

## ОБЗОРЫ АКТУАЛЬНЫХ ПРОБЛЕМ

Самоорганизующаяся динамическая устойчивость биосистем,  
далёких от равновесия

Г.Р. Иваницкий

*Одним из показателей устойчивости живых систем служит вариация масштабов характеристических времён. Механизм устойчивости основан на иерархическом строении систем и их самоорганизации. При этом создаются положительные (ускоряющие) и отрицательные (тормозящие) обратные связи. У высокоорганизованных живых организмов особую роль играет обработка информации корой мозга.*

**Ключевые слова:** биосистемы, характеристические времена, устойчивость, метаморфозы

PACS numbers: **05.65.+b**, **05.70.Ln**, **87.18.-h**

DOI: <https://doi.org/10.3367/UFNr.2016.08.037871>

## Содержание

*Динамическая устойчивость — это временное состояние равновесия, обременённое паданием.*

1. Введение. Многоликость понятия "устойчивость" (757).
  2. Параллельные миры в живых системах (759).
    - 2.1. Что не учёл Ч. Дарвин в своей эволюционной теории.
    - 2.2. Выход биосистемы за пределы устойчивости. 2.3. Ограниченность модели Лотки – Вольтерры. 2.4. Симметрия ↔ асимметрии. 2.5. Разнообразие устойчивых форм и переходы между ними в терминах фаз. 2.6. Переходы *характеристические времена ↔ частотные моды и информация ↔ энтропия*.
  3. От равновесной термодинамики к неравновесной (770).
    - 3.1. Гетерогенность систем и "проклятие" больших чисел.
    - 3.2. Цена действия в системах с нарушенным равновесием.
    - 3.3. Законы сохранения.
  4. Взаимодействие виртуального мира мозга с реальным миром тела на примере падающей кошки (773).
    - 4.1. Характеристические времена в мире мозга. 4.2. Предпосылки, обеспечивающие полёт кошки. 4.3. Сохранение момента импульса при перевороте. 4.4. Парашютирование.
  5. О некоторых других способах описания устойчивости биосистем (778).
    - 5.1. Алфавитное описание. 5.2. Описание в терминах межфазовых флуктуаций. 5.3. Планктонный парадокс.
  6. Заключение (781).
- Список литературы (782).

1. Введение.  
Многоликость понятия "устойчивость"

Несколько лет назад по просьбе В.Л. Гинзбурга я написал статью "XXI век: что такое жизнь с позиции физики" [1]. Д.С. Чернавский, который сам интересовался этой проблемой [2], рецензировал мою статью. Он указал на её недостаток, отметив, что для полноты изложения было бы необходимо рассмотреть также *механизм устойчивости биосистем*. Однако большой объём статьи [1] не позволял в полной мере реализовать его пожелание. Приведённая ниже публикация посвящена понятию *устойчивости биосистем*. Этой статьёй я хочу отдать должное недавно ушедшему из жизни замечательному человеку и учёному Дмитрию Сергеевичу Чернавскому.

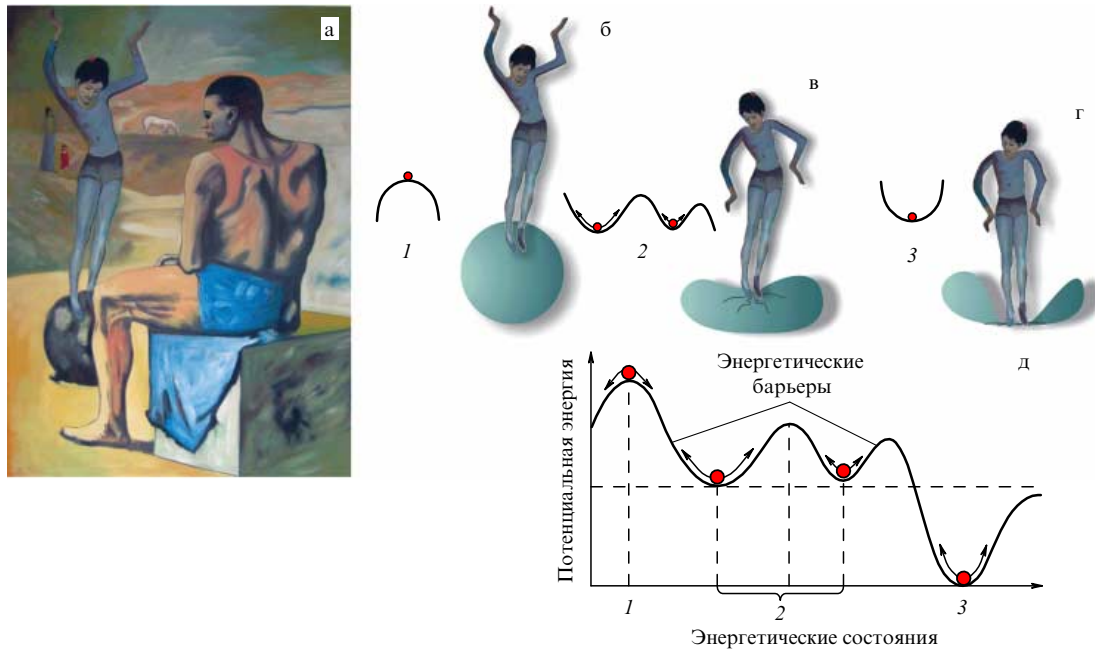
Термин *устойчивость* многолик. Существует множество его определений.

В широком смысле *под устойчивостью понимают способность системы сохранять текущее состояние вопреки влиянию внешних воздействий*. В механике устойчивость характеризуется ответом на возмущение системы, находившейся в равновесии. Её ответ направлен на противодействие возмущению с целью сохранения равновесия (принцип Ле-Шателье [3]). Различают асимптотическую устойчивость по Ляпунову [4], локальную и асимптотическую устойчивость в целом [5].

В технике устойчивость определяется как свойство технических систем сохранять значения конструктивных и кинетических параметров в заданных пределах [6]. В теории вероятностей определяют статистическую устойчивость как сходимость значений величин вероятности к некоторому пределу [7]. При компьютерном имитационном моделировании и количественных расчётах необходимо также принимать во внимание так называемую численную устойчивость, например, связь алгоритма

Г.Р. Иваницкий. Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН,  
ул. Институтская 3, 142290 Пущино, Московская обл.,  
Российская Федерация  
Тел. (4967) 73-24-81. Факс (4967) 79-05-53  
E-mail: ivanitsky@iteb.ru

Статья поступила 29 июля 2016 г.,  
после доработки 5 августа 2016 г.



**Рис. 1.** Наглядный образ самоорганизующейся динамической устойчивости сосредоточенных систем — гимнастка на шаре. (а) Картина Пабло Пикассо "Девочка на шаре". (б) Неустойчивое положение (устойчивость может достигаться только в результате *непрерывной коррекции* положения тела с помощью нервно-мышечного аппарата гимнастки), (в) квазиустойчивое положение. Чтобы достигнуть устойчивости, требуется предварительный поиск с помощью нервно-мышечного аппарата соответствующего положения на опоре. (г) Устойчивое положение. Слева от каждого из рис. б, в, г показана форма энергетического рельефа, шариком отмечены энергетические состояния. Форма платформы определяется модулем объёмного сжатия материала опоры под действием веса гимнастки, что приводит к разным вариантам энергетических состояний. (д) График потенциальной энергии, соответствующий энергетическим состояниям, которые отделены друг от друга энергетическими барьерами.

вычисления с ошибками округления числовых значений переменных величин [8].

Задача определения устойчивости в сложных системах неразрывно связана с движением энергетических потоков внутри системы. В рамках биосферы живая материя решала задачу устойчивости поэтапно, по мере своего эволюционного усложнения. На заре эволюции это происходило на основе конкуренции и симбиоза. По мере роста разнообразия живых организмов произошло их размежевание на виды хищников и жертв, а в самих индивидах возникли две системы — мозг и тело, или два мира — информационный и силовой. Такое деление имеет место в каждом живом субъекте, независимо от того, какое место он занимает в иерархии эволюционного развития (от бактерий до биосферы в целом). Взаимодействия, происходящие между этими системами, обеспечивают устойчивость жизни в целом.

Этой проблемой занимался Д.С. Чернавский с коллегами и учениками в последние годы жизни [9, 10] в приложении к задачам экономики. В [9, 10] и других его работах на основе моделирования конкуренции двух производителей, создающих одинаковые по выполняемым функциям товары, была показана неустойчивость такой системы, приводящая на больших временах к вытеснению одного из производителей с рынка путём его поглощения или банкротства, несмотря на то что конкуренты исходно были полностью равноправны. Однако в случае появления *дополнительного регулятора*, например, наличия антимонопольного закона и наличия силовой структуры, которая следит за его соблюдением, устойчивость может поддерживаться сколь угодно долго. В сложных живых организмах, имеющих централь-

ную нервную систему, подобным регулятором является кора головного мозга.

Общей теории устойчивости живой материи не существует, и вряд ли возможно создать её в ближайшее время. Разнообразие вариантов нарушения и способов восстановления устойчивости составляет бесконечное множество. Однако для многих частных случаев, встречающихся в практике, теория устойчивости создана. На рисунке 1а дан пример наглядного образа самоорганизующейся динамической устойчивости — гимнастка на шаре (картина Пабло Пикассо "Девочка на шаре").

Устойчивость зависит от изменения во времени поверхности контакта и от приспособляемости живого организма к этим изменениям. На рисунках 1б, в, г приведены примеры вариантов устойчивости.

В силу указанной выше причины далее будут изложены некоторые примеры и направления в исследовании устойчивости динамических биосистем, далёких от равновесия, включая *восстановление симметрий при их нарушениях с использованием калибровочных инвариантов*.

Напомним, что калибровочный инвариант есть какая-либо измеряемая физическая величина (или комбинация величин), которая является существенной для конкретной задачи поиска устойчивости. Эта величина не изменяется при определённых преобразованиях в локальной области. В статье в качестве такой физической величины используются, прежде всего, масштаб *характеристического времени процессов в открытой потоку энергии биосистеме*. Характеристическое время — это время переходного процесса поиска устойчивости. Изменение диапазона характеристического времени полезно

для оценок возникновения разных вариантов устойчивости.

Изложение намеренно построено на доступном для разных специалистов уровне. Статья преследует две цели: привлечь внимание молодых физиков и биофизиков к теории устойчивости биосистем и продемонстрировать особую важность системного физического подхода к анализу биопроцессов.

## 2. Параллельные миры в живых системах

### 2.1. Что не учёл Ч. Дарвин в своей эволюционной теории

С появлением центральной нервной системы живые организмы не потеряли связь с микромиром бактерий и вирусов, но приобрели новое качество. Они начали одновременно существовать в двух мирах: в мире обработки информации (быстрых процессов) и в мире силовых пространственных перемещений (медленных процессов подвижности). Информационный мир разнообразен.

Во-первых, информационный мир — это мир родителей и учителей, обучающих новые поколения живых организмов механизмам выживания. Во-вторых, это индивидуальный мир положительных и отрицательных эмоций (стрессов), связанных с памятью о прошлом обучении и с расхождением модельных представлений с реальностью в настоящем времени. В-третьих, это мир самостоятельного обучения методом проб и ошибок. В-четвёртых, это мир реализации реальных жизненных потребностей (пища, размножение и любопытство). В-пятых, это информационный социальный мир, основанный на связи со своими партнёрами — друзьями или врагами. Наличие всех этих миров достаточно очевидно. Поясним лишь последний из них.

Казалось бы, эволюционная теория Ч. Дарвина на основе конкуренции является замкнутой и достаточна сама по себе, отражая все стороны эволюционного развития [11]. Одним из первых в Европе, кто подверг её научной критике, был П.А. Кропоткин. Его книга [12] была переведена на многие европейские языки, тем не менее её проигнорировали, и она в тот период не оказала большого влияния на уточнение учения Ч. Дарвина. В Азии аналогичные идеи развивал японский натуралист Кинжи Иманиши (Kinji Imanishi), но его работы публиковались на японском языке и стали достоянием европейских исследователей после перевода лишь в конце XX в. [13]. Кроме того, в гипотезе Ламарка [14] (предшественника Ч. Дарвина), наряду с ошибками, также содержалось рациональное зерно — идея кооперации живых организмов [15].

В начале XXI в. началось осознание того факта, что теория Дарвина отражает лишь одну сторону явлений, происходящих в эволюции живой материи, а именно конкуренцию. Появились два новых термина для описания второй стороны явления — симбиоза (греч. *συμβίωσις* — "совместная жизнь"), а именно: *Holobionts* и *Hologenomes*. По сути, возникло новое направление, находящееся на стыке всех разделов эволюционной биологии и получившее название *холобионттика* (греч. *ὅλος* — *полный*) (см. обзоры [16–19]). Сначала это новое направление в биологических исследованиях затрагивало лишь процессы, происходящие в микробиологических сообществах [20–22]. Однако было очевидно, что

оно должно охватывать все уровни организации живого благодаря наличию общих пищевых цепей как в отдельном организме, так и в биосфере.

Например, на поверхности и внутри человека живёт суммарно порядка  $10^{12} - 10^{15}$  микроорганизмов (бактерий и гельминтов), суммарная масса которых в норме у взрослого составляет порядка 1,5 кг, т.е. практически равна массе нашего мозга, а разнообразие видов насчитывает от сотен до нескольких тысяч. Эта биота специфична для каждого организма. Она образует разные микробиологические комбинации. Другими словами, не только собственный генофонд "хозяина", но и совокупный набор генов симбионтов (союзников) определяет нормальное функционирование и продолжительность его жизни. Таким образом, кроме собственного генома, наше развитие и поведение находится под влиянием генома нашей биоты [23–26]. На социальном уровне человеческого общества этот факт информационного влияния зафиксирован в афоризме: "Скажи, с кем ты дружишь, и я скажу, кто ты".

