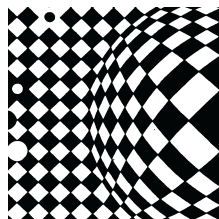


Глава IV

Процессы самоорганизации в распределенных биологических системах



§ 1. Общая характеристика автоволновых процессов

До сих пор мы рассматривали так называемые «точечные» системы, в которых изменения переменных во времени происходят одинаково во всех точках пространства, занимаемого системой. Такой подход оправдан в основном для гомогенных объектов, где к тому же параметры (плотность вещества, температура) одинаковы в разных точках. Этим требованиям, например, соответствует культура микроорганизмов в непрерывном культиваторе полного перемешивания. Однако, в реальных системах (биологических и химических) необходимо учитывать их пространственную неоднородность, что должно найти свое отражение в соответствующих математических моделях.

☐ Мы будем теперь рассматривать системы, в которых состояние меняется в разных точках пространства, а между отдельными точками существуют «диффузионные связи» или потоки вещества. Такие системы называются распределенными в пространстве системами. В них изменения концентраций веществ во времени происходят за счет двух процессов: химических превращений, описываемых «точечными» кинетическими моделями, и диффузии веществ из областей с высокой концентрацией в области с меньшей концентрацией. Все биологические системы (активные мембраны, клетки и ткани, сообщества организмов) относятся к классу активных распределенных систем. Превращение веществ и трансформация энергии в них происходят в отдельных элементарных объемах, которые связаны между собой диффузионным переносом вещества. □

Таким образом, каждый элементарный объем является в свою очередь закрытой элементарной системой, далекой от термодинамического равновесия (см. гл. V, VI). В системе существует распределение по пространству веществ, богатых энергией, или распределение источника энергии, за счет которого в элементарных объемах индуцируются различные процессы, связанные с диффузией через них активных веществ. Среди своеобразных динамических явлений в таких системах большое значение имеет распространение самоподдерживающихся волн возбуждения, сохраняющих свои характеристики (амплитуду, период, форму, скорость) за счет распределенного в среде источника энергии. Именно из-за этого свойства такие системы получили название активных распределенных систем.

В биологических системах роль распределенного источника энергии, поддерживающего распространение волн, выполняют определенные биохимические вещества (волны возбуждения в нервных тканях, сердечной мышце). Оказалось, что целый ряд фундаментальных динамических свойств биологических систем присущ им в силу того, что они относятся к активным распределенным системам. Динамические явления в активных распределенных системах принято называть автоволновыми процессами (АВП), включающими целый класс пространственных эффектов:

- распространение уединенного фронта возбуждения в виде бегущего импульса стабильной формы (БИ) или бегущего фронта (БФ);
- генерация волн автономными источниками импульса активности, так называемыми ведущими центрами (ВЦ);
- квазистохастические волны (КСВ);
- синхронные автоколебания во всем пространстве (СА);
- ревербераторы;
- спиральные волны (СВ);
- стоячие волны;
- стационарные во времени неоднородные распределения в пространстве кинетических переменных (концентраций веществ) — диссипативные структуры (ДС).

Описание свойств АВП на основе единых физических и математических принципов составляет предмет теории активных распределенных систем.

В химических системах был обнаружен класс процессов, в ходе которых наблюдаются почти все основные типы АВП. Наиболее важным из них является реакция Белоусова – Жаботинского — окислительно-восстановительная реакция с участием бром-малоновой кислоты, где катализатором служат ионы цезия и марганца. Изменение валентности этих ионов приводит к локальным изменениям окраски раствора, что дает наглядный визуальный способ наблюдения за пространственными явлениями в реакционном сосуде. Например, в этой системе для активной гомогенной среды показано существование двумерных волновых процессов — ревербераторов и образование диссипативных структур.

В живых системах наиболее хорошо изучены АВП в возбудимых мембранах нервного волокна. В сетях нейронов показано распространение волн возбуждения (БФ), которые связаны с изменением межклеточной концентрации ионов K^+ и Ca^{2+} . Волны электрических потенциалов в виде БИ распространяются по волокнам сердечной мышцы. Патологические состояния здесь в виде аритмии и фибрилляции (несинхронизированная активность мышц) определяются возникновением автономных источников волн-ревербераторов.

Другие типы АВП ярко проявляются в процессах морфогенеза при дифференцировке тканей. Материальную основу здесь составляют генетические системы биосинтеза белка и активный транспорт веществ через клеточные мембраны. В сообществах организмов в ряде случаев взаимодействие клеток осуществляется посредством выделяющихся веществ-аттрактантов (циклическая АМФ). Взаимное движение клеток к источнику сигналов и их агрегация носит волновой характер. В эмбриональных структурах этот механизм во многом определяет движение клеток при формировании тканей. В основе движения в стенках каналов кровеносных сосудов, механических перемещений клеток по плоской поверхности лежат также АВП.

Таблица IV.1. Экспериментально наблюдаемые автоволновые процессы

Объект	Тип АВ-процесса	Скорость БФ или БИ	Характерный размер, длина волны
Окисление броммалоновой кислоты в присутствии катализирующих ионов церия или железа (реакция Белоусова–Жаботинского)*	СА, СВ, КСВ, БИ, ВЦ, ДС	0–10 см/с	1–10 мм
Аксон кальмара	БФ, БИ	21 м/с	2–6 см
Ламелла нормальных фибробластов мыши	БИ	0,2 мкм/с	10 мкм
Икра пресноводной рыбы («волна» освобождающегося кальция)	БИ	8 мкм/с	—
Неоднородная активность ферментов в цитоплазме	ДС	0	—
Плазмодий миксомицета	БИ, СА, СВ	30 мкм/с	3–5 мм
Культура ткани из миофибрилл	БИ	50–200 мкм/с	10–20 мкм
Проводящая система сердца*	БФ, БИ, ВЦ	25–300 см/с	1,5–150 см
Мышца миокарда собаки	БИ	30 см/с	3 см
Дельтовидная мышца собаки	БИ	5 м/с	5 см
Гладкие мышцы	БИ	5–10 см/с	—
Нейронная сеть*:			
быстрые волны	КСВ, БИ	10–50 см/с	2–12 см
медленные волны	БИ	2–5 мм/мин	6–25 мм
Популяция амёбоподобных клеток*	БИ, ВЦ	40 мкм/с	1 см
Коралловые полипы	БИ	50 см/с	1 см

Условные обозначения. БИ, БФ — распространение возмущения в виде бегущего импульса или бегущего фронта; ВЦ — генерация волн автономными источниками импульса активности, так называемыми ведущими центрами; ДС — стационарные неоднородные распределения кинетических переменных в пространстве; КСВ — квазистохастические волны; СА — синхронные автоколебания во всем пространстве; СВ — спиральные волны.

* В этих системах возможны процессы, имеющие этапы, на которых изменения переменных происходят с сильно различающимися характерными временами; в них могут осуществляться различные классы АВ-процессов.

В табл. IV.1 приведена сводка известных автоволновых процессов, наблюдаемых в биологических и химических системах.

Из табл. IV.1 видно, что наиболее быстрые процессы связаны с распространением электрических импульсов — сигналов, служащих для регуляции биологических процессов. Это нервные импульсы, быстрые волны в нейронных сетях мозга, волны возбуждения в мышцах. Средние скорости процессов наблюдаются в химических реакциях; малые скорости — иногда внутри живых клеток, они связаны с механизмами немышечной подвижности.

∇ Явления самоорганизации играют особо важную роль для обеспечения пространственно-временной координации в развивающихся биологических системах. Например, пространственная самоорганизация обеспечивает первичные акты пространственной дифференцировки в эмбриональных тканях. □

Известно, что клеточная дифференцировка играет ключевую роль в развитии и проявляется в том, что отдельные клетки и целые ткани претерпевают переходы из одного типа специализации в другой. Такие переходы — следствие включения

одних и выключения других генов. На ранних стадиях эмбриогенеза клетки обмениваются друг с другом различными метаболитами, в том числе регуляторами генетической активности — морфогенами. В недифференцированных тканях имеет место однородное распределение морфогенов. Когда распределение морфогенов по ансамблю клеток становится неоднородным, образуются фенотипически наблюдаемые морфологические структуры.

Ключевую роль в формировании пространственно неоднородных распределений морфогенов играет неустойчивость, разрушающая исходное однородное состояние (А. М. Тьюринг, 1952). Этот вывод был сделан на основании анализа модели образования и распада морфогенов. Тьюринг показал, что однородное стационарное распределение реагентов \bar{x} , \bar{y} при определенных значениях параметров, характеризующих кинетику производства и распада морфогенов, может стать неустойчивым по отношению к пространственно-временным возмущениям.

⌋ Такие возмущения, называемые неустойчивыми модами, однажды возникнув за счет случайных флуктуаций, будут развиваться, нарастая по амплитуде. Однако амплитуда не будет нарастать беспредельно — ее стабилизируют нелинейные эффекты. В итоге в системе сформируется стационарное пространственно неоднородное распределение реагентов (диссипативная структура), которое обуславливает процесс позиционной (зависящей от пространственного положения) дифференцировки ткани. □

В результате тщательных экспериментальных исследований одного из простых организмов — гидры — были выявлены два типа морфогенов: активатор и ингибитор. Эксперименты показали, что после удаления головы, когда в ходе роста размер гидры превысит некий минимальный, на месте прежней головы возникает новая. Таким образом, увеличение размера гидры способствовало позиционной дифференцировке.

Для интерпретации этого явления была предложена модель, исследование которой показало, что при увеличении размера в системе может возникать неустойчивость, нарушающая однородное распределение веществ (А. Гирер и Р. Майнхардт, 1972). В частности, это относится к распределению вдоль тела гидры концентраций двух морфогенов: короткодействующего активатора и далекодействующего ингибитора процессов формирования головы.

⌋ Вопросами о том, какие механизмы обуславливают возникновение неустойчивости и как происходит переход к новому упорядоченному состоянию, занимается новая междисциплинарная отрасль науки, получившая название синергетики (Г. Хакен, 1980). □

§ 2. Математические модели самоорганизующихся структур

Нам предстоит познакомиться с математическими моделями, отражающими основные динамические свойства АВП. Их принципиальной особенностью является то, что переменные изменяются одновременно за счет химических процессов, характер которых может быть различен в разных точках пространства. В общем виде это можно записать как зависимость скорости изменения концентрации i -го вещества

$$\dot{c}_i = f_i(c_1, c_2, \dots, c_n, z, t).$$

Эта скорость зависит от концентраций всех компонентов реакции в точке r , а также непосредственно от r и t , так как внешние параметры, такие, например, как температура, могут быть различны в разных точках r и меняться со временем.

Уравнение диффузии. Рассмотрим роль процессов диффузии в изменении концентрации c_i , в момент времени t в точке r , т.е. $c_i(t, r)$. Для простоты возьмем реакционный сосуд, имеющий вид длинной узкой трубки с поперечным сечением S (рис. IV.1). Выделим в ней элементарный объем ΔV с координатами r и $r + \Delta r$; тогда $\Delta V = S\Delta r$. Масса ΔM_r вещества, протекающего через сечение трубки в точке r , пропорциональна градиенту концентрации $\Delta c_i / \Delta r$ вещества c_i , в направлении r и величине промежутка времени от t до $t + \Delta t$, в течение которого протекает диффузия:

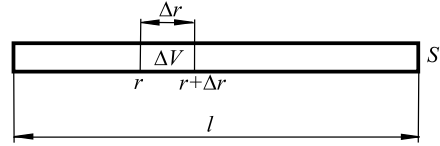


Рис. IV.1

К выводу уравнения диффузии

$$\Delta M_r = -D \frac{\Delta c_i(r, t)}{\Delta r} S \Delta t.$$

Здесь D — коэффициент диффузии, определяемый свойствами растворенного вещества и растворителя. Через другую границу выделенного объема с координатой $r + \Delta r$ в обратном направлении за тот же промежуток времени диффундирует масса

$$\Delta M_{r+\Delta r} = D \frac{\Delta c_i(r + \Delta r, t)}{\Delta r} S \Delta t.$$

Таким образом, общее изменение массы вещества в элементарном объеме ΔV за счет диффузии будет

$$\Delta M = \Delta M_{r+\Delta r} + \Delta M_r = \frac{DS\Delta t}{\Delta r} [-\Delta c_i(r, t) + \Delta c_i(r + \Delta r, t)],$$

а изменение концентрации c_i , за счет диффузии составит

$$\Delta c_i = \frac{\Delta M}{\Delta V} = \frac{\Delta M}{S\Delta r} = \frac{1}{\Delta r} \left[\frac{\Delta c_i(r + \Delta r, t)}{\Delta r} - \frac{\Delta c_i(r, t)}{\Delta r} \right] D \Delta t.$$

Переходя к пределу при $\Delta r \rightarrow 0$, получим

$$\Delta c_i = D \Delta t \frac{\partial^2 c_i(r, t)}{\partial r^2}.$$

Отсюда легко найти скорость изменения концентрации Δc_i , в объеме ΔV за счет процессов диффузии. При $\Delta t \rightarrow 0$ имеем

$$\frac{\partial c_i}{\partial t} = D_i \frac{\partial^2 c_i(r, t)}{\partial r^2}.$$

Итак, если предположить, что скорости химических реакции не зависят явно от координаты и времени и в системе отсутствуют «гидродинамические потоки» — систематические неслучайные движения реагирующих веществ, то в одномерном

случае распределенная система реакция — диффузия описывается дифференциальными уравнениями в частных производных:

$$\frac{\partial c_i}{\partial t} = f_i(c_1, c_2, \dots, c_n) + D_i \frac{\partial^2 c_i(r, t)}{\partial r^2} \quad (i = 1, 2, \dots, n), \quad (\text{IV.2.1})$$

где $f_i(c_1, \dots, c_n)$ соответствует точечной модели и описывает изменение концентрации c_i , в каждой точке пространства за счет химических превращений, а $D_i \frac{\partial^2 c_i(r, t)}{\partial r^2}$ — процессам переноса между соседними точками пространства.

