тия торможения роста, компенсационного роста как проявления целостности организма в управлении его целевыми программами. Ряд гипотез связан с сущностью торможения роста, иерархией управления процессами, с ролью интегрированности организма, с единством ростовых потенций всех животных. Экологические, балансовые, эволюционные, термодинамические подходы к описанию и анализу роста привели к теоретическим построениям, толчок к дальнейшему развитию которых могут дать только новые и глубокие экспериментальные работы.

УРАВНЕНИЯ РОСТА И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ АЛЛОМЕТРИЯ

Г. Б. Кофман

При обработке экспериментальных данных по относительному росту и сопоставлению размеров часто используется зависимость

$$y = \beta x^{\alpha}, \tag{1}$$

описывающая взаимосвязь между характеристиками одного организма x и y в процессе его онтогенеза либо в совокупности особей фиксированного возраста (статическая аллометрия). Существует многочисленная литература, посвященная проблемам изменения пропорций животных и растений, оценке продуктивности растительного покрова, изучению взаимосвязей между весом тела и количеством потребляемого корма, величиной ощущений и интенсивностью раздражения, в которой продемонстрирована возможность описания зависимостью (1) столь различных биологических явлений. Исключительная простота непосредственной проверки применимости этого уравнения — существование прямой в плоскости ($\ln x$, $\ln y$), возможность вычисления трудnозамеряемых характеристик, их скоростей роста и коэффициентов вариации — обусловили его большую популярность в биологии.

Несомненно, что рост организмов в различных направлениях происходит согласованным образом, существует соответствие между их функциональными и морфологическими характеристиками. В связи с этим возник вопрос — является ли аллометрическое уравнение универсальным законом, отражающим фундаментальные биологические факты, либо это просто пример удачного подбора аппроксимирующей функции? Одна иэ ранних попыток теоретического анализа онтогенетической аллометрии принадлежит Гексли [Huxley, 1932; Reeve, Huxley, 1945], постулировавшему, что скорость роста $\dot{x} = dx/dt$ некоторого размера x пропорциональна достигнутой величине и фактору G, общему для всех организмов, т. е. для любых двух органов (частей)

$$\dot{x} = AxG; \quad \dot{y} = ByG, \tag{2}$$

где A и B — характерные постоянные. Несмотря на шаткость исходных принципов, в этой работе был получен важный формальный результат, что критерием существования зависимости (1) для двух функций $x(t)$ и $y(t)$ является пропорциональность их относительных скоростей роста

$$\frac{\dot y}{y} = \alpha \frac{\dot x}{x}. \tag{3}$$

Связь между равенствами (1) и (3) устанавливается безотносительно к каким-либо утверждениям относительно функций $x(t)$ и $y(t)$, и содержательная интерпретация должна состоять в формулировке ограничений на свойства этих функций, приводящих к любому из равенств. Наиболее изящный подход к обоснованию формулы простой аллометрии продемонстрирован Деромом [Derome, 1977]. Им показано, что из существования функционального соотношения $C(x_1, x_2) = 0$, инвариантного относительно непрерывной однопараметрической группы линейных однородных преобразований G

$$x_1' = \lambda^{\alpha_1} x_1, \qquad x_2' = \lambda^{\alpha_2} x_2, \tag{4}$$

следует степенная зависимость между переменными x_1 и x_2, здесь $x_1 \equiv y$.

Более простыми и традиционными средствами обоснование, биологический смысл формулы простой аллометрии и несостоятельность контраргументов, подчеркивающих ее эмпирический статус, рассмотрены в наших работах [Кофман, 1981а, б]. Из инвариантности функциональной зависимости $y = f(x)$ относительно преобразования подобия следует соотношение

$$\frac{x \dfrac{df(x)}{dx}}{f(x)} = \alpha, \tag{5}$$

интегрирование которого приводит к зависимости (1). Равенства (3) и (5) эквивалентны, так как, дифференцируя $y = f[x(t)]$ как сложную функцию времени и подставляя в (5) значение $dy/dx = \dot y/\dot x$, получим (3). В свою очередь соотношение (5) представляет модифицированный вариант записи теоремы Эйлера об однородных функциях

$$\sum_{i=1}^{n} x_i \frac{\partial f}{\partial x_i} = \alpha f(x_1 \ldots, x_n),$$