Системное исследование живых сообществ началось только в конце XX и в начале XXI вв. *Проблема устойчивости с учётом биоты является одной из центральных проблем прикладной биологии и биофизики* как для решения задач экологии в целом, так и частных задач биомедицины, сельского хозяйства, демографии, наноробототехники, безопасности. Это важно учитывать также при освоении новых территорий планеты и космического пространства, при развитии восполняемых энергетических ресурсов и при создании искусственных интеллектуальных систем.

Биота неоднородна. Она может содержать как союзников, так и конформистов и даже врагов (паразитов). Нарушение баланса между ними приводит к разнообразным отклонениям в поведении организма-хозяина и даже может влиять на его психику, что оказывается существенным фактором, определяющим противоположность стратегий жертв по отношению к хищникам и, наоборот, хищников — к жертвам. Ограничимся только одним примером.

Существует болезнь под названием *вертячка*, при которой больные травоядные жвачные животные, например овцы, ходят, пошатываясь, кругами и в конце концов отбиваются от стада. Вертячка вызывается проникновением в головной и спинной мозг овцы паразита — личинки собачьего ленточного червя *Taenia multiceps*. Следующим "хозяином" гельминта становятся волки или дикие собаки, которые охотятся за отделившимися от стада животными. Как правило, паразиты не индуцируют какие-то новые типы поведения, а просто трансформируют существующие поведенческие реакции так, что они неправильно отражают в коре головного мозга состояние внешней среды в текущий момент и тем самым препятствуют выживанию животного [27]. Очень часто то, что называют болезнью, связано с нарушением биоты организма и борьбой на этом иерархическом уровне между союзниками и паразитами организма-хозяина.

Что притягивает микроорганизмы-союзники к организму хозяина? Информационно-энергетическая взаимопомощь, которую и именуют *симбиозом*. При этом оба партнёра (или только один) извлекают для себя энергетическую пользу из содружества с другим, или один извлекает энергетическую пользу, а другой извлекает информационную пользу. Наконец, третий вариант —

**Таблица 1.** Количественные показатели на разных уровнях организации человека как симбиотического объединения бактерий

Наименование	Количество
Объём тела взрослого человека, м <sup>3</sup>	~ (0,03–0,05)
Поверхность тела взрослого человека, м <sup>2</sup>	~ (1,6–2)
Плотность тела человека, кг м <sup>-3</sup>	~ (1050–1100)
Количество нейронов в мозге	~ (10 <sup>9</sup> –10 <sup>10</sup> )
Количество нейроглии в мозге	~ (10 <sup>10</sup> –10 <sup>12</sup> )
Максимальное количество связей (синапсов)	~ (10 <sup>12</sup> –10 <sup>14</sup> )
Количество клеток в теле человека	~ (10 <sup>13</sup> –10 <sup>15</sup> )
Из них симбиотических бактерий	~ 0,7 × (10 <sup>13</sup> –10 <sup>15</sup> )
Количество различных типов клеток	~ 210
Количество молекул воды	~ 10 <sup>14</sup>
Количество молекул сахаров	~ 5 × 10 <sup>12</sup>
Количество молекул жиров	~ 2 × 10 <sup>12</sup>
Количество РНК	~ 6 × 10 <sup>10</sup>
Количество разных типов белков	~ 10 <sup>6</sup>
Количество низкомолекулярных метаболитов	~ (2–3) × 10 <sup>3</sup>
Количество генов	(25–35) × 10 <sup>3</sup>
Длина ДНК, м	~ 2

*Примечание.* Организм человека можно представить как сформировавшийся в процессе эволюции конденсат из одноклеточных организмов. Другими словами, клетки и органеллы объединяются в единую гигантскую колонию объёмом ~ (0,03–0,05) м<sup>3</sup>. Эта колония эволюционно сформировала свой единый информационно-энергетический комплекс и внутренний язык общения, приобретающий тем самым устойчивость, т.е. сравнительно большую продолжительность жизни, но уменьшив при этом скорость размножения.

обмен информационной пользой, когда один получает необходимую для него информацию от другого, а второй, в свою очередь, получает нужную ему информацию от первого.

Осуществляемые в ходе симбиоза действия или производимые вещества являются для партнёров существенными для поддержания устойчивости их совместного выживания. В обобщённом понимании такой процесс есть промежуточное звено между дистанционным взаимодействием и полным слиянием. Слияние — это предельный случай симбиоза, когда партнёры объединены в объёме одного тела и имеют общий генетический код, который считывается по мере формирования органов тела при дифференцировке клеток (табл. 1) [28, 29].

При сравнительно грубой классификации можно выделить три типа обменов, лежащих в основе симбиоза.

**Энергетический обмен** очевиден и не требует особых пояснений. Например, без желудочных и кишечных бактерий было бы невозможно пищеварение у животных и человека. Другой пример — грибы и водоросли в лишайниках. Водоросли в результате фотосинтеза [30] производят органические вещества (углеводы), используемые грибом, а тот в свою очередь поставляет воду и минеральные вещества водорослям.

**Энергоинформационный обмен** — это направленный перенос важной для вида генетической информации в нужном одном из партнёров направлении в обмен на пищу. Примером такого симбиоза служат взаимодействия насекомых и растений. Некоторые орхидеи опыляются только одним видом насекомых. Другие виды цветковых растений могут опыляться разными видами насекомых. Насекомые получают питание (нектар растений), а сами взамен разносят пыльцу (генетическую информацию), способствуя размножению растений. Неко-

торые птицы также совмещают собственное питание с распространением семян растений в пространстве, разнося их как неперевариваемые фрагменты в своих фекальных отходах на большие территории. Имеет место и взаимная защита, например, молодые южно-американские кактусы сильно перегреваются и страдают от прямого солнечного света и могут развиваться только в тени засухоустойчивых кустарников. В свою очередь кактус — колючее растение, защищающее кустарник от поедания травоядными животными. Известны наборы триад, например, птицы, травоядные животные и хищники. Некоторые птицы, питающиеся семенами в фекальных отходах травоядных, предупреждают их своими криками о появлении хищников. В основе подобного симбиоза лежит реакция животных на изменение информационной ситуации в их окружении.

**Информационный обмен.** Долгое время психику исключали из арсенала объектов прямого наблюдения, поскольку отсутствовали надёжные методы регистрации процессов, лежащих в её основе. Тем самым зоопсихология превратилась в исследование не *психической деятельности как таковой, а лишь наблюдаемого внешнего поведения*, которое является её результатом. Только в конце XX в. и в начале XXI в. при создании методов дифференциальной электроэнцефалографии, динамической магнитно-резонансной томографии начинается планомерное изучение процессов, формирующих психику. Работа нашего мозга в значительной степени организована на тех же принципах конкуренции и симбиоза, но со своими информационными особенностями [31, 32].

Предельная постановка вопросов такова: насколько процессы взаимодействий в системах хищников и жертв устойчивы во времени? Может ли живая материя в результате конкуренции уничтожить саму себя? Не окажется ли процесс взаимного поедания сходящимся к нулю, т.е. к исчезновению как хищников, так и жертв?

Ответы на эти вопросы заключаются в оценке устойчивости процесса конкуренции и симбиоза с учётом роли интеллекта животного. Казалось бы, процесс взаимного поедания основан на отрицательной обратной связи и должен сходить к нулю как спадающая функция вида  $\langle \exp(-t/\tau) \rangle$ , где  $t$  — реальное время,  $\tau$  — характеристическое время существования биосистемы. Однако жизнь не только существует, но и развивается, усложняясь и "карабкаясь" по ступеням иерархической сложности. Следовательно, на всякое множество спадающих функций  $\langle \exp(-t/\tau) \rangle$ , определяемых наличием конкуренции, должно найтись множество возрастающих или медленно спадающих функций  $\langle \exp(\pm t/\theta) \rangle$ , создаваемых симбиозом, где  $\theta$  — характеристическое время восприятия и обработки информации организмами. В этом случае за счёт обратной связи рост одной функции ограничивает спад другой. При этом у систем появляется равновесие, когда выполняется правило

$$\ln \sum \theta_i = \ln \sum \tau_j, \quad (1)$$

а для устойчивого развития и усложнения должно выполняться неравенство

$$\ln \sum \theta_i > \ln \sum \tau_j. \quad (2)$$

Эволюционный динамический отбор устойчивостей осуществляется на основе периодически проявляющейся

слабой асимметрии локальных процессов конкуренции в пользу симбиоза [13]. Таким образом, *наличие слабой локальной асимметрии и есть основная движущая сила эволюции биосистем. Слабая асимметрия взаимодействий имеет вид*

$$0 \leq \sum (\theta_i - \tau_j) \leq 1. \quad (3)$$

Если правило (3) для отдельного вида нарушается, то этот вид вымирает, замещаясь другим, для которого оно справедливо.

Внутри сложных организмов идут аналогичные процессы. *В организмах имеют место твёрдые и мягкие элементы. У индивида это скелет и его окружение мышечной тканью, включая жидкие субстраты — ликвор (такие как плазма крови, лимфа, межклеточное вещество, цереброспинальная жидкость и другие разновидности коллоидов, гелей и слизей). Наличие этих двух факторов обеспечивает пластичность системы в целом, повышает её устойчивость, т.е. увеличивает продолжительность жизни.*

*В социальных (в широком смысле этого термина) биосистемах, в которых происходит обмен информацией (при этом неважно, на каком языке осуществляется её передача: на химическом, акустическом или тактильном), роль скелета выполняют ведущие организмы — суперхищники и супержествы (нассионариш, или, иными словами, аттракторы) [33], а роль мягкой ткани — ведомые (симбионты, конформисты и паразиты).*

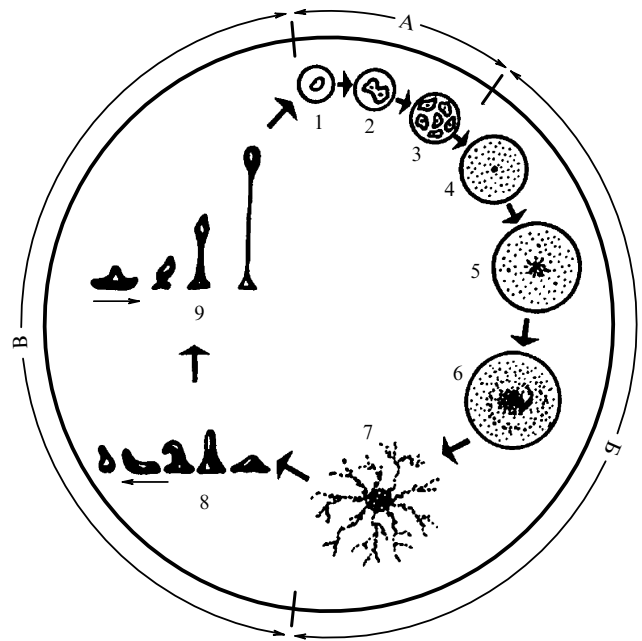
Важно отметить, что часто выход социальной биосистемы за диапазон устойчивости не уничтожает её, а приводит к метаморфозам, т.е. к переходу в качественно новое состояние. Приведём лишь два примера таких переходов.

## 2.2. Выход биосистемы за пределы устойчивости

При достижении критической плотности популяции хищников при ограниченных ресурсах питания устойчивость нарушается. Нарушение устойчивости может приводить к гибели популяции, но чаще приводит к её метаморфозам. Известным примером метаморфоз является, например, критическая плотность популяции саранчи *Acrididae*. Особенностью физиологии саранчи является наличие двух фаз (одиночной и стадной), различающихся морфологией и особенностями поведения. Если плотность популяции саранчи в некоторой области превышает критический уровень, то у каждой особи отрастают крылья, меняется окраска. Саранча формирует стаю, которая покидает область прежнего обитания, образуя "летучее облако" в поисках новых, богатых пищей территорий. Сигналом к перерождению служит постоянное тактильное раздражение трущихся друг о друга особей, т.е. уменьшение критической величины личного пространства особей за счёт их размножения, что провоцируется достижением критической плотности популяции в пределах ограниченной территории [34].

Другой интересный пример — клеточный гриб-слизевик *Dictyostelium discoideum* [35], который в зависимости от внешних условий может быть либо скоплением независимых существующих клеточных особей-амёб, либо единым многоклеточным организмом (рис. 2).

Когда среда достаточно богата пищей, клетки живут и питаются независимо друг от друга, и никакого це-



**Рис. 2.** Фазы метаморфоз жизненного цикла гриба-слизевика *Dictyostelium discoideum*. Фазы А — размножения спор: А-1 (спора), А-2 (расконсервация спор в питательной среде и превращение их в амёб-слизевиков), А-3 (существование подвижных и делящихся амёб). Фазы В — объединения амёб на голодной среде: В-4 (сигнал "тревоги", подаваемый голодной амёбой-"лидером"), В-5 (пространственная реакция амёб на этот сигнал "тревоги"), В-6 (распространение сигнала по популяции амёб и движение их по направлению сигнального вещества), В-7 (заклительная стадия объединения амёб перед образованием плазмодия). Фазы В — развития плазмодия и гриба: В-8 (миграция плазмодия в поиске пищи), В-9 (образование из плазмодия плодового тела гриба, несущего споры).

лостного организма нет. При истощении запасов пищи от некоторых одноклеточных начинают поступать сигналы голода "SOS" (см. рис. 2, фаза В5) — они выделяют циклический аденозинмонофосфат (цАМФ). Когда химический сигнал улавливается рецепторами других одноклеточных, они разворачиваются и двигаются по градиенту туда, где выше концентрация цАМФ (фазы В6–7). Так все одноклеточные сползаются вместе, соединяются друг с другом и формируют единый многоклеточный организм — плазмодий (фаза В8), который в поисках пищи может двигаться быстрее, чем одноклеточный организм. Если же пища так и не найдена, то из плазмодия образуется плодовое тело — стебелёк-гриб, на конце которого в мешочке находятся мелкие споры (см. рис. 2, фаза В9). Созревшее плодовое тело лопается, споры выстреливаются, как из катапульты, иногда на расстояние до 12 м. Среди спор найдутся и такие "унесённые ветром", которые попадут в среду, богатую пищей, и дадут начало новой жизни слизевика (если не попадут, то этот клон погибнет). В основе метаморфоз лежат механизмы, связанные с эпигенетикой, т.е. блокировкой одних генов с разблокированием других [35].