Чтобы выделить единственное решение системы уравнений (IV.2.1), необходимо задать начальные условия

$$C_i(0, r) = \varphi_i(r) \quad (i = 1, \dots, n) \quad (\text{IV.2.2})$$

и условия на границе области V . Простейшее граничное условие — непроницаемость границ области V , от которых частицы отражаются, — имеет следующий вид:

$$\left. \frac{\partial c_i}{\partial \bar{n}} \right|_{\substack{r \in \partial V \\ t > 0}} = 0 \quad (i = 1, \dots, n), \quad (\text{IV.2.3})$$

где \bar{n} — вектор нормали к границе области V . Условие

$$\left. \frac{\partial c_i}{\partial \bar{n}} \right|_{\substack{r \in \partial V \\ t > 0}} = \varphi(r)$$

описывает поток вещества через границу.

Другой тип граничных условий — поглощение на границе:

$$c_i(t, r) \Big|_{\substack{r \in \partial V \\ t > 0}} = 0.$$

Частичному поглощению и частичному отражению на границе соответствует граничное условие

$$\alpha c_i(t, r) + \beta \left. \frac{\partial c_i}{\partial \bar{n}} \right|_{\substack{r \in \partial V \\ t > 0}} = 0.$$

Если область V совпадает со всем пространством, граничных условия ставить не нужно.

Распределенная система (IV.2.1) может быть сведена к точечной системе

$$dc_i/dt = f_i(c_1, c_2, \dots, c_n) \quad (i = 1, \dots, n)$$

в следующих случаях. Во-первых, когда все коэффициенты диффузии $D_i = 0$. В этом случае молекулы вообще не будут сталкиваться друг с другом и химическая реакция невозможна. Во-вторых, если коэффициенты диффузии очень велики ($D_i \rightarrow \infty$), то скорости диффузии будут велики по сравнению со скоростями химических реакций. В этом случае после некоторого периода индукции решение системы (IV.2.1) станет близко к решению точечной системы

$$\bar{c}_i = \bar{f}_i(c_1, c_2, \dots, c_n) \quad (i = 1, \dots, n),$$

где \bar{f}_i — усредненные по объему скорости. Наконец, если внешние условия и начальные концентрации однородны во всем объеме: $\varphi_i(r) = \varphi_i = \text{const}$, то достаточно рассматривать точечную систему.

Решение линейных уравнений диффузии. В настоящее время только с помощью ЭВМ можно найти решение краевых задач для системы нелинейных уравнений (IV.2.1). Мы рассмотрим основные свойства аналитических решений, которые разработаны для линейных уравнений

$$\frac{\partial c_i(r, t)}{\partial t} = f_i(c_1, c_2, \dots, c_n) + D_i \frac{\partial^2 c_i(r)}{\partial r^2}, \quad (\text{IV.2.4})$$

где не содержится нелинейных функций относительно концентраций c .

Уравнение (IV.2.1) является неоднородным, так как содержит в правой части «точечный», химический $f_i(c_1, c_2, \dots, c_n)$ и диффузионный $D_i \frac{\partial^2 c_i(r)}{\partial r^2}$ члены. Краевую задачу решают для уравнения (IV.2.1) в несколько этапов. Мы ограничимся случаем одной переменной $c(r, t)$. Вначале ищется решение однородного уравнения

$$\frac{\partial c(t, r)}{\partial t} = D \frac{\partial^2 c(r)}{\partial r^2} \quad (\text{IV.2.5})$$

без точечных членов, содержащего только диффузионную часть с нулевыми граничными условиями (поглощение вещества на границе):

$$c(0, t) = 0, \quad c(l, t) = 0$$

и начальными условиями при $t = 0$:

$$c(r, 0) = \varphi(r).$$

Не останавливаясь на математических выкладках, отметим, что здесь применяется метод разделения переменных r и t , когда решение $c_i(r, t)$ представляется в виде

$$c(r, t) = R(r)T(t).$$

Здесь $R(r)$ — функция только пространственной переменной r , а $T(t)$ — функция только переменной времени t . Оказывается, что функция $R(r)$, отражающая характер пространственной «изрезанности» распределения концентраций $c_i(r)$ имеет вид синусоиды, зависящей от размеров реактора l :

$$R_n(r) = B_n \sin \frac{n\pi}{l} r,$$

где n — любое целое число, B_n — коэффициент, который мы будем считать равным единице (рис. IV.2). Временной характер решения задается функцией $T(t)$, также зависящей от l и n

$$T_n(t) = A_n \exp[-D \left(\frac{n\pi}{l}\right)^2 t]$$

Величину $\sqrt{\lambda} = n\pi/l$ обычно называют волновым числом и обозначают буквой K

$$K_n = \sqrt{\lambda_n} = n\pi/l.$$

Таким образом

$$c_n(r, t) = R_n(r)T_n(t) = A_n \exp(-D\lambda_n t) \sin \sqrt{\lambda_n} r,$$

или

$$c_n(r, t) = A_n \exp(-DK_n^2 t) \sin K_n r \quad (\text{IV.2.6})$$

являются частными решениями однородного уравнения (IV.2.5), удовлетворяющими нулевым граничным условиям.



Мы видим, что решения (IV.2.6) представляют собой затухающие во времени синусоидальные пространственные распределения концентрации c — набор n

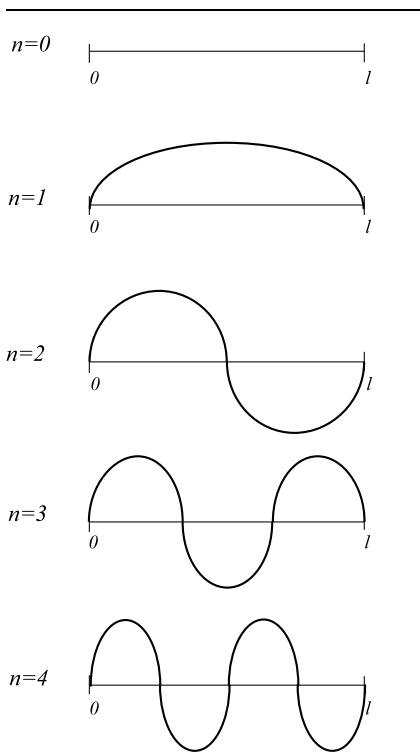


Рис. IV.2

Вид функции $\sin \frac{n\pi r}{l}$ при разных значениях n

гармоник. Очевидно, выражение, стоящее под знаком \sin , есть произведение волнового числа $K_n = \sqrt{\lambda_n} = n\pi/l$ и координаты r . Значит волновое число K_n задает частоту колебаний переменной c в пространстве, или, что то же самое, величина $\lambda_n = 2\pi/K_n$ есть «период» колебаний C по пространству r . Чем больше номер гармоники n , взятой из общего набора n гармоник — решений, тем меньше период синусоиды $\lambda_n = 2\pi/K_n = 2l/n$ в пространстве, но тем больше и коэффициент затухания этой синусоиды во времени за счет множителя $\exp[-(n\pi/l)^2 t]$. \square

Таким образом, общее решение представляет собой суперпозицию частных решений: (1) быстро затухающих во времени и «высокочастотных» в пространстве и (2) медленно затухающих во времени и «низкочастотных» в пространстве синусоид. Ясно, что при $t \rightarrow \infty$ синусоиды на рис. IV.2 «затухнут» и распределение в пространстве станет однородным. При граничных условиях непроницаемости концов одномерного реактора

$$\frac{\partial c}{\partial r}(0, t) = \frac{\partial c}{\partial r}(l, t) = 0$$

(поглощение на границе) изрезанность в пространстве задается косинусоидой

$$R_n = B_n \cos\left(\frac{n\pi}{l}\right) r.$$



Отметим, что начальные условия

$$c(0, r) = \varphi(r)$$

можно наглядно истолковать следующим образом. В момент $t = 0$ в точках r реактора мгновенно выделяется некоторое количество вещества $\varphi(r)$, которое затем пассивно диффундирует вдоль реактора. На концах трубки условия поддерживаются постоянными. Говорят, что это соответствует функции мгновенного источника вещества, которая отражает начальное неравновесное распределение вещества, возникающее в момент $t = 0$. \square

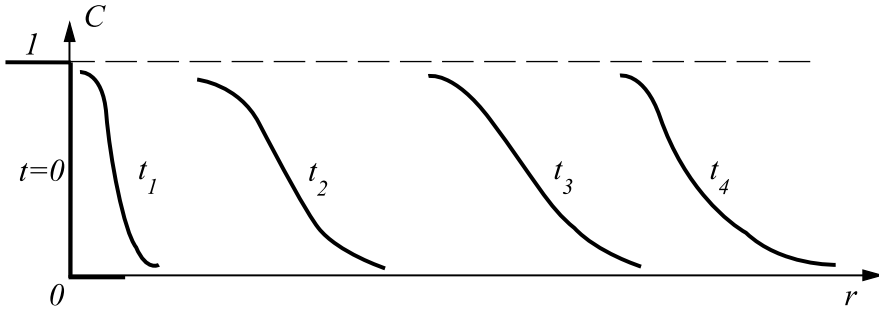


Рис. IV.3

Профиль плотности c в зависимости от координаты r в последовательные моменты времени $t_4 > t_3 > t_2 > t_1 > t_0 = 0$

В неоднородной системе (IV.2.4) распределение источников вещества задается уже точечными химическими членами $f(c_1, c_2, \dots, c_n)$, которые действуют постоянно, а не только в начальный момент времени. Это и означает, что мы имеем дело с активной распределенной системой. В зависимости от вида «точечных» функций $f(c_1, c_2, \dots, c_n)$ в активных кинетических средах наблюдаются различные АВП. Однако, лишь в некоторых важных для биологии случаях удастся провести качественное исследование при самых общих предположениях. Так, была рассмотрена задача распространения концентрационной волны, которая встречается, например, в экологии при распространении вида. Такое же явление наблюдается в процессах передачи информации в биологических системах путем движения концентрационной волны. Здесь в начальный момент времени есть область r_0 , где $c = 1$ и она отделена резкой границей, так что при всех $r > r_0$ концентрация $c = 0$. При $t = 0$ начинается распространение волны ненулевых концентраций в область $r > r_0$. Здесь взаимодействуют два процесса: диффузия (частиц, особей, вида) и точечные процессы $f(c)$ (химические реакции, размножение особей). В каждой точке r куда путем диффузии пришла очередная порция вещества c , начинается размножение за счет действия активного источника вещества $f(c)$. В зависимости от вида $f(c)$ возможны разные режимы распространения волны. В частности, если $f(c)$ равна нулю при $c = 0$ и $c = 1$ и положительная в промежуточных точках, то распространение волны концентраций носит автоволновой характер (рис. IV.3)

$$c(t, r) \simeq v(r - \lambda t).$$

Здесь при изменении t форма кривой $v(t)$ не меняется, а сама эта кривая переме-

щается слева направо со скоростью λ . В этой системе скорость активного распространения концентрационной волны может за счет действия «размножителя» $f(c)$ точечной системы намного превышать скорость простой диффузии. В частности, такая задача рассмотрена применительно к процессу агрегации миксомицетов на поверхности агара. Основной организующий сигнал здесь — волна АМФ, которая диффузионно распространяется с «усилением» волны отдельными миксомицетами.

