

С помощью (15.69) находим

$$\frac{d}{dt} \langle N \rangle = \left[k_1 A \frac{\langle N + 1 \rangle}{V} + k_{-2} C - k_{-1} \frac{\langle N(N-1) \rangle}{V^2} - k_2 B \frac{\langle N \rangle}{V} \right] V. \quad (15.75)$$

Это уравнение совпадает с континуальным при больших N , когда можно пренебречь единицей по сравнению с N и заменить $\langle N \rangle / V$ на X . Получаем

$$\dot{X} = k_1 AX + k_{-2} C - k_{-1} X^2 - k_2 BX = v_1 - v_2,$$

что совпадает с (15.64). Замена $\langle N \rangle / V$ на концентрацию является вполне строгой, если P есть распределение Пуассона. Условием такого распределения является детальное равновесие для распределений в каждой из реакций (I) и (II) порознь. Это всегда справедливо при термодинамическом равновесии, но может не выполняться вдали от него. Поэтому вопрос о соотношении детерминистических и стохастических уравнений всегда требует специального исследования.

В качестве второго примера рассмотрим модель «хищник — жертва» Вольтерра (§ 15.3). Обозначим число зайцев через M , число рысей — через N . Размножение зайцев, т. е. переходы $M \rightarrow M + 1$, описывается вероятностью

$$W(M + 1, N; M, N) = k_1 M.$$

Смерть рысей описывается вероятностью переходов $N \rightarrow N - 1$

$$W(M, N - 1; M, N) = k_2 N.$$

При встречах рысей с зайцами происходят переходы $M \rightarrow M - 1$, $N \rightarrow N + 1$ с вероятностями

$$W(M - 1, N + 1; M, N) = kMN.$$

Мы положили $k' = k$ (см. с. 496). Основное кинетическое уравнение имеет вид

$$\begin{aligned} \dot{P}(M, N; t) = & k_1(M-1)P(M-1, N; t) + k_2(N+1)P(M, N+1; t) + \\ & + k(M+1)(N-1)P(M+1, N-1; t) - (k_1M + k_2N + kMN)P(M, N; t). \end{aligned} \quad (15.76)$$

Конечно, накладывается условие $P = 0$ при отрицательных значениях M и

N . Единственное стационарное решение, $\dot{P} = 0$, отвечает $P(0, 0) = 1$ и все остальные $P = 0$. Иными словами, оба вида должны вымереть. Сопоставление с дифференциальными уравнениями Лотка — Вольтерра раскрывает смысл этого результата. Мы видели, что замкнутые фазовые траектории, охватывающие центр, могут изменяться при любых флуктуациях — система переходит с одной траектории на другую при изменении начальных условий. Если зайцы случайно вымерли, то рыси не смогут выжить и $M = N = 0$ есть единственное стационарное состояние. В природе зайцы могут укрываться от рысей или убежать от них в другие районы.

Мы видим, что анализ стохастического уравнения дает в этом случае новые поучительные результаты.

§ 15.7. Динамика и регуляция

Возникновение упорядоченного во времени и пространстве коллективного поведения открытой системы в результате перехода, подобного фазовому, означает наличие особых регуляторных возможностей у таких систем. Пространственная локализация вещества (см. с. 503) является вероятным механизмом стабилизации диссипативной структуры по отношению к изменениям химического окружения.

Локализованные структуры характеризуются производством больших количеств определенного вещества в ограниченной области пространства. Тем самым система обладает регуляторными

свойствами. Концентрационные волны (с. 504) представляют собой механизм распространения и передачи информации в форме химических, молекулярных сигналов, а стационарные локализованные структуры хранят информацию.

Биологические макромолекулы, надмолекулярные структуры, клеточные органоиды, клетки, организмы, популяции — сложные системы, т. е. совокупности элементов, взаимодействующих друг с другом. Изучение явлений жизни исходит из исследований этих взаимодействий. Вместе с тем физическое рассмотрение сложной системы не может не основываться на изучении составляющих ее элементов, взятых порознь, вплоть до молекулярного уровня 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, согласующихся с представлениями *общей теории систем*.

