единым матриксом во вполне материальном смысле – муравейником, термитником, системой подземных нор у голых землекопов и др. – является предпосылкой *связности* целой сетевой структуры.

2. *Кооперация в выращивании потомства и других видах деятельности.* Известные “хрестоматийные” примеры совместного строительства муравьями или термитами сложных сооружений, коллективной заботы о расплоде, фуражировки, выращивания грибных садов (муравьями-листорезами) или создания материальной сетевой структуры из многих сцепленных тел (у муравьев-эцитонов) в последние десятилетия моделируются (Bonabeau et al., 2000) на основе сравнительно простых алгоритмов (ср. описание поведения рыб алгоритмами в разделе об эквипотенциальных структурах выше).

Моделью такого типа является система АСО (Ant Colony Optimization), которая симулирует поиск муравьями оптимального пути к источнику пищи. Принимаются допущения, что 1) муравьи первоначально пробуют случайные траектории фуражировки; 2) каждый муравей помечает пройденную траекторию привлекательным для других муравьёв феромоном, причём *количество выделенного феромона пропорционально степени оптимальности данной траектории* (например, чем короче путь, тем больше феромона наносится на него); 3) последующие муравьи-фуражиры выбирают траекторию, помеченную максимальным количеством феромона, т.е. в общем случае путь, самый близкий к оптимальному; 4) феромон быстро испаряется, его концентрация падает, если не добавляются новые порции. Такая упрощённая модель поведения муравьёв даёт в ряде случаев решение проблемы направления большинства муравьёв по кратчайшему пути между кормовым участком и гнездом (Sumpter, 2006). Сходные модели используются для симуляции мобилизации пчёл в улье путём танца рабочих особей или строительства гнездовых построек термитов.

Кооперация между особями в эусоциальной структуре сосуществует с многоплановой конкуренцией между ними за вклад в производство потомства (между кандидатами на роль репродуктивной самки – матки в муравейнике или пчелином улье), выполнение той или иной функции (между рабочими особями, оспаривающими одну и ту же “вакансию”), “право” начать возведение новой коллективной постройки и др.

Однако в ряде ситуаций в эусоциальных структурах функционируют механизмы, направляющие конкуренцию на благо всей системы, т.е. выполняется *принцип конкуренции ради кооперации*, характерный, как отмечено выше, и для сетевых структур в человеческом социуме. В социумах муравьёв коллективная активность, например закладка муравейника, начинается сразу в нескольких точках группировками, руководимыми лидерами, которые вступают в конкуренцию между собой. Впоследствии вновь прибывающие на стройплощадку рабочие муравьи присоединяются к той “команде” и к тому лидеру, где работа идёт в наиболее быстром темпе (Кипятков, 1991). Результатом соперничества лидеров группировок оказывается максимизация темпа строительства муравейника.

3. *Дифференциация репродуктивной функции*, т.е. наличие в эусоциальной структуре нескольких каст особей, только одна из которых специализируется на размножении (таковы репродуктивные самки и самцы) и формирует *репродуктивную сферу*, а другие функционируют в *сфере обслуживания*: таковы рабочие и солдаты у муравьёв, пчёл, ос, термитов. В развитой эусоциальной структуре рабочие (и в некоторых системах солдаты) в свою очередь делятся на функциональные группы с разной специализацией. Например, в семье большого закаспийского термита рабочие особи подразделяются на свиту репродуктивной самки, нянек, грумов (чистильщиков), водоносов, жнецов и доставщиков корма (Жужиков, Шатов, 1984). Репродуктивная функция оказывается лишь одной из специализаций, в системе, где *“все профессии нужны, все профессии важны”*. А.А. Захаров поэтому полагает, что корректнее писать не о “дифференциации репродуктивной функции”, а о “нескольких каналах постоянной специализации взрослых особей” в эусоциальной структуре.

Итак, функциональная дифференциация особей, которая в целом слабо выражена в микробных сетевых структурах, активно нивелируется в эквипотенциальных стаях рыб и является вариативным признаком в модульных структурах

типа колонии кишечнорастных, оказывается *сущностной характеристикой* эусоциальных систем.

Кроме функциональной дифференциации индивидов, эусоциальные системы отличаются от рассмотренных выше плоских (лишённых иерархии) сетевых структур своим отчасти *иерархическим характером*. В эусоциальных структурах, например в семье муравьёв или пчёл, формируются “команды” (*кланы*). Они *иерархичны* – возглавляются функциональным лидером (Захаров, Орлова, 1984; Резникова, Новгородова, 1998). Например, “... в функциональной группе муравьёв сборщиков пади... имеется своя иерархия, это муравьи-надсмотрщики, контролирующее состояние и расположение тлей (чья выделения собирают муравьи), а также действующие как диспетчеры для пастухов и носильщиков пищи в гнезде” (Захаров, 2005, с. 47).

В целом, “...организаторами конкретных действий в муравейнике являются функциональные лидеры”, которые увлекают или мобилизуют других особей (касаясь их антеннами или принимая угрожающие позы) (Захаров, 2005, с. 47). Итак, реализуются два типичных для иерархии механизма координации поведения индивидов через 1) *подражание большинства индивидов лидерам* и 2) *их прямое директивное воздействие на индивидов*. Эти механизмы координации не характерны для более плоских вариантов сетевых структур.

Лидерами становятся старые рабочие (Захаров, 2005); среди них возможна конкуренция за статус лидера клана, приобретающая характер турнира (где более сильный и агрессивный претендент на позицию лидера опрокидывает более слабого и уносит его с арены турнира). Дополнительным фактором, способствующим статусу лидера, является принадлежность особи к доминирующей подгруппе (альянсу) (Захаров, 1995).

Реализуется ли в эусоциальных структурах сетевой организационный принцип? Иерархически организованные кланы рабочих входят в состав неиерархической структуры следующего уровня – *колонну*. Она включает в себя несколько примерно равных по статусу “пространственно разобщённых кланов”, которые все обслуживают одну группу репродуктивных особей и их расплод (Захаров, 2005, 2009). Несколько колонн также сетевым образом – “на равных правах” – кооперируют в создании единой муравьиной семьи – *плеяды*, где каждой колонне отведена отдельная секция в муравейнике (в целом такой муравейник называется *полисекционным*).

Конкуренция не характерна для взаимоотношений между колоннами в нормально функционирующей муравьиной семье (плеяде), ибо у них разграничены территории на местности или секции в муравейнике. Через границы секций идет обмен несоциализированными особями (куколками, личинками, только что вылупившимися рабочими). В то же время прошедшие социализацию рабочие особи постоянно пребывают в зоне соответствующей колонны. Обмен особями способствует единству всей плеяды. Дисгармония наступает при перенаселении одной из секций (см. ниже).

Таким образом, семья муравьёв (как и другие эусоциальные структуры) является многоуровневой, причём *сетевая* – кооперативная децентрализованная – структура формируется не непосредственно из индивидов, а из их *иерархических групп*. Этот организационный принцип – *сеть из иерархий* – отличается от фрактального принципа “сеть из сетей”, который мы описали в приложении к клеточным, эквипотенциальным (стайным) и модульным системам выше.

Наподобие сетевых клубов в человеческом социуме, где есть активисты и пассивные члены, в составе социума муравьёв имеются неспециализированные, не задействованные рабочими командами особи (Hempel-Schmidt, 1990) – резерв колонии, который может быть мобилизован для решения особо важных задач. Это и было продемонстрировано в специальном исследовании, в котором муравьям резко ограничивали количество доступных источников пищи в виде колоний тлей, выделяющих падь. Реакцией муравьиного социума была мобилизация части особей, ставших “... профессиональными специалистами в составе малых групп, обслуживавших отдельные колонии тлей” (Новгородова, 2003, с. 229).