Устойчивость стационарных режимов. Как и в случае моделей в обыкновенных дифференциальных уравнениях, особый интерес представляет исследование стационарных режимов, устанавливающихся в системе с течением времени. Стационарные решения находят из условий равенства нулю производных по времени:

$$D_i \frac{\partial^2 c_i(r)}{\partial r^2} + f_i(c_1, c_2, \dots, c_n) = 0. \quad (\text{IV.2.7})$$

В качестве простого примера выберем граничные условия непроницаемости концов одномерного реактора длиной от 0 до l

$$\left. \frac{\partial c_i}{\partial r} \right|_{\substack{r \in \partial V \\ t > 0}} = 0.$$

Ясно, что стационарные решения точечной системы не зависят от r и удовлетворяют уравнению (IV.2.7), т. е. являются одновременно стационарными решениями распределенной системы, однородными по пространству. Однако в распределенной системе могут быть и стационарные, неоднородные по пространству решения, найти которые значительно сложнее. Исследование вопроса устойчивости стационарных решений аналогично исследованию на устойчивость стационарных решений точечной системы. $\bar{c}(r)$ является устойчивым стационарным распределением концентраций вдоль координаты r , если решение $c_\xi(t, r)$ возмущенной системы, в которой в начальный момент времени при $t = 0$ взято «возмущенное» распределение концентраций $c(0, r) = \bar{c}(r) + \xi(0, r)$ будет при $t > 0$ мало отличаться от стационарного решения, т. е. $c_\xi(t, r) \simeq \bar{c}(r)$. Как правило, исследование устойчивости стационарного решения можно провести на основе анализа системы уравнений, линеаризованных вблизи особой точки. Рассмотрим вопрос об устойчивости однородных в пространстве решений, ограничиваясь уравнением с одной переменной и принимая для краткости, что $D = 1$:

$$\frac{\partial c(t, r)}{\partial t} = f(c) + \frac{\partial^2 c(t, r)}{\partial r^2}. \quad (\text{IV.2.8})$$

Подставляя в это уравнение «возмущенное» решение $c(t, r) = \bar{c}(r) + \xi(t, r)$ и учитывая, что $\bar{c}(r)$ удовлетворяет соотношению $f(\bar{c}) + d^2\bar{c}/dr^2 = 0$, получим следующее уравнение для возмущений:

$$\frac{\partial \xi(t, r)}{\partial t} = Q\xi(t, r) + \frac{\partial^2 \xi(t, r)}{\partial r^2}. \quad (\text{IV.2.9})$$

где $Q = f'_c(\bar{c})$. Ясно, что для $\xi(t, r)$ справедливы те же граничные условия непроницаемости (IV.2.3), что и для $c(t, r)$:

$$\frac{\partial c}{\partial r}(t, 0) = \frac{\partial c}{\partial r}(t, l) = 0, \quad \frac{\partial \xi}{\partial r}(t, 0) = \frac{\partial \xi}{\partial r}(t, l) = 0.$$

Поскольку граничные условия для уравнений (IV.2.8) и (IV.2.9) совпадают, то мы воспользуемся этим обстоятельством. Мы уже видели, что линейное уравнение (IV.2.4) при нулевых граничных условиях имеет собственные функции $B_n \sin(n\pi/l)r$, а при условиях непроницаемости на концах — собственные функции

$$B_n \cos(n\pi/l)r.$$

Следовательно, решение $\xi_n(t, r)$ имеет простой вид (ср. IV.2.6):

$$\xi_n(t, r) = a_n(t) \cos(n\pi/l)r. \quad (\text{IV.2.10})$$

Здесь нам надо определить коэффициенты $a_n(t)$, как это уже делалось ранее в (IV.2.6). Подставляя (IV.2.10) в (IV.2.9) найдем, что коэффициент

$$a_n(t) = \exp\{[-(n\pi/l)^2 + Q]t\} \quad (\text{IV.2.11})$$

задает временный характер изменения начального возмущения $\xi(0, r)$.

Итак, можно записать выражение для решения уравнения (IV.2.9) в виде

$$\xi(t, r) = \sum_{n=0}^{\infty} a_n l \exp\{[Q - (n\pi/l)^2]Dt\} \cos(n\pi/l)r. \quad (\text{IV.2.12})$$

Здесь величины $\exp\{[Q - (n\pi/l)^2]Dt\}$ задают временной характер затухания или нарастания начального возмущения $\xi(0, r)$, а множители $\cos[n\pi/(lr)]$ определяют распределение начального отклонения вдоль координаты r .

Если в формулах (IV.2.10)–(IV.2.12) $Q = f(c) < 0$, то при любом $n = 0, 1, 2, \dots$ возмущение будет затухать, т. е. функция $\xi(t, r) \rightarrow 0$ при $t \rightarrow \infty$, каково бы ни было начальное пространственное отклонение $\xi(0, r)$ от стационарного однородного распределения концентрации $\bar{c}(r)$. В этом случае любое малое возмущение однородного по пространству стационарного решения со временем затухает. Если $Q = 0$, то показатель экспоненты отрицателен при любых n , кроме $n = 0$. В такой системе будут затухать все гармоники $\cos(n\pi r/l)$ начального возмущения для $n = 0, 1, 2, 3, \dots$ (для нулевой гармоники $n = 0$ линейное приближение ответа не дает). Если $Q > 0$, то существует конечное число гармоник вида $\cos(n\pi r/l)$, которые приводят к развитию возмущений стационарного исходно однородного в пространстве решения. Легко видеть, что это только те гармоники, у которых показатели экспонент (IV.2.11) положительны, т. е.

$$(n\pi/l)^2 < Q.$$

Если в начальном возмущении $\xi(0, r)$ таких гармоник нет, то оно со временем будет исчезать. Незатухающие гармоники могут, развиваясь, уводить систему от исходно однородного стационарного распределения вещества и переводить ее в другой режим, который включает возникновение автоволновых процессов или пространственно неоднородных диссипативных структур.

Исследование на устойчивость неоднородных по пространству решений более сложно.

Базовые модели. Основные результаты, описывающие процессы эволюции распределенных систем во времени и пространстве, были получены на так называемых

базовых моделях, рассматривающих взаимодействие двух переменных x, y в одномерном пространстве (пространственная координата r). Общий вид такой системы:

$$\frac{\partial x}{\partial t} = P(x, y) + D_x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2}, \quad \frac{\partial y}{\partial t} = Q(x, y) + D_y \frac{\partial^2 y}{\partial r^2}. \quad (\text{IV.2.13})$$

Оказалось, что сравнительно простая модель (II.4.7) при определенном выборе вида функций P и Q может качественно описать наблюдаемые в живых системах процессы, связанные с самопроизвольным возникновением волн и структур, — процессы самоорганизации.

Процессами самоорганизации называются явления, при которых в системах вследствие неустойчивости утрачивается исходная организация в пространстве и во времени и вместо нее устанавливается новая. Например, в химической реакционной системе при определенных условиях стационарное пространственно однородное распределение реагентов может стать неустойчивым и на смену ему придут автоколебания, т. е. устойчивые самоподдерживающиеся периодические колебания или волны химической активности. \square

Поведение распределенных (IV.2.13) систем из двух уравнений может быть чрезвычайно разнообразным и демонстрировать основные динамические свойства, такие как распространяющиеся возмущения в виде бегущего импульса, стоячие волны, квазистохастические волны, диссипативные структуры. Исследование базовых моделей имеет целью выяснение бифуркационных значений и соотношений между параметрами модели, определяющими тот или иной тип ее поведения. Как и в случае точечных систем (гл. I), особое внимание уделяется здесь анализу устойчивости стационарного состояния. Мы не будем проводить его подробно, а укажем лишь на основные направления исследования и его возможные результаты.

Ясно, что в простейшем случае при $t \rightarrow \infty$ во всех точках системы (IV.2.13) могут установиться одинаковые концентрации $\bar{x}(r) = \text{const}$, $\bar{y}(r) = \text{const}$, соответствующие однородному в пространстве устойчивому стационарному состоянию (затухающие возмущения в IV.2.11). Однако, если однородное стационарное состояние неустойчиво, то при $t \rightarrow \infty$ могут реализоваться другие режимы. Как и в случае одного уравнения, исследование устойчивости проводится на основе анализа линеаризованной системы и поведения малых отклонений $\xi(t, r)$ и $\eta(t, r)$ от пространственных однородных решений \bar{x} и \bar{y} . Мы будем, получив уравнения, аналогичные (IV.2.9), искать их решения для $\xi(t, r)$ и $\eta(t, r)$ в виде:

$$\xi(t, r) = A \exp(pt) \exp(ikr), \quad \eta(t, r) = B \exp(pt) \exp(ikr). \quad \square \quad (\text{IV.2.14})$$

Как видно, решение (IV.2.14) содержит два множителя, зависящие от времени t и пространственной координаты. Множитель $\exp(ikr)$ (аналогичный синусоиде $\sin K_n r$ в (IV.2.6) характеризует отклонение от однородного стационарного состояния в точке r для собственных функций с волновым числом $k = k_n = (n\pi/l)$ (ср. (IV.2.6)). Множитель $\exp(pt)$ дает динамику отклонений во времени. Подстановка (IV.2.14) в уравнения для $\xi(t, r)$ и $\eta(t, r)$ (аналогично подстановке (IV.2.10) в (IV.2.9)) дает дисперсионное нахождение показателя p (ср. (I.3.16))

$$p_{1,2} = \frac{a + d - (D_x + D_y)k^2 \pm \sqrt{[a - d - k^2(D_x - D_y)]^2 + 4bc}}{2}, \quad (\text{IV.2.15})$$

который, как видно, зависит от значений частных производных $P(x, y)$ и $Q(x, y)$:

$$a = \frac{\partial P}{\partial x}, \quad b = \frac{\partial P}{\partial y}, \quad c = \frac{\partial Q}{\partial x}, \quad d = \frac{\partial Q}{\partial y}$$

в стационарной точке \bar{x} , \bar{y} а также волнового числа k . Как и в случае точечных систем, устойчивость однородного стационарного состояния определяется знаком действительной части $\operatorname{Re} p_{1,2}$, а монотонный или колебательный тип поведения вблизи стационарной точки — знаком подкоренного выражения в (IV.2.15), т. е. наличием действительных или комплексно сопряженных корней $p_{1,2}$ (ср. (I.3.17)). Ясно, что действительная часть $\operatorname{Re} p_{1,2}$, в свою очередь зависит от квадрата волнового числа k^2 . Оказывается, что существуют три области значений k , для которых знаки действительной части различаются. I — у обоих корней $\operatorname{Re} p_{1,2} > 0$, II — один корень имеет положительную, а другой — отрицательную действительную часть $\operatorname{Re} p_1 > 0$, $\operatorname{Re} p_2 < 0$, III — оба корня имеют $\operatorname{Re} p_{1,2} < 0$. Возмущения в области I значений волновых чисел могут привести к появлению бегущих волн конечной амплитуды, стоячих волн, ведущих центров. Точечная система ($D_x = 0$, $D_y = 0$) является автоколебательной. Флуктуации от однородного стационарного состояния в области II могут привести к нарушению гомогенности системы и возникновению стационарных неоднородных структур (диссипативных структур — ДС).

В биологических системах особое значение имеет нарушение пространственной симметрии и возникновение ДС как самопроизвольный переход от однородного стационарного состояния к пространственно неоднородному. В 1952 г. Тьюринг показал, что в системе (IV.2.13) могут возникнуть ДС, что является иллюстрацией явления морфогенеза.

Оказалось, что ДС в (IV.2.13) возникают, если стационарное состояние соответствующей точечной системы является устойчивым фокусом, а для распределенной системы имеется интервал значений k , где $\operatorname{Re} p_{1,2}$ обладает разными знаками (область II значений k^2), т. е. имеется неустойчивость седлового типа.

На рис. IV.4 представлены стационарные профили переменной x для различных возмущений. Если учесть, что вещества A и B сами могут диффундировать в среде, то это приведет к установлению их собственных концентрационных профилей. В свою очередь это вызовет локализацию диссипативных структур внутри определенных границ. Например, если концентрация A поддерживается постоянной на границе, а само A диффундирует по всему объему, то ДС будут локализованы в пространстве (рис. IV.5). Видно, что при увеличении параметра B происходит удвоение ДС. Затем при дальнейшем увеличении B , устойчивость ДС теряется, и в системе возникают синхронные автоколебания.