## 2.3. Ограниченность модели Лотки–Вольтерры

Поскольку, с одной стороны, все биосистемы являются энергетически открытыми нелинейными системами, а с другой — развитие их совокупности происходит на основе взаимодействия друг с другом, то к ним применимы понятия динамической устойчивости. В неживой природе

аналогичные понятия характерны, например, для устойчивости воздушных и водных потоков, связанных с пространственными перемещениями масс воздуха и воды под влиянием температурных градиентов и градиентов давлений в гравитационном поле Земли.

Если питание неограниченно, то любая биологическая система основана на экспоненциальном цепном размножении до исчерпания энергии и размеров территории. Хищники ограничивают размножение жертв, поедая их, а жертвы, в свою очередь, ограничивают размножение хищников, так как при поедании жертв численность последних уменьшается и хищники остаются без пищи. В результате прирост хищников замедляется, а затем меняет знак на противоположный. Хищники начинают вымирать. Этот факт был осознан давно и математически описан Альфредом Лоткой и Вито Вольтеррой [36, 37]. Такая модель приводит к колебательному процессу с изменениями численности хищников и их жертв со сдвигом по фазе на оси времени на величину некоторого сравнительно постоянного шага, именуемого *характеристическим временем воспроизводства потомства* [38–40].

Однако эта модель не учитывает двух дополнительных особенностей биосистем: во-первых, *развития социальных симбиотических образований*, во-вторых, *общения симбионтов друг с другом*, при котором существенную роль играет передаваемая информация.

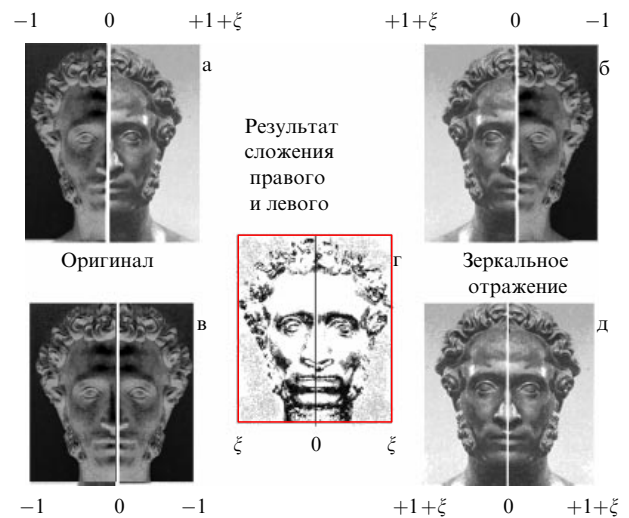
#### 2.4. Симметрия ↔ асимметрии

В любой живой системе имеется *широкий набор разных характеристических времён*. Для индивида самое большое из них — это продолжительность его жизни. Оно задаёт шкалу, на которой располагаются все остальные характеристические времена (детство, юность и т.д.). Обозначим продолжительность жизни через  $\tau$ , тогда все остальные характеристические времена  $\tau_i$  будут составлять его в сумме:

$$\tau = \sum \tau_i. \quad (4)$$

После кибернетики 1950-х годов [41] в 1980-х годах появилась наука *синергетика* (др. греч. *συν* — приставка со значением "совместно" и *εργον* — деятельность) [42]. По декларируемым целям синергетика как подход к описанию нелинейных систем весьма близка к теории устойчивости пищевых цепочек хищники–жертвы. В её основе лежит принцип симбиоза и порождаемые им эффекты. Главное достоинство этой науки связано с существованием более или менее конкретных методов анализа частных задач, за что, однако, приходится платить потерей универсальности.

При изучении морфогенеза исходят из принципа, что *морфология — это отражение кинетики, но в другом, более крупном, масштабе времени*. Разновидностью такого подхода является рассмотрение формирования русла реки как результата взаимодействия водного потока реки с берегами. Изменение устойчивости в этом случае можно измерить через изменение конфигурации русла на протяжении длительного времени существования реки. Однако русло в полной мере не отражает кинетику потока. Русло при математическом описании — это интеграл потока с граничными условиями, диктуемыми составом берегов, т.е. муляж кинетики. Изучение лишь морфологии русла не даёт правильного представления о



**Рис. 3.** Два образа — негатив (в) и позитив (д), составленных соответственно из правых половин оригинала (а) и правых половин его зеркального отражения (б). Если изображения полностью зеркально симметричны, то при наложении негатива на позитив изображение исчезает, при нарушении симметрии будет контурное изображение. (г) Контурный образ, полученный сложением образов, приведённых на рис. в и д. Величина  $\xi$  характеризует зеркальную асимметрию лица человека:  $\xi = \xi_0 \exp(-S_1/S_2)$ , где  $S_1$  — площадь тёмных участков изображения лица,  $S_2$  — площадь светлых участков изображения лица,  $S = S_1 + S_2$  — площадь изображения лица [13].

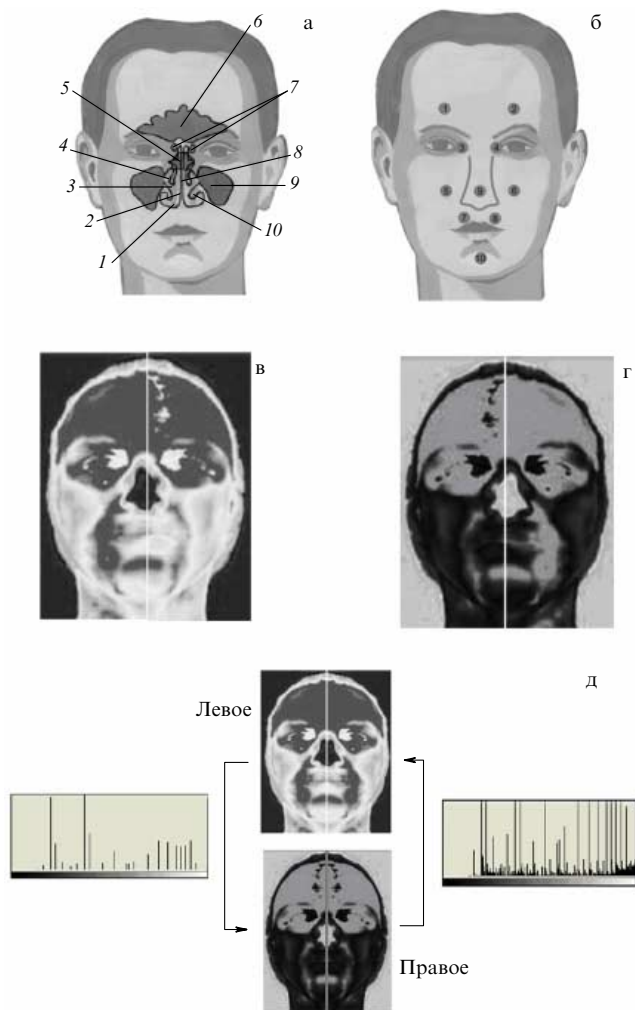
динамике процесса образования структур в самом потоке. Интегрирование по времени всегда уничтожает часть информации.

Во избежание потери информации на первый план выходит наблюдение во времени за нарушениями симметрии и поиск калибровочных инвариантов, восстанавливающих симметрию. Морфологическая асимметрия существует всегда. На рисунке 3 показан вариант зеркальной симметрии муляжа живого организма. Это скульптурное изображение морфологии лица человека в зрелом возрасте.

Не только лицо, но и тело человека обладает некоторой осевой асимметрией. Однако с развитием матричного тепловидения [43] там, где система казалась зеркально симметричной, проявляется асимметрия несовпадающих температурных рельефов, например, правой и левой половин лица или тела [13, 44–48]. При этом асимметрия на живом лице гораздо богаче, чем на скульптурном портрете, поскольку морфология отражает лишь пространственные особенности, но ничего не сообщает об изменениях на малых масштабах времени кровотока и мышечных сокращений живого лица (рис. 4) [46].

Мы привыкли к слабым морфологическим асимметриям, наблюдаемым аппаратом нашего зрения в диапазоне видимого света, и не замечаем асимметрий. Наличие большой асимметрии лица в видимом диапазоне электромагнитных волн, как правило, первоначально воспринимается как поворот головы (рис. 5). Обычно существенные асимметрии возникают при патологических состояниях (опухоли или флюсы).

Зеркально-симметричный вариант — это простейший случай симметрии. В эволюционном совершенствовании средств нападения и защиты в системах хищник–жертва



**Рис. 4.** Выделение особых точек на лице человека: (а) схема расположения придаточных пазух полости носа (вид спереди): 1 — *Meatus nasi inferior*, 2 — *Septum nasi*, 3 — *Meatus nasi medius*, 4 — *Concha nasalis media*, 5 — *Sinus sphenoidalis*, 6 — *Sinus frontalis*, 7 — *Cellulae ethmoidales*, 8 — *Meatus nasi communis*, 9 — *Sinus maxillaris*, 10 — *Concha nasalis inferior* и (б) расположения 10 особых точек, выделенных на лице человека, в которых с помощью тепловизора измеряется температура. (в) Тепловой портрет человека в норме в диапазоне 8–12 мкм, (г) зеркальное негативное изображение этого портрета, (д) динамическая устойчивость с нарушенной зеркальной симметрией. Видно, что гистограммы распределений температур нагретых и холодных частей левой и правой половин лица не совпадают.

он встречается редко. Эволюция находит несимметричные в плане зеркальности варианты, восстанавливающие равновесие.

Если проводить аналогию с формализмом описания нелинейных уравнений в квантовой теории, то здесь необходим поиск уравнений, отвечающих принципу асимметрии и восстановления симметрии, подобный, например, уравнениям Эйнштейна и Янга–Миллса, т.е. симметрии двумерной сигма-модели [49, 50]. Для классической механики такими моделями могут быть модели типа реакция–диффузия, где нелинейные члены описывают кинетику, а процессы переноса и сдвига представлены диффузией [51–56].

Однако во многих системах важны более сложные механизмы диффузионного типа, когда диффузия нелинейная, анизотропная и перекрёстная (кросс-диффузия).

Во множестве случаев при моделировании распределённых популяционных систем типа хищник–жертва необходимо учитывать перекрёстную диффузию [57–60]. Кросс-диффузионные системы играют основную роль при математическом моделировании не только пигментации животных [61–63] или агрегации *Dictyostelium discoideum* [64–67], но могут описывать формы социальных явлений, например стаеобразование. Это одна из важнейших форм поиска устойчивости, связанная с направленным перемещением, которое вызывается пространственным изменением распределения стимулов, передающих информацию [68–71]. В качестве последних могут выступать как изменения факторов внешней среды (температура, солёность, освещённость, звук, пища и т.д.), так и изменения плотности самой популяции.

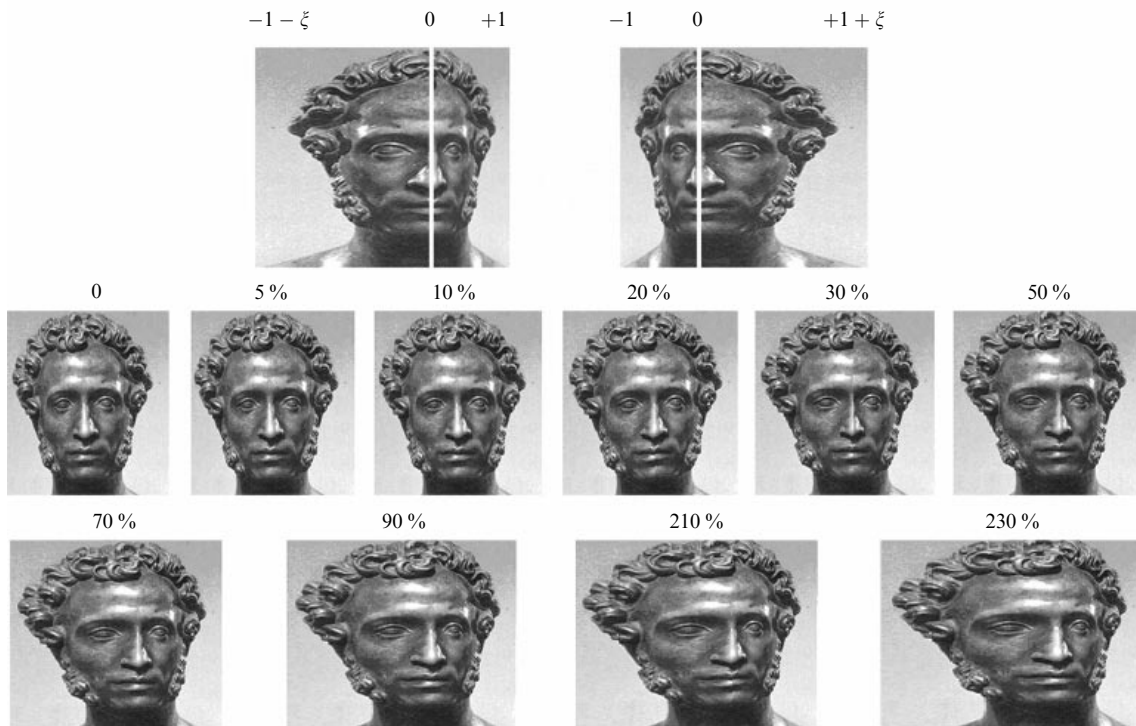
Ещё в XIX в. Мишель Шаль (Michel Chasles) классифицировал изометрические преобразования на плоскости и в пространстве [72] и, по-видимому, первым доказал теорему подобия. В начале XX в. Ф. Клейн (Felix Christian Klein) развил теорию геометрических групп преобразований [73]. Подобное описание позволяет на основе нарушения симметрий делать оценку эволюции биосистем в процессе их развития во времени [13, гл. 2].