На уровне плеяды (семьи) муравьиный социум имеет определённые *целостные* свойства. Вновь обращаясь к идеям В.Н. Беклемишева (1950), мы можем констатировать наличие в эусоциальной структуре муравьёв или, скажем, термитов, “колониальных органов” в виде построек (функциональных аналогов микробного матрикса). Несомненно имеет место и “упорядочивание общего плана строения и развития” всей семьи; семья размножается как целое (см. ниже). Отдельные особи могут редуцироваться в размерах и упрощаться в строении, и некоторые их функции берет на себя вся структура, а сами такие особи ведут себя подобно её функциональным органам (яркий пример – рабочие муравьи, в чьём брюшке запасается мёд для всей семьи).



Когда некоторые из колонн в составе плеяды достигают высокой численности, перенаселение в муравейнике, нарушение его геометрической формы (образование выпячиваний и др.) и угроза поглощения такими слишком крупными колоннами более мелких колонн предотвращаются путём “почкования” (социотомии), так что формируются дочерние семьи. Образуется “иерархия из сетей” – материнская и дочерние семьи в целом образуют *настоящую колонию*, в которой доминирует материнская семья, чей муравейник находится в центре “... радиальной системы дорог и связей между гнёздами” (Захаров, 2009, с. 308). Несколько настоящих колонн формирует структуру ещё более высокого уровня – *федерацию*. Последняя вновь представляет собой сетевую структуру – сеть из иерархий (колоний).

Подобная “чересполосица” сетевых и иерархических структур связана с их различными функциональными преимуществами в масштабах всего муравьиного социума (или иной эусоциальной системы). Иерархические структуры оказываются более эффективными при создании первичных социальных структур из индивидов – кланов с лидерами и при переходе от семейного уровня (плеяды) к надсемейному – при создании муравейников-отводков, над которыми доминирует материнский муравейник (Захаров, 2005, 2009).

В то же время рост иерархических структур, например колоний, ведет к их неустойчивости, пока несколько колоний не образуют сеть – федерацию (Захаров, 2005, 2009). Причиной неустойчивости, вероятно, являются ограниченные регуляторные возможности при управлении системой из единого центра, когда возникает слишком много подчинённых структур (Захаров, 2009). В этих ситуациях наблюдаются конфликты между частями иерархической структуры (особями и их группами), все более затрудняется мобилизация пассивных индивидов для выполнения социально важных функций.

Эусоциальные структуры построены из разнокачественных, функционально дифференцированных элементов (особей), физически не связанных между собой. Они стабильны и обладают способностью 1) быстро достичь *зрелого (дефинитивного) состояния*, при котором структура легко переносит колебания температуры и изменения других внешних условий, имеет достаточную территорию и ресурсы для обеспечения ее устойчивого роста и регулярно воспроизводит репродуктивных особей и 2) пребывать в этом состоянии максимально длительное время.

## НЕЙРОННЫЕ СЕТЕВЫЕ СТРУКТУРЫ

Сетевые структуры, формируемые нервными клетками (нейронами) мозга совместно с глияльными клетками, представляют собой вариант объёмных (частично иерархических) клеточных сетей. Сетевая организация этих структур была детально исследована на базе сравнительно простых моделей – искусственных аналогов *нейронных сетей*. Подобно рыбам в стаях (модель Couzin et al., 2002) и муравьях в моделях типа АСО, поведение нейронных сетей моделируется на основе введения алгоритмов, которым следует искусственный аналог каждого нейрона.

В модели Мак-Каллока и Питтса (McCulloch, Pitts, 1943) постулировалось наличие трёх типов элементов: 1) *нескольких ( $n$ ) элементов входа ( $X_i$ , где  $i = 1 \div n$ )*; элементы входа (input units) воспринимают поступающую извне информацию; 2) *нескольких ( $m$ ) элементов-процессоров ( $S_j$ , где  $j = 1 \div m$ ) (throughput units)*, которые преобразуют информацию, получаемую от всех элементов входа; 3) *единственного элемента выхода ( $Y$ ) (output unit)*, связанного со всеми элементами-процессорами и генерирующего итоговую информацию, выдаваемую всей нейронной сетью (рис. 3).

Последующее развитие теории нейронных сетей, протекавшее параллельно с изучением функционирования реального человеческого мозга, привело к существенным усложнениям модели Мак-Каллока–Питтса. Постулировалось, в частности, наличие нескольких элементов выхода (перцептрон Розенблатта), нескольких слоев элементов-процессоров (многослойные перцептроны), а также присутствие в сети обратных связей, благодаря которым элементы выхода способны влиять на функционирование элементов-процессоров (сети Хопфилда и Хэмминга) и др.

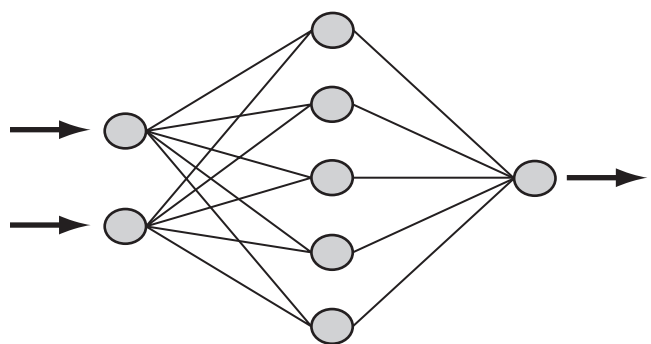


Рис. 3. Простая нейронная сеть (McCulloch, Pitts, 1943) или её искусственный аналог. Сочетаются иерархический (последовательность этапов *вход – процессинг – выход*) и сетевой (множественность нейронов некоторых этапов) принципы.

Нейронные сети и их искусственные аналоги обладают рядом типичных свойств.

Нейронные сети способны к *коллективной переработке информации и принятию решений*, а также к обучению; напомним, что уже бактериальные сетевые структуры способны к выбору того или иного варианта коллективного поведения, например, на базе систем “чувства кворума”.

Нейронные сети характеризуются *параллельной обработкой информации* в разных элементах сети; сходным образом на тот или иной стимул (скажем, пищевой) могут одновременно реагировать сразу много зооидов в колонии кишечнополостных; параллельная обработка информации дополняется множественными связями между нейронами как каждого слоя, так и между слоями нейронов (в некоторых моделях нейронных сетей).

Нейронные сети отличаются *ассоциативностью* (нейронная сеть восстанавливает целый образ предмета по его фрагментам); “порядок из хаоса”, целостная картина возникает лишь вторично, в результате кооперации между элементами сетевой структуры, анализирующими разные характеристики объектов<sup>5</sup>.

Нейронным сетям присуща *адаптивность*: сеть может видоизменять свою структуру, адаптируя её к решению конкретной задачи; сходная возможность подстройки к внешним требованиям (условиям среды или заданным параметрам) имеется в модульных системах. В нейронных сетях такое “самоподстраивание” системы достигается путём варьирования коэффициентов, модулирующих ответы на сигналы к разным элементам (аналогам нейронов) и самообучения на основе естественного отбора, т.е. отсеечения вариантов, не приспособленных к реальной ситуации.