В настоящее время теория самоорганизации в биологических системах еще далека от завершения и не всегда может дать строгое количественное описание реальных явлений. Тем не менее она показала возможность пространственно-временной самоорганизации первоначально однородных систем. Сейчас уже разработан ряд удачных базовых моделей, описывающих качественные особенности конкретных явлений: распространение волны концентраций в системах с диффузией, модель Тьюринга, модель дифференцировки тканей Гирера — Майнхардта. Одна из наиболее продуктивных моделей, так называемый «брюсселятор», будет рассмотрена в качестве примера.

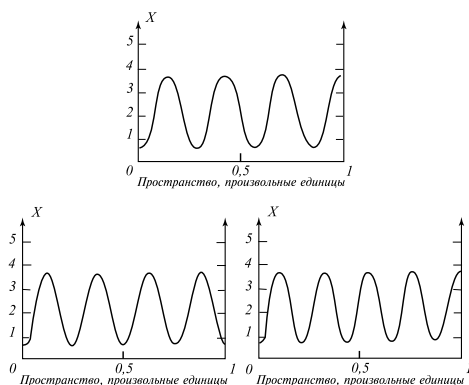


Рис. IV.4

Стационарные диссипативные структуры, полученные при одинаковых значениях параметров путем наложения на однородное стационарное состояние локализованного возмущения

Пространство размером V разбивали на 101 одинаковый отрезок, после чего возмущения одного знака и одинаковой амплитуды налагались в точках 9, 21, 48, 72 (а); 9, 17, 34, 43 (б); 9, 55, 70 (в)

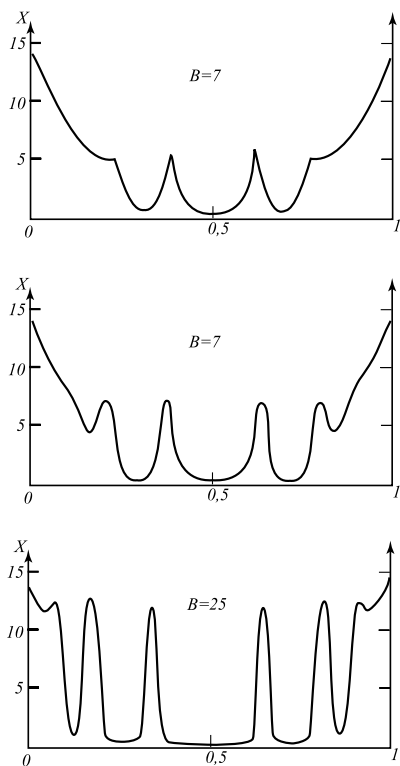


Рис. IV.5

Удвоение локализованной диссипативной структуры при последовательно возрастающих значениях параметра B . Коэффициент диффузии A невелик ($D = 0,026$) (по G. Nicolis, I. Prigogin, 1977)

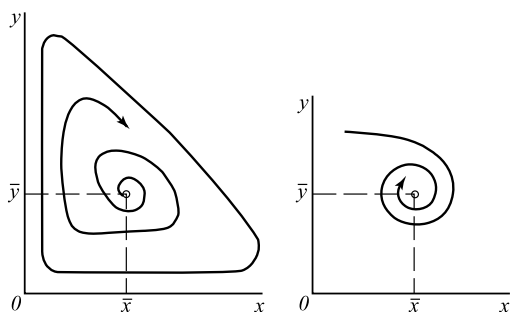
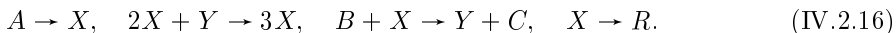


Рис. IV.6

Фазовые портреты точечной системы «брюсселятор». I — при $B > (1 + A^2)$; II — при $B < (1 + A^2)$

Исследование типа устойчивости особой точки (IV.2.18) показало, что она представляет собой устойчивый фокус при $B < 1 + A^2$ (II) и неустойчивый фокус при $B > 1 + A^2$ (I). В этом случае в точечной системе имеется устойчивый предельный цикл, т. е. точечная система является автоколебательной

Брюсселятор. Пусть в некотором замкнутом сосуде — трубке длиной L — при постоянной температуре осуществляется цепочка химических превращений веществ A, B, X, Y, C, R по следующей гипотетической схеме:



Будем считать, что изначальные вещества A и B распределены в трубке равномерно и их запас велик, так что они практически не расходуются. Вещества R и C выпадают в виде осадка. Вещества X и Y могут диффундировать вдоль трубки, их концентрация меняется в ходе химических превращений, они представляют собой переменные системы. Концентрации A и B и коэффициенты диффузии D_x и D_y — постоянные параметры системы. Торцы трубки, так же как ее стенки, предполагаются непроницаемыми для веществ, участвующих в реакции. При сделанных предположениях модель системы представляется в виде системы следующих уравнений в частных производных:

$$\frac{\partial x}{\partial t} = A + X^2Y - (B + 1)X + D_x \frac{\partial^2 X}{\partial r^2}, \quad \frac{\partial y}{\partial t} = BX - X^2Y + D_y \frac{\partial^2 Y}{\partial r^2}. \quad (\text{IV.2.17})$$

Первым шагом в исследовании системы (IV.2.17) является определение ее стационарного во времени и однородного по пространству решения. Для нахождения такого решения рассмотрим точечную систему, в которой отсутствуют диффузионные члены, и приравняем нулю производные по времени. Получим единственное стационарное решение:

$$\bar{x} = A, \quad \bar{y} = B/A. \quad (\text{IV.2.18})$$

Фазовые портреты точечной системы изображены на рис. IV.6.

Вернемся к распределенной системе (IV.2.17). Исследуем устойчивость однородного по пространству, в данном случае по координате r , стационарного состояния в этой системе. Для этого зададим системе малые возмущения, являющиеся функциями не только времени, но и пространственной координаты, т. е. вблизи \bar{x} и \bar{y} будем искать решения в виде

$$\begin{aligned} x_1(r, t) &= p_k \exp(pt) \cos(\pi kr/L), \\ y_1(r, t) &= p_k \exp(pl) \cos(\pi kr/L). \end{aligned} \quad (\text{IV.2.19})$$

Здесь возмущения вдоль реактора выбраны изменяющимися по закону косинуса, чтобы выполнить условия непроницаемости на торцах трубки; $k = \pi/l$ — волновое число; $\lambda = l/n$ — длина волны, определяющая характер неоднородностей или «изрезанности» пространства вдоль координаты r , n — число узлов. При $n = 0$ и $\lambda \rightarrow \infty$ среда практически пространственно однородна. Дисперсионное уравнение для определения показателя p имеет вид

$$p^2 + (1 + A^2 - B + a + b)p + A^2(1 + a) + (1 - B)b + ab = 0,$$

где $a = \pi^2 D_x / \lambda^2$, $b = \pi^2 D_y / \lambda^2$.

Пространственно однородное решение устойчиво, если $B' > B$, $B'' > B$, где

$$B'(\lambda) = 1 + A^2 + a + b, \quad B''(\lambda) = (A^2 + b)(1 + a)/b.$$

В том случае, когда характеристическое уравнение имеет два действительных корня, один из которых больше нуля, а второй — меньше нуля, в системе появляется неустойчивость седлового типа (так называемая неустойчивость Тьюринга), которая приводит к развитию возмущений в пространственно однородной системе и установлению в ней пространственно неоднородных стационарных режимов. Смена характера устойчивости происходит при $B' > B$, $B'' = B$. Найдем критические значения λ_c , для которых $B'(\lambda)$ и $B''(\lambda)$ минимальны. $B'(\lambda) = 1 + A^2$ при $\lambda \rightarrow \infty$ ($k = 0$). Минимум $B''(\lambda)$ достигается при $\lambda_c^2 = (1/A)\sqrt{D_x D_y}$. Это минимальное значение B'' , при котором наступает бифуркация устойчивости стационарного решения и возникает седло, равно

$$B''_{\min} = [1 + A(d_x/D_y)^{1/2}]^2.$$

Очевидно, при различных значениях волнового числа $k = \pi/\lambda$, неустойчивость в системе наступит при разных значениях B . Область волновых чисел $k = \pi/\lambda$, определяющая существование седла, задается равенством

$$k_{1,2} = \left(\frac{\pi}{\lambda_{1,2}}\right)^2 = \frac{1}{2D_x D_y} [(B-1)D_y - D_x A^2] \pm \sqrt{[(B-1)D_y - D_x A^2]^2 - 4A^2 D_x D_y}.$$

В этой области значений волнового числа возможны периодические в пространстве и не зависящие от времени решения, соответствующие появлению диссипативных структур. Для возникновения диссипативных структур необходимо, чтобы коэффициенты D_x и D_y были существенно различны, а параметры A и B не слишком далеки от своих бифуркационных значений. Если скорости диффузии очень велики, то неустойчивость возникает при больших $\lambda_c^2 = (1/A)(D_x D_y)^{1/2}$, так что практически система остается однородной. Если в точечной системе брюсселятора возмущения нарастают колебательно и рост амплитуды этих колебаний ограничивается предельным циклом, то распределенная система имеет неустойчивость колебательного типа. В этом случае рост возмущений в распределенной системе (IV.2.17) может также привести к устойчивому во времени и неоднородному по пространству распределению концентраций веществ x и y . Как и в случае неустойчивости седлового типа, рост возмущений ограничивают диссипативные процессы в системе, которые описываются нелинейными членами в уравнениях химических реакций (отсюда название — диссипативные структуры). Кроме того, в такой системе могут возникнуть автоволновые процессы типа стоячей и бегущей волны.

При непрерывном изменении параметров одни диссипативные структуры сменяют другие. Пусть, например, все коэффициенты системы неизменны, а варьируется длина реактора L . В бресселяторе при определенных фиксированных значениях остальных параметров первая диссипативная структура (DC_1) существует в пределах $L = 0,5 \div 1,7$, вторая (DC_2) — в пределах $L = 1,2 \div 3,6$, третья (DC_3) — в пределах $L = 3,0 \div 4,0$ и т. д. На рис. IV.7 показан переход от одной диссипативной структуры к другой, который происходит гистерезисным способом. Таким образом, одномерная трубка, в которой идет реакция, является распределенным триггером со многими устойчивыми состояниями — формами диссипативных структур.

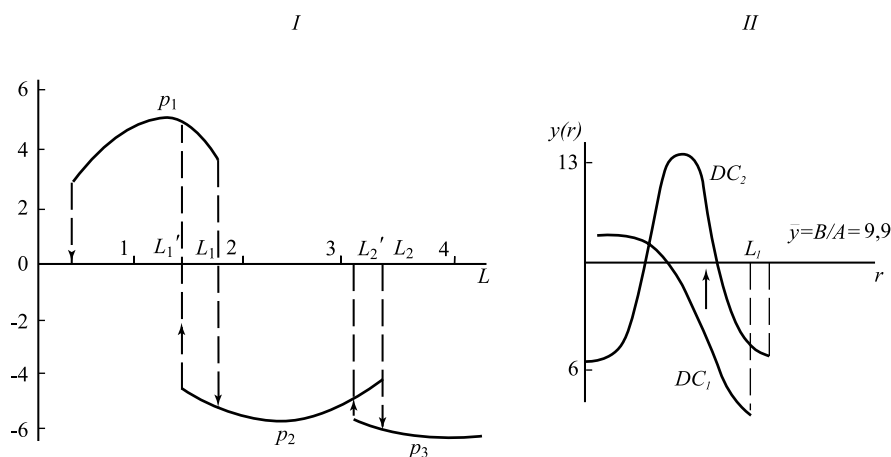


Рис. IV.7

Гистерезисные переходы между диссипативными структурами с разными формами при изменении длины системы L (по Ю. М. Романовскому, Н. В. Степановой, Д. С. Чернавскому, 1975):

I — зависимость амплитуд диссипативных структур (P_k , $k = 1, 2, 3$) от длины системы L ;

II — гистерезисный переход от DC_1 к DC_2 при достижении критической длины L_1 (рассчитано на ЭВМ при значениях коэффициентов в системе уравнений $A = 10$, $B = 99$, $D_x = 0,75$, $D_y = 1$)

Переход от DC_1 к DC_2 происходит при $L_1 = 1,5$. Обратный переход от DC_2 к DC_1 может произойти только при значениях $L_1' < L_1$. Такое же явление гистерезиса имеет место при переходе от DC_2 к DC_3 в точках L_2 при увеличении длины реактора и L_2' при ее уменьшении

В принципе с помощью таких триггерных структур можно моделировать процесс деления живых клеток. Если рост клетки выражается в увеличении ее длины, то при определенной длине клетки создаются предпосылки деления ее на две части, т. е. в скрытой форме в ней происходит образование новой диссипативной структуры. Если же процесс переключения триггера произошел, то обратный переход благодаря гистерезису уже практически невозможен.