В евклидовом пространстве при проекции формы движущегося твёрдого тела на плоскость поддерживается равенство углов так, что сохраняются скалярные произведения. Для двумерного случая всякое сохраняющее ориентацию движение — это либо прямая линия, либо движение с поворотами с использованием торможения или ускорения. Оно может быть дополнено также винтовым движением или разного рода прыжками.

Если хищник может развивать большую скорость по прямой, то жертва, уступая ему в этом, тем не менее, может ему противопоставить движение с непрерывными поворотами или прыжками через препятствия, что позволит ей избежать гибели. Поиск калибровочных инвариантов, описывающих механизм восстановления равновесия, часто (но не всегда) позволяет решать нелинейные уравнения (например, на основе теории интегрируемости систем [74–78]). В других случаях результатом является лишь новый взгляд, позволяющий выявить общие черты различных задач, и появление новых критериев устойчивости.

Основным результатом будущей общей теории "хищники и жертвы", по-видимому, могла бы стать теория классов универсальности, фрагментом которой является теория катастроф [79–81] или классификация различных форм фазовых переходов [82]. Классификация фазовых переходов в многомерных системах позволяет формализовать два важных раздела теории о многомерных конформных моделях и исчислениях форм поверхностей фазового пространства, на которых развёртываются события взаимодействия, восстанавливающего симметрию.

Говоря о сильных связях в системах хищники–жертвы, следует упомянуть и "наивные" соотношения между ними. Связь можно интерпретировать как наличие одномерных натянутых нитей с различной величиной или различным знаком их натяжения, что роднит такое описание процесса с теорией струн при сильных взаимодействиях в микромире [83]. Более того, такая ситуация весьма обычна в нашем макромире, что напрямую связано с его пространственной трёхмерностью. В микромире многомерного пространства самый знаменитый



**Рис. 5.** Введение большой асимметрии морфологии лица с помощью горизонтального расширения одной из его половин (указано в процентах) [13]. При нарушении симметрии  $> 200\%$  возникает иллюзия поворота головы.

пример такого рода — это квантовая хромодинамика [84].

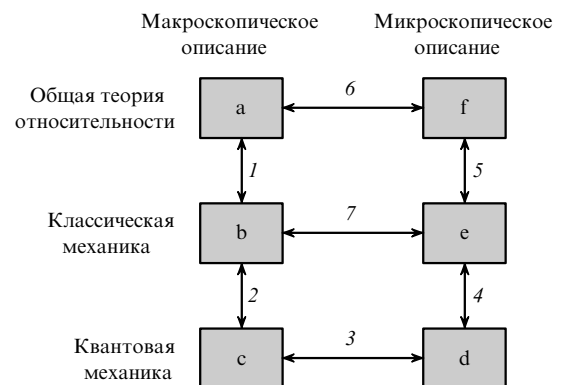
Когда существует один вид хищников и один вид жертв, имеет место сильная связь, что и позволило В. Вольтерре построить частную теорию, используя модель связанных маятников [37]. Теория струн родилась также при поиске описания на основе сильных взаимодействий [83, 85–90]. В приложении к описанию экологических систем такие попытки имеют давнюю историю. Их результатом явилось введение понятия *экологической ниши*. Сначала под этим термином понималось только место в пространстве, где происходят взаимодействия между хищниками и жертвами и их симбионтами [91]. Затем в него включили сумму факторов, обеспечивающих существование данного вида в иерархической пищевой цепочке [92]. Наконец, появилась идея связать пространство и время с сетями из пищевых цепочек [93, 94]. В результате модель взаимодействия всех цепочек стали представлять как многомерное пространство, внутри которого расположены области экологических ниш.

Каждому виду была выделена своя ниша, в которой он может существовать совместно со своими симбионтами. Количество значимых для вида экологических факторов можно изобразить также в виде графа. Однако такой подход к описанию процесса хищники–жертвы обладает как достоинством, так и недостатком. Последний характерен для всех концептуальных моделей. Он делает процесс наглядным, но не позволяет осуществить количественные оценки поведения системы в связи с бесконечностью вариантов топологий ниш в многомерном пространстве параметров и, как следствие, многочисленными неопределённостями при их проекции на плоскость.

## 2.5. Разнообразие устойчивых форм и переходы между ними в терминах фаз

Природа едина, а рубрикаторы наук носят отпечаток языка описания. Следует подчеркнуть, что выбор языка заключается в отыскании соответствия между микроскопическим уровнем описания (атомно-молекулярным) и макроскопическим описанием (клетки, органы, организм в целом и социальные системы организмов) [95]. При этом приходится опираться на разные варианты гипотез и выбирать разные соответствующие им калибровочные инварианты, используя при этом не только классическую механику, но и граничащие с ней теории (квантовую механику и общую теорию относительности) (рис. 6).

Приведём один пример, который рассматривал Я.Б. Зельдович в своей статье в юбилейном номере жур-



**Рис. 6.** Методология описаний процессов в живых системах.



нала *Успехи физических наук*, посвящённом 75-летию со дня рождения А.А. Фридмана [96].

Обратимся к общей теории относительности А. Эйнштейна. Дополняя эту теорию, А.А. Фридман исходил из двух постулатов. Во-первых, из того, что в среднем Вселенная однородна и изотропна, несмотря на существование в ней сгустков масс (планет и звёзд). Причина её однородности состоит в том, что в окрестностях любой галактики имеют место другие галактики. Следовательно, имеется определённая средняя плотность вещества, такая, что на любом расстоянии, в любом месте физические условия в среднем одинаковы. Наша Галактика не является какой-то избранной, центральной во Вселенной, точно так же как не являются избранными ни Земля, ни Солнце. Во-вторых, движение галактик должно быть таким, чтобы оно не нарушало однородности и изотропности пространства, т.е. одинаковости условий во всех точках пространства и равноценности всех пространственных направлений. Из такого минимального количества предпосылок Фридманом сделан вывод: *галактики не могут быть в покое относительно друг друга*. В принципе, возможно равенство нулю их скоростей в определённый момент времени, однако *ускорение всегда будет отлично от нуля*. Обращение в нуль скорости подобно таковому в верхней точке траектории движения камня, брошенного вертикально вверх, в гравитационном поле Земли. Следовательно, в соответствии со вторым законом Ньютона, относительное расхождение скорости движения двух различных объектов возрастает пропорционально расстоянию между ними. При одинаковой силе броска камень меньшей массы окажется на большей высоте. В настоящее время максимальная скорость удаления, зарегистрированная для далёких галактик, составляет  $(0,3-0,4)c$ , где  $c$  — скорость света, т.е. порядка  $100000 \text{ км с}^{-1}$ . Другими словами, средняя плотность по мере расширения Вселенной может изменяться, но равноценность всех пространственных направлений приводит к тому, что калибровочные инварианты во всех точках пространства не изменяются.

Подобный вывод можно сделать и относительно биосферы Земли. При наблюдении с низким пространственно-временным разрешением в среднем биосфера Земли однородна и изотропна в пространстве и во времени. Роль энергетического источника питания выполняет Солнце, а хищниками являются все живые существа на нашей планете, которые питаются за счёт его энергии. Однако по мере увеличения разрешения начинает выявляться значительная неоднородность плотности биосферы при движении от тропиков к полюсам Земли и от зелёных массивов к пустыням. Очевидно, что поток энергии от Солнца является недостаточным условием формирования пищевых цепей. Для формирования и развития живой материи (по крайней мере, на углеродной основе) необходима атмосферная, магнитная и гравитационная защита, создаваемая полями Земли, наличие воды и почвы определённого состава.

При описании любой системы, независимо от используемого языка, мы должны в итоге получить одинаковые выводы. Если этого не происходит, то система рассмотрения на выбранном языке оказывается неполной. Например, с такой ситуацией часто сталкиваются в математической лингвистике при попытках машинного перевода с одного языка на другой [97].

С одной стороны, необходимо найти способ, ограничивающий количество переменных. Если такую редукцию не проводить, то на выходе появятся столь сложные итоговые выражения, что их практическое использование теряет всякий смысл.

С другой стороны, чрезмерное "сжатие" количества переменных величин может привести к тому, что "вместе с водой можно выплеснуть и ребёнка". Эта мысль не новая. Она восходит к древним грекам и римлянам, в XIV в. — к богослову У. Оккаму (брита, или лезвие, Оккама), наконец, в XX в. — к афоризму А. Эйнштейна: "Всё следует упрощать до тех пор, пока это возможно, но не более того" [13]. Как найти компромисс при упрощениях?

Допустим, что на некоторой территории мы отловили всех волков, которые питаются зайцами, и поместили их в вольеры, а затем через интервал времени  $\tau_1$  выпустили их на волю. За это время, согласно модели В. Вольтерры [37], количество зайцев в качестве пищевого ресурса волков возросло. Следовательно, количество выпущенных на волю волков должно за интервал времени  $\tau_2$  (период их воспроизводства) также возрасти. Так ли это? Если теперь вновь отловить всех волков и посчитать их, то могут возникнуть три варианта:

1. Действительно, количество волков возросло. Это означает, что условие их размножения соответствует математической модели Вольтерры.

2. Количество волков осталось без изменения.

3. Количество волков уменьшилось.

Два последних, вполне реальных, случая заслуживают особого рассмотрения, поскольку они выходят за рамки модели Вольтерры. Наличие этих вариантов возможно при условии доказательства, что теория пищевых цепей хищники – жертвы в модели Вольтерры не является полной.

Устойчивость в биосистемах меняется в пространстве и во времени и определяется в относительных единицах при сдвигах одной динамической системы (хищники) по отношению к другой (жертвы). Воспользуемся простым примером. Предположим, что имеются два упругих шара: белый и чёрный, — мы их кладем в ящик с двумя отсеками и поднятой перегородкой между отсеками, затем покачаем этот ящик и закроем перегородку, не зная, в каком из двух отсеков какого цвета шар находится. В классическом случае у нас есть скрытый параметр — это цвет и количество шаров в отсеке. В одном отсеке ящика может находиться шар чёрного цвета, а в другом отсеке — шар белого цвета. Но мы знаем точно, что окраска шаров и их количество сохраняются и никуда не исчезают. Откроем первый отсек. В нём мы можем увидеть одну из четырёх комбинаций чёрного и белого шаров (табл. 2). По этой комбинации можно точно определить, что находится во втором отсеке.

В данном случае никаких дальнедействующих или нелокальных связей нет, просто запомненная начальная информация приводит к тому, что если мы увидели

Таблица 2. Возможные комбинации шаров в отсеках

Отсек 1, вскрытый	Отсек 2, закрытый
Белый	Чёрный
Белый + чёрный	Пустой
Чёрный	Белый
Пустой	Белый + чёрный

скрытый параметр одного отсека, то тем самым с учётом априорной информации узнали и скрытые параметры другого. Эту логическую операцию провёл наш мозг. В данном случае начальная вероятность обнаружить в открытом отсеке какую-либо комбинацию или её отсутствие равна  $1/4$ , а априорная информация о наличии только двух шаров разного цвета и двух отсеков приводит к тому, что неопределённость при вскрытии одного отсека исчезает. Теперь с вероятностью, равной единице, можно утверждать, что находится в другом отсеке. Подобная система во времени является обратимой системой Ньютона. Она полностью детерминированна.

Теперь усложним задачу. Белые и чёрные шары могут размножаться делением. Примем условие, что поток энергии, необходимой для размножения, неограничен. Белые шары размножаются с частотой  $\omega_w(t)$ , а чёрные — с частотой  $\omega_b(t)$ , где  $t$  — время. В результате помимо пространственной появилась временная компонента. После разделения отсеков и перемешивания их содержимого вскроем один из них и подсчитаем количество чёрных и белых шаров в нём. Можем ли мы теперь однозначно установить по наблюдению в одном отсеке содержание второго отсека? Если допустить, что перемешивание прошло быстро и идеально и сделало все состояния спутанными, то система по цвету в среднем станет однородна и изотропна. При этом ответ будет: да. Однако в реальности здесь всё равно будут иметь место ошибки. Причин две.

Во-первых, в этом случае необходимо учитывать динамические характеристики наблюдателя (или прибора), осуществляющего подсчёт. Даже если подсчёт был произведён точно и быстро с частотой  $\omega_0$ , много большей, чем максимальные частоты деления  $\omega_w$  и  $\omega_b$ , то полученные соотношения чёрных и белых шаров в одном отсеке не дадут полного представления о соотношениях чёрных и белых в другом, поскольку имеется вторая причина. Разбросы размножения влияют на пространственно-временную плотность количества шаров.

Допустим, что от начала деления до момента открытия отсека  $l$  прошло время  $\tau_i$ . Мы его зафиксировали с помощью хронометра с круговым циферблатом. Тогда получим для каждого момента времени частоту  $\omega_i$  и фазу  $\varphi_i$ :

$$t = \left(m + \frac{\varphi_i}{2\pi}\right)\tau_i = \left(m + \frac{\varphi_i}{2\pi}\right)\frac{1}{\omega_i}, \quad (5)$$

где  $m$  — целое число обходов кругового циферблата хронометра,  $\tau_i$  — цена деления на циферблате. Из выражения (5) имеем:

$$\varphi_i = 2\pi(\omega_i t - m), \quad (6)$$

а из выражения (6) значение фазы внутри последнего неполного оборота будет  $\xi_i = \varphi_i$ :

$$\frac{\xi_i}{\omega_i t} = 2\pi = \text{const}. \quad (7)$$

В правой части (7) стоит длина окружности единичного радиуса в радианах. Поскольку

$$\xi_i = 2\pi \frac{t}{\tau_i}, \quad (8)$$

то чем меньше характеристический интервал  $\tau_i$  цены деления циферблата, тем точнее будет измерение фазы вращающейся стрелки хронометра как добавки к целочисленному количеству оборотов.

