

Основы системной методологии исследований устойчивого развития

Ю. А. Ростопшин

Институт системного анализа РАН

В исследованиях устойчивого развития существует несколько важных проблем, порождаемых отсутствием единой методологии системного представления современной биосферы — среды обитания и области практической деятельности человека.

Первая категория проблем возникает при определении системы (вербальной, а затем и математической модели), используемой в качестве инструмента исследования. Причиной их возникновения является в недостаточной мере аргументированное «наследование» методологий, присущих множеству современных отраслей науки. Особенно ярко проявляется указанное обстоятельство при рассмотрении «природно-экономических» объектов. Итогом традиционного подхода является методологическая разобщенность, трудности, а зачастую и невозможность согласования экологических и социально-экономических моделей. В настоящее время имеются неплохие предпосылки снятия указанных трудностей с использованием получивших серьезный уровень развития общей теории систем, методологии системного подхода, биофизических методов моделирования, методов современной математической экологии. Базирующиеся на теории открытых неравновесных систем общесистемные методологические принципы применимы не только к моделированию «чисто природных» объектов. Представляется, что и в исследованиях объектов окружающей среды, относимых к категории социально-экономических, их использование является не только оправданным, но и необходимым [1].

Ко второй категории трудностей модельных исследований устойчивого развития относятся трудности, обусловленные отсутствием эффективных методов использования математических моделей «больших систем». Поскольку математика пока не располагает законченным аппаратом исследования динамических свойств «больших систем», на первый план при их изучении выдвигается обоснование возможности применения существую-

щих методов. Проблема упрощения систем, включения в рассмотрение существенных переменных получила конструктивное решение в основанных на теореме А. Н. Тихонова [2] методах редукции математических моделей — систем кинетических уравнений. Представляется, что использование формальных методов редукции математических моделей может внести существенный вклад в упрощение и повышение адекватности моделей природно-экономических объектов современной биосферы.

1. Теоретико-методологические основания системного подхода

Основная задача системно-модельных представлений состоит в достижении структурно-функционального соответствия моделей исследуемым объектам. Реальному объекту может соответствовать множество моделей, структура которых определяется задачей исследования, т. е., в конечном счете, субъективно. Для не слишком сложных объектов, с достаточно простой или детально изученной структурой, с четко определенными функциями, субъективизм их представления в виде систем, а, следовательно, и их модельного описания проявляется в минимальной степени. Это, например, характерно для искусственно созданных человеком объектов, с заранее планируемыми функциями и проектируемыми для их реализации структурами. Однако по мере усложнения задач исследований и распространения их на механизмы, определяющие динамические свойства природно-экономических объектов стала ощущаться настоятельная необходимость введения ограничений на степень проявлений субъективизма, в определении объектов рассмотрения в качестве систем — моделей, отражающих их свойства.

Кардинальным моментом системного подхода является представление рассматриваемого объекта в качестве системы. Определенно можно утверждать, что мы пока не имеем однозначного, общепринятого определения термина — система. В связи с этим имеет смысл остановиться на том, что будет подразумеваться под этим понятием в дальнейшем изложении.

Одно из наиболее общих определений понятия «система» принадлежит Л. фон Берталанффи [3]: «Принято считать, что „система“ является моделью общего характера, т. е. концептуальным аналогом некоторых универсальных свойств наблюдаемых объектов. Система может быть определена как совокупность элементов, находящихся в **определенных** отношениях друг с другом и со средой». «Если считать, что предметом рассмотрения является не „физическая реальность“ per se, а всего только наше ее знание, то мы должны сделать вывод, что любое структурное описание физической реальности есть только содержание знания. И, следовательно, любое структурное описание, которое достигает «полного описания» эле-

ментов и отношений, не поддающихся дальнейшему анализу, может быть идентифицировано с самой «реальностью».

Важно, таким образом, отметить, что *система это — модель, концептуальный аналог, определенным образом представленная совокупность знаний об интересующих исследователя свойствах рассматриваемого объекта.*

Для исследования объектов окружающего нас мира наибольший интерес представляют их динамические свойства. Особый же интерес представляют объекты, обладающие эволюционными свойствами самоорганизации. Традиционно изучением таких объектов занимается биофизика и кибернетика, внесшие существенный вклад в развитие общего системного подхода. В определенном смысле кибернетика может рассматриваться как специальный раздел системного подхода к исследованию динамических объектов. Очевидно, что биосфера и входящие в нее элементы относятся к этому классу объектов. В связи с этим несомненный интерес представляет кибернетическое определение понятия «система».

Требования, которым должна удовлетворять формальная процедура представления в качестве системы совокупности знаний о реально существующем объекте можно сформулировать в следующем виде [4].

Во-первых, поскольку система — это совокупность знаний о реально существующем объекте следует, прежде всего, осуществить четкое выделение самого объекта рассмотрения и определить цель рассмотрения ¹.

Во-вторых, следует привлечь к рассмотрению взаимоотношения изучаемого объекта с внешним миром (окружающей средой), установить в соответствии с целью исследования его функцию в совокупности (системе) объектов окружающего мира. При этом учету подлежат потоки вещества, энергии и информации, входящие в рассматриваемый объект и выходящие из него.

¹ И уже здесь последовательное и аргументированное осуществление процедуры выбора, установления границ выделяемого объекта напоминает нам об относительности воспринимаемых нами ощущений о дискретности окружающего мира. Л. фон Бергаланфи писал по этому поводу [1]: «Мы можем считать «объектами» сущности, данные нам в восприятии, поскольку они (по нашему восприятию) дискретны в пространстве и времени. Не вызывает сомнения, скажем, что камень, автомобиль, животное и звезда (а в более широком смысле и атом, молекула, планетная система) «реальны» и существуют независимо от наблюдателя. Восприятие, однако, ненадежный ориентир. Пространственные границы даже у того, что кажется очевидным объектом или «вещью», оказываются очень часто неуловимыми. Из кристалла, валентности как бы высовываются в окружающее пространство; так же расплывчаты границы клетки или организма, которые сохраняют свою сущность только путем приобретения и выделения молекул, и трудно даже сказать, что относится, и что не относится к «живой системе». В предельном случае все границы можно определить скорее как динамические (условно установленные), нежели как пространственные (пространственно детерминированные)».

В-третьих, следует осуществить расчленение объекта на компоненты, которые могут быть использованы (по мнению исследователя) в качестве элементов структуры, характеризующих состояние объекта.

Выделяемые элементы рассматриваемых объектов в соответствии с принципами системного подхода должны сами быть определены как системы. Это означает, что как сам изучаемый объект, так и его компоненты должны быть представлены в качестве систем. Следовательно, процесс «дробления» при определении рассматриваемого объекта в качестве системы — логически бесконечен. Также бесконечен, впрочем, и процесс «укрупнения», так как в соответствии с приведенными требованиями исследуемая система должна быть включена в качестве подсистемы в большую систему, поскольку, вообще говоря, любой рассматриваемый нами объект является лишь частью окружающего нас мира.

На практике процесс «дробления» следует, вероятно, ограничить достижением такого уровня структурной иерархии, компоненты которого можно считать «элементарными блоками». Уровень этот может меняться в зависимости от задач исследования. При этом в качестве одного из критериев «элементарности» может служить возможность допустимого в рамках поставленной задачи (имитационного — основанного на теоретических обобщениях экспериментальных исследований) описания функций таких блоков.

Процесс укрупнения логично ограничить достижением уровня, на котором рассматриваемая система может считаться относительно автономной (например, по принятому допущению несущественности влияния объекта на окружающую среду (выходные воздействия), отсутствию обратной связи «объект — окружающая среда»).

Стремление включить в рассмотрение как можно большее количество протекающих в рассматриваемом объекте процессов, обусловленное понятным желанием по возможности не упустить существенные переменные, приводит к тому, что в итоге получаются слабо обзримые системы, мало пригодные как для логического анализа, так и для анализа методами математического моделирования.

И действительно с формальных позиций возможным является представление любого процесса или объекта окружающего нас мира с любой доступной для наблюдения степенью детальности в виде математической модели общего вида:

$$\frac{\partial x_i}{\partial t} = f_i(x_1, \dots, x_n) + D_i(x_1, \dots, x_n)\Delta x_i, \quad (i = 1, 2, \dots, n). \quad (1.1)$$

В модели (1):

- x_i — динамические переменные, имеющие смысл концентраций взаимодействующих в некотором объеме V компонентов рассматриваемого объекта;

- f_i — нелинейные функции динамических переменных x_i и времени t , описывающие образование, приток и отток из рассматриваемого объема (объекта) соответствующих компонентов;
- Δx_i — лапласиан — сумма вторых производных переменных x_i по пространственным координатам;
- D_i — некоторые аналоги коэффициентов диффузии.

В предположении отсутствия пространственного различия концентраций взаимодействующих компонентов рассматриваются точечные модели, описываемые системой обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_1, \dots, x_n, t), \quad (i = 1, 2, \dots, n). \quad (1.2)$$

И, наконец, в предположении постоянства внешних условий получается автономная модель рассматриваемого объекта:

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_1, \dots, x_n), \quad (i = 1, 2, \dots, n). \quad (1.3)$$

Однако следует признать, что такого общего вида модели являются фактически бессодержательными и возникает необходимость в процедурах (желательно формализованных) их упрощения до вида, включающего существенные для целей исследования объекта рассмотрения переменные.

Сущность системного подхода при математическом моделировании исследуемых объектов состоит в установлении явного вида правых частей системы уравнений (1.3). Важную роль при этом играет формальная процедура определения системы. В результате последовательного применения этой процедуры устанавливается иерархическая структура системы; для каждого уровня структурной иерархии определяется его функция в составе более высокого уровня иерархии и тем самым определяются существенные для описания реализуемой функции переменные системы. И здесь, по-видимому, следует сосредоточить внимание на роли объекта рассматриваемого уровня структурной иерархии в составе объекта более высокого уровня. Учету подлежат при этом механизмы и процессы, имеющие отношение к синтезу функции объекта, включающего рассматриваемый объект в качестве составляющего элемента. Следовательно, определение рассматриваемого объекта в качестве системы с формальной точки зрения можно рассматривать как процедуру упрощения обобщенной модели (1.3), как один из этапов выделения существенных переменных систем. Однако обычно на этом проблема исследования динамики системы не заканчивается. Полученные таким образом модели требуют дальнейшего разви-

тия специальных методов их исследования. Какие проблемы здесь являются актуальными?

Современная математика располагает эффективными методами исследования общего вида моделей, представимых уравнениями типа (1.3) для двух крайних случаев.

В первом — (при числе переменных состояния $n < 3$) хорошо работает аппарат качественной теории дифференциальных уравнений.

Во втором — (для исследования систем с очень большим числом переменных) успешно может применяться аппарат статистической физики.

Экологические системы представляют собой промежуточный вариант так называемых «больших систем». Для их исследования пока нет сложившегося математического аппарата. В связи с этим в современных исследованиях экологических систем реализуются два подхода, использующих аппарат качественной теории дифференциальных уравнений и имитационные модели, учитывающие все доступные наблюдению переменные объекта исследования. В результате математическая экология в настоящее время оказалась перед выбором. Развивавшиеся на ее первом этапе модели, описывающие качественное поведение природных объектов, ныне утратили первоначальную популярность как чрезмерно упрощенные. Все большее распространение получают попытки построения «точных» моделей. При этом исходят из того, что, чем больше особенностей изучаемого объекта находит отражение в модели, тем модель лучше. Но обычно упускают из виду то, что с ростом сложности модели возрастает число ее «логических степеней свободы». А это увеличивает трудности верификации модели и снижает уверенность в ее правильности при удовлетворительном результате моделирования, поскольку «точная модель» описывает частные ситуации и результаты, более того, могут явиться следствием взаимной компенсации ошибок.