Как было показано выше, процессы самоорганизации в активных средах сводятся не только к образованию диссипативных структур. В них могут возникать разнообразные автоволновые процессы: источники спонтанных волн — «веду-

щие центры», спиральные волны — ревербераторы, квазистохастические волны и другие явления. \square

Изучение принципов самоорганизации (синергетические механизмы на простейших моделях) имеет принципиальное научное и прикладное значение. Развитие теории автоволновых процессов необходимо для понимания таких кардинальных явлений в живом организме, как процессы дифференцировки тканей и морфогенеза, а также нервная проводимость сердца.


Наглядно волновые процессы можно наблюдать в ходе реакции Белоусова–Жаботинского в двумерных реакторах — плоских неглубоких сосудах. Это окислительно-восстановительные реакции с участием броммалоновой кислоты, катализатором здесь служат ионы церия или марганца. Изменение валентности этих ионов приводит к локальным изменениям окраски раствора в реакторе. Механизмы возникновения и развития автоволновых реакции описываются уравнениями, подобными (IV.2.17). В этом смысле брасселатор является «базовой» моделью, объясняющей основные качественные особенности проходящих в системе процессов, подобно тому, как модель Вольтера является базовой для математической экологии.

Реакция Белоусова–Жаботинского. В 1959 г. Белоусов наблюдал периодические (частота порядка 10^{-2} Гц) изменения цвета раствора в реакции окисления лимонной кислоты броматом; катализатором служили ионы церия. Изменения окраски определялись периодическими превращениями $\text{Ce}^{3+} \rightleftharpoons \text{Ce}^{4+}$. Детальные экспериментальные и теоретические исследования этого явления и подобных ему были осуществлены Жаботинским с сотрудниками в 1964–74 гг.

Реакция, получившая название реакции Белоусова–Жаботинского, является окислительно-восстановительной. В качестве примера можно привести реакцию, в которой окислителем является бромат (ион BrO_3^-), восстановителем — малоновая кислота (МК, $\text{H}_2\text{C}(\text{COOH})_2$), а катализаторами — ионы церия. Изменения концентрации Ce^{4+} определяют релаксационные колебания окраски раствора (рис. IV.8). Их период τ делится на две фазы: τ_1 и τ_2 — нарастания и падения $[\text{Ce}^{4+}]$. Упрощенная схема реакции содержит две соответствующие стадии:



Продукты восстановления бромата, образующиеся на стадии I бромруют малоновую кислоту. Получается броммалонная кислота (БМК), которая далее разрушается с выделением Br^- . Ион бромидов сильно ингибирует реакцию.

 Колебательный процесс происходит следующим образом. В системе имеется начальное количество Ce^{4+} . Тогда на стадии II образуется Br^- , который ингибирует реакцию I и с некоторой скоростью исчезает из системы. Концентрация Ce^{4+} понижается как вследствие восстановления в реакции II, так и вследствие торможения реакции I бромидом. Когда Ce^{4+} , расходуемая в реакции II, уменьшается до нижнего порогового значения, падает и концентрация Br^- . Вновь начинается реакция I и концентрация Ce^{4+} возрастает. При понижении верхнего порогового значения Ce^{4+} резко возрастает Br^- , что приводит к торможению реакции I. После этого цикл повторяется. \square

Реакции Белоусова–Жаботинского весьма сложны, учет всех их стадий затруднителен. По-видимому, число стадий не меньше 11. Однако можно упростить задачу и объяснить колебания в гомогенном растворе, исходя из трех ключевых веществ: 1) HBrO_2 , играющего роль промежуточного переключателя, 2) Br^- — контролирующего промежуточное соединение и 3) катализатора Ce^{4+} .

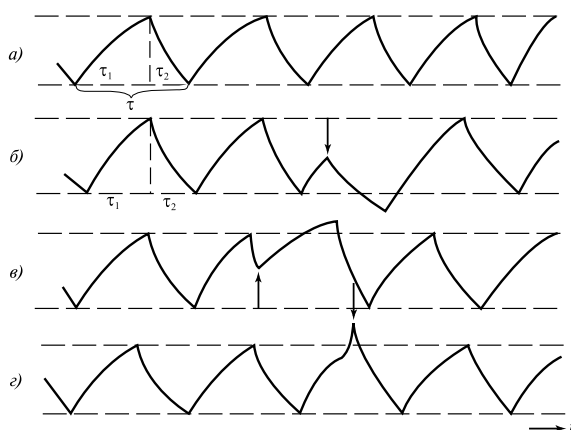
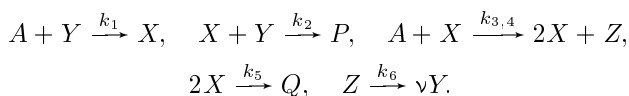


Рис. IV.8

Автоколебания концентрации Ce^{4+} (а). Скачки фаз в ходе колебаний Ce^{4+} , вызываемые однократными добавками Br^- (б), Ag^+ (в), Ce^{4+} (г). Стрелками указаны моменты добавления. (По Жаботинскому А. М., 1974)

Математическая модель процесса («орегонатор») следующая. Обозначим $X = \text{HBrO}_2$, $Y = \text{Br}^-$, $Z = 2\text{Ce}^{4+}$, $A = \text{BrO}_3^-$, а P, Q — прочие продукты. Уравнения реакций имеют вид



Здесь ν — подходящий стехиометрический коэффициент. Константы скорости были оценены из опыта: $k_1 = 1,34 \text{ м}^{-1}\text{с}^{-1}$, $k_2 = 1,6 \cdot 10^9 \text{ м}^{-1}\text{с}^{-1}$, $k_{3,4} = 8 \cdot 10^3 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$, $k_5 = 4 \cdot 10^7 \text{ м}^{-1}\text{с}^{-1}$. Значения ν и k_6 — параметры. Принимаются постоянные: $A = 0,06 \text{ м}$, $[\text{H}^+] = 0,8 \text{ м}$.

Нелинейные уравнения необратимых, т. е. далеких от равновесия реакций имеют вид:

$$\begin{aligned} \dot{X} &= k_1 AY - k_2 XY + k_{3,4} AX - 2k_5 X^2, \\ \dot{Y} &= k_1 AY - k_2 XY + \nu k_6 Z, \\ \dot{Z} &= k_{3,4} AX - k_6 Z. \end{aligned}$$

Автоколебательный процесс, т. е. предельный цикл, возникает, если особая точка неустойчива. Можно показать, что область таких решений действительно суще-

ствуется, если

$$0,50 < \nu < 2,41.$$

Это точечная система. Если система распределенная, т. е. наряду с химическими реакциями имеется диффузия, то в ней могут возникать автоволновые процессы.

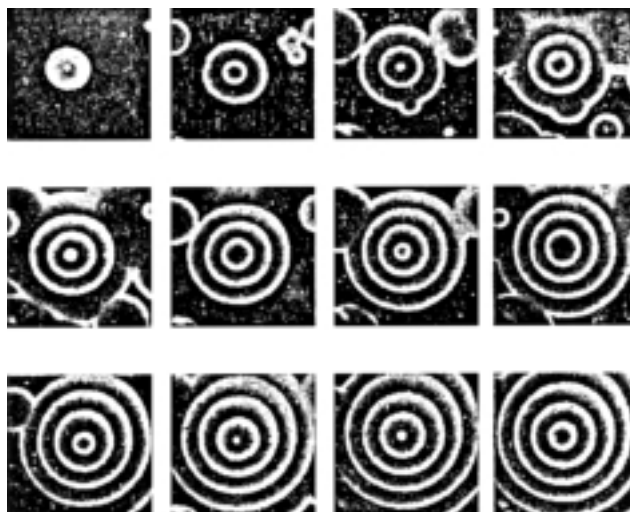


Рис. IV.9

Ведущие центры (по Жаботинскому А. М., 1974)

Жаботинский и Заикин наблюдали и изучали автоволновые процессы в описанной распределенной химической системе при отсутствии конвекции, но при наличии диффузии. Это осуществляется в тонких трубках (одномерная система) или в тонких слоях (двумерная система). В качестве катализатора применялся не Ce^{3+} , а ферроиновый комплекс железа. Возбуждение системы приводится прикосновением к поверхности раствора иглой, смоченной раствором AgNO_3 (Ag^+ связывает Br^-) или нагретой проволокой. Возникают волны, бегущие со скоростью около 0,01 см/с. Экспериментально были обнаружены точечные источники автогенерации — ведущие центры (ВЦ), возникающие в однородной среде в результате локальных флуктуаций концентраций, т. е. особых начальных условий. Концентрационные волны распространяются из ВЦ с постоянной скоростью. На рис. IV.9 показаны ВЦ, сфотографированные в указанной системе через каждые 30 с.

При разрыве волнового фронта может возникать ревербератор — спиральная волна. Ревербератор образуется, в частности, при движении волны в двумерной среде вокруг отверстия — спираль является разверткой (эвольвентой) отверстия.

Нетьюринговые системы. Основная идея Тьюринга состоит в том, что диссипативные стационарные структуры, образованные диффундирующими химическими веществами, взаимодействующими друг с другом, лежат в основе процессов самоорганизации биологических систем. Эта идея нашла свое выражение в ряде конкретных моделей, где в том числе учитывались и механические свойства тканей (морфогенез гидры, распределение зон окраски раковин моллюсков, морфогенез

костной ткани при образовании конечностей). Напомним еще раз, что диссипативные структуры Тьюринга существуют при условии постоянного протока вещества и энергии, а сама структура возникает при бифуркационном значении параметра в результате потери устойчивости однородного распределения химических реагентов в пространстве.

Вместе с тем во многих реальных биологических процессах формируются новые структуры, которые сохраняют свою устойчивость достаточно длительное время и после прерывания протока вещества при обмене со средой.

К такого рода наиболее выраженным биологическим процессам формообразования можно отнести, например, появление новых структур в бактериальных сообществах, в тканях при онтогенезе. Во всех этих случаях возникновение структур связано не с неустойчивостью начального состояния, а вызвано тем, что появление нового неоднородного состояния есть результат особенностей перехода к нему системы.

∇ Такие системы носят название нетьюринговых систем. В тьюринговских моделях самоорганизация возникала при определенных бифуркационных значениях параметров порядка в исходно однородной системе. В нетьюринговских системах особенности переходного процесса, ведущего к самоорганизации, обусловлены определенными элементами организации исходного состояния. Так, образование кольцевых структур подвижными бактериями обусловлено задержкой в отклике на изменение концентрации продукта, выделяемого в процессах метаболизма. Кольцевая структура образуется не при любой скорости движения фронта деления клеток, а при достаточно малой ее величине, когда она меньше удельной скорости распада продукта. □

Известны случаи формирования бактериальных структур клетками, которые выделяют аттрактант в среду. Роль аттрактанта может выполнять циклическая АМФ. В хаотическом перемещении бактерий появляется составляющая, направленная по градиенту концентрации аттрактанта, локальное уменьшение которого обусловлено эффектом хемотаксиса — потреблением бактериями аттрактанта.

Популяционная волна распространяется за счет потребления энергии питательного субстрата в среде обитания, поэтому такие бактериальные волны относятся к классу автоволн. На рис. IV.10 показан пример взаимного отражения фронтов — колец хемотаксиса, которые располагаются вдоль линий фронтального столкновения (Иваницкий Г. Р., 1994). Во всех нетьюринговских системах переход в новое неоднородное упорядоченное состояние имеет характер волны, которая проходит по системе, оставляя позади себя сформировавшуюся застывшую структуру (Полежаев, Чернавский, 1993).

Универсальное уравнение. На модельных системах с двумя реагирующими и диффундирующими компонентами, подобных брасселлятору, можно решать многие принципиальные вопросы, относящиеся к самоорганизации в системах с химическими взаимодействиями и диффузией.

Удалось вывести универсальное уравнение, описывающее пространственную самоорганизацию, которому, в частности, подчиняются процессы формирования пространственно неоднородных распределений химических регуляторов в моделях Тьюринга и Гирера — Майнхардта.