Сети характеризуются *высокой надёжностью*: выход из строя части элементов не прерывает работы сети, благодаря дублирующим связям между элементами.

Все эти качества нейронных сетей обусловлены наличием в сети множества кооперирующих элементов (нейронов), которые во многих сетях, как мы видели, расположены в несколько слоёв. Каждый элемент получает информацию через много входов (дендритов нейрона), комбинирование этой информации (суммация) ведёт к генерации информации на выходе (аксоне), которая в

многослойных сетях передаётся параллельно ко множеству нейронов следующего слоя.

В искусственных нейронных сетях сочетаются иерархический (последовательность слоев *вход – процессинг – выход*) и сетевой (множественность нейронов каждого слоя) принципы. Это сочетание характерно и для структурной организации нервной системы животного (человека) и в особенности головного мозга.

1. *Иерархический принцип* реализуется на нескольких уровнях: а) организма в целом, где мозг выступает как управляющий элемент в теле человека, контролируя его функции, регулируя поведение человека; б) всего мозга в целом, где выделяется лидирующая часть – лобные доли коры (управляющий мозг: Э. Голдберг, 2003), которые принимают решения на базе стекающей к ним из разных отделов мозга информации; в) в пределах каждой сети нейронов, задействованной для выполнения конкретной задачи, выделяется доминирующая группа нейронов – “... преобладающая (доминирующая) система связанных между собой нервных центров, временно определяющая характер ответной реакции организма на любые внешние или внутренние раздражители” (Биологический энциклопедический словарь, 1989, с. 182).

2. *Сетевой принцип* (Терехин, Будилова, 1995; Будилова и др., 2009а, б) проявляется в том, что многие функции выполняются сразу несколькими структурами мозга, они в той или иной мере распределены между многими клетками, образующими сеть, или часто между несколькими сетями. Такова ретикулярная (сетчатая) формация – “... совокупность клеток, клеточных скоплений и нервных волокон, образующих сеть, располагающуюся в стволе мозга (продолговатый мозг, мост и средний мозг)... Она регулирует уровень возбудимости и тонус различных отделов нервной системы, включая кору полушарий большого мозга, участвует в регуляции сна и бодрствования, вегетативных функций, движения” (Дубынин и др., 2003, с. 56–57). В рамках лидирующих во многих мозговых процессах лобных долей разные участки контактируют с разными внелобными зонами мозга и “лидируют” в разных функциях. Мозгу “... чужда авторитарность, и нижестоящие не нуждаются в разрешении вышестоящих для осуществления самых разнообразных процессов” (Дубынин и др., 2003, с. 189). Так, немало внутримозговых путей передачи информации пролегают в обход лобных долей. Итак, иерархическая организация сочетается с сетевой; в целом речь идёт об объёмных сетевых структурах.

<sup>5</sup> Так, в коре мозга существуют две параллельно работающих системы обработки зрительной информации, одна из которых опознает внешний облик объектов (“что”-система), а другая – их расположение в пространстве (“где”-система) (Bohlhalter et al., 2002).

Входящие в состав нейронных сетей мозга, кроме самих нейронов, клетки глии выполняют некоторые из функций, отмеченных выше для межклеточного матрикса микроорганизмов. Глия выполняет структурообразующую, интегрирующую и защитную (глиальные клетки создают барьер между кровью и мозгом) функции, а также способствует коммуникации между нервными клетками (так, компоненты глии олигодендроциты окружают аксоны нейронов слоями миелиновой оболочки, что резко ускоряет передачу импульса по аксону) и тем самым синхронизации протекающих в сетях из нервных клеток процессов.

Присущие сетевым структурам свойства децентрализованности, связности, автомодельности (фрактальности) характерны и для нейронных сетей. Так, наличие множественных элементов с совпадающей функцией обуславливает децентрализованный характер работы с информацией на каждом из этапов её преобразования; автомодельность (фрактальность) связана с тем, что каждый слой сети в свою очередь является сетью.

### ЭГАЛИТАРНЫЕ СТРУКТУРЫ

Объёмные сетевые структуры характерны для некоторых приматов – для человекообразных обезьян шимпанзе и бонобо (карликового шимпанзе), а также для бурых макаков, капуцинов, мирикин<sup>6</sup>. Эти структуры часто описываются в литературе как *эгалитарные* (от французского *egal* – равный). Объёмные сетевые структуры характерного для высших приматов эгалитарного типа отличаются подчёркиванием индивидуальности каждой входящей в их состав особи, а не её нивелированием (как, скажем, в эквипотенциальных стаях рыб). Неиерархические отношения возникают на базе индивидуализированных лояльных (дружеских) контактов, включающих стремление быть вместе, взаимопомощь (кооперацию). Такие отношения включают в себя взаимные ласки и чистки (груминг), игровое поведение, ритуалы приветствия, одаривание друг друга пищей, примирение ссорящихся. Эти отношения смягчают собой иерархические структуры и оттесняют отношения доминирования-подчинения на задний план, что наиболее характерно для бонобо, в меньшей мере для шимпанзе, где сравнительно чётко проявляется также и доминирование высокоранговых индивидов над остальными особями (Waal, 1996, 1997; Дерягина, Бутовская, 2004). Однако некоторая иерархичность, диффе-

ренциация рангов не препятствует индивидуальной свободе особой даже низкого ранга; более высокоранговые особи ведут себя толерантно по отношению к ним, избегая применять насилие к сородичам и уважая их “права”, например, на кусок мяса или на выход из данной группы и вступление в другую (Бутовская, Файнберг, 1993; Goodall, 1994; Waal, 1996, 1997, 2006).

Промежуточный характер объёмной сетевой структуры между плоской (безлидерной) сетью и централизованной иерархией обуславливает возможность трех факторов координирования поведения особей в группах обезьян: 1) характерного для децентрализованной сети *локального контактного координирующего влияния индивидов друг на друга*: индивиды активно имитируют поведение соседей (“обезьянничают”); 2) характерного для иерархии *управляющего воздействия доминанта*, которому подчиняются остальные особи в группе; 3) *матрикса*, который представлен в первую очередь своей нематериальной компонентой – достаточно жёстким каркасом социальных норм и ограничений, нарушать которые не дозволено даже и доминанту. Так, у шимпанзе и бонобо “... нижестоящие по рангу члены группы” имеют “право голоса”, “свободу исследовательской активности”, и в отношении их неукоснительно соблюдается “право собственности” (Бутовская, 2002, с. 49). Например, “право собственности” у шимпанзе означает, что доминант наравне с другими членами группы может просить обладателя мяса поделиться с ним – но не требовать своей доли.

Социальные связи в сетевых структурах эгалитарного типа, особенно у шимпанзе, отличаются рыхлостью. Шимпанзе формируют переменные по составу малые группы – так называемые *fission-fusion groups* (Le Hellaye et al., 2010). “Состав временных групп постоянно меняется... Он (особь шимпанзе – примечание **О.А.**) может путешествовать в течение дня в составе большого, шумного, легко возбудимого сборища, а на следующий день быть предоставленным самому себе” (Goodall, 1994, p. 106).

Сетевые структуры эгалитарного типа являются многоуровневыми – временные группы (коалиции) объединяются, например, у шимпанзе и бонобо, в рыхлые, но более устойчивые во времени сетевые сообщества – “*мегакоалиции*” (авторский термин. – **О.А.**), в котором может насчитываться до сотни особей (Дерягина, Бутовская, 2004). У шимпанзе особи идентифицируют себя с подобной большой сетью, что проявляется во враждебности между самцами, принадлежа-

<sup>6</sup> Многие другие приматы (например, павианы, мартышки) формируют жёсткие иерархические структуры.