Усложним систему с ящиком, разрешая шарам, делившимся с низкой частотой (с большими характеристическими периодами), использовать при встрече в качестве пищи шары, делившиеся с высокой частотой (с малыми характеристическими периодами). В этом случае придётся рассмотреть движение одного множества  $\langle N_1 \rangle$  по отношению к другому  $\langle N_2 \rangle$ , т.е. вращение стрелки и циферблата по отношению друг к другу, но с разными скоростями. Этот процесс известен как синхронизация автоколебательных сетей с запаздывающими связями [98]. Сама идея эффекта синхронизации очень стара [99, 100], в разных вариантах она повторялась в работах математиков начиная с XVII в.: Гюйгенса [101], Рэля [102], Эпплитона [103], Ван-дер-Поля [104], Андронова и Витта [6]. Для биологических систем синхронизация имеет особое значение, поскольку все процессы в биосистемах, от клеточных до социальных, происходят с задержками [105–108].

С позиции геометрии при постоянных скоростях вращения в зависимости от того, сколько раз дуга  $l \sim \varphi_i$  укладывается на длине окружности  $L = 2\pi$ , значение фазы  $2\pi/l$  может быть как целым числом, так и рациональной или иррациональной дробью:

$$\varphi = \frac{2\pi}{l} = m + \xi, \quad (9)$$

где  $m$  — целое число оборотов до прихода дуги длиной  $l$  в область начальной точки старта, а  $\xi$  — дробная часть. Следует заметить, что понятие иррациональной дроби есть геометрическое понятие, когда величина деления на циферблате  $\tau_i = 0$ . На практике такого быть не может, поскольку  $\tau_i$  всегда имеет конечное значение, отличное от нуля. Следовательно,  $\xi$  должно принадлежать интервалу  $0 \leq \xi < 1$ . При совпадении фаз при целочисленных оборотах получим окружность, внутрь которой вписывается звездчатый многоугольник, характеризующий на длине окружности точки совпадения фаз. При малых значениях  $\tau_i$  таких точек будет конечное, но большое множество, вся длина окружности будет покрываться ими (рис. 7).

Если траектории не размазываются, то система динамически абсолютно устойчива и обратима во времени. Если отношение (9) даёт целочисленные величины с добавками в виде рациональных дробей, например,  $m + \xi = 2,5; 3,5; 3,6; 4,5 \dots$  и т.д., т.е.  $\xi = 0,5$  или  $0,6$ , то измеряющая дуга  $l$  будет перемещаться по циферблату окружности  $L = 2\pi$  много раз, пока в конце концов не

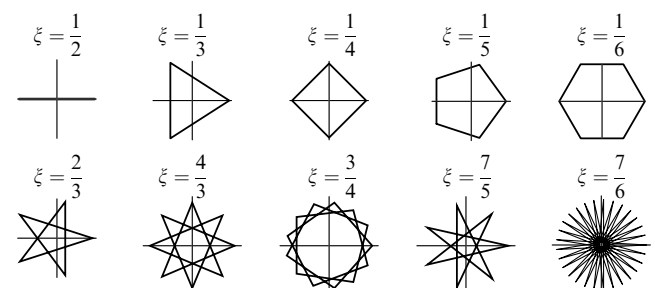


Рис. 7. Геометрические паттерны девиации фазы.  $\xi$  — рациональные дроби при любом целом числе оборотов  $m = 1, 2, 3, \dots$

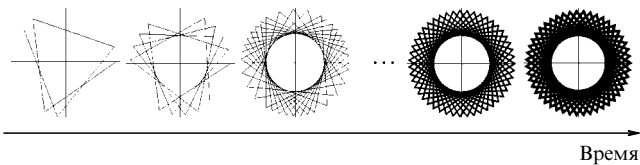


Рис. 8. Последовательность формирования многоугольника во времени при  $\varphi = 3,14$ .

придёт в начальную точку. Такая система тоже устойчива, но устойчива динамически. При этом характеристическое время поиска устойчивого состояния  $\theta$  будет большим.

При очень малых значениях деления циферблата характеристическое время поиска устойчивого состояния  $\theta$  становится конечным, но в масштабах мелких делений продолжает оставаться очень большим. По сути, форма фигуры сообщает нам о характеристическом времени прихода к устойчивому состоянию.

Многоугольник, образуемый устойчивыми траекториями, является *порождающей фигурой*, создающей данный класс фазовых устойчивостей. Например, при целочисленном значении  $m$ , находящемся в окрестности 4, порождение звездчатого многоугольника происходит путём вращения четырёхугольника, при значении  $m$ , находящемся в окрестности 3, порождение звездчатого многоугольника происходит путём вращения треугольника и т.д. В качестве примера на рис. 8 приведена последовательность формирования паттерна траектории на основе вращающегося треугольника при  $\varphi = 2\pi t/\theta = m + \xi = 3 + 0,14$ , т.е., когда  $t/\theta = 1/2$ .

Формирование звездчатого многоугольника может происходить как по часовой, так и против часовой стрелки. Если в окрестности целочисленного значения  $m$  ввести возмущение  $\xi = \pm\lambda$ , то в зависимости от знака возмущения вращение будет осуществляться либо по часовой, либо против часовой стрелки. Например, при  $m = 3$  и возмущении  $\lambda_1 = 0,0333$  получим  $n = m + \lambda_1 = 3 + 0,0333 = 3,0333$  (вращение против часовой стрелки), при отрицательном значении  $\lambda_2$  получим  $n = m - \lambda_2 = 3 - 0,0333 = 2,9667$  (вращение по часовой стрелке). Порождающая фигура является аттрактором, т.е. компактным подмножеством некоторого множества форм правильных многоугольников. Все траектории из окрестности фазового пространства динамической системы стремятся к правильным формам, поскольку они соответствуют равновесным состояниям. На аналогичных геометрических построениях основаны, например, принципы динамической кристаллографии, а именно, наличие правильных форм ячеек кристалла и их отклонения от правильной формы в результате дислокаций [13, гл. 2]. Пример представлен на рис. 9.

Анализ устойчивости при анализе плоских проекций (см. рис. 9) в терминах кинетики фаз и соответствующих им правильных многоугольников есть обычное векторное исчисление в трёхмерном пространстве, где имеют место на плоскости две пространственные координаты и третья координата — время. При этом реальный четырёхмерный мир Г. Минковского теряет одну пространственную размерность. Естественно, что за счёт этой редукции он теряет и часть информации.

В 1960–1970-х годах существовало Международное стереологическое общество, проводившее конгрессы, на

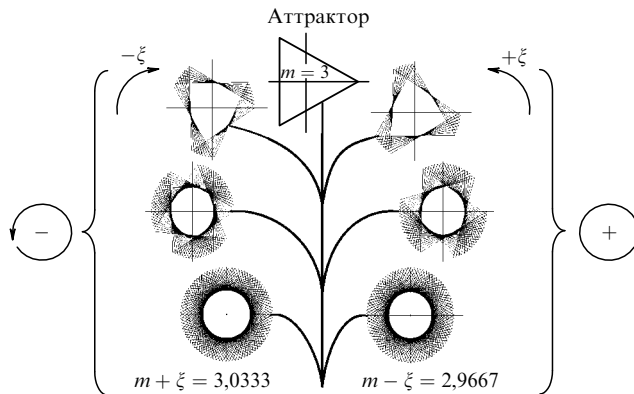


Рис. 9. Пример компьютерного моделирования переходных форм. При  $m = 3$  имеет место остановка (устойчивое состояние — аттрактор), при  $m + \xi = 3,0333$  будет вращение против часовой стрелки (вычитание), при  $m - \xi = 2,9667$  — вращение по часовой стрелке (добавление).



Рис. 10. Швейцария, август 1969 года. Справа налево: президент Международного стереологического общества швейцарский анатом проф. Эвальд Вейбель (E.R. Weibel) — создатель морфометрической модели лёгкого человека, автор настоящей статьи и супруга Вейбеля.

которых обсуждались также методы сжатия информации при анатомических исследованиях при понижении размерности пространства-времени по цепи переходов:  $4D \rightarrow 3D \rightarrow 2D \rightarrow 1D$  [109]. Я принимал участие в работе нескольких его конгрессов (рис. 10).

Любопытно заметить, что стремление к редукции окружающего нас мира часто высмеивалось. На эту тему публиковались не только научные статьи, но и фантастические романы. Ещё в 1884 г. в Лондоне Эдвином Эбботтом (Edwin Abbott), математиком и физиологом, был опубликован саркастический роман "Флатландия" (Плоский мир) [110]. Сам автор спрятался за псевдонимом "Квадрат". Плоский мир Эбботта населяли существа, которые в зависимости от уровня организации имели различную форму. Наиболее развитые из них представляли собой многоугольники, наименее развитые — отрезки линий. 70 лет спустя эта книга пережила второе рождение как жанр, отражающий примитивность восприятия мира в компьютерную эпоху технологической революции. Этот парадокс стали называть киберпанкизмом (от англ. *cybernetics* — кибернетика и *punk* —

гнильё или мусор). Тем не менее в науке при построении моделей без уменьшения количества переменных величин обойтись нельзя. Из исторических примеров можно заключить: уменьшение количества переменных и хорошо, и плохо, оно необходимо для развития физики и биофизики, в то же время нельзя полностью доверяться отбору калибровочных инвариантов. Их отбор субъективен, поэтому может оказаться неверным. Следует помнить, что калибровочный инвариант, полученный на основе редукции, имеет ограниченную область практического применения [13].

Если динамическая система имеет большие характеристические времена поиска устойчивости, то динамика процесса поиска может породить рост разнообразия фигур. Этот принцип коррелируется и в биологию. Например, гомологические ряды Н.И. Вавилова являются наборами диких форм, порождающих при метаморфозах аттракторов разнообразие сельскохозяйственных растений. Часто переходные формы обладают меньшей устойчивостью к возмущениям внешней среды, например, к капризам погоды [111]. Доминанту А.А. Ухтомского [112] также можно трактовать как патологический аттрактор в работе мозга. Он демонстрирует одну из форм патологической динамической устойчивости.

## 2.6. Переходы характеристические времена $\leftrightarrow$ частотные моды и информация $\leftrightarrow$ энтропия

Можно попытаться ограничить пространство параметров другим способом, например, путём выделения существенных переменных и исключения из рассмотрения несущественных [113]. Но при этом возникают вопросы: "А судьи кто?" Кто и как априори найдёт отличия существенных переменных от несущественных?

Возникновение информационного мира, связанного с корой головного мозга, породило процесс, главной функцией которого был поиск ответов на эти вопросы в условиях дефицита времени. Особенностью живых систем является наличие шести дополняющих друг друга взаимодействий живой материи, имеющих разные величины энергий и характеристические времена реализации своих функций: *рецепция, коммуникация, подвижность, размножение, запоминание и объединение (переработка) информации в блоки путём образования связей*. Эти взаимодействия определяют выживаемость организмов на основе конкуренции и симбиоза друг с другом.

*Рецептор* в самом организме в большинстве случаев пространственно локализован. Функция рецепции — перенос *малых масс и малых энергий* извне внутрь системы организма. Эти сигналы являются *носителями информации* о состоянии внешней среды. Тем самым организм обладает дальнедействующим восприятием информации.

*Коммуникация* как в самом организме, так и между организмами на различном уровне их организации осуществляется также с помощью переноса *малых масс* или энергий в виде химически значимых молекул (запахи), механических контактных воздействий (тактильность), акустических дистанционных воздействий (слух), изменения электрических и магнитных полей (зрение и др.). Их взаимодействие формирует внутри организма различные смысловые паттерны. Выражаясь фигурально, все живые клетки "разговаривают" друг с другом на своём языке, чаще всего химическом. Можно сказать, что при взаимодействии живых организмов в системах

хищник — жертва или потребитель — ресурс важен не только обмен энергией, но и обмен информацией, которая имеет ценность для выживания.

*Подвижность* — это освоение территории, содержащей энергию. Процесс освоения идёт с существенной затратой собственной энергии организма на перемещение в пространстве. Энергия запасается предварительно в форме аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) или в виде жиров [114], восполняется в процессе освоения территории, содержащей пищу (т.е. жертв). Территория по мере расширения осваивается как самим хищником, так и его потомством. Подобные принципы свойственны всем уровням структурной организации живых систем, от молекулярного внутри клеток до социального внутри биосферы в целом.

*Размножение* — это цепная реакция. Для каждого вида она имеет своё характеристическое время и, соответственно, частоту. Временной интервал цепной реакции определяется продолжительностью репродуктивного периода организма.

*Запоминание, или память*, — это процесс установления устойчивой связи между нервными клетками в организме. В большинстве случаев этот процесс сначала охватывает пространство коры головного мозга, а со временем, по мере установления связей, адресно локализуется.

*Переработка информации путём объединения её в блоки или путём распада блоков* происходит также с затратой собственной энергии организма, но по сравнению с подвижностью в пространстве самого организма эти затраты много меньше. Если для хищника в какой-то степени справедлива пословица: "сила есть — ума не надо", то для жертвы, напротив: "голь должна быть на выдумки хитра".

Мозг в покое работает с затратами энергии, в 20–25 раз меньшими, чем затраты на силовые мышечные операции (табл. 3). Кроме того, мозг работает в более сжатом масштабе времени.

В биологии пока не существует устоявшегося термина, характеризующего блочное преобразование информации на шкале времени. Казалось бы, что мешает использовать уже существующие градации времени: секунда, минута, час, сутки и т.д.?