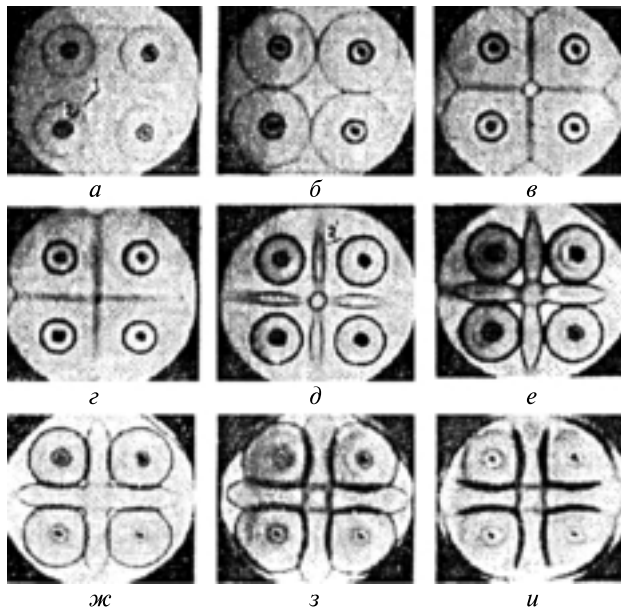


Рис. IV.10

Формирование бактериальных Ω -структур*a* — Сближающиеся кольца хемотаксиса.*б-г* — Их столкновение.*д* — Их «отражение» от области столкновения.*е* — Столкновение отраженных автоволн со вторыми волнами хемотаксиса.*ж-и* — Формирование стационарной крестообразной структуры (по Иваницкому Г. Р. и др., 1994)

Физическая идея, позволившая добиться успеха, состоит в том, что в системах, близких к порогу тьюринговской неустойчивости, имеет место резкая иерархия времен. В этой области все моды быстро релаксируют, кроме критической, которая вместе с близкими к ней модами эволюционирует крайне медленно. В силу этого на больших отрезках времени поведение системы целиком определяется эволюцией критических и околочитических возмущений. В физической теории фазовых переходов амплитуды медленно эволюционирующих мод рассматриваются как параметры порядка, для которых справедливо уравнение Гинзбурга–Ландау

$$\frac{\partial U}{\partial t} = \mu U + \alpha U |U|^2 + \frac{\partial^2 U}{\partial r^2}. \quad (\text{IV.2.20})$$

Медленно меняющаяся критическая мода с амплитудой $u(r, t)$ играет роль параметра порядка. Малый параметр μ характеризует отклонение от критической точки, t — время, r — пространственная координата, $U(r, t)$ — амплитуда критической моды: $u_i = U(r, t)U_i^k + k_i c$. Величина α определяется нелинейными эффектами и в каждом конкретном случае вычисляется явно. \square

Уравнение (IV.2.20) имеет фундаментальное значение и может описывать отдельные процессы структурообразования в различных самоорганизующихся системах. Однако оно не отражает, конечно, биологического «смысла» развития и эволюционных процессов организмов.

Анализ показывает, что в области порога самоорганизации особенности молекулярных механизмов не оказывают влияния на тип симметрии диссипативных структур. Этот вывод следует из универсальности уравнения Гинзбурга – Ландау (II.4.8). Возникновение макроскопической упорядоченности по механизму тьюринговской неустойчивости предполагает появление выделенной медленной степени свободы. Таковой является амплитуда критической гармоник $U \exp(ik_{\text{кр}} r)$. Рассмотрим произвольную систему химически взаимодействующих компонентов $\{c_i\}_{i=1, \dots, N}$ вблизи «порога» самоорганизации. Независимо от числа этих компонентов и механизмов реакций между ними после некоторого, относительно короткого, промежутка времени распределение концентраций всех реагентов в пространстве и их эволюция во времени выражаются для всех i как

$$c_i \sim U(r, t) \cos k_{\text{кр}} r.$$

При этом амплитуда данного распределения $U(r, t)$ для всех компонентов реакций подчинена уравнению Гинзбурга – Ландау.

Заметим, что при переходе по известным процедурам от исходного описания химической системы в терминах концентраций реагентов c_i к переменной макроскопического описания $U(r, t)$ теряется часть информации о системе. Действительно, в уравнении (IV.2.20) содержится лишь два параметра μ и α , тогда как в исходной системе их могло быть намного больше. Такое описание динамики становления макроскопической упорядоченности не позволяет точно предсказывать исходную «точку» самоорганизации в конкретных реакциях. В сложных реальных системах соответствующие данные могут быть получены из эксперимента, либо путем громоздких расчетов. Располагая ею, можно судить о крупномасштабной структуре формирующегося пространственного порядка и о ходе процесса формирования структуры во времени.

§ 3. Хаотические процессы в детерминированных системах

В системах, которые мы до сих пор рассматривали, детерминированный характер их поведения проявляется в том, что малые изменения начальных условий приводят к малым изменениям конечного результата. Это в сущности справедливо и в отношении поведения систем в точках бифуркации. Незначительные возмущения «толкают» систему в один из заранее возможных режимов. В этих случаях (триггерное переключение, устойчивый цикл около неустойчивого фокуса), соответствующие фазовые траектории носят вполне определенный характер, а случайным является лишь переход систем в один из режимов.

Однако, в последние годы стало ясно, что весьма распространенным свойством многих нелинейных детерминированных систем является их хаотическое поведение во времени. Как оказалось, во многих биологических, метеорологических и экономических нелинейных моделях с числом степеней свободы больше двух при определенных критических значениях их внутренних параметров

обнаруживается хаос. Это значит, что на достаточно больших временах поведение этих систем становится непредсказуемым, а сами системы находятся в состоянии беспорядка и нерегулярности. Надо особенно подчеркнуть, что здесь хаос возникает как результат внутренней динамики системы, а не вследствие внешних источников или внешних случайных воздействий. Настоящая причина нерегулярности и непредсказуемости поведения определяется тем, что в таких нелинейных системах небольшие отклонения от начальных условий нарастают со временем, «уводя» друг от друга первоначально близкие траектории. Малые изменения начальных условий приводят здесь к большим конечным результатам. Экспоненциально быстрое нарастание первоначальных ошибок в реально задаваемых начальных условиях приводит к невозможности предсказать длительное поведение системы. При решении соответствующих нелинейных уравнений на ЭВМ результат на дальних временах зависти от точности задания начальных условий или от количества цифр в числах (иррациональных), представляющих эти условия. Как известно, эта точность в любом вычислительном методе ограничена и поэтому всегда будут небольшие случайные отклонения при задании одних и тех же начальных условий. Вследствие этого вычисленная на ЭВМ траектория детерминированной системы становится хаотической. Сейчас становится ясно, что хаотическое поведение присуще широкому классу детерминированных систем и играет большую роль в процессах самоорганизации в природе. \square

Модели хаотических систем. Мы кратко рассмотрим некоторые модели детерминированных систем с хаотическим поведением и обсудим их возможное значение в биологии. Заметим, что еще в конце прошлого века было открыто (Пуанкаре), что в некоторых механических системах, подчиняющихся уравнениям классической механики, наблюдается хаотическое поведение. Например, периодически возбуждаемый внешней силой $F_0 \cos \omega t$ механический маятник обнаруживает хаотическую зависимость угла θ от времени (рис. IV.11), если амплитуда F_0 вынуждающей силы превосходит некоторую пороговую величину F_c .

В других экспериментах изучалось движение в слоях жидкости в накрытом крышкой сосуде, который подогревали снизу. При большой разности температур ΔT между верхним холодным и нижним горячим слоями стационарное конвективное движение исчезает и наблюдается переход к хаотическому движению (рис. IV.12) (неустойчивость Бенара). В реакции Белоусова – Жаботинского стационарное пространственное распределение окрашенных реагентов (ионов церия) нарушается при определенных скоростях потока реакционной смеси через реактор, и в системе устанавливается хаотический режим. Все эти процессы описываются системами автономных нелинейных дифференциальных уравнений первого порядка. Аналитическое исследование позволило найти количественные характеристики хаотического движения, которое наступает при изменении внешнего управляющего параметра (амплитуда вынуждающей силы F_0 , разность температур ΔT). Здесь возникает ряд вопросов: существуют ли общие закономерности перехода детерминированных систем в хаотические состояния; можно ли предсказать по виду дифференциальных уравнений детерминированной модели возможность хаоса; какова роль хаоса в поведении и эволюции детерминированных систем?



По-видимому первой строгой детерминированной моделью с хаотическим поведением была система уравнений, предложенная Лоренцем (1963) в метеорологии для предсказания погоды. В основе этой модели лежат представления о связи потоков воздуха в атмосфере с разностью температур ее разных слоев. Можно использовать этот же подход для описания поведения подогреваемой снизу жидкости в эксперименте Бенара (рис. IV.12). \square

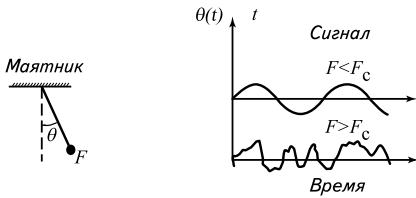


Рис. IV.11

Периодически возбуждаемый маятник. Зависимость величины возбуждающей силы F и угла θ от времени (по Schuster H. G., 1984)

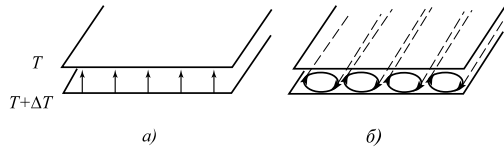


Рис. IV.12

Неустойчивость Бенара (по Schuster H. G., 1984)

a — Потоки тепла; $б$ — конвективные валы, которые образуются в жидкости, когда градиент температур T превышает определенное критическое значение

Модель Лоренца имеет вид

$$\dot{x} = -\sigma x - \sigma y, \quad \dot{y} = rx - y - xz, \quad \dot{z} = xy - bz, \quad (\text{IV.3.1})$$

где σ и b — безразмерные константы, r — управляющий параметр, пропорциональный разности температур. Переменная x — пропорциональна скорости циркулирующей жидкости, y — соответствует разности температур между восходящими и нисходящими потоками, z — пропорциональна отклонению вертикального профиля температуры от равновесного значения.

В этой модели переменные могут проявлять хаотическое поведение при повышении разности температур ΔT , когда значение управляющего параметра r_c превышает критическое значение r_c ($r > r_c$). На рис. IV.13. показано, как ведет себя переменная y во времени. При $r < r_c$ зависимость $y(t)$ представляет собой затухающее периодическое движение. Однако при превышении критического порога $r > r_c$ в колебаниях появляются нерегулярные хаотические всплески. С ростом r они становятся все более частыми, пока движение полностью не хаотизируется (рис. IV.14). В трехмерной модели Лоренца (IV.3.1) траектория в фазовом пространстве может быть вычислена на ЭВМ. На рис. IV.15 показан пример такой траектории, вычисленной при $r = 2$, $\sigma = 10$, $b = 8/3$. Как видно, траектория притягивается к ограниченной области в фазовом пространстве. Движение системы блуждающее, т. е.

траектория делает нерегулярные витки то вправо, то влево. Малые изменения начальных условий ведут к тому, что новое решение вскоре отклонится от прежнего, и число витков будет другим. Такой тип поведения системы носит название странного аттрактора (от английского *attract* — притягивать, привлекать). Область аттрактора в фазовом пространстве ограничена, но может иметь сложную структуру. Сам аттрактор образуется из движения одной траектории, которая должна пройти

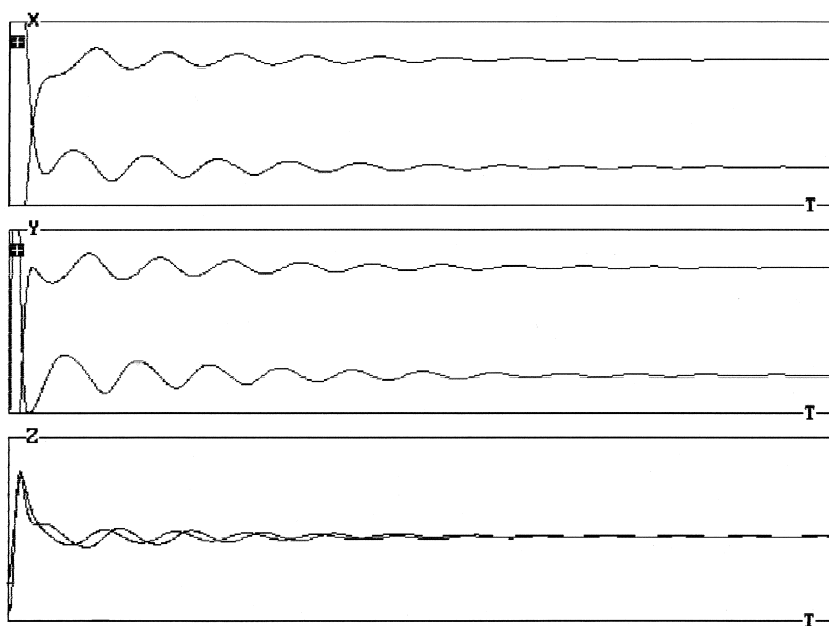


Рис. IV.13

Динамика переменных в модели Лоренца при значении параметра r , соответствующего наличию двух устойчивых стационарных состояний

через каждую точку пространства аттрактора. При этом однако, первоначально сколь угодно близкие точки на аттракторе через достаточно большое время после начала движения удаляются друг от друга на конечное расстояние. Очевидно, уравнения Лоренца могут играть роль базовой модели для объяснения хаотизации детерминированного поведения системы при изменении управляющих параметров. Возможность установления хаоса в биологических системах можно иллюстрировать хорошо известным примером появления хаотических сердечбиений при определенной частоте стимулирующих импульсов.

