

ТЕОРИЯ УПРАВЛЕНИЯ И РАЗВИТИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ РЕГУЛЯЦИЙ

В. Н. Новосельцев

Процесс развития животного или растительного организма безусловно представляет собой управляемый процесс. Управление в этом процессе должно обеспечить реализацию генетической программы и достижение конечного результата вне зависимости от возмущений, действующих на организм в ходе развития.

Теория управления (теория автоматического регулирования, теория управляемых систем) в настоящее время широко используется для описания и исследования биологических систем и процессов в них [Милсум, 1968; Новосельцев, 1978]. Можно поэтому ожидать, что разветвленная система понятий и представлений этой теории, ее современные методы с формализованным аппаратом могут оказать существенную помощь при анализе процессов развития.

В то же время круг интересов теории управления пока далек от проблем биологии развития. Классическая схема анализа системы управления [Воронов, 1965—1970] предполагает рассмотрение следующих аспектов протекающих в системе процессов: а) описание управляемого объекта, т. е. совокупности элементов, которая в результате управления должна приобрести нужные свойства, перейти в нужное состояние; б) описание цели управления, т. е. желаемого состояния или желаемых характеристик объекта в момент окончания процесса управления; в) выбор управляющих воздействий, генерируемых системой управления для достижения нужного результата; г) учет ограничений, которые не должны или не могут быть нарушены в ходе процесса; д) определение критерия качества, по которому следует судить о совершенстве системы в целом.

При наличии формализованного описания перечисленных факторов в теории управления ставится задача анализа или синтеза системы управления, обеспечивающей достижение поставленной цели наилучшим возможным способом при удовлетворении имеющихся ограничений.

Легко видеть, что такой подход не вполне адекватен задачам анализа процессов развития. С одной стороны, в задачах биологии развития объект управления, т. е. сама развивающаяся система, может в принципе быть описана в терминах теории управления, а цель управления можно определить, как получение жизнеспособной функционирующей структуры, отвечающей генетической программе. Но с другой стороны, управляющие воздействия в развивающейся системе, организме, формируются, как правило, в самой системе, образуя встроенную систему регуляторов [Уотермен, 1971]. Ограничения, если они и налагаются

на процесс управления развитием, весьма специфичны, поскольку допускают существенную вариабельность промежуточных этапов развития.

Наконец, что касается критериев качества, или, что то же самое, проблемы оптимальности [Розен, 1969], то наряду с определенными формальными достижениями следует отметить недостаточную методологическую обоснованность концепции оптимальности биологических систем вообще. В частности, имеется обзор критических точек зрения на возможность применения этой концепции при анализе биологических систем [Новосельцев, 1978].

РАЗВИТИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ РЕГУЛЯЦИЙ

Наиболее перспективным следует, вероятно, считать использование методов теории управления в постнатальном развитии животных, на том его этапе, когда процессы морфогенеза завершены и идет формирование и развитие физиологических регуляций. Здесь полезны методы теории управления — теория устойчивости, метод пространства состояний. Цель процессов управления на этом этапе можно формально определить как достижение структурно-функционального соответствия между системами организма, при котором поддерживается стационарное термодинамически неравновесное состояние всех систем организма и обеспечивается его сохранение при действии внешних и внутренних возмущений.

Рассмотрим, как можно определить конечный результат (цель) процессов управления в постнатальном развитии.

Процессы обмена веществ и управления их скоростями в энергетической системе организма в линейном приближении описываются уравнениями

$$\dot{x} = Ax + Bv + Rw, \quad y = Cx + Dv, \quad (1)$$

где x — m -мерный вектор состояния системы (т. е. уровни, или концентрации, веществ в компартаментах системы), v — l -мерный вектор состояния среды, описывающий ее возмущающее действие, w — n -мерный вектор независимых скоростей, необходимых для жизнедеятельности первичных процессов. Вектор $y = [y_1, y_2]^T$ — r -мерный вектор выхода, где y_1 — r_1 -мерный вектор потоков, уравнивающих компоненты вектора w . Матрицы A и B описывают механизмы управления в организме, R задает структурные свойства независимых обменных процессов. Тогда поддержание неравновесного стационарного состояния эквивалентно обеспечению баланса между скоростями независимых (не регулируемых физиологическими механизмами) обменных процессов и скоростями ответных, зависимых процессов, которые регулируются внутренними механизмами на физиологическом уровне в организме.