Дело в том, что масштаб шкалы времени в виртуальном, внутреннем пространстве мозга может меняться в зависимости от воздействия внешней среды (эмоции и стресс ускоряют сжатие шкалы времени) и навыков, получаемых в процессе обучения, т.е. памяти о прошлом. В приложении к живым системам под этим временем следует понимать проекцию прошлого времени на шкалу настоящего времени, поскольку память содержит опыт прошлого и тем самым оказывает влияние на настоящее. Эти характеристические интервалы времени  $\theta$ , задающие масштаб в виртуальном пространстве мозга, "живут самостоятельно". Например, диапазон скоростей перемещения нервного импульса  $v$  в нейронных сетях нашего мозга — порядка  $20 \leq v \leq 200 \text{ м с}^{-1}$ . Если принять  $\tau_{\text{max}} = 0,1 \text{ с}$ , то за это время нервный импульс может пробежать расстояние по сетям мозга  $l$  до 2 м. Само характеристическое время в стрессовых ситуациях у человека может изменяться в диапазоне порядка  $0,01 \leq \theta \leq 0,1 \text{ с}$ .

Если использовать для описания нервных процессов классическую механику Ньютона, то её обратимость во

**Таблица 3.** Распределение минутного объёма крови левого желудочка сердца по органам человека в покое [115]

Орган	Масса органа, кг	Поток крови		Эффективное сопротивление кровотоку*
		мл мин <sup>-1</sup>	мл (100 г мин) <sup>-1</sup>	
Ворот печени	2,6	1500	57,7	1,56
Почки	0,3	1260	420,0	0,214
Мозг	1,4	750	53,6	1,67
Кожа	3,6	462	12,8	7
Скелетные мышцы	31	840	2,7	33,3
Мышцы сердца	0,3	252	84	1
Остальные ткани	23,8	336	1,4	64,3
Всё тело	63	5400	8,6	10,6

\* Эффективное сопротивление есть отношение среднего артериального давления [мм рт. ст.] к потоку крови [мл (100 г мин)<sup>-1</sup>].

времени ограничена энтропией. Противоположный понятию "энтропия" термин был введён Э. Шрёдингером как *негэнтропия* [116]. Она понижает энтропию системы, поэтому Э. Шрёдингер, а за ним и другие использовали её в термодинамике. Шрёдингер предположил, что отрицательная энтропия — это то, чем организм питается, тем самым тормозя рост энтропии. Это образное утверждение в полной мере не соответствует действительности, поскольку организм питается не негэнтропией, а энергией. Информацию с учётом её ценности для своего выживания он создаёт сам. Критерий качества работы мозга оценивается уменьшением характеристического времени установления устойчивости после возбуждения (см. раздел 4).

В результате в живых организмах по мере обучения сама информация претерпевает изменения, например, объединяется в блоки, перемещается с высших уровней внутри организма за счёт образования связей к низшим уровням, например, от головного мозга к спинному мозгу, приобретая функцию навыков движения и освобождая тем самым верхние уровни от рутинной работы [117]. Это позволяет дополнительно экономить энергию и понижать энтропию за сравнительно короткий интервал времени. В социальных системах поведение индивидуума за счёт перемещения информации по тканям мозга может измениться. Например, индивид адаптируется к поведению толпы [33], а животное — к поведению стаи или стада [68–71]. С целью описания подобного процесса разные исследователи предлагали свои трактовки и вводили соответствующие наборы терминов для обозначения происходящих событий (табл. 4).

Приведённая таблица является лишь небольшим фрагментом хронологии появления новых терминов в биологии. Если рассматривать словари используемых терминов, то табл. 4 содержит не более 0,003 % от их общего количества [131–134]. Такое разнообразие терминологического поля говорит о том, что мы пока плохо освоили правило блочно-иерархического отбора [13, 135] и не научились из большого количества частных законов на основе ограниченного количества терминов собирать нечто целое, поэтому окружающий нас мир предстаёт перед нами в разноликом сложном образе. Возможно, что, когда биологические механизмы этого мира раскроются перед нами в полной мере, законы станут простыми при всей их видимой сложности. Однако это предположение того же порядка, что и заявление: "это должно быть, а этого не должно быть", потому что

**Таблица 4.** Хронология появления некоторых использованных и используемых в настоящее время при описании работы мозга терминов

№	Термины и хронология их появления
1	<i>Эпителия</i> — от греч. ἐπιτελέχεια — действительность и завершённость. Аристотель, IV в. до н.э. [118, 119]
2	<i>Монада</i> — от греч. μονάδος — единица. В. Лейбниц, XVII в. [120]
3	<i>Когерентность</i> — от лат. <i>cohaerens</i> — связь или согласование, сцепление. Первое определение когерентности дал Томас Юнг (Thomas Young) в 1801 г.
4	<i>Квалиа</i> — от лат. <i>qualia</i> (мн. ч.) — свойства, качества. К.И. Льюис, начало XX в. [121]
5	<i>Энтропия</i> — от др.-греч. ἐντροπία — поворот, превращение. Термин введён в термодинамику Клаузиусом (1865 г.)
6	<i>Негэнтропия</i> — от лат. <i>negativus</i> — отрицательный к понятию энтропия. Э. Шрёдингер, середина XX в. [116]
7	<i>Синтропия</i> — от греч. σύνθεσις — слияние и τροπισμός — поворот. Луиджи Фантаппие (Luigi Fantappie), середина XX в. [122]
8	<i>Информация</i> — от лат. <i>informatio</i> — сведение, разъяснение, ознакомление. Клод Шеннон (C.E. Shannon), середина XX в. [123]
9	<i>Голографическая концепция деятельности мозга</i> . Сформулирована К. Прибрамом (Karl Pribram) во второй половине XX в.: "...мозг математически конструирует объективную реальность путём обработки частот, пришедших из другого измерения..." [124]
10	<i>Автоволны</i> . В.И. Кринский и Г.Р. Иваницкий, середина XX в. [125, 126]
11	<i>Диссипативные структуры</i> — от лат. <i>dissipatio</i> — рассеиваю, разрушаю. И.Р. Пригожин, вторая половина XX в. [127]
12	<i>Синергетика</i> — кооперативное поведение от др.-греч. συν — совместность и ἔργον — деятельность. Герман Хакен (Hermann Haken), вторая половина XX в., и Ч. Шеррингтон (Charles Scott Sherrington), начало XX в. [128–130]

одно мне нравится, а другое не нравится. Тем не менее с большой вероятностью за одну из главных характеристик следует принять изменение масштаба шкал *характеристических времён разнообразных живых организмов*.

Единицу времени переноса информации можно называть как угодно, например, миг, информационный

квант времени или что-нибудь подобное. Обычно операций с характеристическим временем в виртуальном пространстве избегают, переводя его в обратное пространство — пространство частот. В этом пространстве его изменения во времени заменяют на частотно-фазовые изменения.

Термин для величины характеристического времени в обратном частотном пространстве Фурье — это *частотные моды* [136]. *Собственные колебания, или моды, — это набор характерных для колебательной системы типов гармонических колебаний.* Каждое из нормальных колебаний физической системы, например, колебаний атомов в молекулах, характеризуется своей *нормальной частотой*, или *собственной частотой* (по аналогии с линейной алгеброй: собственное число и собственный вектор). Набор частот нормальных колебаний составляет колебательный спектр. Произвольное колебание физической системы можно представить в виде суперпозиции нормальных колебаний. Вынужденные колебания физической системы имеют резонанс на частотах, которые совпадают с частотами нормальных колебаний. Характеристическое время в этом случае — это интервал между скачками, т.е.  $\delta$ -функциями в пространстве-времени, когда частотные моды когерентны. С характеристическими временами можно делать преобразования, как с реальными частицами, но на шкале времени.

Пространство скачков  $\delta$ -функций следует принять за мнимое пространство (пространство накопления навыков поведения по мере умственного развития). При этом задача поиска оптимальных траекторий в реальном пространстве (бег, прыжки, покой) зависит от взаимодействий  $\delta$ -функций в виртуальном пространстве-времени мозга. Они могут как тормозить, так и ускорять процессы в реальном пространстве в виде синхронизации фаз в автоколебательных сетях с запаздывающими связями. Изменение динамики спектра частот в таких ситуациях, как сон, мечты, формирование целей, приобретение навыков (обучение) или их потеря (амнезия) требует специального рассмотрения.

Парные взаимодействия *хищник–жертва*, когда каждый хищник может питаться лишь одним видом жертв, скорее исключение, чем правило. Во-первых, возможны разные варианты взаимодействий хищники–жертвы. У разных жертв могут быть одни и те же хищники. В этом случае между хищниками будет происходить *конкуренция* за жертвы. Во-вторых, жертвы, чтобы существовать, должны иметь свои источники пищи. Следовательно, они также являются хищниками по отношению к своим источникам пищи, которые ограничивают их прирост. Здесь также имеет место конкуренция. В-третьих, в итоге появляются наборы множеств *хищники* и *жертвы* с перекрёстными связями.

Начальным звеном в пищевой цепи преобразования энергии являются фототрофы (растения), поскольку для них пищей служат кванты света Солнца, минералы, сформированные в процессе предьстории Земли, и вода. Их количество пока не ограничено. Однако существуют другие ограничивающие факторы, например, размеры пространства или плотность популяции. Во всех случаях необходимо рассматривать динамику циклической системы, по крайней мере, из трёх взаимодействующих систем: *размножение фототрофов – размножение жертв – размножение хищников.*

### 3. От равновесной термодинамики к неравновесной

#### 3.1. Гетерогенность систем и "проклятие" больших чисел

Казалось бы, термодинамика даёт самый удачный способ ограничения числа переменных. Если работу мозга оценивать всего тремя параметрами (энергия сигнала и энергия шума + размеры локальных рецепторных зон восприятия информации), то в силу большого числа градаций отношений сигнала к шуму появляется широкий ассортимент выбора комбинаций стратегий при дальнейшей обработке этой информации и принятия животным или человеком решения о своём поведении. Причина простая: в соответствии с теорией информации информационный объём рецепторного пространства можно оценить по формуле Шеннона:

$$I = \sqrt{1 + k \frac{W_s}{W_n}} \ln m = n \ln m, \quad (10)$$

где  $I$  — информационный объём пространства переменных,  $W_s$  и  $W_n$  — соответственно энергия сигнала и шума,  $n$  — максимальное количество точек (пикселей) на плоскости,  $m$  — максимальное количество амплитудных градаций в каждой точке плоскости,  $k$  — коэффициент запаса, который определяется статистическими свойствами сигнала и шума.

Отсюда следует, что количество вариантов, из которых необходимо выбирать информацию для принятия решения, растёт очень быстро, как  $m^n$ . Даже при незначительном отношении сигнала к шуму, например, равном всего 8, при  $k = 1$  и ограниченной площади, например,  $128 \times 128$  пикселей, пространство информационного выбора становится равным:

$$m^n = (128 \times 128)^3 = 4 \times 10^{12}. \quad (11)$$

Имея такой широкий ассортимент выбора, каждый хищник и каждая жертва могут из этого ассортимента использовать различные комбинации, изменяющие их поведение.

Самый распространённый вариант ответа жертв — это их размножение. Чем меньше размер организма, тем быстрее он размножается (табл. 5).

Таким образом, появляются многочисленные варианты достижения паритета в средствах выживания, которые могут восстанавливать равновесие. Очевидно, что одним из таких вариантов является симбиоз.

Чтобы оценить влияние симбиоза, необходимо уменьшить пространство перебора, т.е. перейти от системы полного перебора ( $I!$ ) к системе перебора блоками  $[i_1!i_2! \dots (I - i_1 - i_2 \dots)!]$ , другими словами, найти связи, ограничивающие полный перебор. Возникновение связей происходит через блочно-иерархический отбор и механизмы памяти (генетической, симбиотической и интеллектуальной) [13, 135]. Спасением от огромных чисел, получаемых в комбинаторике, являются три обстоятельства.

Во-первых, механизм эволюционного отбора диктуется изменением внешней среды на нашей планете. Мы все, как живые организмы, благодаря устойчивым траекториям вращения Земли, Солнца и Луны, а также наличию на Земле атмосферы живём в сравнительно

**Таблица 5.** Некоторые примеры времени удвоения биомассы и частоты размножения [137]

№	Наименование вида	Время удвоения массы	Частота удвоения массы, отнесённая к частоте удвоения массы человека $\omega_1$
1	Человек в момент рождения	180 сут	$\omega_1 = 1$
2	Лошадь в момент рождения	60 сут	$\omega_2 = 3$
3	Морская свинка в момент рождения	18 сут	$\omega_3 = 10$
4	Овца в момент рождения	10 сут	$\omega_4 = 18$
5	Свинья в момент рождения	6,5 сут	$\omega_5 = 27,7$
6	Кролик в момент рождения	6 сут	$\omega_6 = 30$
7	Шелковичный червь	68 ч	$\omega_7 = 63,5$
8	Клетки HeLa человека	24 ч	$\omega_8 = 180$
9	Личинка мухи	13 ч	$\omega_9 = 332$
10	Инфузория <i>Paramecium aurelia</i>	5 ч	$\omega_{10} = 864$
11	Дрожжи <i>Saccharomyces cerevisiae</i>	1 ч	$\omega_{11} = 4320$
12	Бактерия <i>Escherichia coli</i>	20 мин	$\omega_{12} = 12960$

стабильных условиях. Разбросы параметров, например, колебания температуры по разным регионам планеты, где существует жизнь, ограничены от Северного полюса и Антарктиды до экватора диапазоном порядка  $150^\circ\text{C}$ , т.е. от  $-80$  до  $+70^\circ\text{C}$ . Сильные магнитные бури, сильные землетрясения, наводнения, сверхмощные извержения вулканов и падение больших метеоритов — это редкость.

Такая относительная стабильность внешней среды на поверхности Земли за период геологической истории от протопланетного состояния до сегодняшнего дня ( $\sim 3-4$  млрд лет) позволила *методом проб и ошибок* найти устойчивые траектории взаимодействия *живых систем на основе сформировавшихся устойчивых наборов пищевых цепочек* [13]. Вымирание одних видов компенсировалось появлением и размножением других.