Модель динамики популяций. Динамика популяций в замкнутой среде может также обладать хаотическими свойствами. Если численность популяции невелика и в данный момент зависит от ее численности в предшествующие моменты времени, то динамику популяции можно описать дискретным способом с помощью

логистического уравнения. В простейшем случае численность популяции после n последовательных поколений меняется по закону:

$$x_{n+1} = f_r(x_n) = rx_n(1 - x_n). \quad (\text{IV.3.2})$$

Это уравнение является разностным уравнением, описывающим изменение численности в дискретные моменты времени $0, 1, \dots, t, t+1, t+2, \dots$ в виде соот-

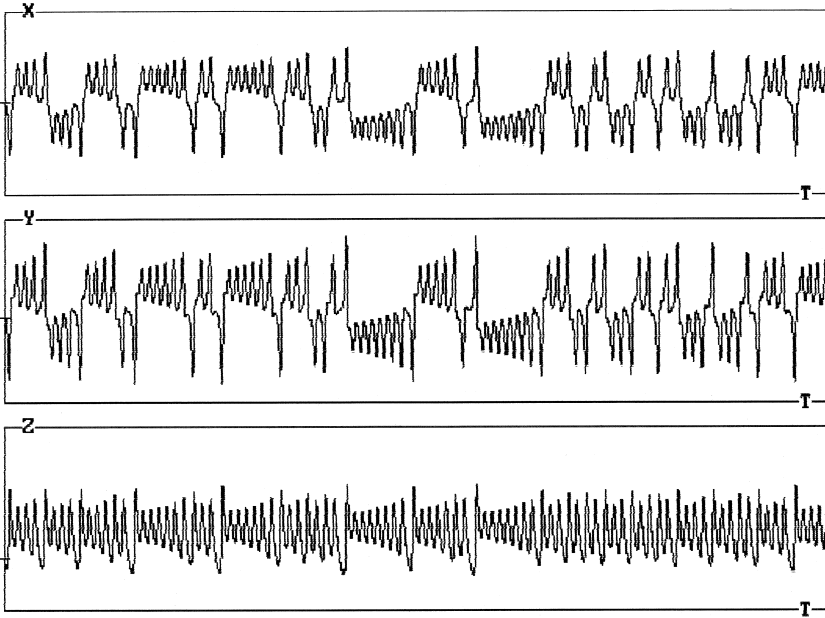


Рис. IV.14

Динамика переменных в модели Лоренца при значении параметра r , соответствующего квазистохастическому решению

ветствующих чисел последовательности $x_0, x_1, \dots, x_n, x_{n+1}, x_{n+2}, \dots$, где каждый член x_n зависит от предыдущего (x_{n-1}). Выражение $(1 - x_n)$ в правой части (IV.3.2) дает самоограничение роста численности вследствие ограниченности жизненного пространства, которое пропорционально $(1 - x_n)$; параметр r зависит от условий жизни, плодовитости. Функция $x_{n+1} = f(x_n)$, полученная при итерации $x_1, x_2, \dots, x_n, \dots$ демонстрирует сложное поведение, зависящее от параметра r . Вообще говоря, для $f(x_n)$ могут наблюдаться самые разнообразные режимы: монотонное и колебательное приближение к состоянию равновесия, удаление от него, устойчивые колебания, квазистохастическое поведение (хаос). В уравнении (IV.3.2) параметр r определяет наклон графика функции правой части. При $r < 3$ численность популяции стремится к устойчивому состоянию равновесия (рис. IV.16). При росте r , когда график $f(x_n)$ становится более крутым, происходит

бифуркация: устойчивое равновесие переходит в устойчивые циклы (рис. IV.16). С дальнейшим ростом параметра r в цикле увеличивается число периодических точек и периоды новых циклов растут, удваиваясь в каждой новой точке бифуркации (рис. IV.16). С ростом r бифуркации наступают все чаще, а значения численности повторяются через каждые 2, 4, 8, ... поколений. Когда r превышает критическое значение $r > r_c = 3,5699 \dots \simeq 3,570$, то происходит хаотизация решения и колебания

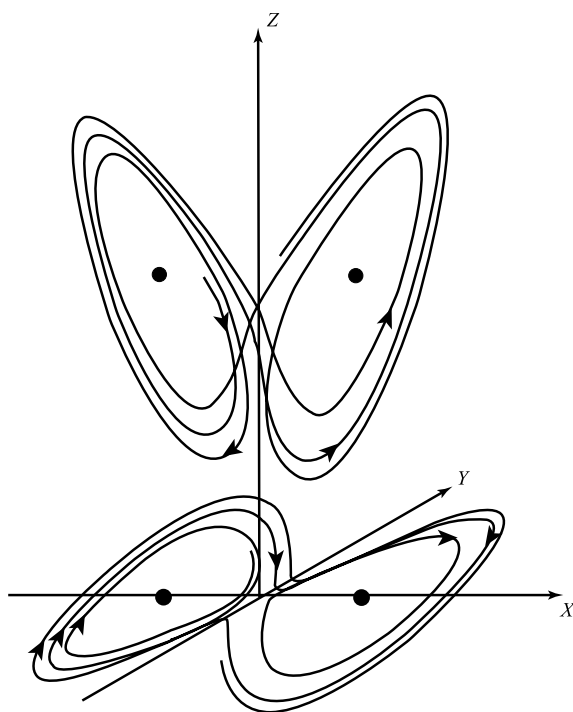


Рис. IV.15

Фазовые траектории в модели Лоренца. Вверху — проекция траекторий на X – Z плоскость. Внизу — проекция траекторий на X – Y плоскость. Точки соответствуют стационарным решениям. (По Хакен Г., 1981)

становятся полностью беспорядочными. Величина $r_c = 3,570$, константа, характеризующая порог хаотизации системы. Вместе с тем, и в режиме хаоса существуют «окна регулярности», когда при росте $r > r_c$ неожиданно возвращаются стабильные циклы с периодами 3 или 7. Затем они вновь претерпевают бифуркационные удвоения периодов 3, 6, 12, ... или 7, 14, 28, ... и опять возобновляется хаос. Интерес представляет не только сам по себе хаос, но и путь, или сценарий, его установление в детерминированной системе. Как видно из рис. IV.16, 17 хаотизация наступает через бифуркацию с удвоением циклов в системе. Можно определить интервалы значений параметра r по мере его роста ($r \rightarrow r_c$), в рамках которых каждый период остается стабильным перед последующим увеличением. Оказывается, что последовательные значения r , при которых число устойчивых периодических точек удваивается и становится равным 2^n , меняется по закону:

$$r_n = r_c - \text{const } \delta^{-n} \quad \text{при } n \gg 1,$$

где $\delta = 4,669 \dots \simeq 4,670$ — константа Фейгенбаума. Она равна отношению последовательных интервалов в значениях параметра r , в пределах которых каждый цикл сохраняет свою стабильность

$$\delta_n = \frac{r_n - r_{n-1}}{r_{n+1} - r_n}.$$

При $n \rightarrow \infty$, $\delta_n \rightarrow \delta = 4,670$. Значение r_n соответствует n -ой бифуркации, где пе-

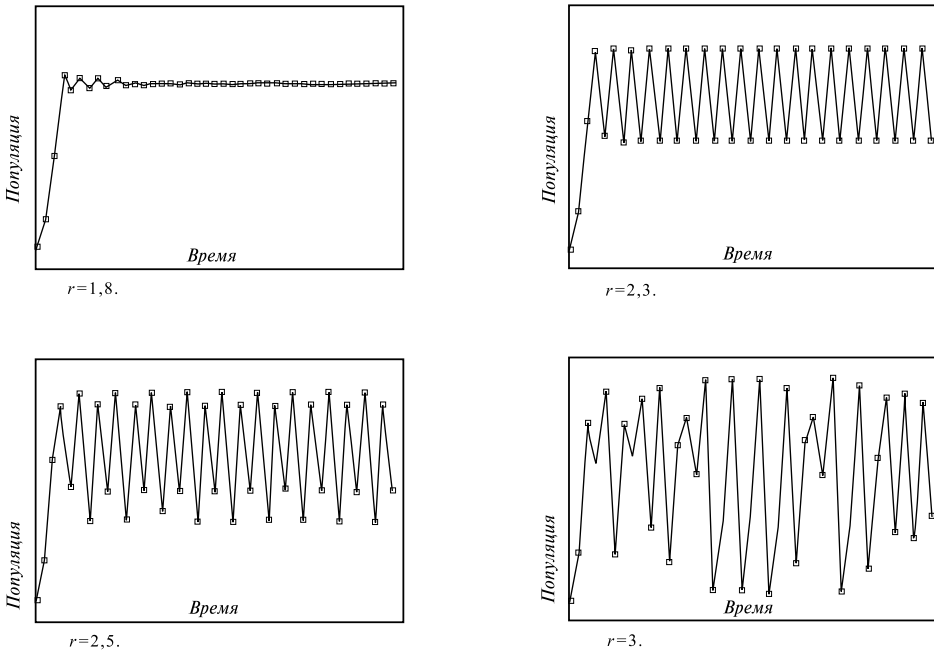


Рис. IV.16

Режимы поведения переменной x в уравнении (IV.3.2). Пояснения в тексте (по Свиридову Ю. М., Логофету Д. О., 1978)

риод 2^n теряет стабильность, а период 2^{n+1} ее приобретает. Как видно из этого отношения, длины интервалов уменьшаются в ряду точек $r_{n-1} \rightarrow r_n \rightarrow r_{n+1}$, т. е. удвоения наступают все чаще при росте $r \rightarrow r_c$. Оказалось, что эта константа δ носит также универсальный характер, присущий поведению многих других природных систем, где происходит удвоение — периода цикла перед наступлением хаоса.

Множества Мандельброта. Более общие закономерности перехода от порядка к хаосу были обнаружены в так называемых множествах Мандельброта (1980) и могут быть наглядно представлены графически.

Рассмотрим простую последовательность комплексных чисел:

$$z_{n+1} = f_c(z_n) = z_n^2 + c, \quad (\text{IV.3.3})$$

где z_n — числа в комплексной плоскости для комплексных значений параметра c .

Уравнение (IV.3.3) сводится к логистическому уравнению (IV.3.2) в новых переменных

$$x = 1/2 - z/r, \quad c = (2r - r^4)/4.$$

Допустим, что константа $c = 0$. Тогда при каждой итерации в (IV.3.3), начиная с z_0 , мы получим квадрат соответствующего комплексного числа z_n^2 по закону:

$$z_0 \rightarrow z_0^2 \rightarrow z_0^4 \rightarrow z_0^8 \rightarrow \dots$$

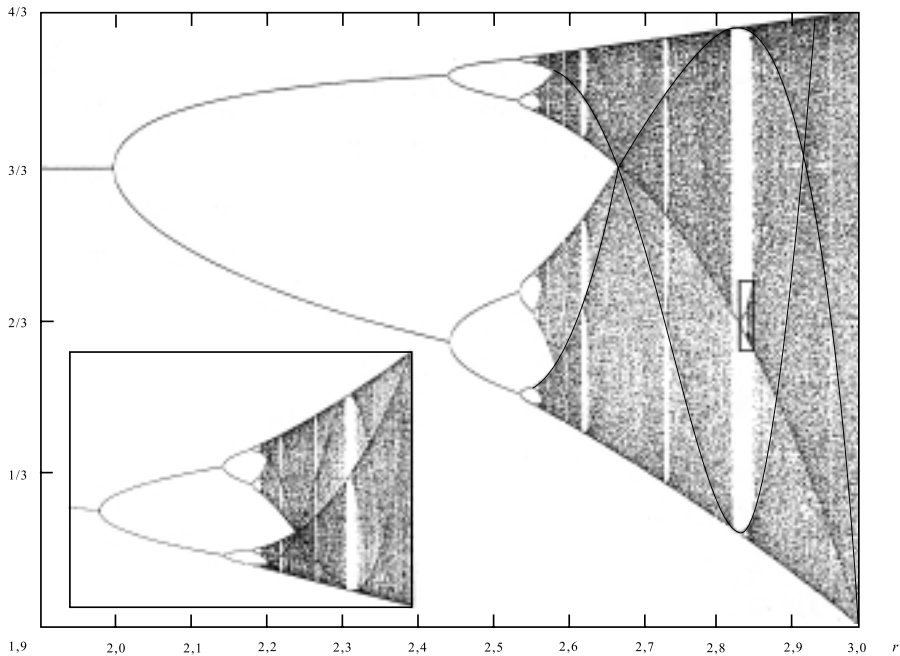


Рис. IV.17

Бифуркационная диаграмма. Сценарий удвоения периода Ферхюста (1.2) (по Peitgen Н. О., Rechter Р. Н., 1986)

Параметр роста r изменяется вдоль оси абсцисс ($1.9 < r < 3$). Для каждого значения r по истечении переходного периода длительностью в 5000 итераций на плоскость рисунка наносятся 120 итераций точки x . На вставке в увеличенном виде показана выделенная рамкой часть; кратность увеличения в направлении r превышает кратность увеличения в направлении x .