Пусть по определению

$$y = \begin{bmatrix} y_1 \\ \dots \\ y_2 \end{bmatrix}, \quad C = \begin{bmatrix} C_1 \\ \dots \\ C_2 \end{bmatrix}, \quad D = \begin{bmatrix} D_1 \\ \dots \\ D_2 \end{bmatrix}, \quad R = \begin{bmatrix} E \\ \dots \\ 0 \end{bmatrix}, \quad (2)$$

где C_1 и D_1 — матрицы выходных потоков соответствующих размерностей. Стационарное неравновесие обеспечивается тем, что темпы независимых процессов уравниваются скоростями ответных вторичных процессов. Изменение вектора концентраций x тогда определяется соотношением между независимыми и вторичными, ответными скоростями:

$$\dot{x} = R w + P y_1, \quad (3)$$

где матрица P ($m \times r_1$) определяется только структурой физиологической системы и взаимосвязями между отдельными биохимическими процессами. Можно показать, что P определяется через матрицы исходной системы (1) следующим соотношением

$$P = [A; B] [C_1; D_1]^T ([C_1; D_1] [C_1; D_1]^T)^{-1}. \quad (4)$$

Стационарное неравновесие достигается при $\dot{x} = 0$ в (3), так что каждый независимый поток уравнивается одним или несколькими зависимыми потоками y_1^j в (3).

Можно сказать, что конечный результат физиологического развития состоит в формировании такой системы внутренних, эндогенных, механизмов регуляции, т. е. матрицы A в (1), при которой достигается уравнивание первичных и вторичных скоростей в (3):

$$R w = -P y_1, \quad (5)$$

где матрица P задается соотношением (4).

Необходимым и достаточным условием стационарности (5) является, очевидно, устойчивость системы (1) по Ляпунову, когда все собственные числа матрицы A имеют отрицательные действительные части.

Рассмотренная цель в организме достигается постнатальной адаптацией организма, т. е. приобретением новых физиологических регуляций или изменением степени их проявления под влиянием условий окружающей среды, внешней или внутренней по отношению к организму [Адольф, 1971]. Формально развитие на физиологическом этапе можно рассматривать поэтому как процессы наслоения экзогенных физиологических регуляторных системных механизмов на существующие на ранних этапах эндогенные регуляторы.

Одним из существенных результатов такого наслоения является возникновение гомеостаза физиологических систем, т. е. способности системы поддерживать относительную инвариантность некоторых компонент вектора состояния x — так называемых существенных переменных в организме. Формально это происходит следующим образом [Новосельцев, 1973, 1978].

Гомеостаз системы означает, что для всех ее существенных переменных состояния x_i имеет место соотношение

$$\sigma_{ij} = \lim_{t \rightarrow \infty} \left| \frac{\partial x_i(t)}{\partial v_j} \right| \ll 1, \quad i = 1, 2, \dots, m_1; \quad m_1 < m; \quad j = 1, 2, \dots, l. \quad (6)$$

Наслоение механизмов регуляции приводит к уменьшению величин σ_{ij} в (6), т. е. к появлению гомеостатических свойств в системе.

В описаниях (1) — (6) предполагается, что измерение переменных организма и внешних воздействий производится в некотором естественном масштабе. В большинстве физиологических дисциплин выбор таких масштабов трудностей не представляет.

ДОПУСТИМЫЕ ПРЕДЕЛЫ РАЗВИТИЯ

В процессе развития организмов соотношения между значениями параметров, характеризующих их структуру и функции, изменяются. Однако в конечном итоге процесс развития приводит к таким структурам, которые обладают свойством устойчивости и способностью поддерживать стационарное неравновесие и которые могут сохранять эти свойства при изменениях условий среды в определенных пределах — т. е. речь идет о свойстве гомеостаза.

Условие устойчивости системы налагает некоторые ограничения на параметры результирующей системы, что позволяет выделить соответствующие области допустимых структур биосистем. Так, можно оценить соотношения между допустимыми в процессе развития скоростями обмена веществ и массой тела животного. Известно, что наблюдения такого рода широко проводятся в сравнительной физиологии и формулируются в виде определенных правил [Шмидт-Нильсен, 1976], однако объяснений наблюдаемых соотношений, по существу, не дается.

Поэтому интересно, что некоторые соотношения такого рода можно получить исходя из требований сохранения устойчивости в процессе развития. Легко показать, в частности, что положения теории устойчивости отрицают существование пойкилотермных животных с высоким темпом обмена веществ. Действительно, при превышении некоторых предельно допустимых значений теплопродукции организм заданных размеров становится неустойчивой по температуре системой.