Вероятно, не следует придавать слишком большого значения преубежденному отношению некоторых экологов экспериментаторов к упрощениям. У. Эшби по этому поводу писал [5]: «Если изучать „взаимодействия“ в самом общем виде и дать предварительную количественную оценку величин, с которыми придется оперировать, то часто обнаруживается, что эти величины очень велики. В наши дни упрощения часто используют с оговорками, из опасения, что упрощения могут квалифицировать как сверхупрощения, хотя никому не ясно, когда упрощение переходит в сверхупрощение».

Это замечание четко характеризует существо проблемы. Действительно, ведь любая даже самая детальная модель может формально трактоваться как упрощение. Проблема упрощения и сверхупрощения тесно связана с проблемой адекватности модели. В свою очередь суждение об адекват-

ности может быть вынесено лишь на основе установления соответствия динамических свойств, описываемых моделью, динамическим свойствам изучаемого объекта, что, к сожалению, далеко не всегда возможно оценить количественно.

Поскольку математика пока не располагает специальными методами исследования динамических свойств «больших систем», на первый план при их изучении выдвигается обоснование возможности применения существующих методов. И надо отметить, что в этом направлении имеется существенный прогресс, связанный в первую очередь с развитием физических моделей биосферных процессов, физической трактовкой проблем возникновения и эволюции объектов современной биосферы.

Проблема упрощения систем, включения в рассмотрение существенных переменных получила конструктивное формальное решение в основанных на теореме А. Н. Тихонова методах редукции математических моделей [2, 5–7].

Предположим, что после осуществления описанной выше формальной процедуры представления в качестве системы объекта исследования его общего вида модель (1.3) получила следующее представление:

$$\varepsilon \frac{dx_p}{dt} = f_p(x_1, \dots, x_r, x_{r+1}, \dots, x_n), \quad p = 1, 2, \dots, r; \quad (1.4')$$

$$\frac{dx_q}{dt} = f_q(x_1, \dots, x_r, x_{r+1}, \dots, x_n), \quad q = r + 1, \dots, n. \quad (1.4'')$$

Где: (1.4') — «быстрая» — присоединенная; (1.4'') — «медленная» — вырожденная система, $\varepsilon \ll 1$ — малый параметр.

В соответствии с теоремой Тихонова при $\varepsilon \rightarrow 0$ решение системы (1.3) стремится к решению вырожденной системы (4'') если выполняются следующие условия.

1. Решение $\bar{x}_1 = \varphi_1(x_1, \dots, x_n), \dots, \bar{x}_r = \varphi_r(x_1, \dots, x_n)$ является изолированным корнем алгебраической системы $f_p(x_1, \dots, x_r, x_{r+1}, \dots, x_n) = 0, p = 1, 2, \dots, r$ (т. е., в ε его окрестности других корней не имеется).
2. Решение $\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_r$ — устойчивая изолированная особая точка присоединенной системы для всех значений $x_{r+1}, x_{r+2}, \dots, x_n$.
3. Начальные значения $x_1^0, x_2^0, \dots, x_r^0$ находятся в области влияния устойчивой особой точки присоединенной системы.
4. Решения полной и присоединенной системы единственны, а правые части уравнений непрерывны.

Отмечая, что перечисленные условия для процессов, протекающих в биосферных объектах выполняются, подчеркнем, что в рассматриваемом случае все начальные условия «быстрой» присоединенной системы оказываются «излишними» для получения решения вырожденной (1.4'), а, следовательно, и полной (1.3) систем. Введение такого рода временного иерархического разбиения, позволяет провести эффективную формализованную процедуру снижения размерности системы.

И действительно, поскольку справедливо $T_p \ll T_q$ (где: $T_p = \varepsilon$, $T_q = 1$) характерные времена процессов, описываемых системами (1.4') и (1.4''), переменные x_p системы (1.4') будут достигать стационарных значений при практически постоянных (например, начальных) значениях x_q . Это в свою очередь означает что за время порядка T_p начальные значения переменных системы (1.4'') существенно не меняются, и можно эти переменные состояния считать постоянными величинами. Используя это условие, можно снизить порядок рассматриваемой системы дифференциальных уравнений (1.3) до $(n - r)$.

Приведенная выше процедура снижения размерности исходной системы может быть рекурсивно применена и в общем случае, когда исходная система представима в виде нескольких кластеров подсистем уравнений с множителями $\varepsilon^{k_1}, \varepsilon^{k_2}, \dots, \varepsilon, 1$, причем $k_1, k_2, \dots, 1, 0$ — целые и такие, что $k_1 > k_2 > \dots > 1$.

Использование описанных выше формальных процедур представления объектов современной биосферы в виде систем со структурно-временной организацией позволяет в существенной степени снизить остроту проблем проявления субъективизма и «проклятия размерности» в использовании математических методов исследования их динамических свойств. Основанные на временной иерархии процедуры редукции моделей показали высокую степень конструктивности. Для большинства задач моделирования биологических объектов удастся получить модели, допускающие применение аппарата качественных исследований [5–7].

2. Объект исследований в проблеме устойчивого развития

Для нынешней биосферы возможны самые разнообразные постановки задач исследований устойчивого развития. Они могут ставиться практически для любой ее части, выделенной условными границами. В выбранном таким образом объекте исследования могут оказаться как биологические объекты — организмы различных видов, так и созданные человеком объекты техносферы. Поскольку в принципе для любых мыслимых объектов

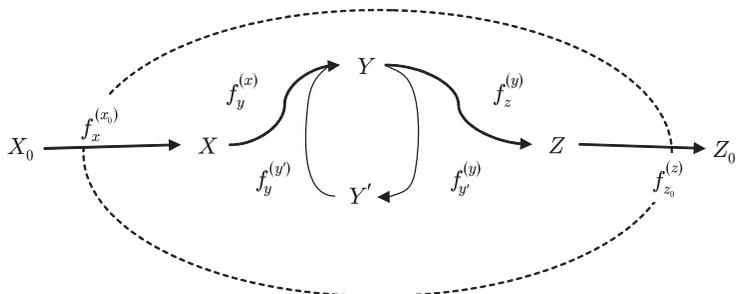


Рис. 1. Общая схема модели объекта, рассматриваемого в качестве открытой неравновесной термодинамической системы

справедливым является их представление в качестве открытых термодинамических систем, постольку единственным ограничением произвола их выделения в качестве объектов исследования является возможность учета вещественно-энергетического обмена с окружающей средой. В частности, возможным является выделение объектов исследования в соответствии с принятой иерархической организацией биологических структур: клетка, ткань, орган, организм, популяция, сообщество, биоценоз; а для объектов техносферы: производственная единица, цех, завод, отрасль и т. д. Для определенных таким образом объектов исследования справедливо их представление в виде модели, отвечающей схеме открытой неравновесной термодинамической системы (см. рис. 1).

На схеме (рис. 1):

- X_0 — вектор содержания субстратов (ресурсов) во внешней по отношению к рассматриваемому объекту среде;
- X — вектор содержания субстратов (ресурсов) во внутренней среде рассматриваемого объекта;
- Y, Y' — векторы переменных структуры рассматриваемого объекта;
- Z — вектор содержания продуктов функционирования объекта в его внутренней среде;
- Z_0 — вектор содержания продуктов функционирования объекта во внешней по отношению к нему среде;
- f — векторы вещественно-энергетических и информационных потоков между принятыми к рассмотрению компонентами структуры, внутренней и внешней средами.

Следовательно, нет особых проблем выполнения первого требования системного подхода. Полученные в соответствии с принятой в системном

подходе схемой выделения модели макросистем, довольно широко и успешно используются в современных исследованиях. Причем синтез моделей макросистем осуществляется на основе моделей структурных элементов рассматриваемого объекта — микросистем, наличие знаний о которых позволяет дать количественное описание их динамических свойств [8].

Предусматриваемое методологией системного подхода определение цели исследования органически связано с выделением объекта исследования. Фактически цель исследования формируется интересом исследователя к определенным свойствам объектам. Очевидно, что здесь возможны самые различные субъективные постановки, характерные для отраслевых подходов и порождающие методологическую разобщенность исследований. Снятие остроты проявлений субъективизма возможно с использованием определения функции объекта, при его рассмотрении в качестве элемента системы более высокого уровня структурной иерархии.

3. Гипотезы и модели эволюции биосферы

В исследованиях динамических свойств объектов современной биосферы нам приходится иметь дело с объектами, сформировавшимися в процессе возникновения и эволюции самоорганизации материи. Это в полной мере относится как объектам биоорганической природы, так и объектам техносферы. И те и другие являются продуктами естественного эволюционного процесса. Возникновение и развитие самоорганизации следует рассматривать в контексте возникновения и развития объектов, обладающих свойствами открытых неравновесных систем. Важнейшей особенностью этих систем является наличие механизмов, обеспечивающих стационарное, далекое от термодинамического равновесия состояние с использованием энергии, получаемой из окружающей среды. В связи с этим рассмотрение вопросов возникновения и эволюции биоорганической организации представляется необходимым для установления функции объектов современной биосферы.

3.1. Эволюция доиндустриальной биосферы

Современная биосфера является продуктом эволюции материального мира планеты Земля находящейся в энергетическом потоке солнечного излучения. «Судьба» солнечной энергии, достигающей биосферы, определяется свойствами составляющих ее компонентов (атмосферы, водной среды, твердой поверхности и совокупности живых организмов). В каждом из компонентов происходит трансформация энергии солнечного излучения, а сама биосфера представляет собой общепланетарный механизм, трансформирующего энергию солнечного излучения в новые разнообразные формы земной энергии (см. рис. 2).

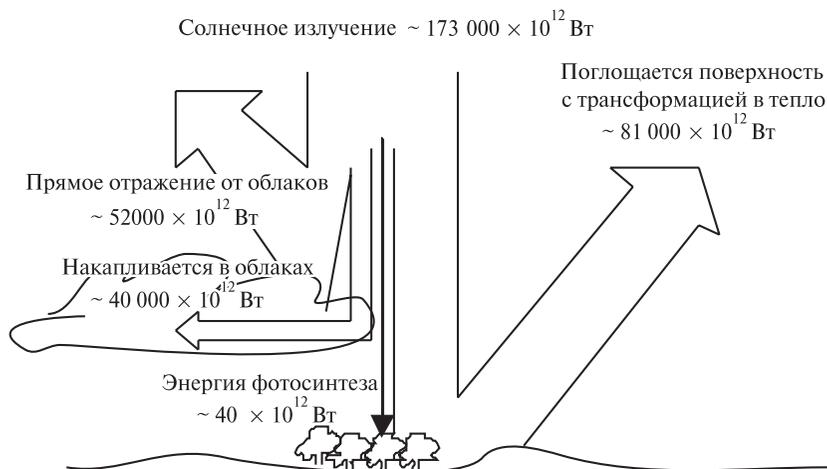


Рис. 2. Распределение падающего на Землю потока солнечной энергии

Инфракрасная часть спектра — солнечное тепло — трансформируется во всех абиотических компонентах биосферы. Ее проявлением служат движения масс воздуха (ветры) в атмосфере; воды в гидросфере и между литосферой, гидросферой и атмосферой; испарения, образования облаков, течения рек, разрушения скал; работа снежных и дождевых осадков и т. д. Энергия инфракрасной части спектра солнечного излучения приводит в действие механизмы абиотического круговорота вещества и энергии в биосфере. Под ее воздействием в косных компонентах возникает и протекает множество процессов, определяющих природно-климатический режим планеты.

Абиотический круговорот материи и энергии, охватывающий поверхностные компоненты планеты Земля (литосферу, гидросферу и атмосферу)

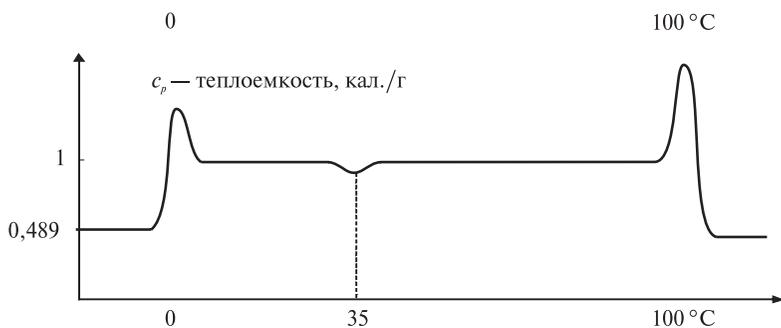


Рис. 3. Термодинамические свойства воды

обеспечил длительное существование относительно стабильных неравновесных физико-химических условий, используя для их поддержания поступающий на Землю поток солнечной энергии. Ключевую роль при этом играло наличие условий существования на Земле жидкой фазы воды.