Очевидно, что числа z_n^2 в пределе будут либо уменьшаться, стремясь к нулю (при $|z_0| < 1$), либо наоборот увеличиваться до бесконечности (при $|z_0| > 1$). В первом случае аттрактором для процесса $z \rightarrow z^2$ будет нуль, а во втором — бесконечность. Границей между двумя областями этих аттракторов является очевидно окружность с радиусом 1 вокруг точки 0.

Таким образом вся плоскость разделена на две зоны влияния с границей между ними в виде гладкой окружности. Однако ситуация резко изменяется, если констан-

та c отлична от нуля. Например, при $c = -0,12375 + 0,56508i$ внутренний аттрактор уже не нуль, а граница не является гладкой (рис. IV.18). Изрезанный или, как говорят, фрактальный характер этой границы напоминает линию морского побережья, длина которого тем больше, чем более мелкий масштаб с учетом всех «хаотических и беспорядочных» неровностей мы выбираем при измерении расстояний.

В зависимости от значений константы c можно построить с помощью компьютера различные фрактальные границы областей притяжения. Их может быть несколько и их вид напоминает сложные запутанные узоры (рис. IV.19, $a, б, в, г$). Сам

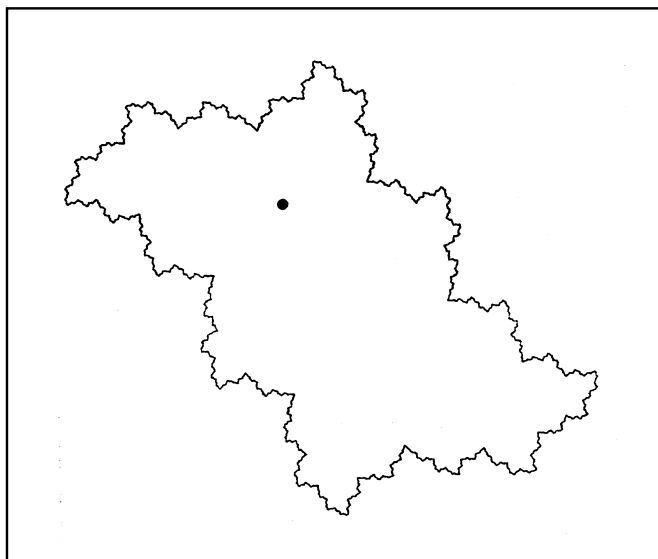


Рис. IV.18

Область притяжения неподвижной точки (по Peitgen Н. О., Rechter Р. Н., 1986)

по себе стохастический характер попадания точек в ту или иную область фрактала определяется естественной небольшой ошибкой в задании начальных условий компьютером для процесса итерации в последовательности

$$z_0 \rightarrow z_0^2 + c_i \rightarrow z_0^4 + c_i \rightarrow \dots$$

Картина становится еще более зрительно впечатляющей, если окрашивать различные точки на плоскости в разные цвета в зависимости от того, как быстро они достигают области притяжения, что зависит от числа итераций. Границы областей притяжения принято называть множествами Жюлиа. Эти границы могут быть связанными (рис. IV.19) при определенных значениях константы c .

На рис. IV.20 показано графическое множество значений константы c , в комплексной области, для которых множества Жюлиа связаны. Фигура на рис. IV.20 называется множеством Мандельброта (1980) или множеством M , по имени ученого, впервые ее опубликовавшего. Для всех c , принадлежащих черной фигуре,

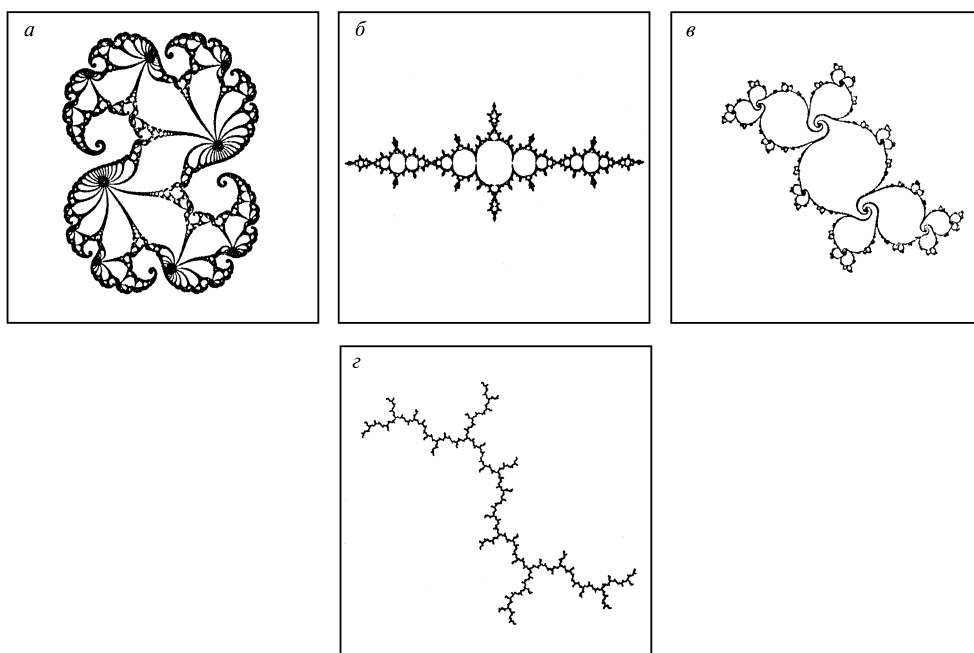


Рис. IV.19

Примеры типичных множеств Жюлиа для процесса $x_{n+1} \rightarrow x_n^2 + c$ (по Peitgen Н. О., Rechter Р. Н., 1986)

соответствующие границы притяжения или множества Жюлиа связаны. Если c лежит вне черной фигуры, то множества Жюлиа разбиваются на бесконечное число отдельных фрагментов (рис. IV.21).

Поражает исключительное богатство сложных изображений, «спрятанных» в простой аналитической формуле

$$z \rightarrow z^2 + c.$$

Сейчас исследования в этой области бурно развиваются.

Мы уже упоминали некоторые примеры систем, где в определенных условиях наблюдается хаотическое поведение: неустойчивость Бенара в потоках жидкости, химические процессы в распределенных системах. Внимательное изучение обнаруживает хаотическое поведение в целом ряде далеких друг от друга систем, где хаотическое состояние проявляется в реальных условиях и играет важную роль в динамике. Нерегулярные всплески численности популяций, непредсказуемые пики заболеваний среди населения во время массовых эпидемий, которые никак не коррелируют с внешними условиями и способами лечения: сердечная аритмия и фибрилляция сердечной мышцы; хаотические движения мышц глаза при заболевании шизофренией; хаотические мелкомасштабные внутримолекулярные движения

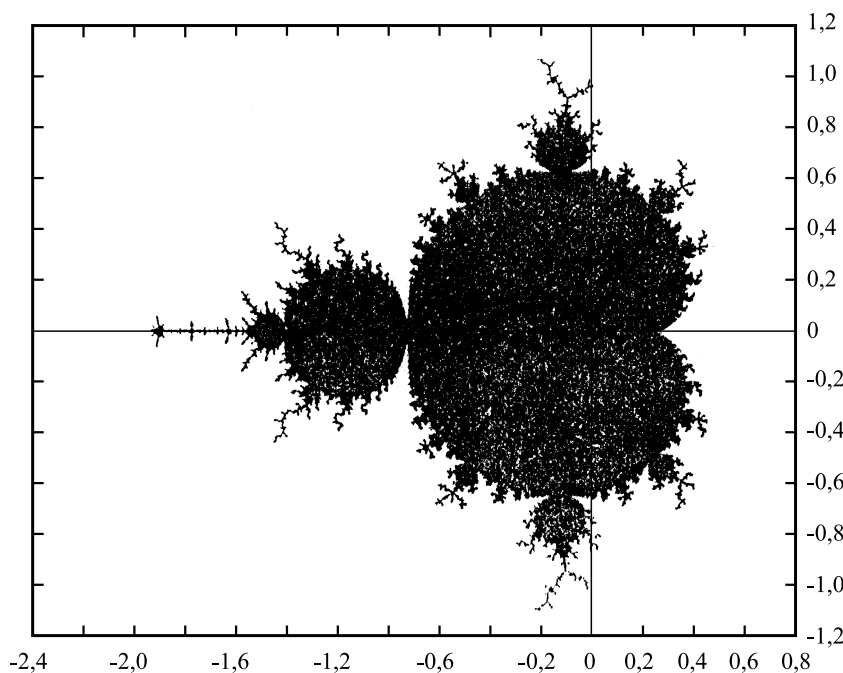


Рис. IV.20
Множества Мандельброта для процесса $x_{n+1} \rightarrow x_n^2 + c$ (по Peitgen Н.О., Richter Р.Н., 1986)
Показана часть комплексной c -плоскости — $-2,25 < \text{Re } c < 0,75$, $-1,5 < \text{Im } c < 1,5$. Изображенная фигура отражает соответствие различным значениям параметра c различных типов границы

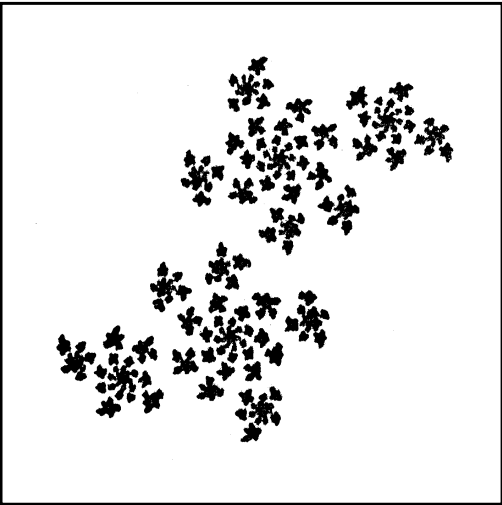


Рис. IV.21
Несвязное множество Жюлиа. Пыль Фату (по Peitgen Н.О., Richter Р.Н., 1986)

белка. Серьезного внимания с этой точки зрения заслуживает и проблема формообразования в природе и, в особенности, в биологических системах. Так, в процессе морфогенеза генетическая программа, записанная в ДНК, задает лишь последовательность биосинтеза макромолекул. Затем они взаимодействуют в клетке, подчиняясь динамическим закономерностям и приводя в итоге к появлению диссипативных структур, в том числе фрактального характера. □

Хорошо известны примеры (легочные альвеолы, изрезанные листья) разветвленной структуры различных органов и тканей, состоящих из хаотически сложенных мелких деталей, но которые тем не менее сохраняют в совокупности специфические контуры, присущие всему образованию в целом.

Оказалось, что для имитации на компьютере сложной фрактальной формы существуют довольно простые правила, по которым можно воспроизвести ее образование по законам хаоса. Хаотическое поведение является на самом деле отражением глубоких закономерностей динамической организации сложных систем. Предложенные сегодня модели детерминированного хаоса, возможно, представляют собой простейшие правила хаотизации и в этом смысле могут рассматриваться в качестве первых базовых моделей хаоса. Ясно, что здесь мы находимся лишь в начале пути в изучении роли хаоса в природе и в самоорганизации биологических систем.

Основной общий результат на сегодняшний день состоит в том, что поведение детерминированных систем, в том числе и биологических, которые всегда рассматривались в качестве предсказуемых, на самом деле при определенных параметрах обнаруживает хаотические свойства.