Во-вторых, природа не расточительна, и первые удачные находки на начальном этапе (уровне простейших организмов) она генетически запоминала и размножала за счёт параллельного переноса генетической информации. Рассмотрение пищевых цепочек снизу вверх позволяет наблюдать зарождение сравнительно устойчивых путей развития [1, 25, 26].

В-третьих, усложнение сети пищевых цепочек определяется не только наборами циклов регуляции внутри организмов по отношению к внешней среде, но и социальным взаимодействием между крупными и мелкими организмами.

Прежде чем мы перейдём к определению устойчивых траекторий, необходимо пояснить третье утверждение, так как его исследование в настоящее время представляет наибольший интерес. В его основе лежит *дальнейшее информационное притяжение*.

### 3.2. Цена действия

#### в системах с нарушенным равновесием

На одном из семинаров по биофизике в 1960-х годах, когда рассматривались законы термодинамики в при-

ложении к биосистемам, выдающийся биофизик и радиобиолог Н.В. Тимофеев-Ресовский на вопрос: "В чём же смысл жизни?" — ответил в шутку: "В непостыдной смерти". С позиции термодинамики в этой шутке есть только доля шутки. Если вы имеете замкнутую макроскопическую систему, то она будет стремиться прийти в состояние устойчивого равновесия при достижении максимальной энтропии. Если это состояние достигнуто, то система продолжает оставаться в этом состоянии долго, поскольку все её макроскопические характеристики не будут изменяться. Так ли это для живых систем? Нет, не так. Даже после смерти животного или человека память о нём ещё "живёт" какое-то время в информационном пространстве окружавшего его общества или в унаследованном геноме его потомков и влияет на поведение индивидов в реальной жизни, а оставшаяся потенциальная энергия его тела становится пищей микроорганизмов и вновь включается в энергетический круговорот биосферы.

Возникает вопрос: достаточен ли закон сохранения энергии, чтобы использовать его как инвариант при описании устойчивости живых систем?

Проблема состоит в том, что в энергетически открытой системе баланс энергии можно составить только в терминах её протока. Это можно сделать путём введения дополнительной переменной — характеристического времени усвоения энергии  $\tau_e$ . В этом случае энергетический баланс будет иметь вид

$$\begin{aligned} (W_{\text{in}} - W_{\text{out}}) &\geq \Delta W, \\ W_{\text{in}}t - W_{\text{out}}\tau_e &= \Delta W\tau_e, \end{aligned} \quad (12)$$

$$\tau_e = \frac{W_{\text{in}}}{\Delta W + W_{\text{out}}} t,$$

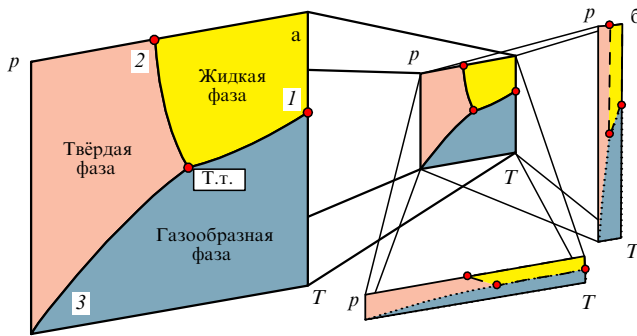
где  $W_{\text{in}}$  и  $W_{\text{out}}$  — соответственно энергия, входящая в систему, и энергия, выходящая из неё в том же диапазоне длин волн,  $t$  — время,  $\Delta W$  — усваиваемая энергия,  $\tau_e$  — характеристическое время усвоения энергии. По размерности  $\Delta W\tau_e = H$  — это макроквант энергии, или цена действия [138–140].

Величина  $H$  в любом организме подобна пополняемому во времени в единицах энергии счёту в банке, а как и на какие нужды она в дальнейшем будет растрочена — зависит от конкуренции и силы связей внутри между элементами системы организма.

*Наука основывается на выявлении диапазона изменения связей между параметрами. Когда связь изменяется, то описать это изменение в сложных системах можно путём расширения либо множества терминов, либо множества вариантов связей. Связям приписывается изменение их силы и количества. В обоих случаях необходим операционный метод измерения обоих множеств.*

В живой ткани диаграмма трёх фазовых состояний вещества (твёрдое, жидкое и газообразное) непрерывно трансформируется (рис. 11а). При этом возникают разные фазовые переходы.

Для описания подобного процесса можно использовать частные производные изменения объёма  $V$  при изменении давления  $p$  и температуры  $T$ . На рисунке 11б дан лишь один пример трансформации фазового пространства. К подобным изменениям фазового пространства, происходящим без поглощения или выделения тепла и изменения удельного объёма, относятся фазо-



**Рис. 11.** (В цвете онлайн.) Трансформация фазового пространства термодинамических переменных (фазовые переходы второго рода) при нарушении устойчивости вблизи тройной точки (Т.т.): (а) диаграмма устойчивости в тройной точке, (б) трансформация диаграммы при скачкообразном изменении теплоёмкости  $C_p$ , давления  $p$ , температуры  $T$  и объёма  $V$ .

вые переходы второго рода. При этом теплоёмкость  $C_p$ , изотермический коэффициент сжимаемости

$$\beta_T = -\frac{1}{V} \left( \frac{\partial V}{\partial p} \right)_T$$

и коэффициент объёмного расширения

$$\alpha = -\frac{1}{V} \left( \frac{\partial V}{\partial T} \right)_p$$

изменяются скачками. Также непрерывно изменяются энтропия и термодинамический потенциал Гиббса. Уравнение П. Эренфеста (Paul Ehrenfest) устанавливает связь между скачками  $C_p$ ,  $\beta_T$  и  $\alpha$  и наклоном кривой равновесия в точке фазового перехода второго рода:

$$\begin{aligned} \Delta C_p &= -T \left( \frac{\partial p}{\partial T} \right)^2 \Delta \left( \frac{\partial V}{\partial p} \right)_T, \\ \Delta \left( \frac{\partial V}{\partial T} \right)_p &= \frac{\partial p}{\partial T} \Delta \left( \frac{\partial V}{\partial p} \right)_T. \end{aligned} \quad (13)$$

Если все параметры  $C_p$ ,  $\beta_T$ ,  $\alpha$ ,  $V$ ,  $T$  и  $p$  могут изменяться, то в зависимости от их относительного изменения возникнут наборы комбинаций.

У холоднокровных рептилий<sup>1</sup> температура — переменная величина, а общий объём тела меняется медленно. У насекомых меняется и объём. Практически каждая комбинация термодинамических величин находит своё отражение в животном мире, включая общий случай, когда все величины меняются во времени.

У теплокровных животных (и у человека) внутренняя температура — почти постоянная величина,  $\sim 37^\circ\text{C}$ . В относительно широких пределах она не зависит от температуры внешней среды. Внутри организма эта температура выравнивается за счёт перемешивания жидкости

<sup>1</sup> К холоднокровным, или пойкилотермным, животным относятся все беспозвоночные (насекомые), из позвоночных — рыбы, земноводные и пресмыкающиеся. Долгое время считалось, что все млекопитающие являются теплокровными. Однако сравнительно недавно обнаружили исключение из этого правила. Это было небольшое животное — голый землекоп (лат. *Heterocephalus glaber*). Он для своих размеров — чрезвычайно долгоживущее существо, не чувствующее боли и редко болеющее раком. Голый землекоп есть холоднокровное животное, но является представителем класса млекопитающих [141].

(крови и лимфы) с помощью работы сердца. Избыточный нагрев или охлаждение тела на границе с внешней средой компенсируется системами потоотделения, а переохлаждение компенсируется дрожанием, регулируемым с помощью сигналов нервной системы [43]. Поэтому внутренние процессы можно считать изотермическими. В целом объём тела в процессе роста организма изменяется медленно, т.е. на малом временном интервале его изменением можно пренебречь. За счёт изменения давления с каждым сокращением сердца происходит лишь перераспределение изменения объёмов внутри тела с их восстановлением в промежутках между сокращениями. Очевидно, что при изотермическом процессе тип равновесия будет зависеть от знака производной разности с учётом модуля объёмной упругости или модуля всестороннего сжатия  $K$  отдельных элементов тела. При этом эластичные ткани сокращаются в большей степени, чем жёсткие. Для такой гетерогенной системы, состоящей из  $r$  фаз и  $n$  компонент, имеет место условие постоянства энтропии  $s$ , объёма  $V$  и масс  $m$ , т.е.

$$\sum s = \text{const}, \quad \sum_n V_n = \text{const}, \quad \sum_r m_r = \text{const}. \quad (14)$$

Любое отклонение от этого равенства приведёт к тому, что равновесие будет нарушено. Следовательно, система будет иметь неустойчивое состояние. Однако если имеет место регулятор, поддерживающий выполнение условия (14), то состояние будет динамически устойчивым.

Если система состоит из двух частей с разными модулями сжатия  $K$ , то, в соответствии с третьим законом Ньютона, получим

$$\partial \left( \frac{K_1}{\rho_1} - \frac{K_2}{\rho_2} \right)_T = \frac{\rho_1 \partial K_1 - K_1 \partial \rho_1}{\rho_1^2} - \frac{\rho_2 \partial K_2 - K_2 \partial \rho_2}{\rho_2^2}. \quad (15)$$

Из выражения (15) для системы, состоящей из двух частей с разной плотностью  $\rho_1$  и  $\rho_2$  и разными модулями сжатия  $K_1$  и  $K_2$ , видно, что статическое равновесие наступит, когда числитель равен нулю.

Однако при таком описании устойчивости важнейшая характеристика — *время* — оказалась исключённой из рассмотрения. Тем не менее интегральные термодинамические показатели можно расширить с помощью других законов сохранения.

### 3.3. Законы сохранения

Начнём с равновесной термодинамики. Полная энергия любой равновесной термодинамической системы  $\Delta W$  складывается из кинетической энергии движения системы  $W_k$ , потенциальной энергии  $W_p$ , обусловленной наличием внешнего поля сил, и внутренней, аккумулируемой ранее, энергии  $U$  [142]:

$$\Delta W = W_k + W_p + U, \quad (16)$$

причём внутренняя аккумулируемая энергия системы  $U$  в свою очередь складывается из собственных энергий отдельных её частей и не зависит от движения всей системы как целого или присутствия внешних силовых полей. При этом сама запасённая внутренняя энергия  $U$  также является суммой кинетической энергии  $U_k$  и потенциальной  $U_p$ :

$$U = U_k + U_p. \quad (17)$$



Однако предположение о том, что одному и тому же состоянию системы могут соответствовать два различных значения внутренней энергии, например,  $U_k$  и  $U_p$ , приводит к противоречию с законом сохранения энергии, поскольку в системе оказываются два одинаковых состояния с разными внутренними энергиями. Следовательно, их разность

$$\Delta U = |U_k - U_p| \quad (18)$$

можно было бы использовать при отсутствии каких-либо изменений, т.е. создать вечный двигатель первого рода. Это — нонсенс. Однако если данная система находится в поле внешней силы, то она может черпать из неё энергию и аккумулировать её, тем самым изменяя величину  $U$  со своим характеристическим временем. В этом случае выражение (17) можно переписать, введя характеристическое время аккумулирования энергии:

$$Ut = U_k \tau + U_p \tau, \quad (19)$$

или записать его в стандартном виде переходного процесса:

$$U = U_0 \exp\left(-\frac{t}{\tau}\right). \quad (20)$$

Взаимодействие хищников и жертв относится к подобному варианту термодинамики, т.е. к термодинамике неравновесных процессов. В следующем разделе на примере кошки, регулирующей процесс собственного падения с некоторой высоты, покажем, что при этом не нарушаются законы физики.

Классическая термодинамика даёт полное количественное описание *равновесных* обратимых процессов, а для неравновесных процессов, как было показано выше, она устанавливает неравенства, которые указывают возможности и направления обратимых процессов. В этих случаях могут проявляться, по крайней мере, шесть частных законов сохранения [143–146]:

- закон сохранения энергии для элементов объёма (введение удельных значений энергии по отношению к объёму в поле сил с разложением полной удельной энергии на дисперсию теплового движения частиц и среднюю энергию взаимодействия между ними),

- закон баланса масс (закон Лавуазье – Ломоносова),

- закон сохранения импульса (уравнения Навье – Стокса для гидродинамики),

- уравнение баланса энтропий (когда принимается, что локальная энтропия  $s$  является такой же функцией от внутренней энергии  $U$  и удельного объёма  $V$ , как и в состоянии полного равновесия, т.е. когда для неё справедливы обычные термодинамические равенства),

- феноменологические уравнения с непрерывными коэффициентами. При этом исходят из того, что при малых отклонениях от термодинамического равновесия возникающие потоки линейно зависят от термодинамических сил и описываются уравнениями сумм коэффициентов переноса (диффузии, сопротивления, вязкости) или напряжения (типа уравнений Ома, Фурье или Фика). В многокомпонентных системах часто возникают перекрёстные влияния или взаимодействующие эффекты [146] (кросс-диффузия, соре-эффект, термодиффузия). При этом в стационарном процессе при заданных внешних

эффектах, которые препятствуют равновесию, среднеквадратичное отклонение минимально, а следовательно, и энтропия минимальна (теорема Онсагера и теорема Пригожина),

- феноменологические уравнения с коэффициентами, меняющимися скачком (это гетерогенные системы, например, газы или жидкости в сосудах, соединённых капиллярами или мембраной; с каналами в виде клапанов, работающих на термомолекулярной разности давлений). Возможны разные варианты этих процессов: скалярные, векторные или тензорные. Согласно принципу симметрии П. Кюри для изотропной среды линейные соотношения могут связывать термодинамические силы в потоке при одинаковой тензорной размерности.

Открытая для поступления энергии извне система может для своих нужд забирать столько энергии, сколько ей необходимо для функционирования.