Уникальные, определяемые спецификой фазовых переходов термодинамические свойства воды (теплоемкость жидкой фазы воды более чем вдвое выше, чем твердой и газообразной и в интервале температур 0–100 °С почти не зависит от температуры (рис. 3) являются основой термодинамического гомеостаза в области, получившей название биосферы [9].

Реализуемый в первичной биосфере абиотический круговорот, определяющий климатический режим планеты, можно считать первичным механизмом, обеспечивающим гомеостатические ее свойства. Образование абиотического круговорота может с полным правом рассматриваться в качестве естественного этапа² эволюции материи на нашей планете, одним из ранних проявлений феномена «жизнь», основным свойством которой является способность проявлять и развивать сохранительные реакции, обеспечивающие поддержание неравновесного стационарного состояния. Саму же Землю, даже, несмотря на первоначальное отсутствие в ее составе сложных органических соединений, можно отнести, по меньшей мере, к разряду предшественников «живых организмов».

Современные представления о происхождении «живых» компонентов биосферы базируются на теории абиогенного возникновения «жизни» в результате эволюции первичной атмосферы [10]. На предбиологическом этапе эволюции поверхностная часть Земли (будущая биосфера) состояла из твердых скальных образований, лишенных биологических образований океана и состоящей из паров воды, метана, аммиака и водорода атмосферы. Под воздействием энергии ультрафиолетового излучения Солнца, грозных разрядов в атмосфере и высоких температур в районах повышенной вулканической деятельности в атмосфере образовывались простейшие органические вещества — аминокислоты. Проникновение этих веществ в воду, предохраняло их от распада на исходные ингредиенты, приводило к наращиванию их концентраций в воде.

Таким образом, первоначальный абиотический круговорот (обмен минеральными веществами, химическими элементами и соединениями, изменения агрегатного состояния) между атмосферой и водной средой, фактически являющийся «колыбелью» рождения органической основы предбиологических образований, обогатился обменом простейшими органическими соединениями. Важно отметить, что *включение в абиотический круговорот богатых свободной энергией простейших органических соединений привело к росту эргонакопительного потенциала биосферы.*

² Разбиение на этапы и стадии, как и любая другая классификация, является сугубо условным.

Наличие в водной среде простейших аминокислот стало предпосылкой образования макромолекул (протеиноидов). Не исключена возможность того, что уже на этой стадии мог осуществляться отбор макромолекул с определенными, «ценными» для предшественников «живых систем» информационными свойствами. Допустимость такой стадии означает допустимость предположения химической эволюции информационных и каталитических свойств протеиноидов, возникновения единого генетического кода, перехода от химической эволюции к эволюции биологической [10].

Возможно, что развитие различных уровней структурной организации живой материи шло по пути снижения зависимости биологических объектов от окружающей среды. На каждом уровне структурно-функциональной организации закреплялись механизмы, целенаправленно влияющие на материально-энергетический обмен между организмами, а точнее, между внутри организменной и окружающей средами; между популяциями (внутри популяционной средой) и окружающим миром; между сообществами (ареалами обитания) и их окружением.

Специализация позволила целенаправленно реагировать на изменения в окружающей среде, снижая зависимость от нее состояния внутренней среды и расширяя тем самым возможности выживания.³

Важным в приведенной схеме является то, что:

- ныне наблюдаемая «биохимическая кухня» сформировалась на клеточном (а возможно, уже и ранее) уровне;
- специализированные клеточные объединения стали исходным материалом «конструирования» многоклеточных организмов;
- вся совокупность образований органической материи биосферы представляет собой результат естественного развития присущего биосфере свойства аккумуляции солнечной энергии, а сами эти образования являются элементами структуры общего механизма, реализующего это свойство.

Для рассмотренных выше компонентов биосферы можно дать обобщенное определение функции, принимая в качестве таковой использование получаемой из окружающей среды энергии для производства разного вида биохимических работ, обеспечивающих биологическим объектам самосохранение. Возможным также является определение в качестве цели их эволюционного совершенствования рост аккумуляционной способности

³ Обращаясь к механизмам биологической специализации, следует особо отметить следующий момент. Реализация функций специализации живой материи требует определенных энерготрат и, естественно, в ущерб воспроизводству живой материи. Эта обстоятельство указывает на наличие объективно существующего ограничения возможностей развития биологической специализации и количественно определяет пределы устойчивости биологических объектов к «внешним» возмущениям.

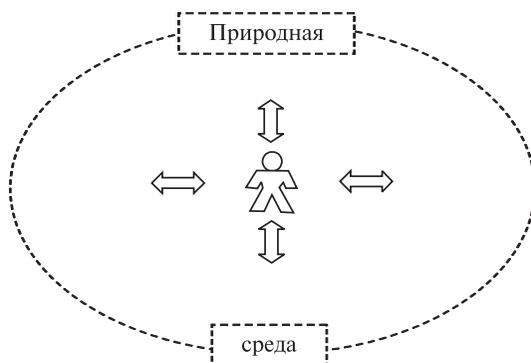


Рис. 4. Человек в доиндустриальной биосфере

с достижением максимальной эффективности использования энергии окружающей среды в механизмах самосохранения.

До сравнительно недавних в эволюционных масштабах времени пор взаимоотношение человека с окружающим миром принципиально не отличалось от взаимоотношений с окружающей средой других организмов, возникших в процессе доиндустриальной эволюции биосферы (см. рис 4).

Вполне уместно предположить, что и его место и роль (функция) в доиндустриальной биосфере также могут быть определены в соответствии с приведенными выше соображениями.

3.2. Эволюция техносферы

Рассмотрение техносферы в качестве продукта эволюции материи на планете Земля представляется обоснованным и важным для становления общесистемного подхода современных научных исследований. Являющийся одним из звеньев биотического круговорота биосферы человек в не меньшей чем другие организмы степени зависел от превратностей природы, боролся с ними в меру отпущенных ему природой сил, и борьба эта не всегда была для него успешной.

В последующем ситуация приобрела, однако, некие «новые» черты. С некоторого времени человек приобрел способность снятия объективно обусловленного природой ограничения взаимодействия с окружающей средой с привлечением недоступных более ни одному живому существу источников вещества и энергии. Он создал коллективным трудом особый предметно-научный мир производительных сил — (техносферу), позволивший значительно расширить возможности удовлетворения собственных (в том числе и естественно-биологических) потребностей (см. рис. 5).

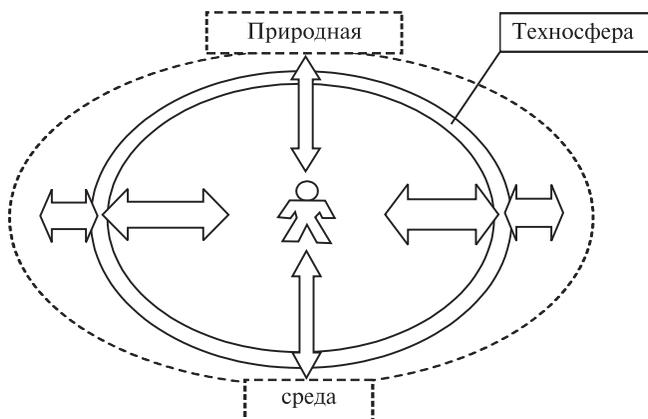


Рис. 5. Человек в постиндустриальной биосфере

Ставшие неорганическими дополнениями организма человека элементы техносферы, организованные в общественное производство, использующие для обеспечения функционирования недоступные ранее источники вещества и энергии, позволили в значительной степени (но не полностью) снизить зависимость человека от состояния окружающей природной среды, расширить возможности удовлетворения потребностей собственного существования и развития.

Использование принципа историчности в описании эволюции биосферы, закономерности естественного возникновения и развития в ней техносферы, безусловная принадлежность объектов техносферы к классу открытых термодинамических систем позволяют сформулировать единую методологическую основу модельных исследований ее динамических свойств [11–13]⁴.

Очевидно, что любой объект окружающего нас мира может быть представлен в виде приведенной на рис. 1 схемы или ее непринципиальных модификаций. Имеются, тем не менее, некоторые особенности, которые следует помнить при реализации такого подхода, распространения его на моделирование техносферы. Структура биоорганических объектов формировалась в процессе эволюционного развития. При этом естественный от-

⁴ Представляется, что биофизическая методология исследований может оказаться очень продуктивной применительно к более общей постановке — к объектам социально-экономическим. Развитие такого подхода представляется актуальным.

В частности появляется возможность описания иерархической организации объектов современной биосферы с использованием единых (как для объектов биоорганического мира, так и для объектов техносферы) принципов «конструирования» их структуры и развития присущих им функций.

бор позволял закреплять наиболее эффективные энергосберегающие структуры. Рост энергонакопления обеспечивался ростом богатой свободной энергией биомассы.

Что касается развития техносферы, то здесь ситуация несколько иная. На ранних этапах ее возникновения до тех пор, пока источником материи и энергии на обеспечение функционирования ее объектов был глобальный круговорот, а изъятие из него не приводило к существенным нарушениям динамического равновесия, энергонакопление определялось (как и для других биологических видов) ростом человеческой популяции, а эффективность этого процесса определялась сформировавшимися в процессе эволюции механизмами. Создав и развивая в структуре техносферы механизмы, в существенной степени повысившие защищенность от деструктивных воздействий орудующей среды, человек обеспечил новые условия собственного неорганического совершенствования.

Можно не сомневаться, что и в развитии техносферы должны действовать и действуют общие для материального мира законы эволюции. Это означает, что направление ее совершенствования предопределено. Но поскольку человек далеко не всегда (по отсутствию осознания или по ряду других причин) следует при конструировании техносферы законам эволюции биосферы, результаты его деятельности могут привести к негативным последствиям для сложившейся структуры биосферы и его собственных перспектив существования.

Возникает вопрос, может ли развиваемый биофизикой подход быть использован для исследований этой «рукотворной» части окружающего мира? Представляется, что ответ должен иметь позитивный смысл. С формальных позиций ничего принципиально нового в эволюцию живой природы возникновение и развитие техносферы не привнесло. Более того, наши знания о структуре и функциях техносферы, слагающих ее компонентах, реализуемых управлениях — много богаче знаний об объектах чисто природного происхождения. Это обстоятельство может служить залогом успешности применения биофизических методов моделирования техносферы, создания общей модели окружающей человека среды, развития методов исследования ее динамики.

Вышеприведенные гипотезы требуют обратить особое внимание в развитии модельных исследований на описание энергетических аспектов эволюции. Представляется, что именно описание судьбы энергетических потоков, обеспечивающих далекое от равновесного стационарное состояние структуры современной биосферы, может дать шанс на существенное продвижение в становлении общесистемного подхода исследований устойчивого ее развития [13].

4. Модели структурно-функционального состояния биологических объектов

Биофизические теоретические представления о механизмах возникновения и развития биоорганических структур в направлении образования простейших первичных организмов получили экспериментальные и модельные подтверждения реализуемости. Уместно упомянуть здесь такие биофизические модели как модель образования первичного белково-нуклеотидного комплекса и модель первичного механизма транскрипции [6, 7, 10]. В биофизических исследованиях разработаны также физические и математические модели первичного жизненного цикла и модели механизмов отбора [10, 14]. В модельных теориях самоорганизации и эволюции биологических макромолекул показана принципиальная возможность возникновения макромолекул упорядоченных в пространстве и времени биополимеров в гомогенной среде мономеров. Необходимым условием реализуемости процессов самоорганизации является наличие у некоторых биополимеров автокаталитических свойств. Принятие гипотезы мутабельности, введение свойства селективной ценности позволило показать принципиальную реализуемость устойчивого воспроизведения и отбора полимеров с максимальной селективной ценностью.