щими к разным мегакоалициям (Le Hellaye et al., 2010). Шимпанзе организуют рейды партий самцов-киллеров на территорию другой (враждебной) мегакоалиции, где они нападают на встретившихся им особей, в том числе самок (Goodall, 1986; Dennen, 2011). Остаётся открытым вопрос, организуются ли эти вылазки имеющимися в группе высокоранговыми самцами или усилия членов “партии киллеров” координируются не иерархическим путём? Не исключено, что такая агрессивность по отношению к “чужим” есть лишь “побочный эффект” (возрастная агрессивность подростков, характерная и для человеческого общества), прямо не связанный с сетевой организацией обезьяньего социума. Отметим, что у обезьян анубисов координация действий особей в организованных межгрупповых стычках осуществляется без участия лидеров (Dennen, 2011).

Итак, группы приматов, особенно ближайших эволюционных “родичей” человека шимпанзе и бонобо, составлены из особей с ярко выраженной индивидуальностью. Координация их поведения в составе социальных структур в принципе возможна двумя путями: 1) созданием жёсткой иерархии доминирования-подчинения; 2) неиерархическим путём – за счёт взаимовлияния контактирующих индивидов, которые все соблюдают единую детальную систему социальных норм и ограничений, составляющих матрикс сетевой структуры. Шимпанзе, бонобо и ряд других видов приматов избрали неиерархический сетевой путь (а павианы, саймири и многие другие виды создали жёсткие иерархические структуры).

#### МНОГООБРАЗИЕ ВАРИАНТОВ СЕТЕВЫХ СТРУКТУР В БИОСИСТЕМАХ

Итак, разработанная в гуманитарных науках и в системных исследованиях категория *сетевая структура* вполне приложима к миру живого. Известны многочисленные биосистемы, которые формируют децентрализованные связанные структуры с кооперативными взаимодействиями между их компонентами. Характеристики сетевых структур (см. табл. 1) свойственны разнообразным системам, и их различие подчеркивается различными, исторически сложившимися в литературе обозначениями (клеточные, эквипотенциальные, модульные, эусоциальные, нейронные и эгалитарные сетевые структуры). Многие из этих вариантов встречаются у представителей нескольких разных таксономических групп; в то же время в рамках одного и того же таксона могут сосуществовать несколько вариантов сетей или реализоваться некий промежуточный вариант.

Так, семьи общественных насекомых, рассмотренные нами в рамках эусоциального варианта сетевой структуры, могут быть в известной степени интерпретированы и как её модульный вариант, что соответствовало бы концепции Р. Шовена (1965) и других учёных, считавших семью насекомых единым “сверхорганизмом”.

Сам факт многообразия сетевых структур в биосистемах даёт “пищу для ума” не только биологам, но и гуманитариям. Он наглядно демонстрирует, что понятие “сетевая структура”, ставшее модным клише в наши дни, весьма *многовариантно*. Поэтому прежде чем внедрять сетевые структуры в разных сферах социума от Интернета до сетевых предприятий, необходимо выяснить, какой конкретный вариант взять за основу.

Обсудим теперь вопрос, какими именно путями и в какой мере удовлетворяют характеристикам сетевых структур рассмотренные нами варианты сетевой организации в биосистемах (табл. 2).

1. *Децентрализация* свойственна всем вариантам сетевой организации, но они могут быть подразделены на два подтипа, в зависимости от степени децентрализации сетевой структуры:

*Плоские (безлидерные) сети*: таковы большинство клеточных (микробных) сетей, стай рыб, модульных организмов кишечнорастворимых (за исключением, например, морских перьев с полипами-лидерами);

*Объёмные сети* с частичными лидерами (пеймейкерами). Таковы эусоциальные структуры, скажем, муравьёв (где есть функциональные группы с лидерами), эгалитарные структуры приматов с доминирующими особями, а также нейронные сети, где выделяются подсети-доминанты. Однако частичные лидеры погружены в сетевой контекст децентрализованной системы более высокого уровня, в частности, лидеры кланов муравьёв “на равных правах” включаются в их колонны и далее плеяды (Захаров, 1991).

Возникает вопрос, с чем связано деление вариантов сетевых структур на эти два подтипа. Во-первых, многие плоские сети характерны для систем, построенных из более или менее *однородных* элементов (клеток, особей). Клетки в микробных сетях обладают слабо выраженными индивидуальными особенностями и в слабой степени дифференцированы по функциям (при наличии некоторых исключений в специализированных системах). Как указано выше, индивидуальность активно подавляется в эквипотенциальных стаях рыб. Модульные системы могут состоять из однородных элементов (зооидов), но эти зооиды

**Таблица 2.** Варианты сетевой организации в биосистемах

| Вариант сетевой структуры                              | Клеточный                     | Модульный                   | Эквипотенциальный | Эусоциальный  | Нейронный                       | Эгалитарный                     |
|--|-------------------------------|-----------------------------|-------------------|---|---------------------------------|---------------------------------|
| Организация сети                                       | Плоская                       |                             |                   | Объёмная  |                                 |                                 |
| Преобладающий механизм координации поведения элементов | Дистантный                    | Контактный                  | Эстафетный        | Комплекс механизмов координации                     | Контактный                      | Комплекс механизмов координации |
| Степень специализации элементов                        | Низкая                        | Разная                      | Низкая            | Высокая   | Разная                          | Низкая                          |
| Степень автономии элементов                            | Низкая                        |                             |                   | Разная  | Разная                          | Высокая                         |
| Степень интеграции системы                             | Разная                        | Высокая                     |                   |   |                                 | Низкая                          |
| Автомодельность, принцип                               | Плоская сеть из плоских сетей |                             |                   | Сеть из иерархий, состоящих из сетей (и т.д.)       | Объёмная сеть из объёмных сетей |                                 |
| Типичные представители                                 | Бактерии, культура клеток     | Колониальные полипы, мшанки | Рыбы, цефалоподы  | Муравьи и др. социальные насекомые, голые землекопы | Нейронные сети животных         | Высшие приматы                  |

могут отличаться значительным полиморфизмом. Однако в последнем случае модульный организм (кормус) часто состоит не непосредственно из зооидов, а из их достаточно однородных комплексов – кормидий как повторяющихся структурных единиц.

В то же время многие объёмные сетевые структуры *гетерогенны*. Между особями разных каст и специализаций в эусоциальных структурах наблюдаются значительные морфологические и функциональные различия. Нейроны образуют разные морфотипы и дифференцированы по функциям; среди них есть клетки с ярко выраженными индивидуальными особенностями, например, “зеркальные нейроны” коры мозга (Дубынин и др., 2003). Индивидуальность каждой особи акцентирована и защищена неотъемлемыми “правами” в эгалитарных структурах высших приматов (Дерягина, Бутовская, 2004). Вероятно, индивидуальные различия между элементами сети создают предпосылки для их разделения по рангу.