где α — степень однородности. Поскольку эта теорема может служить необходимым и достаточным условием однородности функции [Курант, 1970], в нашем случае зависимости (1), то из этого сразу следуют критериальные свойства равенства (3), естественно не зависящие от соображений, на основании которых оно получено. Вопрос о взаимосвязи конкретных уравнений роста и простой аллометрии является одним из наиболее традиционных разделов анализа аллометрических зависимостей. Несмотря на отсутствие детально разработанной теории роста, существует довольно много эмпирических выражений, часть из которых получена как следствие соответствующих феноменологических теорий, и плодотворность их использования при описании роста растений и животных продемонстрирована рядом авторов. Ясно, что, исключая время из системы равенств $x = x(t)$ и $y = y(t)$, легко выяснить условия существования степенной зависимости в каждом отдельном случае, и в настоящее время все наиболее употребительные и общепризнанные уравнения роста проанализированы с этой точки зрения, что, в частности, может служить одним из критериев их адекватности в случаях, когда экспериментально наблюдаются аллометрические зависимости. Для экспоненциальных уравнений, по-видимому, впервые анализ был проведен Гексли [Huxley, 1932; для параболических — И. И. Шмальгаузеном [1935] и в дальнейшем более подробно М. И. Терсковой [1975]. Функции Гомпертца особенно тщательно исследованы Лэйрдом с соавторами [Laird et al., 1968; Barton, Laird, 1969], автокаталитическое уравнение — Лумером [Lumer, 1939], уравнение Берталанфи, решение которого известно в теории роста растений как функция Митчерлиха, Ричардса, Чепмена—Ричардса, Дракина—Вуевского — В. Н. Дракиным и Д. И. Вуевским [1940]. Значительная работа в этом направлении проделана Ричардсом [Richards, 1959], предложившим формальное уравнение, в частных случаях приводящее к данным функциям. Попытка общего анализа была предпринята в работе Ричардса и Кавэнэ [цит. по Reeve, Huxley, 1945], считавших, что S-образные кривые роста несовместимы с формулой простой аллометрии. Полагая, что $y(t)$ есть S-образная кривая, $dx/dt = f(x)$ и выполняется зависимость (1), для dy/dt они получили следующее выражение

$$\frac{dy}{dt} = \beta x^{\alpha-1}\frac{dx}{dt}, \tag{6}$$

или

$$\frac{dy}{dt} = \beta\alpha\left(\frac{y}{\beta}\right)^{\frac{\alpha-1}{\alpha}} f\left[\left(\frac{y}{\beta}\right)^{\frac{1}{\alpha}}\right],$$

откуда видно, что, для того чтобы скорость роста величины y выражалась такой же функциональной зависимостью, как и dx/dt, необходимо отсутствие множителя $(y/\beta)^{\frac{\alpha-1}{\alpha}}$, т. е. $\alpha = 1$. Данный результат в каждом случае опровергается соответствующей из перечисленных выше работ, а конкретная ошибка состоит в том, что, как следует из (6), значение $\alpha = 1$ соответствует пропорциональности абсолютных, а не относительных скоростей роста. Условие пропорциональности относительных скоростей роста эквивалентно инвариантности функциональной зависимости между переменными x и y относительно непрерывной однопараметрической группы линейных однородных преобразований и соответственно подходу, основанному на существовании подобия в последовательности состояний (x_i, y_i). Действительно, проинтегрировав (2), получим

$$x(t) = x_0 \left[\exp \int_{t_0}^{t} G(t)\, dt\right]^A, \qquad y(t) = y_0 \left[\exp \int_{t_0}^{t} G(t)\, dt\right]^B,$$

что с точностью до обозначений совпадает с (4), $\lambda \equiv \exp \int_{t_0}^{t} G(t)\, dt$, $\alpha_1 = \alpha$ и т. д. В дальнейшем из соображений удобства будет использоваться представление (4), являющееся достаточным условием существования степенной зависимости между функциями $x(t)$ и $y(t)$. Для доказательства необходимости представим (1) в эквивалентной форме $y/y_0 = (x/x_0)^\alpha$, а функцию $x(t)$ следующим образом:

$$x(t) = x_0 \lambda^{\alpha_1}(t), \tag{7}$$

здесь x_0, y_0 — фиксированное состояние; $\lambda(t)$ — безразмерная функция времени. Параметризация (7) без ограничения общности возможна в силу принципа размерной однородности, представляющего следствие П — теоремы, где в качестве одного из безразмерных комплексов выбрано значение $x(t)/x_0$. Комбинируя последние два равенства, получим $y = y_0 \lambda^{\alpha \cdot \alpha_1}$.

