

вана на широком применении метода фазовых портретов, отвечающих модельным уравнениям, описывающим мембранные системы.

Теория фибрилляции сердечной мышцы, исходящая из общих положений физики нелинейных колебательных систем, является прекрасным примером биофизического исследования, доведенного до важных практических приложений. Задачи физиологии четко сформулированы здесь как физические проблемы. Это краткое изложение показывает, что именно физический подход к физиологии обеспечивает строгость и общность анализа и подлинное обоснование получаемых выводов.

§ 8.11. НЕЛИНЕЙНОСТЬ И РЕГУЛЯЦИЯ

Биологические макромолекулы, надмолекулярные структуры, органоиды клетки, клетки, организмы представляют собой сложные системы, т. е. совокупности элементов, взаимодействующих друг с другом. Изучение явлений жизни исходит из исследования этих взаимодействий. Вместе с тем физическое рассмотрение сложной системы не может не основываться на изучении составляющих ее элементов, взятых порознь, вплоть до молекулярного уровня структурно-функциональной организации. Сами взаимодействия определяются природой этих элементов. Соответственно мы имеем дело с ферментом и геном, с аксоном и миофибриллой, с митохондрией и хлоропластом. Эти элементы более сложных систем в свою очередь представляют собой сложные системы. Анализ явлений жизни на всех уровнях организации требует подходов, коррелирующих с представлениями общей теории систем [101].

Специфические взаимодействия в биологической системе приводят к регуляции ее поведения, к поддержанию постоянных значений жизненно важных параметров у системы, достигшей взрослого состояния, и к направленной самоорганизации развивающегося организма. В биологии давно фигурирует понятие *гомеостаза*, означающего стационарное состояние внутренней среды. Холдейн писал: «Активное поддержание нормальной и притом специфической структуры и есть то, что мы называем жизнью; понять сущность этого процесса — значит понять, что такое жизнь» [102]. Однако, как указал Уоддингтон [103], понятие гомеостаза недостаточно. Жизненные явления имеют динамический характер, и существенно не стабилизация состояния, а стабилизация потоков. Соответственно, Уоддингтон вводит понятие *гомеореза*, означающего наличие стационарного состояния или стационарной замкнутой траектории на фазовом портрете открытой системы. Гомеорез поддерживается регуляционными процессами, восстанавливающими фазовые траектории при от-

клонениях от них, вызванных изменениями условий. Гомеостатическая система — открытая система, взаимодействующая со своим окружением.

Пользуясь языком теории регулирования [104, 105], скажем, что открытая система характеризуется наличием входного и выходного сигналов. Эти понятия означают воздействие на систему и ее ответную реакцию. Закон поведения системы определяет зависимость выходной величины от входного воздействия, или сигнала. Задачи теории систем в их общей формулировке состоят в комбинировании двух известных факторов с целью нахождения третьего [104]. Эти три фактора — входная величина, закон поведения, выходная величина. Основные проблемы биофизики сводятся к нахождению структуры и законов поведения «черного ящика», т. е. биологической системы. «Черными ящиками» являются и фермент, и клетка, и организм. Инженер конструирует и строит «белый ящик» — машину, преобразующую входные сигналы в выходные в соответствии с поставленной целью. В биологии «ящики» созданы природой, а не инженером, и задача физика состоит в исследовании их внутреннего устройства и функциональности.

Регуляция, обеспечивающая поддержание гомеостатического или оптимального для жизни реакции на внешние воздействия [106], осуществляется в результате взаимодействия между входным и выходным сигналами, т. е. вследствие обратной связи. В простейшем случае регуляция поддерживает выходную величину на постоянном уровне — скажем, температуру лабораторного термостата. Простейшая регулируемая система содержит управляющее устройство, подвергающееся воздействию выходного сигнала, и объект управления, выдающий этот сигнал (см. стр. 374).

Взаимодействия в биологической системе осуществляются сильными — химическими и слабыми — межмолекулярными и другими силами (см. стр. 9). Как правило, химические реакции нелинейны. Нелинейны и слабые взаимодействия, имеющие кооперативный характер. Кооперативность всегда означает нелинейность ответа системы на входной сигнал.

Как показано выше, нелинейные системы ведут себя весьма специфически и разнообразно. Наличие множественных стационарных состояний — устойчивых и неустойчивых — определяет возможности переключения системы из одного режима в другой даже при слабых воздействиях. Таким образом, нелинейные системы обладают особыми регуляторными возможностями.

Математический аппарат теории управляющих систем есть аппарат дифференциальных уравнений. Связь между выходными $y(t)$ и входными $f(t)$ сигналами задается дифференциальным уравнением. Метод передаточных функций, основанный на применении преобразования Лапласа (см. [106]), позволяет полу-

чить простое феноменологическое описание систем управления. Однако линейное приближение в ряде случаев оказывается слишком грубым и не передает основные особенности системы. При исследовании нелинейных (в частности, кооперативных) систем особенно эффективен неоднократно примененный в этой главе метод фазовых портретов, позволяющий непосредственно анализировать проблемы устойчивости.

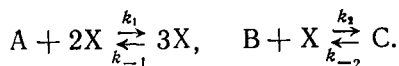
Рассмотрение организма как регулируемой системы, проводимое физико-математическими методами, представляет собой основу теоретической физиологии. В § 8.10 изложены представления, относящиеся к проблемам физиологии сердечной мышцы. Реверберационная теория фибрилляции рассматривает нарушение регуляторного режима, приводящее к десинхронизации автоколебаний в распределенной нелинейной системе. Теория позволяет установить параметры, от которых зависит поведение системы, и указать способы воздействия на эти параметры. В сущности, такой же характер имеет целый ряд фундаментальных физиологических проблем. Необходимо раскрыть физическую сущность регуляторных явлений, установить, от чего зависит регуляция, и, тем самым, найти причины патологических отклонений. Физика есть основа физиологии.

§ 8.12. НЕЛИНЕЙНЫЕ ДИНАМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ И ФАЗОВЫЕ ПЕРЕХОДЫ

Нелинейные системы характеризуются фазовыми портретами с различными особенностями, в частности, с устойчивыми и неустойчивыми особыми точками. Нелинейные системы способны переходить из одних состояний в другие под действием малых флуктуаций, нарастающих до макроскопического уровня.

Шлэгль впервые показал, что в ряде случаев поведение нелинейной системы оказывается подобным *фазовому переходу* первого или второго рода [117]. Возникновение новой структуры в распределенной нелинейной системе имеет такой характер. Неравновесные переходы, определяемые неустойчивостями, давно известны в гидродинамике (например, переход от ламинарного к турбулентному течению и эффект Бенара, см. [1, 115, 116]).

Рассмотрим вслед за Шлэглем [117, 118] автокаталитические реакции (ср. стр. 415)



Скорости реакций равны

$$\left. \begin{aligned} v_1 &= k_1 A X^2 - k_{-1} X^3, \\ v_2 &= k_2 B X - k_{-2} C. \end{aligned} \right\} \quad (8.121)$$