Во-вторых, рассмотренные плоские сетевые структуры обладают *целостными* характеристиками, хотя они выражены в существенно различной

степени. Микробные надклеточные структуры рассматриваются как единые многоклеточные организмы (Шапиро, 1988; Shapiro, 1995; Ben-Jacob, 1998) или по крайней мере как высокоинтегрированные системы (“города микробов”, Watnick, Kolter, 2000; Николаев, Плакунов, 2007). Микробные колонии часто отличаются общностью генотипа, будучи результатом нерасхождения клеток в процессе деления (в секторных колониях каждый сектор возникает путем “клонирования” одной клетки, Shapiro, 1995). Слабее выражены целостные свойства эквипотенциальных стай, хотя и здесь имеет место, например, перенос некоторых важных функций с индивидуального на коллективный уровень. Единый организм представляет собой модульная сетевая структура, например, колония кишечнорастных (Марфенин, 1993, 2002, 2009), чьи элементы (зооиды) являются изначально неразделенными. Плоские сетевые структуры в микробных колониях и в известной мере в стаях рыб также приближаются по своим характеристикам к модульной высокоинтегрированной системе, состоящей из многократно повторяющихся однородных частей – в данном случае бактериальных клеток или рыб.

Характеристики целостных систем в меньшей мере свойственны рассмотренным нами объёмным сетям, в частности, высоко индивидуализированным эгалитарным структурам приматов. Являясь частью организма, нервная система не образует организм сама; к тому же нейроны обладают, как было отмечено, важными индивидуальными характеристиками.

Интегрированные эусоциальные системы, которые имеют частично иерархический характер, все же по взглядам большинства современных ученых (в отличии от мнения Шовена), не могут рассматриваться как аналоги организмов (Захаров, 1991, 2005; Hölldobler, Wilson, 1990, 2008).

2. Неотъемлемым условием эффективной кооперации элементов является *согласование (координация)* их функционирования. Она достигается разными путями в сравниваемых биосистемах (табл. 2). При наличии контактных взаимодействий микробные клетки в основном координируют свои движения и метаболические процессы в масштабах колонии или биоплёнки благодаря химическим дистантным регуляторам, действующим на фоне межклеточного биополимерного матрикса, упорядочивающего пространственную организацию этих сетевых структур. Эквипотенциальные стаи координируются во многом благодаря эстафетной передаче информации. Зооиды в модульных структурах локально взаимодействуют в основном конкурентным образом (Марфенин, 2002, 2009), и вся структура уподобилась бы рыночной структуре в человеческом социуме, если бы не интегрирующее воздействие ценосарка, так что получается “конкуренция ради кооперации”, т.е. принцип, характерный для сети. В объёмных сетях к сетевым контактным (характерным для всех рассмотренных структур<sup>7</sup>) и дистантным (важным для эусоциальных структур, где имеется поле феромонов) взаимодействиям добавлены свойственные иерархиям механизмы *коллективной имитации лидера* и *директивного воздействия* с его стороны.

3. Сетевые структуры, кроме своих элементов (структурных единиц), содержат компонент, выполняющий структурообразующую, адгезивную, защитную и коммуникативную функции. В клеточных сетевых системах это биополимерный *матрикс*, который во многом обуславливает их интегральные свойства, отмеченные выше.

<sup>7</sup> Для нейронных сетей речь идёт о синаптической передаче информации, для эусоциальных – о коммуникации путём, например, касания антенн двух особей, для эгалитарных – для комплекса взаимодействий двух соседствующих особей, скажем, шимпанзе.

Аналогичные функции выполняет глия в нейронных сетях и ценосарк, обеспечивающий единство модульного организма типа кормуса кишечнорастворимых или мшанок. В эусоциальных системах матрикс включает не только материальную (муравейник и другие постройки), но и нематериальную составляющую в виде социальных норм. Нематериальная компонента матрикса важна в стаях рыб и преобладает в эгалитарных структурах приматов как цементирующий социум “костяк” правил поведения особей.

Правила поведения, как мы видели на примерах стай рыб и муравьиного социума, можно моделировать путём создания соответствующих *алгоритмов*. Сравнительно простые алгоритмы, например, перечень правил поведения элемента по отношению к ближайшим соседям, часто достаточно адекватно описывают сложное поведение целой сети и проходящее в ней структурообразование. Всё это открывает исследовательские перспективы для модельных исследований поведения разнообразных биосистем.

Не является исключением и вид *Homo sapiens*. Индивиды, скажем, пешеходы при угрожающих жизни ситуациях, могут следовать достаточно примитивным правилам поведения, напоминающим алгоритмы поведения рыб в стае, например: 1) поиск кратчайшего пути к безопасному месту; 2) избегание столкновений с соседями; 3) движение в том же направлении, что и другие (Helbing et al., 2000). Получается достаточно сложное результирующее поведение толпы.

Алгоритмизация особенно характерна для исследований по нейронным сетям и для разработок по созданию искусственных аналогов нейронных сетей. Можно сказать, однако, что и другие варианты сетевых структур в биосистемах в той или иной мере “*нейроподобны*”, так как обладают многими характеристиками, детально изученными в приложении к нейронным сетям, такими, как параллельная обработка информации многими элементами сети, ассоциативность (создание “порядка на базе хаоса”), повышенная надёжность из-за дублирующих связей элементов.

Остановимся здесь также на такой характеристике сетевых структур как автомодельность (фрактальность) – структурное подобие частей и целого, отраженное в табл. 2. Лежащий в основе такого подобия принцип прост у плоских сетей – “*плоская сеть, построенная из плоских сетей*” и у нейронных и эгалитарных (“обезьяньих”) объёмных сетей – “*объёмная сеть из объёмных сетей*”. У эусоциальных структур фрактальность задана сравнительно сложным принципом “че-

респолосицы” – “сеть из иерархий, построенных из сетей, состоящих из иерархий”.

Итак, понятие “сетевые структуры” не только приложимо к описанию биосистем, но и “обрастает” после погружения в биологический материал новыми эмпирическими и концептуальными знаниями, которые могут оказаться полезными не только для биологии, но и для всей системы наук о человеке и обществе. Использование методологии естественнонаучных исследований не может не повысить точность анализа процессов, протекающих в сетевых структурах различной природы. Информация о вариантах сетевых структур в живой природе может быть использована при создании сетевых социально-технологических проектов с различными целями – от повышения эффективности процесса образования до реформирования политических структур.