Следовательно, необходимым и достаточным условием существования (1) является степенная зависимость функций $x(t)$ и $y(t)$ относительно одной и той же переменной $\lambda(t)$. Для экспоненциальных $x = x_0 e^{\nu_1 t}$, $y = y_0 e^{\nu_2 t}$ и параболических $x = x_0 t^{k_1}$, $y = y_0 t^{k_2}$ функций это условие выполняется автоматически: в первом случае $\lambda = e^t$, а во втором — $\lambda = t$. Именно в этом состоит особенность этих функций и популярность их использования в обосновании аллометрических зависимостей. В случае более сложных функций сформулированное условие означает равенство некоторых из параметров исходных функций. Например, для функций Митчерлиха, известных в теории роста животных как следствие теории роста Пюттера—Берталанфи [Винберг, 1966]:

$$x = x_m (1 - e^{-c_1 t})^{n_1}, \qquad y = y_m (1 - e^{-c_2 t})^{n_2}, \tag{8}$$

необходимым и достаточным условием существования (1) является равенство $c_1 = c_2$, так как $\lambda = 1 - e^{-ct}$; а для функций Гомпертца

$$\begin{aligned} x &= x_0 \exp \frac{A_{01}}{\delta_1} (1 - e^{-\delta_1 t}), \\ y &= y_0 \exp \frac{A_{02}}{\delta_2} (1 - e^{-\delta_2 t}), \end{aligned} \tag{9}$$

равенство $\delta_1 = \delta_2$, $\lambda = e^{1 - \exp \delta_1 t}$.

Исходя из смысла понятия «аллометрия», означающего неравномерный рост, далеко не всякие степенные зависимости следует называть аллометрическими, и более уместным представляется использование сформировавшегося в физике понятия «автомодельность». Явление называется автомодельным (самоподобным), если распределения его характеристик в разные моменты времени связаны преобразованием подобия [Баренблатт, 1979]. С этой точки зрения аллометрический рост представляет частный случай автомодельности, обусловленной изменением пропорций, а сформулированный критерий существования (1) — автомодельность функций $x(t)$ и $y(t)$ относительно одной переменной.

Из приведенных рассуждений следует, что функции $x = x(t)$ и $y = y(t)$ совпадают с точностью до показателя степени — это также непосредственно видно из (1), т. е. являются функциями одного и того же типа и в общем случае некоторые из параметров должны быть одинаковыми. Последнее утверждение формально эквивалентно существованию общего фактора G, но, во-первых, является более конструктивным и, во-вторых, использование адекватной терминологии — автомодельность относительно одной переменной — позволяет использовать круг понятий и идей теории подобия в изучении относительного роста организмов и расширить область анализа автомодельных явлений в биологии.

Традиционное использование формулы простой аллометрии заключается в сопоставлении двух характеристик, в частности размеров, относящихся к одному организму. С другой стороны, логично предположить, что изменение со временем одной и той же характеристики разных организмов, например, растущих в различных условиях, с точностью до параметров описывается одним и тем же уравнением и, следовательно, выполняются предпосылки существования зависимости (1). Действительно, при сопоставлении высот H деревьев данного вида, растущих в различных условиях, были получены удовлетворительные прямые в плоскости ($\ln H_1$, $\ln H_2$), здесь $H_1 \equiv y_1$, $H_2 \equiv x$. Точно также было обнаружено существование подобия в процессах изреживания древостоев, т. е. $N_1 = \beta N_2^{\alpha}$, где функции N_1 и N_2 описывают изменение со временем числа деревьев на единице площади, например при разной начальной густоте [Кофман, Кузьмичев, 1982]. Данные результаты свидетельствуют соответственно об автомодельности относительного роста и изреживания древостоев и видоспецифичности этих процессов. Существование подобия проверяется непосредственно по экспериментальным данным и не связано с какими-либо конкретными уравнениями роста. В этой же работе проиллюстрировано, что непосредственная оценка параметров используемых уравнений роста согласуется с аналитическими требованиями: например, для функций Митчерлиха, как и должно быть, выполняется равенство $c_1 = c_2$, а для функций Гомпертца — $\delta_1 = \delta_2$. Отметим также, что функция Гомпертца эквивалентна уравнению изреживания, полученному Хильми [1955] методами теории размерностей, что в какой-то мере может служить обоснованием этой функции и возвращает ей первоначальный статус кривой смертности.