Пусть при некоторой температуре среды T пойкилотермное животное обладает скоростью обменных процессов w . Тогда при изменениях температуры тела t суммарная теплопродукция Q определяется в линейном приближении формулой

$$Q = Mw(1 + \alpha t), \quad (7)$$

где M — масса тела, а α характеризует зависимость скорости протекания обменных процессов от T . В физиологических работах

по терморегуляции эта зависимость характеризуется так называемым коэффициентом Q_{10} .

Теплоотдача q при отсутствии специфических терморегуляторных механизмов оценочно задается соотношением

$$q = K(t - T), \quad (8)$$

где K — обобщенный коэффициент теплоотдачи, учитывающий площадь поверхности и теплоизоляцию тканей.

Для простоты можно задать форму тела животного в виде простейшего геометрического тела — шара, цилиндра. Для шара радиуса r имеем

$$M = \frac{4}{3} \pi r^3, \quad K = \beta 2\pi r^2, \quad (9)$$

где β — коэффициент теплопроводности. Система устойчива в том случае, если имеется баланс между теплопродукцией и скоростью отвода тепла, т. е. при $Q = q$. Равновесное значение температуры тела при этом равно

$$t = \frac{3\beta T + 2rw}{3\beta - 2\alpha r w}. \quad (10)$$

Предельно допустимая при данном размере животного теплопродукция получается в момент потери устойчивости. В этом случае знаменатель (10) обращается в нуль и для предельного значения получаем

$$w_{\max} = \frac{3\beta}{2\alpha r}. \quad (11)$$

НЕКОТОРЫЕ ПРЕДЕЛЬНЫЕ СООТНОШЕНИЯ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФИЗИОЛОГИИ

Четкая зависимость интенсивности обменных процессов от массы у различных организмов давно обратила на себя внимание физиологов [Шмидт-Нильсен, 1976]. Практически для всех организмов эта зависимость в логарифмическом масштабе имеет вид прямых с наклоном около 0,75 (рис. 50).

Интересно, что соотношение (11) ограничивает предельно допустимую область существования пойкилотермных аналогичной прямой, но с углом наклона 0,67. Действительно, суммарная интенсивность метаболизма шарообразного тела с массой и поверхностью, заданными (9), определяется в соответствии с (11) простым соотношением

$$\log Q = c + \frac{2}{3} \log M. \quad (12)$$

Зависимость (12) считается, однако, неудовлетворительной [Шмидт-Нильсен, 1976], поскольку разница между теоретическим значением 0,67 и наблюдаемой величиной 0,75 существенна.

Покажем, что в рамках развиваемых представлений существует возможность уточнения этого коэффициента без введения каких-либо дополнительных допущений, ограничиваясь по-прежнему лишь требованием устойчивости.

Дело в том, что метаболизируют не все структуры животного организма, так что можно пренебречь скоростями обменных процессов и теплопродукцией, например в костной и соединительной тканях. Для теплокровных организмов, в частности, метаболизирующую часть массы тела можно оценить по данным об относительной массе скелета. Приняв на основе данных Кайзера [см., например: Шмидт-Нильсен, 1976] зависимость массы скелета S от массы тела M в виде $S = 0,1 M^{1,13}$, находим зависимость массы метаболизирующей ткани M_1 от общей массы M в виде $M_1 = M(1 - 0,1 M^{0,13})$. Линеаризуя M_1 в логарифмическом масштабе в обычном для сравнительной физиологии теплокровных диапазоне от 10^{-2} до 10^4 кг, находим $M_1 = M^{0,97}$.

Если теперь записать уравнение баланса теплопродукции и теплоотдачи, т. е. условие нахождения на границе устойчивости, то для организма массы M получим

$$wM^{0,97} = KM^{0,67},$$

откуда для теплопродукции $Q = wM \log Q = \log K + 0,70 \log M$, и наклон уточненной зависимости находится ближе к реальной цифре 0,75. Вероятно, более тонкий учет специфики организации различных по массе организмов позволит получить еще лучшее совпадение.

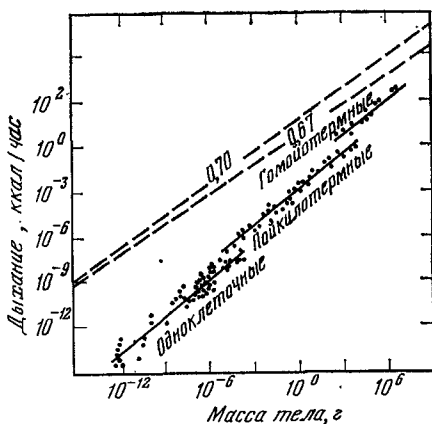


Рис. 50. Зависимость скорости дыхания от веса тела у разных групп организмов [Hemmingen, 1960]