

ГОМЕОСТАЗ И САМОПОДОБИЕ  
ДИНАМИКИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

© 2007 г. Ф. В. Кряжимский

Представлено академиком В.Н. Большаковым 26.07.2006 г.

Поступило 10.10.2006 г.

Под гомеостазом следует понимать сохранение стабильности ряда характеристик динамических открытых систем, которые важны (если не необходимы) для самого существования последних. На это, изучая организмы животных, указывал физиолог Кеннон, который ввел термин “гомеостаз” в научный оборот [1]. Однако, после того как в конце 40-х годов XX в. появилась кибернетика [2], все чаще механизмы поддержания гомеостаза стали отождествлять с петлями отрицательных обратных связей. Произошла подмена понятий: регуляцию среды (пусть и внутренней) стали отождествлять с саморегуляцией, а это не одно и то же. Далеко не все характеристики организмов стабильны: относительное постоянство важнейших физико-химических характеристик организма, таких, как уровень кислотности, внутреннее давление, химический состав и др., не отменяет его динамики (роста и развития).

Формально характеристики (атрибуты) гомеостатических систем подразделяются на две группы – некоторые из них должны оставаться постоянными, а другие изменяются. С точки зрения общей теории систем объект (систему), в котором работают механизмы, обеспечивающие гомеостаз, можно представить состоящим из двух неразрывно связанных и взаимозависимых частей (подсистем), одна из которых изменяется, а другая остается неизменной.

В такой системе одна ее часть – подсистема  $X$  – совершает (за счет внешнего источника) работу по обеспечению стационарности второй (стабильной) подсистемы  $E$ . Тогда динамика показателей, характеризующих размерные характеристики (содержащие вещества и/или энергии) системы, описывается как

$$\frac{dX}{dt} = X(A - kR - F),$$

$$\frac{dE}{dt} = FX - RE,$$

где  $A$  – удельная скорость притока энергии и (или) вещества в подсистему  $X$ ,  $R$  – удельная скорость необратимой диссипации энергии в подсистеме  $E$ ,  $F$  – удельные затраты энергии подсистемы  $X$  на стабилизацию подсистемы  $E$ ,  $k$  – произвольный коэффициент. Ясно, что условие стационарности  $E$  соблюдается, когда  $FX = RE$ .

Экологические системы, принадлежащие к разным структурным уровням – от уровня “организм–среда” до биосферы (система “биота–неживая природа”), в целом [3] теперь можно представить как гомеостатические. Так, термин “гомеостаз” прямо вошел в название первой из посвященных биотической регуляции на Земле работы [4]: газовый состав атмосферы, например, не “саморегулируем”, его постоянство поддерживает живая компонента биосферы (биота Земли) за счет внешней (солнечной) энергии.

Гомеостатические механизмы могут проявляться либо в виде отрицательных (“саморегуляция” или “конкуренция элементов системы”), либо положительных (“самоускорение” или “кооперация элементов системы”) обратных связей: оба случая удовлетворяют условию  $F/X = R/E$  [5, 6].

Биологическая система не может быть сколь угодно мала (хотя бы потому, что жизненные процессы – это синтез и распад биологических макромолекул, которые по определению не бесконечно малы), так же как и бесконечно велика.

В таком случае скорость неизбежной диссипации энергии активной живой подсистемой (дыхание), как и скорость ее оттока из нее в концентрированной форме (энергии химических связей отторгаемого вещества) должны складываться как минимум из двух составляющих: имманентных, характеризующих специфику живой подсистемы, и тех, которые определяются действием гомеостатических механизмов.

Ранее нами было показано [6], что в таком случае динамика биологической системы может быть описана уравнением

$$\frac{dX}{dt} = (w_X - v_X X)X - C_X, \quad (1)$$

где  $w_X$  – имманентная составляющая удельной продукции,  $v_X$  – удельная интенсивность той компоненты дыхания, которая определяется работой по поддержанию гомеостаза, а  $C_X$  – определяемая необходимостью направлять энергию на поддержание гомеостаза скорость отторжения вещества.

В свою очередь,  $w_X$  представляет собой разность удельного входящего потока вещества и энергии и соответствующих имманентных составляющих исходящих потоков: дыхания и отторжения [6].