С учетом важности и, как это представляется, общности модельных теорий самоорганизации имеет смысл привести здесь их основные положения. В модельной теории М. Эйгена [14] объектом рассмотрения является некий условно выделенный объем V , границы которого проницаемы для мономеров и непроницаемы для образующихся из мономеров полимеров. В объекте образуются и распадаются информационные макромолекулярные цепи различной структуры. В единице объема количество цепей, содержащих ν звеньев при λ числе сортов с k -й последовательностью звеньев — $x_{\nu k}$, а общее число цепей длины ν равно

$$n_{\nu} = \sum_{k=1}^{N_{\nu}} x_{\nu k}, \quad (4.1)$$

где $N_{\nu} = \lambda_{\nu}$. Для большинства возможных информационных цепей концентрации $x_{\nu k} = 0$. Концентрации высокоэнергетических мономеров в выделенном объеме — $m_1, m_2, \dots, m_{\lambda}$, а их потоки в объем — $\Phi_1, \Phi_2, \dots, \Phi_{\lambda}$. Общее число (свободных и включенных в полимеры) мономеров — равно:

$$M_0 = \sum_{l=1}^{\lambda} m_l + \sum_{\nu} \nu n_{\nu}. \quad (4.2)$$

Самоорганизация в таких объектах возможна лишь в случае наличия у возникающих цепей автокаталитических свойств, а превышение скорости полимеризации над скоростью распада является необходимым ее условием.

Кинетическое уравнение для каждой из информационных цепей, обладающих автокаталитическими свойствами, можно записать в следующем виде:

$$\dot{x}_i = F_i x_i - R_i x_i + \sum_{l \neq i} \varphi_{il} x_l, \quad (4.3)$$

где первый член описывает скорость синтеза цепи биополимера, второй — ее распада, а третий скорость возникновения i -й цепи в результате неточности копирования l -х близких по структуре цепей. В предположении, что

$$F_i = k_0 A_i Q_i, \quad R_i = k_0 D_i + \varphi_{0i}, \quad (4.4)$$

где произведение $A_i Q_i$ — скорость синтеза i -й цепи, Q_i — доля точного копирования i -го носителя информации; D_i — скорость распада цепи, φ_{0i} — уменьшение концентрации разбавлением; k_0 — константа размерности c^{-1} получим следующий вид кинетического уравнения (4.3):

$$\dot{x}_i = k_0 (A_i Q_i - D_i) x_i + \sum_{l \neq i} \varphi_{il} - \varphi_{0i} x_i. \quad (4.5)$$

Уравнение (4.5) описывает реализуемый в объекте метаболизм. Количество цепей, для которых $A_i Q_i > D_i$ растет, а цепи с $A_i Q_i < D_i$ иллюминируют. Отметим, что в (4.5) пока нет описания возможности отбора. Для его реализации необходимо ввести селекционные ограничения.

После введения определений:

$$E_i = A_i - D_i \text{ — продуктивность} \quad (4.6)$$

$$\bar{E} = \sum_{k=1}^N E_k x_k / \sum_{k=1}^N x_k \text{ — средняя продуктивность} \quad (4.7)$$

$$W_i = A_i Q_i - D_i \text{ — селективная ценность} \quad (4.8)$$

с учетом того, что в стационарном состоянии

$$\varphi_{0i} = \varphi_0 = \Phi_0 / \sum_{k=1}^N x_k \quad (4.9)$$

и

$$\Phi_0 = k_0 \sum_{k=1}^N (A_k - D_k) x_k, \quad (4.10)$$

уравнение (5) можно представить в виде:

$$\dot{x}_i = k_0 (W_i - \bar{E}) x_i + \sum_{l \neq i} \varphi_{il} x_l. \quad (4.11)$$

Входящий в уравнение (4.11) член \bar{E} является скользящим и саморегулируемым порогом самоорганизации. Увеличение численности присущие лишь цепям с селективной ценностью превышающей порог самоорганизации. В свою очередь рост численности цепей приводит к росту значений порога самоорганизации до тех пор, пока не будет достигнут оптимум равный максимуму селективной ценности.

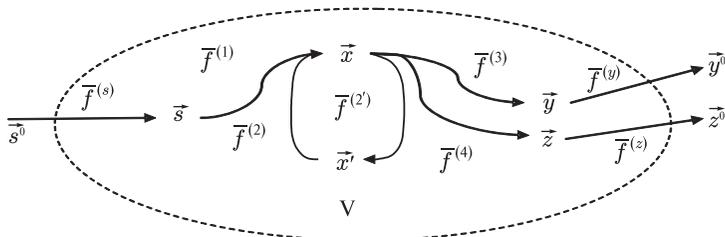


Рис. 6. Общая схема объектов, представленных в качестве открытых неравновесных систем

- V — объем рассматриваемого объекта;
- \vec{s}^0 — вектор содержания субстратов (ресурсов) во внешней по отношению к рассматриваемому объекту среде;
- \vec{s} — вектор содержания субстратов (ресурсов) во внутренней среде рассматриваемого объекта;
- \vec{x} и \vec{x}' — векторы переменных структуры рассматриваемого объекта;
- \vec{y} и \vec{z} — вектор содержания продуктов функционирования объекта в его внутренней среде; \vec{y}^0 и \vec{z}^0 — вектор содержания продуктов функционирования объекта во внешней по отношению к нему среде;
- $\vec{f}^{(n)}$ ($n = s, x, 1, 2, 2', 3, 4, y, z$) — векторы вещественно-энергетических потоков между принятыми к рассмотрению компонентами структуры, внутренней и внешней средами.

Модельная теория Эйгена показывает, что даже в простейшей постановке выживание присуще наиболее приспособленным к постоянству организации объектам. Отбор в них реализуется как процесс оптимизации. Наибольшая приспособленность означает достижение максимальной селективной ценности. Экспоненциальный характер решений уравнений (4.11) указывает на высокую скорость отбора.

В своей книге [14] М. Эйген отмечает, что «введение селективной ценности должно означать введение ценности информации, выражаемой через реальные физические величины и характеризующей скорость размножения цепей». К сожалению сложившейся обще приемлемой физической интерпретации селективной ценности как основного показателя эволюции биообъектов до сих пор нет. Наиболее интересной представляется интерпретация, предложенная С. Э. Шнолем [15], в соответствии с которой кинетическое совершенство биологических эволюционирующих объектов определяется как мера эффективности использования свободной энергии для синтеза их структур. При этом предельное совершенство эволюционирующих объектов достигается при реализации максимальной скорости воспроизводства.

Формально биофизические модельные теории основаны на рассмотрении объектов, представимых в качестве открытых неравновесных систем (см. рис. 6).

Общей основой исследования динамики объектов, отвечающих схеме открытых неравновесных систем, могут быть законы сохранения вещества и энергии. Закон сохранения вещества (точечная модель) для систем, представленной схемой (рис. 6) имеет следующий вид:

$$\begin{aligned}
 V\dot{s}_i &= f_i^{(s)} - \sum_{j=1}^J f_{i,j}^{(1)}, & (i = 1, 2, \dots, I); \\
 V\dot{x}_j &= \sum_{i=1}^I f_{i,j}^{(1)} + \sum_{m=1}^M f_{j,m}^{(2)} - \sum_{j=1}^J f_{j,m}^{(2')} - \sum_{k=1}^K f_{j,k}^{(3)} - \sum_{l=1}^L f_{j,l}^{(4)}, & (j = 1, 2, \dots, J); \\
 V\dot{x}'_m &= \sum_{j=1}^J f_{j,m}^{(2')} - \sum_{j=1}^J f_{j,m}^{(2)}, & (m = 1, 2, \dots, M); \\
 V\dot{y}_k &= \sum_{j=1}^J f_{j,k}^{(3)} - f_k^{(y)}, & (k = 1, 2, \dots, K); \\
 V\dot{z}_l &= \sum_{j=1}^J f_{j,l}^{(4)} - f_l^{(z)}, & (l = 1, 2, \dots, L),
 \end{aligned} \tag{4.12}$$

где: I, J, M, K, L — размерности векторов $\vec{s}, \vec{x}, \vec{x}', \vec{y}, \vec{z}$ — концентрации субстратов, активированных и неактивированных продуктооб-

разующих комплексов, элементов структуры и конечных продуктов метаболизма в системе; f — потоки вещества, обусловленные обменом между системой и средой, а также взаимодействием элементов; V — объем объекта.

Закон сохранения энергии для такого рода объектов можно представить в следующем виде:

$$\begin{aligned}
 p_i V \dot{s}_i &= f_i^{(s)} - \sum_{j=1}^J f_{i,j}^{(1)}, & (i = 1, 2, \dots, I); \\
 q_j V \dot{x}_j &= \sum_{i=1}^I f_{i,j}^{(1)} + \sum_{m=1}^M f_{j,m}^{(2)} - \sum_{j=1}^J f_{j,m}^{(2')} - \sum_{k=1}^K f_{j,k}^{(3)} - \sum_{l=1}^L f_{j,l}^{(4)}, & (j = 1, 2, \dots, J); \\
 q'_j V \dot{x}'_m &= \sum_{j=1}^J f_{j,m}^{(2')} - \sum_{j=1}^J f_{j,m}^{(2)} & (m = 1, 2, \dots, M); \\
 r_k V \dot{y}_k &= \sum_{j=1}^J f_{j,k}^{(3)} - f_k^{(y)}, & (k = 1, 2, \dots, K); \\
 h_l V \dot{z}_l &= \sum_{j=1}^J f_{j,l}^{(4)} - f_l^z, & (l = 1, 2, \dots, L),
 \end{aligned}
 \tag{4.12'}$$

где:

I, J, M, K, L — размерности векторов \vec{s} , \vec{x} , \vec{x}' , \vec{y} , \vec{z} ;

p_i, q_j, q'_j, r_k, h_l — удельные энергосодержания субстратов (ресурсов), продуктообразующих комплексов, элементов структуры и конечных продуктов метаболизма;

s_i, x_j, x'_m, y_k, z_l — концентрации субстратов, продуктообразующих комплексов, элементов структуры и конечных продуктов метаболизма в системе;

f — потоки энергии, обусловленные обменом между системой и средой, а также взаимодействием элементов структуры.

Существенность различие между моделями (4.12) и (4.12') определяется наличием неравенства

$$L' > L. \tag{4.13}$$

Обусловленного тем, что модель (4.12') учитывает диссипацию (потери в виде тепла) энергии. Эта, небольшая на первый взгляд, особен-

ность существенно обогащает познавательные свойства модели сохранения энергии.

Теоретические построения и математические модели динамики процессов в организмах, а также взаимодействий организмов являются предметом биологической кинетики. Именно они используются в описании процессов дивергентной эволюции биосферы. Возникновение способности усваивать новые субстраты ведет к возникновению устойчивого сосуществованию различных организмов, имеющих единого предшественника [6].

Важными для рассмотрения являются также реализуемые в биосфере процессы дифференциации тканей высших организмов, обеспечивающие запрограммированное наследование структуры и функций при воспроизводстве. В биофизике объяснение наследования структуры и функций реализуется на основе теоретических схем и математических моделей, получивших общее название моделей клеточного переключения [6, 10]. Дополненные моделями роста популяций модели клеточных переключений позволяют получать формализованные описания и проводить исследования динамических свойств биологических объектов современной биосферы. Совокупность биофизических методов и моделей позволяет получить последовательное описание возникновения и развития биологических структур.

Важнейшим свойством всего живого является способность сохранять постоянство внутренней организации. Реакция живых организмов на изменения в окружающей среде направлена на ослабление нарушений, обусловленных внешними факторами. Живые организмы имеют механизмы самосохранения. Естественно, что механизмы эти имеют различную степень совершенства для различных видов организмов. Но, несомненно, то, что основой функционирования этих механизмов служат реакции определенным образом организованных клеточных метаболических процессов.