Объем настоящей статьи не дал нам возможности рассмотреть другие сетевые структуры в биосистемах, в частности 1) сети на надпопуляционных уровнях – на уровнях биоценозов, экосистем, биосферы в целом; 2) внутриклеточные сети, в том числе метаболические и генетические сетевые структуры. Так, “... генные регуляторные сети включают большое число генов, кодирующих факторы транскрипции, лиганды и рецепторы межклеточной сигнализации и последовательности, контролирующей экспрессию каждого из этих генов” (Исаева, 2012, с. 150)”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акайзин Е.О., Воскун С.Е., Панова Л.А., Смирнов С.Г., 1990. Гетерогенность популяции *Escherichia coli* в процессе индуцированного автолиза // Микробиология. Т. 59. № 2. С. 283–288.
- Беклемишев В.Н., 1950. К проблеме индивидуального в биологии. Колонии у двусторонне-симметричных животных // Успехи соврем. биологии. Т. 29. № 1. С. 91–120.
- Биологический энциклопедический словарь, 1989 / Под ред. Гилярова М.С. М.: Сов. энциклопедия. С. 182.
- Ботвинко И.В., 1985. Экзополисахариды бактерий // Успехи микробиологии. Т. 20. С. 79–122.
- Будилова Е.В., Карпенко М.П., Качалова Л.М., Терехин А.Т., 2009а. Блокирование памяти: факты, проблемы, модели // Биофизика. Т. 54. № 2. С. 287–292.
- Будилова Е.В., Карпенко М.П., Качалова Л.М., Терехин А.Т., 2009б. Узнавание и воспроизведение: нейросетевая модель // Биофизика. Т. 54. № 3. С. 500–507.
- Бутовская М.Л., 2002. Биосоциальные предпосылки социально-политической альтернативности // Цивилизационные модели политогенеза / Под ред. Бондаренко Д.М., Коротеева А.П. М.: Центр цивилизационных и региональных исследований. С. 35–57.
- Бутовская М.Л., Файнберг Л.А., 1993. У истоков человеческого общества. М.: Наука. 255 с.
- Васильев Ю.М., 2000. Нормальные и опухолевые клетки // Энциклопедия “Современное естествознание”. М.: Магистр-Пресс. Т. 2. Общая биология. С. 189–194.
- Высоцкий В.В., Заславская П.Л., Машкова А.В., Баулина О.И., 1991. Полиморфизм как закономерность развития популяций прокариотных организмов // Биол. науки. № 12. С. 5–17.
- Герасимов В.В., Дарков А.А., 1984. Принципы организации в стаях рыб // Системные принципы и эволюционные подходы в изучении популяций. Пушино: НЦБИ. С. 143–158.
- Голдберг Э., 2003. Управляющий мозг. Лобные доли, лидерство и цивилизация. М.: Смысл. 335 с.
- Дерягина М.А., Бутовская М.Л., 2004. Систематика и поведение приматов. М.: Энциклопедия российских деревень. 272 с.
- Длусский Г.М., 1984. Принципы организации семьи у общественных насекомых // Поведение насекомых. М.: Наука. С. 3–25.
- Догель В.А., 2009. Зоология беспозвоночных. М.: Альянс. 606 с.
- Докинз Р., 1993. Эгоистичный ген. М.: Мир. 318 с.
- Дубынин В.А., Каменский А.А., Сатин М.Р., Сивоглазов В.Н., 2003. Регуляторные системы организма человека. М.: Дрофа. 368 с.
- Дьюсбери Д., 1981. Поведение животных. Сравнительные аспекты. М.: Мир. 480 с.
- Еленкин А.А., 1936. Синезелёные водоросли СССР. Общая часть. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 684 с.
- Жужиков Д.П., Шатов К.С., 1984. Структура семьи большого закаспийского термита // Поведение насекомых / Под ред. Мантейфель Б.П., Захарова А.А. М.: Наука. С. 26–45.
- Захаров А.А., 1991. Организация сообществ у муравьев. М.: Наука. 276 с.
- Захаров А.А., 1995. Альянсы рабочих в семье муравьев рода *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) // Успехи соврем. биологии. Т. 115. № 6. С. 459–469.
- Захаров А.А., 2005. Дифференциация функций и доминирование в развитии биосоциальности // Зоол. журн. Т. 84. № 1. С. 38–53.
- Захаров А.А., 2009. Сетевые и иерархические структуры у муравьев // Всерос. науч. конф. “Науки о живом и образование. Фундаментальные проблемы интеграции” / Под ред. Лобаковой Е.С. и др. М.: МАКС Пресс. С. 305–309.
- Захаров А.А., Орлова Т.А., 1984. Поведенческая структура и индивидуальное поведение у муравьев // Поведение насекомых / Под ред. Мантейфель Б.П., Захарова А.А. М.: Наука. С. 43–63.
- Исаева В.В., 2012. Самоорганизация биологических систем // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 144–153.

- Киятков В.Е., 1991. Поведение общественных насекомых. Сер. Биология. № 2. М.: Знание. 62 с.
- Князева Е.Н., Курдюмов С.П., 2007. Синергетика. Нелинейность времени и ландшафты коэволюции. М.: КомКнига. 272 с.
- Корнинг П., 2004. Синергия и эволюция “суперорганизмов”: прошлое, настоящее и будущее // Вызов познанию. Стратегии развития науки на современном этапе / Под ред. Удумян Н.К. М.: Наука. С. 184–221.
- Леонтович А.А., Марфенин Н.Н., 1990. Взаимосвязь основных внутриколониальных процессов при ветвлении у колониальных гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 51. № 3. С. 353–362.
- Марков А., 2009. “Чувство кворума”: принятие коллективных решений в макро- и микромире. Интернет-ресурс: <http://elementy.ru/news/431043>.
- Марфенин Н.Н., 1993. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ. 239 с.
- Марфенин Н.Н., 1999. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биологии. Т. 60. № 1. С. 6–17.
- Марфенин Н.Н., 2002. Нецентрализованная саморегуляция целостности колониальных полипов // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 1. С. 26–39.
- Марфенин Н.Н., 2009. Принципы организации и функционирования сетевой структуры в пределах колонии гидроидов // Всерос. науч. конф. “Науки о живом и образование. Фундаментальные проблемы интеграции” / Под ред. Лобаковой Е.С. и др. М.: МАКС Пресс. С. 317–321.
- Марфенин Н.Н., 2011. Принципы организации и функционирования сетевой структуры в пределах колонии гидроидов // Презентация на заседании Клуба “Биополитика” при МОИП. 48 с.
- Михеев В.Н., 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука. 192 с.
- Николаев Ю.А., Плакунов В.К., 2007. Биопленка – “город микробов” или аналог многоклеточного организма? // Микробиология. Т. 76. № 2. С. 148–163.
- Новгородова Т.А., 2003. Внутривидовое разнообразие моделей поведения муравьев *Formica cunicularia glauca* при трофобиозе // Успехи соврем. биологии. Т. 123. № 3. С. 229–233.
- Олескин А.В., 2007. Биополитика. Политический потенциал современной биологии. М.: Науч. мир. 508 с.
- Олескин А.В., 2009. Биосоциальность одноклеточных (на материале исследований прокариот) // Журн. общ. биологии. Т. 70. № 3. С. 225–238.
- Олескин А.В., 2010. Сетевые, иерархические и (квази)рыночные структуры в биосистемах и человеческом обществе // Философские проблемы биологии и медицины. Вып. 4. М.: Принтберри. С. 80–84.
- Олескин А.В., Кировская Т.А., Ботвинко И.В., Лысак Л.В., 1998. Действие серотонина (5-окситриптамина) на рост и дифференциацию микроорганизмов // Микробиология. Т. 67. № 3. С. 306–311.
- Олескин А.В., Ботвинко И.В., Цавкелова Е.А., 2000. Колониальная организация и межклеточная коммуникация у микроорганизмов // Микробиология. Т. 69. № 3. С. 309–327.
- Олескин А.В., Пивоварова Л.В., Карташова Е.Р., Гусев М.В., 2001. Преподавание биополитики как составная часть школьных программ по биологии // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. № 3. С. 3–13.
- Павлов Д.С., Касумян А.О., 2002. Разнообразие рыб по характеру и способам питания (трофическая классификация рыб). М.: Изд-во МГУ. 50 с.
- Павлов Д.С., Касумян А.О., 2003. Стайное поведение рыб. М.: Изд-во МГУ. 147 с.
- Павлова И.Б., Куликовский А.В., Ботвинко И.В., Джен-темирова К.М., Дроздова Т.И., 1990. Электронно-микроскопическое исследование развития бактерий в колониях. Морфология колоний бактерий // Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. № 12. С. 15–20.
- Радаков Д.В., 1972. Стайность рыб как экологическое явление. М.: Наука. 175 с.
- Резникова Ж.И., Новгородова Т.А., 1998. Распределение ролей и обмен информацией в рабочих группах муравьев // Успехи соврем. биологии. 1998. Т. 118. № 3. С. 345–356.
- Сафронова И.Ю., Ботвинко И.В., 1998. Межклеточный матрикс *Bacillus subtilis* 271: полимерный состав и функции // Микробиология. Т. 67. № 1. С. 55–60.
- Самойлов В.И., Васильев Ю.М., 2009. Механизмы социального поведения тканевых клеток позвоночных: культуральные модели // Журн. общ. биологии. Т. 70. № 3. С. 239–244.
- Смирнов С.Г., 2004. Этология бактерий. Иваново: Иванов. гос. мед. акад. С. 10–20.
- Терехин А.Т., Будилова Е.В., 1995. Сетевые механизмы физиологической регуляции // Успехи физиол. наук. Т. 26. № 1. С. 75–97.
- Цавкелова Е.А., Ботвинко И.В., Кудрин В.С., Олескин А.В., 2000. Детекция нейромедиаторных аминов у микроорганизмов методом высокоэффективной жидкостной хроматографии // ДАН. Т. 372. С. 840–842.
- Чучкевич М.М., 1999. Основы управления сетевыми организациями. М.: Ин-т социологии РАН. 278 с.
- Шапиро Дж.А., 1988. Бактерии как многоклеточные организмы // В мире науки. № 8. С. 46–55.
- Шлегель Г., 1987. Общая микробиология. М.: Мир. 567 с.
- Шовен Р., 1965. От пчелы до гориллы. М.: Мир. 296 с.
- Шпаков А.О., 2009. Сигнальные молекулы бактерий непептидной природы QS-типа // Микробиология. Т. 78. № 2. С. 163–175.