В общем случае параметры уравнения (1) могут зависеть от состояния системы  $X$ . В соответствии с принципом самоподобия [7] и давно известной в биологии всеобщностью аллометрических соотношений [8] наиболее простой и приемлемой формой такой зависимости может быть зависимость вида  $f(X) = kX^{b-1}$ , где  $b$  – аллометрический коэффициент (фрактальная размерность), не обязательно представляющий собой целое число:

$$w = k_1 X^{b-1},$$

$$v = k_2 X^{b-1},$$

$$C = k_3 X^{b-1}.$$

Уравнение (1) в таком случае приобретает вид

$$\frac{dX}{dt} = k_1 X^b - k_2 X^{b+1} - k_3 X^{b-1}, \quad (2)$$

которое можно записать как

$$\frac{dX}{dt} = r_0 X^b \left(1 - \frac{K_1}{X}\right) \left(1 - \frac{X}{K_2}\right), \quad (3)$$

где  $r_0$  – коэффициент, определяющий скорость роста,  $K_1$  – нижнее (неустойчивое) стационарное состояние системы  $X$ ,  $K_2$  – ее верхнее (устойчивое) стационарное состояние. При  $b = 1$  уравнение (2) – это уравнение динамики популяции, в которой существуют внутривидовая конкуренция (при высокой плотности скорость популяционного роста мала при низкой численности из-за более высокой смертности). Такого рода уравнения, описывающие “эффект Олли” [9], были довольно подробно исследованы ранее [10, 11].

Уравнения (1) и (2) исходят из представлений о том, что в гомеостатической системе “активная” подсистема не только обеспечивает собственное развитие, но и поддерживает “пассивную”, “бу-



**Рис. 1.** Близость значений, ожидаемых по уравнению Берталанффи в рекуррентной форме (пунктир), к значениям, полученным при численной реализации модели (3) при величине  $b = 0.5$  (крупные точки). Приведены соответствующие уравнения линейной регрессии (коэффициент регрессии не отличается от 1, а начальная ордината – от 0) и коэффициент детерминации.

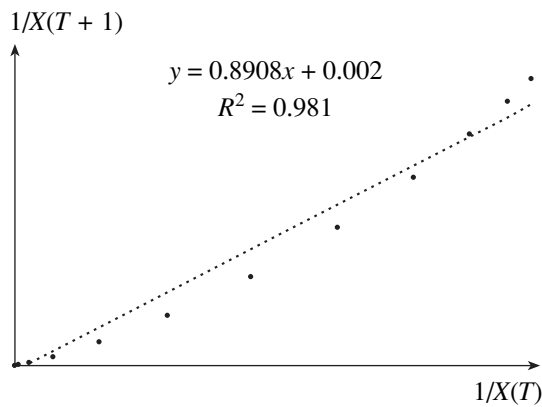
ферную” подсистему в стационарном состоянии. Эти уравнения представляют живые системы любого ранга как имеющие минимум один входящий поток энергии и два исходящих – рассеивание (дыхание) и отток к другим системам (отторжение вещества). Сопоставление их с уравнением (3) позволяет нам убедиться в том, что параметры последнего ( $r_0, K_1, K_2$ ) получают трактовку в терминах потоков вещества и энергии, основанных на фундаментальных естественнонаучных законах (первом–втором началах термодинамики). При этом параметры уравнения (3) не зависят от величины коэффициента  $b$ . Используя соответствующий язык, можно сказать, что они инвариантны относительно фрактальной размерности. Более того, они взаимозависимы: все три могут быть выражены через параметры уравнения (2)

$$K_2 = \frac{1}{2k_2} \left( k_1 - \sqrt{(k_1^2) - 4k_2k_3} \right),$$

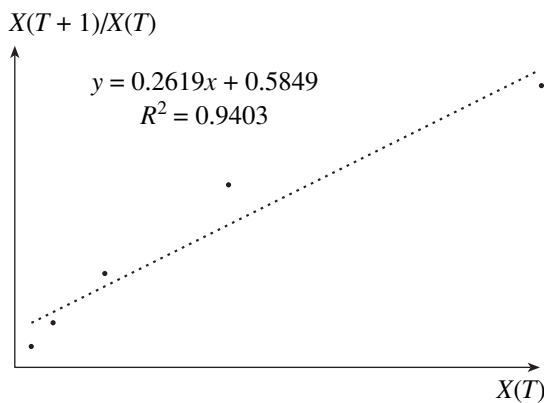
$$K_1 = \frac{1}{2k_2} \left( k_1 + \sqrt{(k_1^2) - 4k_2k_3} \right),$$

$$r_0 = \frac{1}{2} \left( k_1 - \sqrt{(k_1^2) - 4k_2k_3} \right).$$

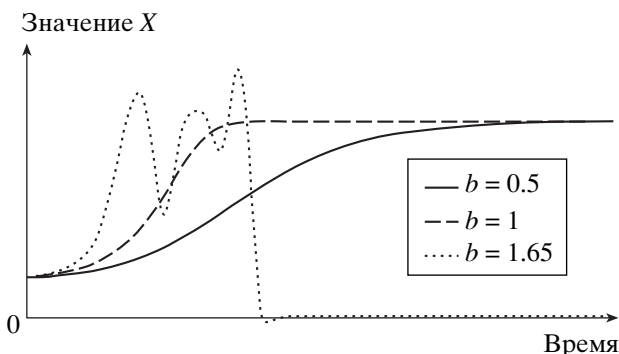
Изменения коэффициента  $b$  определяют относительную скорость приближения растущей системы (при начальном условии  $X_0 > K_1$ ) к дефинитивному размеру  $K_2$ : она увеличивается с ростом  $b$ . При  $b < 1$  скорость роста системы достаточно хорошо (т.е. статистически достоверно) может быть описана каноническим уравнением Берталанффи в рекуррентной форме [12], наи-