4.1. Моделирование структурно-функционального состояния клетки

Наименьшей единицей «живых объектов» биоорганического происхождения принято считать клетку. Образования клеточных симбиозов — простейших многоклеточных организмов, открывающих за счет новых интегральных свойств собственные экологические ниши, явилось следующим направлением эволюции, расширяющим сферу экспансии «живой» органической материи. Дальнейшее развитие шло по пути образования специализированных структур многоклеточных организмов, представляющих собою комплексы взаимодействующих специализированных тканей и органов.

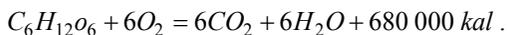
Клетки разных видов животных и растений, а также клетки разной специализации одного и того же вида имеют определенные внешние различия. Однако анализ их важнейших функциональных свойств подтверждает

их высокую общность. В связи с этим в дальнейшем, говоря о клетке, будем иметь в виду некоторую «обобщенную» клетку, модель которой можно использовать для построения моделей клеточных популяций и после соответствующего учета конкретных специфических функций в описании клеточных популяций тканей эукариотов (многоклеточных организмов).

Известно, что всем высокоорганизованным молекулам, рассматриваемым в качестве элементов структуры клетки, присуща одна особенность: они в большей степени неустойчивы по сравнению с более простыми химическими компонентами клетки. Эти вещества распадаются на более простые соединения, и скорости их распада в существенной степени зависят от состояния внутриклеточной среды. Исследования показали, что молекулы углеводов, белков и нуклеиновых кислот постоянно обновляются — старые молекулы расщепляются, а вместо них синтезируются новые. Совокупность процессов деструкции и синтеза в клетке находится под контролем механизмов, обеспечивающих длительное ее существование. В связи с этим функция клетки может быть интерпретирована как состоящая в трансформации и аккумуляции энергии, получаемой из окружающей среды, в энергию элементов ее структуры.

Большинство химических реакций, обеспечивающих синтез элементов структуры, относится к типу эндотермических. Их осуществление требует постоянного притока энергии. Для растений первичным источником энергии служит солнечный свет. Растения запасают солнечную энергию в виде химической энергии синтезируемых из атмосферной углекислоты сахаров. Далее глюкоза и полисахариды подвергаются ряду превращений, результатом которых является высвобождение энергии для нужд клеток. Животные не могут синтезировать сложные органические соединения из минеральных соединений с использованием такого первичного источника энергии, как солнечный свет. Им приходится использовать для своих нужд солнечную энергию, уже запасенную в углеводах и других питательных веществах, создаваемых зелеными растениями. Естественно, что во всех этих процессах остается справедливым закон сохранения энергии.

Основной поставщик энергии в живой клетке — глюкоза. В клетке протекает реакция окисления глюкозы, аналогичная горению.



Глюкоза превращается в углекислоту в результате процесса (цикл Кребса), включающего около тридцати стадий. При этом энергия выделяется на промежуточных этапах небольшими порциями. Порции высвободившейся энергии используются клеткой по мере надобностей. Однако эта энергия не может быть сразу израсходована. В клетке она запасается в высокоэнергетических соединениях в основном в аденозинтрифосфатной

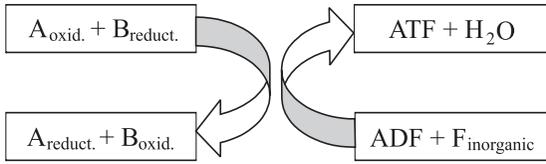


Рис. 7. Схема сопряжения реакции окисления глюкозы с реакцией синтеза АТФ

кислоте (АТФ). Процесс синтеза АТФ сопряжен с процессами окисления и схематично может быть представлен следующей реакцией (см. рис. 7).

Суммарный процесс представим двумя сопряженными процессами. Один — окислительно-восстановительный идет с понижением, а второй — конденсационный — с повышением свободной энергии продуктов. Считается, что при синтезе АТФ окислительно-восстановительная реакция сопряжена с кислотно-основной реакцией, и что именно такое сопряжение делает последнюю реакцию возможной. Высокая степень сопряжения окисления глюкозы с реакцией синтеза АТФ $q = 0,96$ доказана в экспериментах [10].

Образующаяся в таком процессе АТФ расщепляется при синтезе макромолекулярных компонентов клетки, при осуществлении специфической активности клетки (мышечное сокращение, создание разности потенциалов на мембране и т. д.). В дальнейшем рассмотрении мы будем считать, что АТФ используется для синтеза элементов структуры, полагая, что такими являются все возможные объекты использования АТФ в клетке. Процессы синтеза АТФ сопровождаются выделением конечных продуктов метаболизма. В частности, если источником энергии является реакция окисления

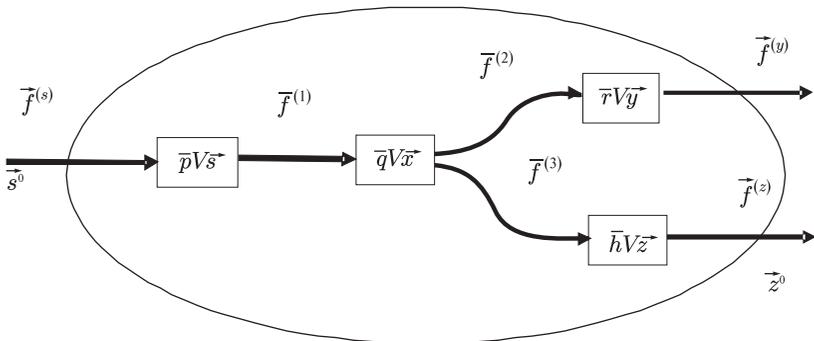


Рис. 8. Общая схема получения и использования энергии в клетках биологических объектов

глюкозы, то в системе образуется определенное количество углекислого газа, воды и некоторое количество тепла. Расчетная максимальная эффективность потребления энергии (отношение выходной мощности к входной) составляет при $q = 0,96$

$$\eta_{\max} = \frac{q^2}{(1 + \sqrt{1 - q^2})^2} = 0,56 \quad [10].$$

Приведенные выше сведения о процессах, определяющих динамику структурно-функционального состояния клетки, можно обобщить следующей схемой (см. рис. 8).

Закон сохранения энергии для такой системы можно записать в следующем виде:

$$\begin{aligned} p_i V \dot{s}_i &= f_i^{(s)} - \sum_{j=1}^J f_{ij}^{(1)}, & (i = 1, 2, \dots, I); \\ q_j V \dot{x}_j &= \sum_{i=1}^I f_{ij}^{(1)} - \sum_{k=1}^K f_{jk}^{(2)} - \sum_{l=1}^L f_{jl}^{(3)}, & (j = 1, 2, \dots, J); \\ r_k V \dot{y}_k &= \sum_{j=1}^J f_{jk}^{(2)} - f_k^{(y)}, & (k = 1, 2, \dots, K); \\ h_l V \dot{z}_l &= \sum_{j=1}^J f_{jl}^{(3)} - f_l^{(z)}, & (l = 1, 2, \dots, L), \end{aligned} \quad (4.14)$$

где: I, J, K, L — размерности векторов $\vec{s}, \vec{x}, \vec{y}, \vec{z}$; V — объем системы; p_i, q_j, r_k, h_l — удельные энергосодержания субстратов (в том числе АТФ), элементов структуры и конечных продуктов метаболизма; s_i, x_j, y_k, z_l — концентрации субстратов, АТФ, элементов структуры и конечных продуктов метаболизма в системе; f — потоки энергии, обусловленные обменом между системой и средой, а также взаимодействием элементов структуры с внутренней средой.

Введем еще несколько гипотез, позволяющих редуцировать систему уравнений (4.14). Будем считать, что:

- в процессах синтеза элементов структуры субстраты реагируют в определенных соотношениях, т. е. имеет место стехиометрия реагирующих субстратов;
- существует иерархия характерных времен синтеза элементов структуры, и она такова, что $\tau_x < \tau_{y_1} < \dots < \tau_{y_K}$, где: τ — характерные времена процессов, определяющих динамику соответствующих компонентов системы;
- один из субстратов является лимитирующим.

Перечисленные предположения справедливы для большинства известных клеточных объектов. Достаточно напомнить, что процесс синтеза АТФ в клетках — один из самых «быстрых» биосинтетических процессов,

что позволяет допустить условие $f^{(1)} = \sum_{k=1}^K f_k^{(2)} + \sum_{l=1}^L f_l^{(3)}$. Не вызывает также сомнения и принципиальная возможность иерархического представления по характерным временам динамики элементов структуры.

Последнее ограничение, касающееся наличия лимитирования по одному из субстратов, позволяет снизить размерность системы, а также важно при построениях оценок влияния содержания субстратов на состояние системы.

С использованием приведенных предположений можем перейти к рассмотрению следующего вида модели клетки:

$$\begin{aligned} pV\dot{s} &= f^{(s)} - f^{(1)}; \\ r_k V\dot{y}_k &= f_k^{(2)} - f_k^{(y)}, \quad (k = 1, 2, \dots, K); \\ h_l V\dot{z}_l &= f_l^{(3)} - f_l^{(z)}, \quad (l = 1, 2, \dots, L); \end{aligned} \quad (4.15)$$

$$f^{(1)} = \sum_{k=1}^K f_k^{(2)} + \sum_{l=1}^L f_l^{(3)},$$

где: $p = \sum_{i=1}^I p_i$ — удельное энергосодержание гипотетического субстрата s , являющегося лимитирующим.

При исследовании модели (4.15) рассмотрим решения, отвечающие состояниям стационарности структуры системы. Приравнявая нулю правые части в системе уравнений (4.15) и вводя формально определенную функцию

$$\eta = \frac{\sum_{k=1}^K f_k^{(2)}}{\sum_{k=1}^K f_k^{(2)} + \sum_{l=1}^L f_l^{(3)}}, \quad (\eta = \eta(\bar{z})). \quad (4.16)$$

после соответствующих преобразований с учетом того, что

$$f^{(s)} - \left(\sum_{k=1}^K f_k^{(2)} + \sum_{l=1}^L f_l^{(3)} \right) = 0 \quad (4.17)$$

получим:

$$\eta f^{(s)} - \sum_{k=1}^K f_k^{(2)} = 0$$

$$\sum_{k=1}^K \delta_{lk} f_k^{(2)} - f_l^{(z)} = 0, \quad (l = 1, 2, \dots, L),$$
(4.18)

где δ_{lk} — доленое образование i -го метаболита при выполнении k -й функции.

Что касается потоков $f^{(s)}$, $f_l^{(z)}$, то в простейшем случае их можно аппроксимировать функциями

$$f^{(s)} = pK^{(s)}(s_0 - s)$$

$$f_l^{(z)} = h_l K_l^{(z)}(z_l - z_{l,0}), \quad (l = 1, 2, \dots, L),$$
(4.19)

где: $K^{(s)}$, $K_l^{(z)}$ — коэффициенты (или некоторые аналоги коэффициентов) диффузии.

В предположении, что

$$f_k^{(2)} = \alpha_k y_k \text{ и } f_k^{(y)} = \beta_k y_k,$$
(4.20)

где α_k , β_k — некоторые аналоги рождаемости и смертности, используемые в моделях популяционной динамики, динамика структурных элементов может быть описана уравнением

$$\dot{y}_k = (\alpha_k - \beta_k)y_k = \gamma_k y_k^5.$$
(4.21)

При $\alpha_k \geq 0$, $\beta_k \geq 0$ в зависимости от знакоопределенности γ_k могут реализовываться режимы:

- экспоненциального роста концентраций y_k — при $\gamma_k > 0$,
- стационарного состояния y_k — при $\gamma_k = 0$,
- экспоненциального падения концентраций y_k — при $\gamma_k < 0$.

⁵ Возможным является использование других видов декремента γ_k . Так при $\gamma_k = \alpha_k - \beta_k y_k$; $\alpha_k, \beta_k > 0$ получаем известное логистическое уравнение $\dot{y}_k = (\alpha_k - \beta_k y_k)y_k$, решение которого

$$y_k(t) = \frac{\alpha y_{k0} e^{\alpha t}}{\alpha + \beta y_{k0} (e^{\alpha t} - 1)}$$

ограничено сверху — $\lim_{t \rightarrow \infty} y_k(t) = \alpha / \gamma$.