- Alstynne M., van*, 1997. The state of network organizations: a survey in three frameworks. Интернет-ресурс: <http://ccs.mit.edu/papers/CCSWP192/CCSWP192.html>.
- Barnes J.*, 1954. Class and committees in a Norwegian island parish // *Human Relations*. V. 7. P. 39–58.
- Ben-Jacob E.*, 1998. Bacterial wisdom // *Physica A*. V. 249. P. 553–577.
- Ben-Jacob E.*, 2003. Bacterial self-organization: co-enhancement of complexification and adaptability in a dynamic environment // *Philosophical Transactions of the Royal Society Lond. A*. V. 361. P. 1283–1312.
- Ben-Jacob E., Becker I., Shapira Y., Levine H.*, 2004. Bacterial linguistic communication and social intelligence // *Trends Microbiol.* V. 12. №. 8. P. 366–372.
- Bohlhalter S., Fretz C., Weeter B.*, 2002. Hierarchical versus parallel processing in tactile object recognition: a behavioural-neuroanatomical study of perceptive tactile agnosia // *Brain*. V. 125. P. 2537–2548.
- Bonabeau E., Dorigo M., Theraulaz G.*, 2000. Inspiration for optimization from social insect behaviour // *Nature*. V. 406. P. 39–42.
- Börzel T.*, 1998. Organizing Babylon – on the different conceptions of policy networks // *Public Administration*. V. 76. P. 253–273.
- Brandner J.P., Kroos L.*, 1998. Identification of the  $\Omega$  4400 regulatory region, a developmental promoter of *Myxococcus xanthus* // *J. Bacteriol.* V. 180. P. 1995–2002.
- Budrene E.O., Berg H. C.*, 1991. Complex patterns formed by motile cells of *Escherichia coli* // *Nature*. V. 349. P. 630–633.
- Budrene E.O., Berg H.C.*, 2002. Dynamics of formation of symmetrical patterns by chemotactic bacteria // *Nature*. V. 376. P. 49–53.
- Castells M.*, 1996. The rise of the network society. The information age: economy, society and culture. V. I. Cambridge, MA; Oxford, UK: Blackwell. P. 3–16.
- Castells M.*, 2004. Informationalism, networks, and the network society: a theoretical blueprint // *The Network Society: a Cross-Cultural Perspective* / Ed. Castells M. Northampton, MA: Edward Elgar. P. 3–45.
- Chen H., Fink G.R.*, 2006. Feedback control of morphogenesis in fungi by aromatic alcohols // *Genes and Development*. V. 20. P. 1150–1161.
- Corning P.*, 2003. Nature's magic. Synergy in evolution and the fate of humankind. Cambridge (Mass.): Cambridge Univ. Press. 454 p.
- Couzin I.D., Krause J., James R., Ruxton G.D., Franks N.R.*, 2002. Collective memory and spatial sorting in animal groups // *J. Theor. Biol.* V. 218. P. 1–11.
- Croft D.P., James R., Ward A.J.W., Botham M.S., Mawdsley D., Krause J.*, 2005. Assortative interaction and social networks in fish // *Oecologia*. V. 143. №. 2. P. 211–219.
- Dennen J.M.G., van der*, 2011. The biopolitics of primates // *Research in Biopolitics*. V. 9. Biology and Politics. The Cutting Edge / Eds. Peterson S.A., Somit A. UK; North America; Japan, etc.: Emerald Group Publ. Ltd. P. 53–86.
- Dunn C.W.*, 2005. Complex colony-level organization of the deep-sea siphonophore *Bargmannia elongata* (Cnidaria, Hydrozoa) is directionally asymmetric and arises by the subdivision of pro-buds // *Developmental Dynamics*. V. 234. P. 835–845.
- Ellermeier C.D., Hobbs E.C., Gonzalez-Pastor J.E., Losick R.*, 2006. A three-protein signaling pathway governing immunity to a bacterial cannibalism toxin // *Cell*. V. 124. P. 549–559.
- Freeman L.C.*, 2004. The development of social network analysis: a study in the sociology of science. Vancouver: Empirical Press. 208 p.
- Fuqua W.C., Winans S.C., Greenberg E.P.*, 1994. Quorum sensing in bacteria: the LuxR-LuxI family of cell density-responsive transcriptional regulators // *J. Bacteriol.* V. 176. №. 2. P. 269–275.
- Goodall J.*, 1986. The chimpanzees of Gombe: patterns of behavior. Cambridge (MA): Harvard Univ. Press. 673 p.
- Goodall J.*, 1994. Gombe chimpanzee politics // *Primate Politics* / Eds. Schubert G., Masters R.D. N.Y.; L.: Lanham. P. 105–137.
- Harshey R.M.*, 1994. Bees aren't the only ones: swarming in Gram-negative bacteria // *Mol. Microbiol.* V. 16. № 3. P. 389–394.
- Helbing D., Farkas I., Vicsek T.*, 2000. Simulating dynamical features of escape panic // *Nature*. V. 407. P. 487–490.
- Hempel-Schmidt P.*, 1990. Reproductive competition and the evolution of workload in social insects // *American Naturalist*. V. 135. №. 4. P. 501–526.
- Hölldobler B., Wilson E.O.*, 1990. The ants. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press. 732 p.
- Hölldobler B., Wilson E.O.*, 2008. The superorganism: the beauty, elegance, and strangeness of insect societies. N.Y.: W.W. Norton. 576 p.
- Jennings H.*, 1943. Leadership and isolation: A study of personality in interpersonal relations. N.Y.: Longmans. 243 p.
- Kahler M.*, 2009. Networked policies: agencies, power and governance // *Networked Politics: Agency, Power, and Governance* / Ed. Kahler M. San Diego: Univ. California. P. 1–20.
- Kaiser D., Dworkin M.*, 2008. From glycerol to the genome // *Myxobacteria. Multicellularity and Differentiation* / Ed. Whitworth D.E. Washington, DC: ASM Press. P. 6–7.