**Рис. 2.** Близость значений, ожидаемых по уравнению Ферхюльста–Перла в рекуррентной форме (пунктир), к значениям, полученным при численной реализации модели (3) при величине  $b = 1$  (крупные точки). Обозначения те же, что и на рис. 1.



**Рис. 3.** Близость значений, ожидаемых по уравнению гиперболического роста в рекуррентной форме (пунктир), к значениям, полученным при численной реализации модели (3) для монотонно возрастающей части модельной кривой при величине  $b = 1.5$  (крупные точки). Обозначения те же, что и на рис. 1.



**Рис. 4.** Динамика, предсказываемая моделью (3) при разных значениях  $b$ .

более часто употребляемой при количественном описании роста организмов (рис. 1),

$$\frac{dX}{dt} = \eta X^{2/3} - \kappa X.$$

При  $b = 1$  рост  $X$  статистически достаточно хорошо может быть описан, если за основу построения регрессии взять классическое логистическое уравнение популяционного роста Ферхюльста–Перла в его рекуррентной форме [12] (рис. 2)

$$\frac{dX}{dt} = rX \left( 1 - \frac{X}{K} \right).$$

При значениях  $b > 1$  рост подсистемы  $X$  по крайней мере в начальный период статистически удовлетворительно описывается уравнением гиперболического роста (рис. 3)

$$\frac{dX}{dt} = r_1 X (1 + KX)$$

в той же рекуррентной форме, предусматривающей замену дифференциальных уравнений разностными, что неизбежно при численном моделировании.

Отсюда можно заключить, что фрактальная размерность – коэффициент  $b$  в уравнении (3) характеризует не только структурный уровень организации биологических систем, но и связанную с ним скорость роста. Оказывается, что биологические системы (по крайней мере на первых этапах) растут относительно (с учетом масштабной инвариантности) быстрее, чем входящие в их состав подсистемы.

Использование разностных, а не дифференциальных уравнений при описании динамики биологических объектов представляется оправданным прежде всего благодаря существованию биологических ритмов (циклов), определяющих характерные времена, в течение которых динамические процессы интегрируются на более высоком уровне [14]. Если динамику  $X$  описывать разностными уравнениями, то, когда система растет слишком быстро (значение  $b$  велико, как в последнем случае), при приближении  $X$  к  $K_2$  рост сменяется колебаниями, все более расходящимися с увеличением удельной скорости роста (определяемой при прочих равных условиях значением  $b$ ), как в свое время показал Мэй [13]. В какой-то момент (когда  $X$  станет меньше критического значения  $K_1$ ) “слишком быстро растущая” система неминуемо вырождается (рис. 4). Чем быстрее рост (и выше уровень организации системы), тем больше возможность того, что он сменится стремительным спадом.

Работа выполнена при поддержке Президиума РАН (проект 3.8 программы П16), Роснауки (грант 2006–РИ–112.0/337) и РФФИ (грант 05–04–48939).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Cannon W.B. The Wisdom of the Body. N. Y.: Norton, 1939.
2. Wiener N. Cybernetics. N.Y.: Wiley, 1948.
3. Bolshakov V.N., Kryazhimskii F.V. Our Fragile World. Challenges and Opportunities for Sustainable Development. Oxford: EOLSS Publ., 2001. V. 2. P. 1313–1326.
4. Lovelock J.E., Margulis L. // Tellus. 1973. V. 26. P. 1–10.
5. Кряжимский Ф.В. // Экология. 1999. № 2. С. 114–115.
6. Кряжимский Ф.В. // Вест. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. В. 1 (9). С. 99–112.
7. Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы. М.: Ин-т компьютер. исследований, 2001.
8. Huxley J. Problems of relative growth. L.: Oxford Univ. Press, 1932.
9. Allee W.C., Emerson A.E., Parko O. et al. Principles in Animal Ecology. Philadelphia: Saunders, 1949.
10. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985.
11. Courchamp F., Grenfell B., Clutton-Brock T. // Proc. Roy. Soc. London. В. 1999. V. 266. P. 557–563.
12. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976.
13. May R.M. // J. Theor. Biol. 1975. V. 51. № 2. P. 511–524.
14. Ашофф Ю. Биологические ритмы. М.: Мир, 1981. Т. 1. С. 12–21.