Если y_k^* — минимально допустимые значения концентраций элементов структуры, то условием существования неравновесного состояния системы будут:

$$\eta(\bar{z})f^{(s)} \geq \sum_{k=1}^K \gamma_k r_k V y_k^* \text{ при } \gamma_k > 0. \quad (4.22)$$

Для практического применения выражения (4.22) в оценках условий существования системы типа клетки, а также при использовании этого выражения для описания свойств клетки при синтезе моделей клеточных популяций и специализированных тканей эукариотов важно иметь функциональную зависимость, связывающую характеристики структурно-функционального состояния системы с характеристиками состояния окружающей среды. Совместное решение (4.17) и (4.18) позволяет получить требуемые связи $s = s(s_o)$, $z_l = z_l(z_{l,0})$. Если теперь провести замены переменных в (4.22), то полученное соотношение будет требуемым для использования в перечисленных задачах.

Приведенная модель и полученные на ее основе соотношения применимы для описания состояния системы, соответствующей неделиющейся клетке. Для описания объектов, отвечающих условиям роста, модель следует дополнить, вводя в общую схему (см. рис. 6) потоки $\bar{f}^{(n)}$, соответствующие потокам энергии на новообразование элементов структуры. Поскольку $f_k^{(n)} \sim \gamma_k r_k V y_k^{(n)}$ ($k = 1, 2, \dots, K$), то для оценки скорости новообразований получим:

$$\eta f^{(s)} = \sum_{k=1}^K \gamma_k r_k V y_k^{(n)} + \sum_{k=1}^K \gamma_k r_k V y_k^*. \quad (4.23)$$

Получение оценки продуктивности в меняющейся среде становится возможным, когда известна зависимость $\eta = \eta(\bar{z})$. Возможными являются следующие случаи воздействия продуктов метаболизма, и других компонентов окружающей среды — (метаболитов) на активности ферментов и эффективность процессов синтеза в клетке:

- активация фермента с ростом концентрации метаболита;
- угнетение активности фермента с ростом концентрации метаболита;
- различные комбинации последовательного действия угнетения и активации, приводящие к зависимостям, имеющим минимумы или максимумы активности при некоторых значениях концентраций метаболита.

Зависимости, отвечающие указанным случаям, могут, например, быть аппроксимированы функциями вида:

$$\begin{aligned}\eta_1 &= a_1(1 - \exp(-\beta_1 z)) \\ \eta_2 &= a_2 \exp(-\beta_2 z) \\ \eta_3 &= a_3 \exp(-(\beta_3(z - z^*))^2)\end{aligned}\quad (4.24)$$

В предположении независимости воздействия метаболитов на активность ферментов общий вид зависимости можно представить, например как:

$$\eta = a \exp\left\{-\sum_{i=1}^n \beta_i z_i - \sum_{i=1+n}^L \beta_i (z_i - z_i^*)^2\right\}. \quad (4.25)$$

Особенности этих зависимостей определяются в первую очередь спецификой биокатализаторов — ферментов. Наиболее изучено влияние на активность ферментов температуры и *pH*-среды.

С ростом температуры от 0 °С активность ферментов сначала возрастает, но затем, достигнув некоторой максимальной величины, резко падает. Фаза роста активности может быть обусловлена снижением энергии активации, присущим всем химическим реакциям. Последующее снижение активности объясняется процессами температурной денатурации структур ферментов [16]. Максимум активности имеет различное положение на шкале температур. Последнее обстоятельство обусловлено различиями стабильности ферментов. Исследования температурных зависимостей активности ферментов показывают, что они существенно зависят от присущей данному виду организмов температуры внутри организменной среды. Большинство ферментов млекопитающих наиболее активно при температурах около 40 °С. Ферменты рыб, холоднокровных животных, растений лучше работают при более низких температурах. Температура внутриклеточной среды определяется теплообменом клетки с окружающей средой и процессами теплообразования в самой клетке [17].

Важным для клеточных процессов является существование определенных диапазонов *pH*-среды, в которых их активности достигают максимальных значений. Отклонения от оптимального значения *pH* приводят к существенным снижениям активности ферментов.

Величина *pH* является характеристикой кислотно-основных свойств растворов (*pH* — отрицательный логарифм концентрации ионов водорода)⁶. Важным фактором, обуславливающим изменение *pH* внутриклеточной среды,

⁶ Увеличение концентрации ионов водорода, сопровождающее добавление (образование) кислот, ведет к снижению *pH* в растворе.

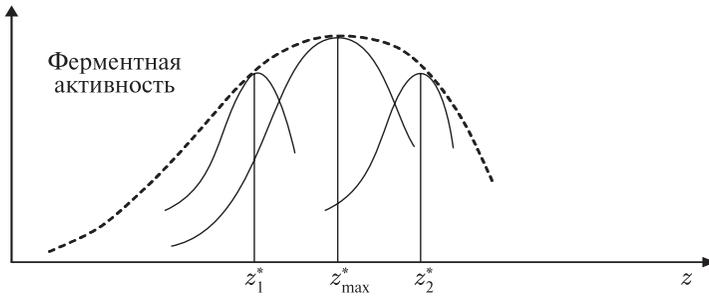


Рис. 9. Схема зависимости активности ферментов от состояния внутренней среды клетки

является образование в процессах метаболизма двуокиси углерода, вызывающей диссоциацию воды и тем самым снижающей pH в клетке. Изменения pH в клетке могут быть обусловлены и другими кислото- и щелочеобразующими веществами, внутриклеточного происхождения или проникающими в клетку из внеклеточной среды. Приведенные данные могут служить основой при конкретизации вида зависимости $\eta = \eta(\bar{z})$.

Представляется, что метаболические системы клеток обладают механизмами, позволяющими осуществлять настройку активности ферментов в зависимости от состояния внутриклеточной среды, т. е. имеют механизмы биохимической адаптации. Возможным является совершенствование организации внутриклеточных процессов в соответствии с принципами модельной теории М. Эйгена [14].

Зависимости активностей гомологичных ферментов живых организмов, адаптированных к различным средам обитания, представимы следующим образом (см. рис. 9).

Наиболее важными свойствами этих зависимостей следует считать:

- наличие максимумов активностей по некоторым компонентам внутренней среды;
- наличие абсолютного максимума активности a_{abs} , достигаемого для ферментной системы, сформировавшейся при состоянии среды, характеризуемом z_{max}^* (максимумы активности ферментов в ферментных системах, сформировавшихся при z^* , отличающихся от z_{max}^* , ниже a_{abs}).

С учетом вышесказанного, имея описание распределения максимумов активностей ферментов

$$a = a_{abs} \exp \left\{ -(\mu(z^* - z_{\max}^*))^2 \right\}, \quad (4.26)$$

процесс биохимической адаптации по фактору внутриклеточной среды z можно, например, описать уравнением вида:

$$\dot{z}^* = \lambda(z - z^*). \quad (4.27)$$

О механизмах биохимической адаптации. Природа процессов биохимической адаптации к настоящему времени не окончательно ясна. Можно считать установленным, что последовательности биохимических реакций клеточного метаболизма регулируются механизмами, заложенными в генах и реализуемыми в процессе синтеза соответствующих ферментов. Иными словами, регуляция метаболизма сводится к регуляции типов и интенсивностей ферментативных функций. При этом возможны следующие варианты:

- увеличение или уменьшение тех или иных изоферментов;
- изменение типов ферментов;
- изменение относительного содержания различных вариантов одного и того же фермента — изоферментов, катализирующих одну и ту же реакцию и различающихся некоторыми важными для функции активности свойствами.

Первые два типа можно определить как «количественные» адаптации. Последний тип — как «качественную» адаптацию. «Количественная» адаптация, в основе которой лежит изменение содержания — концентраций ферментов, может быть эффективна лишь при условии малой зависимости активности ферментов от состояния внутриклеточной среды. Однако последние экспериментальные и теоретические исследования указывают скорее на обратное. В то же время представляется, что «качественная» адаптация, осуществляемая изменением представительства изоферментов, может быть реализована в клетках достаточно просто и эффективного.

4.2. Моделирование специализированных тканей организма

Построение описания структурно-функциональных свойств специализированных тканей представляется логичным реализовывать на основе описания специфических реакций специализированных клеток.

Безотносительно к конкретному виду специализации ткани в составе организма процессы получения, преобразования и использования энергии в ней можно представить в виде следующей обобщенной схемы (см. рис. 10).

$$\begin{aligned}
 pV_0\dot{s}_0 &= pv(s_A - s_0) - f^{(1)}, \\
 r_k V\dot{y}_k &= f_k^{(2)} - f_k^{(y)}, \quad (k = 1, 2, \dots, K) \\
 h_l V\dot{z}_l &= \sum_{k=1}^K f_{k,l}^{(3)} - h_l v(z_l - z_{l,A}), \quad (l = 1, 2, \dots, L)
 \end{aligned} \tag{4.30}$$

В стационарном состоянии выполняется:

$$\begin{aligned}
 pv(s_A - s_0) - \frac{1}{\eta} F &= 0 \\
 \delta_l \frac{1}{\eta} F - h_l v(z_l - z_{l,A}) &= 0, \quad (l = 1, 2, \dots, L),
 \end{aligned} \tag{4.31}$$

где $F = \sum_{k=1}^K f_k^{(2)}$, а η , как и в предыдущих рассмотренных случаях, коэффициент полезного использования энергии субстратов в клетках ткани.

По аналогии с (4.22) условие существования системы определяется неравенством

$$pv(s_A - s_0) \geq \frac{1}{\eta} F^*. \tag{4.32}$$

Поскольку в стационарном состоянии $pK^{(s)}s_0 = \frac{1}{\eta} F$, где $F = F_u + F_c$; а F_u — специализированная функция, F_c — функции консервативных элементов структуры, то для зависимости специализированной функции от условий среды получим:

$$F_u^* = \eta \frac{pK^{(s)}v_{s_A}}{v - K^{(s)}} - F_c. \tag{4.33}$$

Динамику функции специализированного элемента структуры можно описать уравнением

$$\dot{F}_u = \lambda(F_u^* - F_u). \tag{4.34}$$

Объединяя полученные выше уравнения, описывающие динамику тканевой среды, функции специализированного элемента структуры и учитывая процессы биохимической адаптации, получим следующую модель структурно-функционального состояния специализированной ткани:

$$\begin{aligned}
 pV\dot{s}_0 &= pv(s_A - s_0) - \frac{1}{\eta}F \\
 h_l V\dot{z}_l &= \delta_l \frac{1}{\eta}F - h_l v(z_l - z_{l,A}), \quad l = (1, 2, \dots, L) \\
 \dot{z}_l^* &= \lambda_l(z_l - z_l^*), \quad l = (1, 2, \dots, L). \\
 \dot{F}_u &= \lambda(F_u^* - F_u)
 \end{aligned} \tag{4.35}$$

Полученная выше модель специализированной ткани может быть дополнена описанием управления тканевой средой, реализуемым в тканях животных и растительных организмов автономно, на основе изменения сопротивления сосудистого русла (в тканях животных) или соответствующего управления механизмами активного транспорта (в тканях растений).

Важную роль в формировании состава тканевой среды в организмах животных играет объемный кровоток через ткань v . Величина объемного кровотока определяется градиентом давления и сопротивлением сосудистого русла. Градиент давления управляется на общесистемном организменном уровне. Что касается сопротивления сосудистого русла, то его величина находится в прямой зависимости от тонуса гладкой мускулатуры сосудов, т. е. от специфической реакции специализированной ткани.