- Kaplan H.B., Plamann L., 1996. A *Myxococcus xanthus* cell density-sensing system required for multicellular development // FEMS Microbiol. Lett. V. 139. P. 89–95.
- Klausner A., 1988. DNAX keeps a scholar's focus // Biotechnology. V. 6. №4. P. 373–378.
- Krause J., Ruxton G.D., 2002. Living in groups. Oxford; N.Y. et al.: Oxford Univ. Press. 210 p.
- Kroos L., Kuspa A., Kaiser D., 1990. Defects in fruiting body development caused by Tn5 *lac* mutation in *Myxococcus xanthus* // J. Bacteriol. V. 172. P. 484–487.
- Le Hellaye Y., Goossens B., Jamart A., Curtis D.J., 2010. Acquisition of fission-fusion social organization in a chimpanzee (*Pan troglodytes troglodytes*) community released into the wild // Behavioral Ecol. Sociobiol. V. 64. №3. P. 349–360.
- Long T., Tu K.C., Wang Y., Mehta P., Ong N.P., Bassler B.L., Wingreen N.S., 2009. Quantifying the integration of quorum-sensing signals with single-cell resolution // PLoS Biology. V. 7. P. e1000068.
- Makris N.C., Ratalal P., Jagannathan S., Gong Z., Andrews M., Bertsatos I., Godø O.R., Nero R.W., Jech J.M., 2009. Critical population density triggers rapid formation of vast oceanic fish shoals // Science. V. 323. P. 1734–1737.
- Mangelsdorf D.J., Thummel C., Beato M., Herrlich P., Schutz G., Umesono K., Blumberg B., Kastner P., Mark M., Chambon P. et al., 1995. The nuclear receptor superfamily: The second decade // Cell. V. 83. P. 835–839.
- McCulloch W.S., Pitts W.H., 1943. A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity // Bulletin Mathematical Biophysics. V. 5. P. 115–133.
- Meulemann L., 2008. Public management and the metagovernance of hierarchies, networks and markets. Heidelberg: Physica-Verlag. 399 p.
- Mittal N., Budrene E.O., Brenner M.P., Oudenaarden A. van, 2003. Motility of *Escherichia coli* cells in clusters formed by chemotactic aggregation // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. V. 100. P. 13259–13263.
- Moreno J.L., 1932. Applications of the group method to classification. N.Y.: National Committee on Prisons and Prison Labor. P. 10–26.
- Mutzel R., 1995. Introduction. Molecular biology, growth and development of the cellular slime mold *Dictyostelium discoideum* // Experientia. V. 51. № 12. P. 1103–1110.
- Newman M.E.J., 2003. The structure and function of complex networks // SIAM Review. V. 45. № 2. P. 167–256.
- Oleskin A.V., 2012. Biopolitics. The political potential of the life sciences. Hauppauge (N.Y.): Nova Science Publishers. 255 p.
- Oleskin A.V., Masters R.D., 1997. Biopolitics in Russia: history and prospects for the future // Research in Biopolitics. V. 5. P. 279–299.
- Oleskin A.V., Shishov V.I., Malikina K.D., 2010. Symbiotic biofilms and brain neurochemistry. Hauppauge (N.Y.): Nova Science Publishers. 53 p.
- Olson J., 2005. Maybe it is time to rediscover bureaucracy // Working Paper №10. Интернет-ресурс: [http://www.sv.uio.no/arena/english/research/publications/arena-publications/workingpapers/working-papers-2005/wp05\\_10.pdf](http://www.sv.uio.no/arena/english/research/publications/arena-publications/workingpapers/working-papers-2005/wp05_10.pdf).
- Powell W.M., 1990. Neither market nor hierarchy: network forms of organization // Res. Organizational Behavior. V. 12. P. 295–336.
- Rauprich O., Matsushita M., Weijer C.J., Siegert F., Esipor S.E., Shapiro J.A., 1996. Periodic phenomena in *Proteus mirabilis* swarm colony development // J. Bacteriol. V. 178. № 22. P. 6525–6538.
- Shapiro J.A., 1995. The significance of bacterial colony patterns // BioEssays. V. 17. № 7. P. 597–607.
- Sumpter D.J.T., 2006. The principles of collective animal behaviour // Phil. Trans. R. Soc. B. V. 361. P. 5–22.
- Sutherland I.W., 2001. Biofilm polysaccharides: a strong and sticky framework // Microbiology. V. 147. Pt 1. P. 3–9.
- Tetz V.V., Rybalchenko O.V., Savkova G.A., 1990. Ultrastructural features of microbial colony organization // J. Basic. Microbiol. V. 30. P. 597–607.
- Twin Oaks Intentional Community, 2011. Интернет-ресурс: [HTTP://www.twinoaks.org](http://www.twinoaks.org)
- Waal F.B.M., de. 1996. Good-natured. The origins of right and wrong in humans and other animals. Cambridge, MA; L.: Harvard Univ. Press. 296 p.
- Waal F.B.M., de, 1997. Bonobo: the forgotten ape. Berkeley, CA: Univ. California Press. 210 p.
- Waal F.B.M., de, 2006. Primates and philosophers; how morality evolved. Princeton, NJ: Princeton Univ. Books. 209 p.
- Waters C.M., Bassler B.L., 2005. Quorum sensing: cell-to-cell communication in bacteria // Annu. Rev. Cell Dev. Biol. V. 21. P. 319–346.
- Watnick P.I., Kolter R., 2000. Biofilm, city of microbes // J. Bacteriol. V. 18. P. 2675–2679.
- Wey T., Blumstein D.T., Shen W., Jordán F., 2008. Social network analysis of animal behaviour: a promising tool for the study of sociality // Animal Behaviour. V. 75. P. 333–344.
- Wilson E.O., 1971. The insect societies. Cambridge, MA, L.: Harvard Univ. Press. 548 p.

## Network structures in biological systems

A. V. Oleskin

*M.V. Lomonosov Moscow State University  
Biological Faculty, Department of General Ecology  
119991 Moscow, Leninskie Gory  
e-mail: AOleskin@Rambler.ru*

Network structures (networks) that have been extensively studied in the humanities are characterized by cohesion, a lack of a central control unit, and predominantly fractal properties. They are contrasted with structures that contain a single centre (hierarchies) as well as with those whose elements predominantly compete with one another (market-type structures). As far as biological systems are concerned, their network structures can be subdivided into a number of types involving different organizational mechanisms. Network organization is characteristic of various structural levels of biological systems ranging from single cells to integrated societies. These networks can be classified into two main subgroups: (i) flat (leaderless) network structures typical of systems that are composed of uniform elements and represent modular organisms or at least possess manifest integral properties and (ii) three-dimensional, partly hierarchical structures characterized by significant individual and/or intergroup (intercaste) differences between their elements. All network structures include an element that performs structural, protective, and communication-promoting functions. By analogy to cell structures, this element is denoted as the *matrix* of a network structure. The matrix includes a material and an immaterial component. The material component comprises various structures that belong to the whole structure and not to any of its elements *per se*. The immaterial (ideal) component of the matrix includes social norms and rules regulating network elements' behavior. These behavioral rules can be described in terms of algorithms. Algorithmization enables modeling the behavior of various network structures, particularly of neuron networks and their artificial analogs.