В общем случае отсутствия автомодельных зависимостей (1) взаимосвязь размеров $x(t)$ и $y(t)$ в дифференциальной форме может быть представлена в силу принципа размерной однородности следующим образом:

$$\frac{\dot{y}}{y} = \alpha(t)\frac{\dot{x}}{x}, \tag{10}$$

где $\alpha(t)$ — безразмерная функция времени, что при $\alpha = \mathrm{const}$ сводится к критерию, полученному Гексли [Huxley, 1932]. Ни о каких степенных зависимостях при $\alpha = \alpha(t)$ не может быть и речи, и общепринятый прием в такого рода ситуациях — считать в формуле (1) параметр α функцией времени — вряд ли имеет смысл. Проинтегрировав (10), получим

$$y = [c \exp \int (\ln x)\dot{\alpha}\, dt]\, x^{\alpha(t)}, \tag{11}$$

т. е. коэффициент β также есть функция времени, а в форме $y = \beta(t)\, x^{\alpha(t)}$ с помощью переобозначений можно представить любую функцию. В качестве иллюстрации приведем зависимость $y = y(x)$ для функций (8), когда $c_1 \neq c_2$:

$$y = y_m\left\{1 - \left[1 - \left(\frac{x}{x_m}\right)^{\frac{1}{n_1}}\right]^{\frac{c_1}{c_2}}\right\}^{n_2}. \tag{12}$$

Требование равенства определенных параметров, в данном случае c_1 и c_2, является очень жестким, и естественно, что в реальных экспериментах из-за биологической изменчивости, особенностей сбора и обработки экспериментальных данных оно может выполняться лишь приближенно. В связи с этим возникает вопрос о приближенном характере степенных зависимостей, связанный, в частности, с достоверностью существования прямых в плоскости $(\ln x, \ln y)$ и проблемой несмещенной оценки параметров α и β. Не вдаваясь в статистические подробности, рассмотрим лишь один из аспектов существования приближенных зависимостей. Ограничившись линейным приближением при разложении в ряды в двух предельных случаях $ct \ll 1$ $(t \to 0)$ и $ct \gg 1$ $(t \to \infty)$ для функций (8), получим

$$x \approx x_m (c_1 t_1)^{n_1}, \qquad y \approx y_m (c_2 t_2)^{n_2} \tag{13}$$

и

$$x \approx x_m (1 - n_1 e^{-c_1 t}), \qquad y \approx y_m (1 - n_2 e^{-c_2 t}). \tag{14}$$

Из системы равенств (13) следует степенная зависимость между величинами $x(t)$ и $y(t)$ (две параболические функции), а из системы (14) — между величинами $x - x_m$ и $y - y_m$ (две экспоненциальные функции роста). Эти предельные случаи особенно наглядно иллюстрируют существование аллометрии в малом, т. е. в окрестности начального и конечного состояний, хотя при $c_1 \neq c_2$ зависимость между функциями $x(t)$ и $y(t)$ определяется выражением (10), а не (1). Для каждой из окрестностей может быть написано свое уравнение типа (1), параметры которых в каждом из случаев различным образом выражаются через параметры исходных функций (8). Это различие в значениях параметров α и соответственно само α могут восприниматься как их зависимость от времени, имеющая иллюзорный характер. Приведенные рассуждения относятся не только к конкретным функциям (8), поскольку всякое дифференцируемое преобразование с якобианом, отличным от нуля, в данной точке можно рассматривать как локально аффинное [Яглом, Ашкинузе, 1962], то практически для любых функций $x(t)$ и $y(t)$ в окрестности каждой точки (x_i, y_i) может быть написана зависимость типа (1) для переменных $x - x_i$ и $y - y_i$, естественно со своими значениями α и β. В рассмотренном выше примере при $t \to 0$ $x_i = 0$, $y_i = 0$; а при $t \to \infty$ $x_i = x_m$, $y_i = y_m$.

По-видимому, весьма близкие проблемы имеются в виду в дискуссии о выборе стандарта x, с которым сопоставляются характеристики частей y_i [Reeve, Huxley, 1945; Мина, Клевезаль, 1976]. Одно из ухищрений состоит в том, чтобы в качестве аргумента в (1) рассматривать величину $x - y$. Обсуждая далеко не бесспорный характер этого предложения, М. В. Мина и Г. А. Клевезаль [1976], в частности, отмечают, что оно связано с лучшим соответствием формуле простой аллометрии в новых переменных. Вероятно, проблема имеет чисто формальный, а не биологический характер и связана с тем, что в отсутствие действительной зависимости (1) существует приближение, имеющее локальный характер. Сформулированный критерий существования формулы простой аллометрии и его интерпретация — равенство определенных параметров для достаточно сложных уравнений роста — связаны с универсальными причинами происхождения степенных зависимостей. Выяснение этих причин и степени их иерархии — саморегуляция [Sahal, 1976], оптимальность [Розен, 1969; Günther, 1975], видоспецифичность параметров уравнений роста — представляет интерес в связи с изучением фундаментальных общих свойств биологических систем и возможностью их инвариантного описания.