Выше мы получили формализованное представление «произвольной» специфической реакции. По аналогии с этим представлением можно ввести описание управления кровотоком на тканевом уровне. Действительно, из (4.28) для величины требуемого кровотока (при заданном структурно-функциональном состоянии) получим

$$v^* = \frac{1}{\eta} \frac{F^*}{p s_A - \frac{F^*}{\eta K^{(s)}}}. \tag{4.36}$$

И тогда, с учетом постоянной времени реакции мышечного тонуса сосудистого русла, динамику тканевого кровотока можно описать уравнением:

$$\dot{v} = \lambda_v(v^* - v). \tag{4.37}$$

4.3. Моделирование структурно-функционального состояния организма

Поскольку каждая клетка организма нуждается в непрерывном притоке «горючего» и отводе «шлаков», высшим животным и растениям необходима эффективная система распределения компонентов внутренней среды (субстратов и метаболитов). Такая система не нужна малым, про-

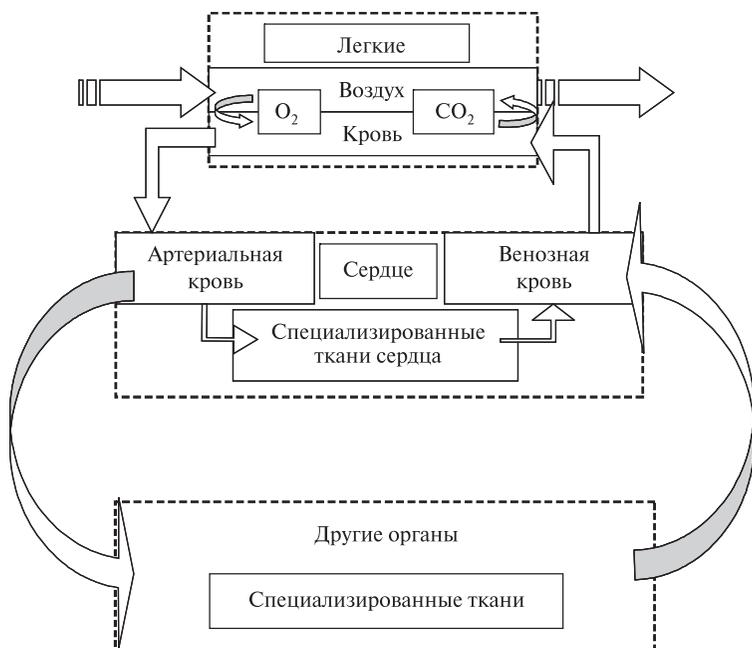


Рис. 11. Блок-схема функциональных систем внешних организмов

стейшим организмам, которые осуществляют жизнедеятельность в больших объемах окружающей среды и удовлетворяют свои потребности за счет диффузионных потоков. В организмах, обладающих большой массой и размерами, диффузия становится малоэффективной.

Рассмотрим один из упрощенных вариантов системы организменного уровня, включающей метаболические отделы органов и тканей различной специализации, объединенные единой цепью сосудистого русла системы циркуляции (см. рис. 11).

Для каждой i -й специализированной ткани справедливо следующее формализованное представление структурно-функционального состояния

$$\begin{aligned}
 pV_{0,i}\dot{s}_{0,i} &= pv_i(s_A - s_{0,i}) - \frac{1}{\eta_i} F_i \\
 h_l V_l \dot{z}_{l,i} &= \delta_l \frac{1}{\eta_i} F_i - h_l v_l (z_{l,i} - z_{l,A}), \quad l = (1, 2, \dots, L) \\
 \dot{z}_i^* &= \lambda_l (z_l - z_i^*), \quad l = (1, 2, \dots, L) \\
 \dot{v}_i &= \lambda_{v,i} (v_i^* - v_i)
 \end{aligned} \tag{32}$$

где: $V_{0,i}$ — объем тканевой среды; V_i — суммарный объем ткани; v_i — объемный кровоток через ткань; s_A — концентрация лимитирующего субстрата в артериальной крови; $z_{k,A}$ — концентрация k -го метаболита в артериальной крови; $1/\lambda_{v,i}$, $1/\lambda_i$ — постоянные времени управления кровотоком и биохимической адаптации.

Чтобы замкнуть систему уравнения (4.32) введем описание динамики общесистемных переменных s_A , $z_{k,A}$:

$$\begin{aligned} pV_A \dot{s}_A &= pvs_{lu} - p \sum_{i=1}^N v_i s_A \\ h_k V_A \dot{z}_{k,A} &= h_k v z_{k,lu} - h_k \sum_{i=1}^N v_i z_{k,A}, \quad (k = 1, 2, \dots, K) \end{aligned} \quad (4.33)$$

где: V_A — объем артериальной крови; v — суммарный кровоток; s_{lu} и $z_{k,lu}$ — концентрации лимитирующего субстрата и метаболитов в специализированной ткани — обменнике (в рассматриваемом случае на выходе из малого круга кровообращения).

Для системных переменных s_{lu} и $z_{k,lu}$ имеем

$$\begin{aligned} pV_{lu} \dot{s}_{lu} &= f_{lu}^{(s)} - pv(s_{lu} - s_v) \\ h_k V_{lu} \dot{z}_{k,lu} &= h_k v(z_{k,v} - z_{k,lu}) - f_{k,lu}^{(z)}, \quad (k = 1, 2, \dots, L) \end{aligned} \quad (4.34)$$

где: V_{lu} — объем крови в легких; s_v и $z_{k,v}$ — концентрации субстрата и метаболитов в венозной крови; $f_{lu}^{(s)}$ и $f_{k,lu}^{(z)}$ — потоки энергии, обусловленные обменом в легких.

Для состава венозной крови можем записать

$$\begin{aligned} pV_v \dot{s}_v &= p \sum_{i=1}^N v_i s_{0,i} - pvs_v \\ h_k V_v \dot{z}_{k,v} &= h_k \sum_{i=1}^N v_i z_{k,i} - h_k v z_{k,v}, \quad (k = 1, 2, \dots, L) \end{aligned} \quad (4.35)$$

где: V_v — объем венозной крови; s_v и $z_{k,v}$ — концентрации субстрата и метаболитов в венозной крови.

И, наконец, состав воздуха в легких можно описать уравнениями

$$\begin{aligned} pV_{air,lu}\dot{s}_{air,lu} &= pv_{air}(s_{air} - s_{air,lu}) - f^{(s)} \\ h_k V_{air,lu}\dot{z}_{k,air,lu} &= f_{k,lu}^{(z)} - h_k v_{air}(z_{k,air,lu} - z_{k,air}), \quad (k = 1, 2, \dots, L) \end{aligned} \quad (4.36)$$

где: $V_{air,lu}$ — объем воздуха в легких; $s_{air,lu}$, $z_{k,air,lu}$ — концентрации субстрата и метаболитов в воздухе легких; s_{air} , $z_{k,air}$ — концентрации субстрата и метаболитов в воздухе окружающей среды; v_{air} — легочная вентиляция.

Совокупность уравнений (4.32)–(4.36) представляет собою минимальную конфигурацию модели структурно-функционального состояния организма.

Конкретные задачи исследования требуют конкретизировать структуру модели, что само по себе довольно емкая задача для специалистов. В построении этих описаний мы ограничились случаем обобщенного представления системы. Каждое конкретное рассмотрение требует привлечения большого количества анатомической и физиологической информации. Естественно, что моделирование широкого спектра взаимодействующих физиологических систем сопряжено с большими сложностями именно информационного плана. Однако это не ограничивает возможности применения разработанного формализма в исследованиях частных задач. Более того, представляется, что предлагаемые описания будут полезны не только в задачах математического моделирования биологических объектов, но и собственно физиологических исследованиях.

Моделирование информационно обеспеченных аспектов жизнедеятельности можно проводить, используя принцип частичной изолированности специализированных функциональных систем.

Рассматривая организм как совокупность взаимосвязанных специализированных функциональных систем (см. рис. 11), обеспечивающих самосохранение, выделим в нем некоторые органы и ткани, специфические реакции которых приводят к изменениям определенных потоков вещества или энергии между организмом и окружающей средой.

В основе специфических реакций лежат структурно-функциональные изменения клеток специализированных тканей, вызванные неадекватностью энергоснабжения клетки. Из приведенного формализма следует, что специфическая реакция зависит от целого комплекса характеристик внутриклеточной среды. Иными словами, она может быть вызвана изменениями каждой из этих характеристик, не утрачивая, однако, своей специфичности. В связи с этим, можно говорить, о том, что в организме реализуются специфические реакции на неспецифические, вообще говоря, воздействия.

Основываясь на таких представлениях об организации специализированных функциональных систем, мы, в предположении постоянства переменных внутренней среды, кроме интересующей в данный момент рассмотрения переменной, регулирование которой осуществляется рассматриваемой функциональной системой, можем строить модель этой системы [19]. При этом постоянство неспецифических для рассматриваемой системы переменных среды будет служить условием частичной изолированности функциональной системы [19].

Построенные указанным способом модели можно использовать для исследований структурно-функционального состояния организма при изменениях конкретных характеристик окружающей среды. Поскольку такие модели строятся на основе предположения об общесистемной цели, задача синтеза модели комплекса функциональных систем сводится к задаче формального объединения специализированных систем на базе общего описания зависимости основных процессов метаболизма от характеристик среды.

Модельные оценки структурно-функционального состояния организма

Реализация требуемого структурно-функционального состояния органов и тканей во многом зависит от эффективности управления кровотоком (см. (4.32)). В реальных организмах кровотоки в тканях — v_i ограничены некоторыми максимально достижимыми величинами $v_{i,\max}$ т. е. имеет место ограничение

$$v_i \leq v_{i,\max} \cdot \quad (4.37)$$

С учетом этого ограничения условие сохранения структурно-функционального состояния ткани можно представить в следующем виде:

$$pv_{i,\max} (s_A - s_{0,i}) \geq \frac{1}{\eta_i} F_i^* \quad (4.38)$$

где F_i^* — функция, отвечающая минимально допустимым значениям переменных структурно-функционального состояния ткани.

Ткани организма различной специализации характеризуются различными минимально допустимыми значениями переменных структурно-функционального состояния. В связи с этим для них характерны различные требования на совместимые с нормальной жизнедеятельностью условия тканевой среды. Вышесказанное позволяет предположить, что оценку усло-

вий существования организма следует проводить на основе оценок условий существования специализированных тканей с высокими минимально допустимыми значениями переменных структурно-функционального состояния. Представляется, что хорошей оценкой величины функции F_i^* / η_i может служить калориметрическая эффективность тканевого дыхания в комфортных условиях, в частности, так называемый основной обмен.

В условиях ограниченности тканевых кровотоков ткани с более высоким основным обменом более зависимы (в смысле уязвимости структуры) от изменений в тканевой среде и, следовательно, нуждается в более жестких механизмах ее контроля.

Для дальнейших построений большой интерес представляет оценка ресурса энергообеспечения жизнедеятельности специализированных тканей организма. Используя выражение (4.38) для ресурса специализированной ткани с учетом того, что $pK_i^{(s)}s_{0,i} = F_i / \eta_i$, получим:

$$G_i = \eta_i p s_A - \frac{v_{i,\max} + K_i^{(s)}}{v_{i,\max} K_i^{(s)}} F_i^* . \quad (4.39)$$

Представляется перспективным использование выражения (4.39) в построении описания вероятности патологических изменений в специализированной ткани. Если предположить, что F_i^* мало меняется в исследуемой области параметров среды, то особенности функции G_i — полностью определяются особенностями функции η_i . Если далее для некоторого значения функции G_i^* вероятность возникновения патологического состояния ($F_i < F_i^*$) равна D_i^* , тогда общее выражение функции вероятности возникновения патологического состояния можно записать в виде:

$$D_i = \exp \left\{ \frac{\ln D_i^*}{G_i^*} G_i \right\} . \quad (4.40)$$

Замечание. Следует пояснить, почему, рассматривая функцию D_i , мы говорим о том, что она призвана описывать вероятность возникновения патологических состояний $y_k < y_k^*$, ($k = 1, 2, \dots, K$). Дело в том, что причиной возникновения патологических состояний могут служить флуктуации состояния тканевой среды, а также любые другие возмущения, приводящие к нарушению условия (4.38). Последствием этого (см. (4.26)) будут изменения значений переменных y_k , характеризующих структурно-функ-

циональное состояние ткани, и достижение некоторыми из них значений ниже критических y_k^* , т. е. реализация

$$y_k < y_k^*, \quad (k = 1, 2, \dots, K). \quad (4.41)$$

Естественно, что более строгое обоснование зависимости (4.40) требует детального рассмотрения очень многих вопросов, связанных с особенностями воздействия меняющейся среды на организм. Важное место в этих рассмотрениях принадлежит исследованиям воздействия стохастической среды. Мы в дальнейших рассмотрениях при оценке вероятности возникновения патологических состояний будем использовать грубую модель (4.40).