Специфические взаимодействия в биологической системе приводят к регуляции ее поведения, к поддержанию постоянных значений жизненно важных параметров у системы, находящейся в стационарном режиме, и к направленной самоорганизации развивающегося организма. В биологии давно фигурирует понятие *гомеостаза*, означающее стационарное состояние внутренней среды. Однако, как указал Уоддингтон, следует говорить не о гомеостазе, а о *гомеорезе* — жизненные явления имеют характер динамический и существенна стабилизация потоков. Гомеорез означает наличие стационарного состояния или стационарной замкнутой траектории на фазовом портрете открытой системы, в частности, предельного цикла. Гомеорез поддерживается регуляторными процессами, восстанавливающими фазовые траектории при отклонениях от них, вызванных изменениями условий.

В этой книге не раз подчеркивалось, что организмы представляют собой химические машины, в которых посылка, рецепция и преобразование сигналов имеют молекулярную природу. В искусственных твердотельных машинах есть лишь один способ борьбы с дефектами или износом деталей — их замена новыми. Сколько-нибудь значительные допуски в таких машинах недопустимы. Напротив, химическая машина организма характеризуется большими «люфтами», недостатки преодолеваются посредством целого ряда компенсаторных механизмов, работающих как на метаболическом, так и на генетическом уровне (см. также § 17.7).

Пользуясь языком теории регулирования, скажем, что открытая система характеризуется наличием входного и выходного сигналов — воздействием на систему и ее ответной реакцией на воздействие. Закон поведения системы определяет зависимость выходной величины от входного воздействия. Задачи теории систем в их общей формулировке состоят в комбинировании двух

известных факторов с целью нахождения третьего. Эти три фактора — входная величина, закон поведения, выходная величина. Основные проблемы биофизики сводятся к нахождению структуры и законов поведения «черного ящика» — биологической системы. «Черными ящиками» являются и фермент, и клетка, и организм. Инженер создает «белый ящик» — машину, преобразующую входные сигналы в выходные в соответствии с поставленной целью. В биологии «ящики» созданы природой и задача физики состоит в исследовании их внутреннего устройства и функциональности.

Регуляция, обеспечивающая поддержание гомеостаза или оптимальные реакции на внешние воздействия, осуществляется в результате взаимодействия между выходными и входными сигналами, т. е. вследствие *обратной связи*. В простейшем случае регуляция поддерживает выходную величину на постоянном уровне, например, температуру лабораторного термостата. Простейшая регулируемая система содержит управляющее устройство, подвергающееся воздействию выходного сигнала, и объект управления, выдающий этот сигнал (см. с. 463).

Взаимодействия в биологической системе являются сильными — химическими и слабыми — межмолекулярными (см. § 2.11). Как правило, химические реакции, а также слабые кооперативные взаимодействия нелинейны. Нелинейность необходима для реализации системы управления. Кооперативность всегда означает нелинейность ответа системы на входной сигнал.

Как мы видели, нелинейные системы ведут себя весьма разнообразно. Наличие множественных стационарных состояний определяет возможность переключения системы из одного режима в другой даже при слабых воздействиях. Таким образом, нелинейные системы обладают регуляторными возможностями.

Математический аппарат теории управляющих систем есть аппарат дифференциальных уравнений. Такое уравнение описывает связь между входными и выходными сигналами. Так называемый метод передаточных функций, основанный на применении преобразования Лапласа, позволяет получить феноменологическое описание систем управления. При этом эффективен описанный выше метод фазовых портретов, позволяющий непосредственно анализировать проблемы устойчивости.

Рассмотрение организма как регулируемой системы, проводимое физико-математическими методами, есть основа теоретической физиологии. В § 16.6 рассмотрена в качестве примера проблема фибрилляции сердечной мышцы. Теория позволяет установить параметры, от которых зависит поведение системы, и указать способы воздействия на эти параметры. В сущности, такой же характер имеет целый ряд физиологических проблем (в частности, проблема иммунитета, § 17.11). Необходимо раскрыть физическую сущность регуляторных явлений, установить, от чего зависит регуляция, и тем самым найти причины патологических отклонений. В этом смысле физика есть основа физиологии.