Одной из центральных задач при построении формализованных описаний биологических популяций является задача установления зависимости смертности от изменений в среде обитания организмов. Естественным является предположение о связи вероятности возникновения патологических изменений структурно-функционального состояния клеток, а, следовательно, и структурно-функционального состояния тканей и органов организма с вероятностью смерти.

В соответствии с приведенными выше рассуждениями вероятность возникновения патологических состояний является функцией среды обитания, поскольку $\eta = \eta(\bar{z})$. Но в связи с тем, что существует зависимость функции $\eta = \eta(\bar{z})$ от состояния наследственной информации клетки, стабильность которой в свою очередь зависит от мутагенных свойств среды, описание вероятности патологических состояний (4.42) должно быть скорректировано с учетом стохастических нарушений клеточного наследственного аппарата, сопровождаемых ухудшением субклеточных функций и обусловленных этим ухудшением функций клеток, тканей, органов и всего организма в целом. Ухудшение работы органов и тканей приводит к снижению «жизнестойкости» организма.

С формальных позиций процесс стохастического нарушения жизнестойкости (старение) можно описать следующим образом. Предположим, что в некоторый момент времени $t = t_0$ в клетке осуществляется такое управляемое наследственной информацией формирование механизма использования поступающей энергии на нужды функционирования, что функция $\eta = \eta(\bar{z})$ допускает описание

$$\eta = a(t) \exp \left\{ -\sum_{i=1}^n \beta_i z_i - \sum_{i=n+1}^N (\beta_i (z_i - z_i^*))^2 \right\}, \quad (4.42)$$

где $a(t)$ — максимальное значение функции $\eta = \eta(\bar{z})$, определяемое активностью ферментов в момент времени t .

Если в наследственном аппарате с течением времени исходит накопление ошибок, приводящих к уменьшению активности ферментов, например, в соответствии с описанием

$$\dot{a} = \mu a, \quad (4.43)$$

то ясно, что с течением времени будет изменяться и вероятность возникновения патологических состояний (4.40). В этом случае функцию D_i можно описать системой уравнений

$$\begin{aligned} D_i &= \exp \left\{ \frac{\ln D_i^*}{G_i^*} G_i \right\} \\ G_i &= \eta_i p s_A - \frac{v_{i,\max} + K_i^{(s)}}{v_{i,\max} K_i^{(s)}} F_i^* \\ \eta &= a(t) \exp \left\{ - \sum_{i=1}^n \beta_i z_i - \sum_{i=n+1}^N (\beta_i (z_i - z_i^*))^2 \right\} \\ \dot{a} &= \mu a \end{aligned} \quad (4.44)$$

где μ — скорость изменения активности ферментов, обусловленная мутагенными свойствами среды.

В правую часть уравнения для ресурса энергетического обеспечения (жизнестойкости) — G_i входит функция F_i^* , определяемая минимально допустимыми значениями характеристик структурно-функционального состояния y_k^* , ($k = \overline{1, K}$). Для получения зависимости жизнестойкости $G_i = G_i(t)$ (где t — возраст), кроме уравнения (4.43), описывающего изменения механизмов использования энергии на обеспечение жизнедеятельности, следует ввести описание возрастных изменений $F_i^* = F_i^*(t)$.

Исследования возрастных изменений основного обмена, который, как мы уже отмечали выше, может служить хорошей оценкой функции F_i^* , показывают, что он достигает максимальных величин в раннем возрасте. Это объясняется большими энергозатратами на обеспечение формирования организма. Далее по мере развития организма величина F_i^* уменьшается до некоторой величины $F_{i,c}^*$, характерной для молодого развившегося

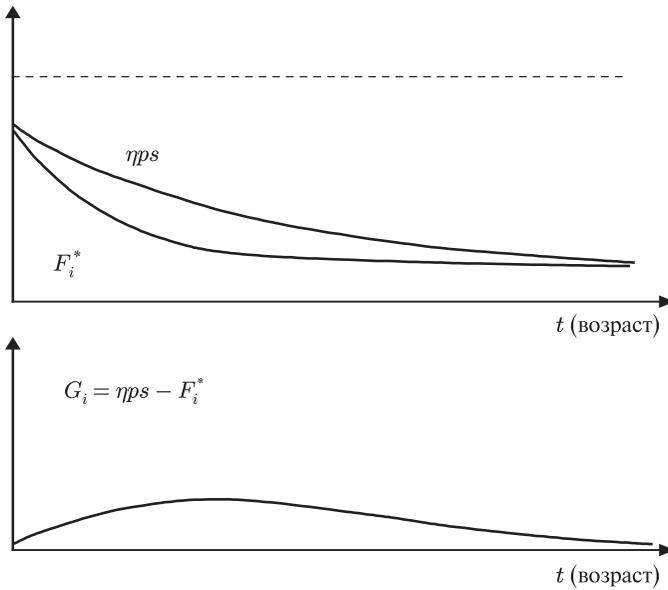


Рис. 12. Схема возрастного изменения жизнестойкости биологических объектов

организма, и до конца жизни остается почти постоянной. Представляется, что F_i^* как функция времени (возраста) может быть описана уравнением

$$\dot{F}_i^* = \zeta(F_{i,c}^* - F_i^*), \quad (4.45)$$

где $F_{i,c}^*$ — значение функции F_i^* в возрасте $t = t_0$, который можно считать возрастом окончания формирования i -й ткани. Графическое представление $G_i = G_i(t)$ и ее составляющих как функций времени приведено на рис. 12.

Описания жизнестойкость $G_i = G_i(t)$ и вероятности возникновения патологических состояний тканей организма D_i могут послужить основой построения таких важных для формализованного представления структурно-функционального состояния организмов и популяций параметров, как рождаемость и смертность в меняющейся среде обитания.

Указанная задача требует рассмотрения $G_i = G_i(t)$ и D_i для совокупности выделенных в рамках исследования органов и тканей, определения наиболее важных из них и наиболее уязвимых с точки зрения осуществления жизненных функций всего организма и в плане наибольшей вероятно-

сти возникновения патологических изменений. Задача эта представляет большой интерес для многих частных направлений биологических исследований и заслуживает самого детального рассмотрения, выходящего за рамки излагаемого в данной работе материалов.

Приведенные выше модели структурно-функционального состояния биологических объектов представляют большой самостоятельный интерес для широкого круга экологических исследований, важными составными частями которых являются задачи описания динамики структурно-функционального состояния биологических систем до организменного уровня включительно. Эти модели могут быть использованы для построения оценок качества окружающей среды. Модель структурно-функционального состояния клетки и ткани, описания жизнестойкости и вероятности возникновения патологических состояний можно просто применять к формализованному описанию структурно-функционального состояния популяций организмов.

5. Заключение

Возможными являются различные трактовки устойчивого развития. Это обусловлено выбором объекта исследования, описания его динамических свойств с целью определения условий его длительного существования, развития реализуемых им в составе окружающего мира функций. Можно с большой степенью уверенности утверждать, что такая общая постановка задач исследования устойчивости развития проходит для абсолютно всех доступных для современного знания объектов окружающего мира, для всех выделенных к рассмотрению объектов биосферы, включая человеческой общество и неразрывно связанный и созданный им мир техносферы.

С антропоцентрических «эгоистических» позиций человека интересуют, прежде всего, перспективы собственного длительного «неограниченно» существования, выбора стратегий развития, исключающих возникновение острых кризисов и катастроф. В такой трактовке проблемы устойчивого развития объектом исследования становится человеческое общество, представленное в виде подсистемы глобальной системы — биосферы.

В предположении естественно-эволюционного возникновения и развития человеческого общества как одного из компонентов биосферы, с использованием формального аппарата системного подхода, можно построить иерархическую структуру современной биосферы, определить функции выделенных к рассмотрению подсистем, как составных частей функции глобальной системы.

Известно, что наиболее эффективным инструментом исследования динамических свойств изучаемых объектов являются их математические мо-

дели. Основные трудности их современного использования для исследований биосферных процессов определяются большим количеством принимаемых к рассмотрению характеристик состояния. Использование формальных процедур системного подхода, четкое определение принимаемой к рассмотрению функции несколько смягчает, но не решает проблему большой размерности моделей. Тем не менее, последовательное проведение такой процедуры при использовании моделей системной динамики позволяет значительно снизить порядок используемых моделей, не снижая их адекватности.

В современной биофизике, на основе гипотезы естественного возникновения и эволюционного развития биосферы получен эффективный инструментарий формализованного описания основных процессов (включая процессы, относимые к техносфере), реализуемых в биосфере. Важным достижением биофизического подхода является развитие методов редукции моделей биосферных процессов до размерностей, допускающих качественный анализ динамики, выявления общих условий устойчивости. Масштабы рассматриваемой проблемы не позволяют претендовать на то, что в изложенном материале достигнуто решение вынесенной в заголовок проблемы. Однако читатель может рассматривать материалы данной статьи как один из возможных вариантов общесистемного подхода исследований динамики окружающего нас мира.

Литература

1. *Stokes Kenneth M.* Man and Biosphere: toward a co evolutionary political economy. N. Y.: M. E. Sharpe, 1992. 325 p.
2. *Тихонов А. Н.* Математический сборник. 1952. № 31. С. 575.
3. *Берталанффи Л. фон.* История и статус общей теории систем // Системные исследования. М.: Наука, 1973. С. 29.
4. *Гаазе-Роппорт М. Г.* Кибернетика и теория систем // Системные исследования. М.: Наука. 1973. С. 63–74.
5. *Эшби У.* Несколько замечаний // Общая теория систем. М.: Мир, 1966. С. 171–178.
6. *Романовский Ю. М., Степанова Н. В., Чернавский Д. С.* Математическое моделирование в биофизике. М.: Наука, 1975. 343 с.
7. *Рубин А. Б., Пытьева Н. Ф., Ризниченко Т. В.* Кинетика биологических процессов. М.: Изд. МГУ, 1977.
8. *Попков Ю. С.* Теория макросистем — равновесные модели. М.: URSS, 1999. 320 с.
9. Физическая энциклопедия. Т. 1. М.: Советская энциклопедия, 1988. С. 294–297.
10. *Волькенштейн М. В.* Общая биофизика. М.: Наука, 1978. 590 с.

11. *Ростопшин Ю. А.* Моделирование структурно-функционального состояния биологических систем // Моделирование процессов экологического развития. Вып. 2. М.: ВНИИСИ, 1981.
12. *Ростопшин Ю. А.* Методологические основы моделирования природной среды // Природа моделей и модели природы. М.: Мысль, 1996. С. 82–118.
13. *Ростопшин Ю. А.* Системно-методологические основы исследований устойчивого развития // Системные исследования. Методологические проблемы. Ежегодник 2003–2005. М.: КомКнига/URSS, 2006. С. 104–131.
14. *Эйген М.* Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. М.: Мир, 1973.
15. *Шноль С. Э. Ж.* Общая биология. 1972. № 34. С. 331.
16. *Блюменфельд Л. А.* Проблемы биологической физики. М.: Наука, 1974.
17. *Александров В. Я.* Клетки, макромолекулы и температура. М.: Наука, 1975.
18. *Ростопшин Ю. А., Климовицкий В. Я.* Возможные приложения биоэнергетики в моделировании физиологической терморегуляции. Биофизика. Т. XXIV. Вып. 5. 1979. С. 885–891.
19. *Ростопшин Ю. А.* Математическое моделирование физиологических регуляторных систем. Автореф. канд. диссерт. Красноярск, 1980. 23 с.