#### 4. Взаимодействие виртуального мира мозга с реальным миром тела на примере падающей кошки

##### 4.1. Характеристические времена в мире мозга

Приведём в качестве примера ответ на вопрос: *почему кошки, упав с высоты даже лапами вверх, успевают перевернуться в воздухе и приземлиться так, чтобы минимизировать вероятность возникновения травм?* Ответ на этот вопрос интересен тем, что, на первый взгляд, при этом происходит нарушение законов сохранения. Полёт кошки с переворотом и приземлением распадается на несколько этапов. Особую роль в этом процессе играет её мозг, в частности, характеристическое время принятия им решений.

Поскольку в пространстве мозга все процессы происходят с короткими характеристическими временами и малыми затратами энергии по сравнению с силовыми процессами поворотов тела, следует признать, что мозг и тело — это два разных, связанных между собою мира [147].

Законы Ньютона в классической механике формулируются по отношению к инерциальным системам отсчёта [148]. Инерциальной называется всякая система отсчёта, по отношению к которой пространство является однородным и изотропным, а время — однородным.

Следует заметить, что абсолютно инерциальные системы в чистом виде представляют собой математическую абстракцию. В природе их не существует, поскольку вся наша Галактика движется в пространстве. Тем не менее мы наблюдаем за вращением кошки, находясь в одной с ней локальной системе, привязанной к центру тяжести Земли, т.е. в геоцентрической инерциальной системе. Мозг кошки также привязан к геоцентрической инерциальной системе с помощью своего вестибулярного аппарата и зрительного анализатора. В этом случае законы классической механики должны выполняться в полной мере.

Зрительный анализатор кошки получает информацию о расстояниях приблизительно со скоростью света. Мозг может её обработать в зависимости от своей полосы пропускания  $\Delta f$  с меньшей скоростью. Связь между скоростью пропускания получаемых данных и полосой пропускания приёмника можно оценить исходя из тео-

ремы В.А. Котельникова. Если верхняя частота полосы пропускания мозга равна  $f_{br}$ , то характеристическое время восприятия информации  $\tau_{perc}$  будет равно

$$\tau_{perc} = \frac{1}{2f_{br}}. \quad (21)$$

Для обработки любого послания с длительностью  $t$  необходимо передать  $n$  дискретных значений, отстоящих друг от друга на интервал  $\tau_{perc}$ , следовательно

$$n = \frac{t}{\tau_{perc}} = 2f_{br}t. \quad (22)$$

В свою очередь в соответствии с законами Ньютона величина  $t$  связана с высотой  $h$ , с которой падает кошка, соотношением

$$t = \sqrt{\frac{2h}{g}}, \quad (23)$$

где  $g$  — ускорение свободного падения. Отсюда, например, при  $h = 0,3$  м получим  $t = 0,247$  с. Опыт показывает, что за это время кошка успеет не только с помощью мозга провести оценку ситуации во внешней среде, но и сделать поворот тела на  $180^\circ$ .

За чувство равновесия у кошек отвечает развитый вестибулярный аппарат, расположенный во внутреннем ухе. Кошки не боятся высоты и могут передвигаться по краю крыш, заборам и сучьям деревьев. При падении они *рефлекторно принимают в воздухе положение, нужное для приземления на лапы*. Характеристическое время реакции  $\tau$  равно:

$$\tau = \tau_{perc} + \tau_r, \quad (24)$$

где  $\tau_{perc}$ ,  $\tau_r$  — соответственно характеристическое время восприятия информации и характеристическое время реализации информационного сигнала телом. Поскольку управление телом в полёте у кошки рефлекторное, то оно выполняется на уровне спинного мозга.

Простая двигательная реакция у кошек осуществляется со скоростью на порядок большей, чем у человека. Это связано с тем, что метаболизм у кошек активнее, чем у человека. Нормальная внутренняя температура тела взрослой кошки составляет  $38-39,5^\circ\text{C}$ . У взрослого человека эта температура равна  $37^\circ\text{C}$ . Частота пульса у взрослых кошек варьирует в зависимости от физической и психической активности в пределах от 120 до 220 ударов в минуту, а у человека — 50–90 ударов в минуту. Частота дыхания у кошек составляет в среднем 20–40 дыхательных движений в минуту, у человека 16–18 в минуту. Масса кошки приблизительно в 10–15 раз меньше массы человека. Время реакции человека в самых благоприятных случаях не менее  $\tau_{perc} = 0,15$  с. Распознавание зрительных образов требует времени не менее  $\tau_r = 0,4$  с. Следовательно, общее время  $\tau = 0,55$  с. У кошки это время при рефлекторном выполнении операций приблизительно в 15 раз меньше, т.е.  $\tau_{perc} = 0,01$  с, а общее время  $\tau = 0,03-0,04$  с. Таким образом, даже падая с высоты 30 см, в соответствии с выражением (23), на все операции, которые должна проделать кошка, чтобы перевернуться в воздухе, она затратит менее 0,25 с. У неё ещё остаётся порядка 0,2 с, чтобы осуществить поворот тела массой до 7 кг.

При изучении феномена переворота кошки в воздухе возникло множество вопросов: опирается ли кошка при своём падении на воздух, и насколько он необходим для переворота? Происходит ли поворот за счёт вращения хвоста? Не нарушается ли закон сохранения импульса при повороте кошки? Может ли кошка переворачиваться в условиях невесомости? Какой механизм переворота является необходимым и достаточным, чтобы кошка при падении спиной быстро перевернулась в воздухе? Играет ли какую-либо роль волосяной покров её тела?

Переворот кошки в воздухе, во-первых, вскрывает один из основных принципов устойчивости живой материи: *генетическая память и память обучения фиксируют приобретённые навыки и, тем самым, повышают шансы на выживание любого сложного организма* [1]; во-вторых, демонстрирует ещё один принцип живой материи: *целенаправленное самостоятельное усиление неустойчивости в критической ситуации с целью достижения устойчивости после выхода из этой ситуации*.

#### 4.2. Предпосылки, обеспечивающие полёт кошки

Процесс падения кошки с высоты  $h$  вверх ногами можно разложить на три этапа:

- 1) быстрый переворот вокруг оси, проходящей через центр тяжести тела;
- 2) стабилизация положения после переворота с раскрытием тела для "парашютирования";
- 3) приземление с амортизацией на задние лапы с быстрым переходом на приземление передних лап.

Наибольший интерес вызывал первый этап. Хотя развёрнутые во времени фотографии вращения кошки в воздухе были сделаны ещё в 1894 г. французским физиологом и одним из авторов фотосъёмки движений животных путём наложения кадров Э.-Ж. Маре (Étienne Jules Marey) [149], споры о том, как кошка это делает, продолжались ещё долго после зарегистрированного факта переворота животного. Дискуссии на эту тему можно обнаружить в интернете и сегодня.

Вращение создавалось лишь самой системой организма без опоры, находящейся во внешней системе. Предположение о том, что одному и тому же состоянию системы могут соответствовать два различных значения внутренней энергии, например,  $U_1$  и  $U_2$ , приводило к противоречию с законом сохранения энергии, поскольку в системе оказывались два одинаковых состояния с разными внутренними энергиями (см. (17)). Было известно, что за счёт одних только внутренних усилий без опоры тело направленно двигаться не может, поскольку это было бы подобно небылицам барона фон Мюнхгаузена, который сам себя вытаскивал за волосы из болота. Однако экспериментальный факт есть. Кошка почти мгновенно переворачивается и приземляется на лапы. Почему?

Во-первых, тело любого млекопитающего — это объединение, по крайней мере, трёх систем: двух силовых и одной управляющей. Две первые — это передняя часть тела до поясничного отдела позвоночника и задняя его часть. Весь позвоночник (*columna vertebralis*) состоит из 24–34 позвонков, соединённых между собой хрящами, суставами и связками. Поясничная часть обычно включает семь несросшихся позвонков (от 2 до 9), что является шарнирным соединением в районе центра тяжести. Такое соединение позволяет с помощью мышечного сокращения осуществлять повороты нижней и верхней частей тела относительно друг друга в разных направлениях

независимо друг от друга на угол до  $\pm 35^\circ$  (а в раннем возрасте или при тренировках даже у человека этот угол может быть увеличен). Спина у кошки очень гибкая, потому что связана воедино в основном мышцами, а не сухожилиями, как у человека.

Во-вторых, при падении с высоты главным участником этого процесса у кошки является регистрируемое мозгом с помощью вестибулярного аппарата направление поля тяготения Земли и оценка с помощью зрения расстояния до поверхности приземления при падении. Головной мозг кошки фиксирует ориентацию в пространстве, а поворот тела осуществляется рефлекторно за счёт сокращения мышц. В задачу мозга входит запустить процесс разнонаправленного вращения двух частей тела и вовремя его остановить.

**4.3. Сохранение момента импульса при перевороте**

Ричард Монтгомери в 1990-х годах рассмотрел переворот кошки. В его изложении падающая спиной вниз кошка может перевернуться, даже если кинетический момент равен нулю [150]. На рисунке 12 показана последовательность операций при вращении кошки в воздухе.

Однако суммарный момент импульса  $L$  всего тела в силу закона сохранения момента импульса является величиной постоянной:

$$L = r \times p, \tag{25}$$

где  $r$  — радиус-вектор, проведённый из центра тяжести тела к центру тяжести движущегося элемента отдельной части,  $p$  — импульс элемента этой отдельной части. Для переворота кошка использует энергию, запасённую ранее в теле, реализуя мышечное сокращение сначала

для резкого поворота головы на  $180^\circ$ , пока не увидит поверхность приземления. При этом задние лапы раздвинуты, а передние лапы она прижимает к телу. Момент импульса передней части тела  $L_1$  равен:

$$L_1 = rm_1v_1 = rm_1(\omega_1r) = m_1\omega_1r^2, \tag{26}$$

где  $r$  — проекция радиуса-вектора прижатых лап на вертикальную ось  $z$ , ортогональную поверхности приземления (или, что тоже самое, параллельную силе тяжести), которая задаётся вестибулярным аппаратом мозга и корректируется зрительным анализатором (см. рис. 12),  $m_1$  — масса передней части кошки до центра тяжести,  $v_1$  — скорость поворота,  $v_1 = \omega_1r$ ,  $\omega_1$  — частота вращения.

При этом задняя часть за счёт вращения передаёт вращающий момент передней. Момент задней части равен (рис. 12в):

$$L_2 = Rm_2v_2 = Rm_2(\omega_2R) = m_2\omega_2R^2. \tag{27}$$

Следовательно, получим выражение для суммы моментов импульса  $L$ :

$$L = L_1 + L_2 = m_1\omega_1r^2 + m_2\omega_2R^2. \tag{28}$$

К выражению (28) применимы три закона сохранения [151]. Для закона сохранения массы можно записать:

$$m = m_1 + m_2. \tag{29}$$

Поскольку все повороты тела кошки происходят вокруг центра тяжести, то

$$m_1 = m_2 = \frac{1}{2} m. \tag{30}$$

Для закона сохранения момента импульса можно записать:

$$L = L_1 + L_2 = \text{const}. \tag{31}$$

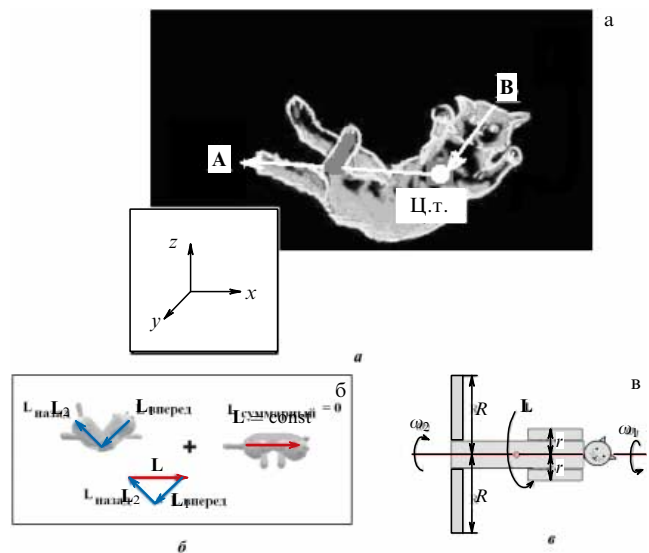
Поскольку тело кошки представляет единое целое, то для всех его частей справедлив второй закон Ньютона, который приводит к утверждению, что на все части тела поле тяжести действует одинаково, т.е.

$$g = \frac{F}{m} = \text{const}, \tag{32}$$

где  $g$  — ускорение силы тяжести,  $m$  — масса кошки.

Наконец, третий закон Ньютона гласит, что сила действия равна силе противодействия<sup>2</sup>, т.е. силы взаимодействия двух частей тела кошки равны по величине и противоположны по направлению, следовательно, с учётом выражения (31) получим:

$$L_1 = L_2. \tag{33}$$



**Рис. 12.** (В цвете онлайн.) Последовательность движений при повороте кошки в воздухе: (а) фотография поворота векторов  $A$  и  $B$  вокруг центра тяжести (ц.т.); (б) за счёт изгиба позвоночника и мышечного сокращения передняя и задняя части кошки вращаются в разные стороны ( $L_1$  и  $L_2$  — моменты импульса передней и задней частей кошки соответственно,  $L$  — суммарный момент импульса). (в) Величина момента импульса определяется разностью радиусов раскрытия задних и передних конечностей, радиус которых изменяет частоту (характеристическое время) вращения передней части тела по часовой стрелке и задней — против часовой стрелки.

<sup>2</sup> Релятивистскими эффектами следует пренебречь, хотя они могут приводить к появлению нецентральных сил. Однако усреднённый по времени результат будет тем же, что и для центральных сил. Поскольку для сил взаимодействия пары величина  $r$  имеет одно и то же значение, их моменты равны и противоположно направлены [151].

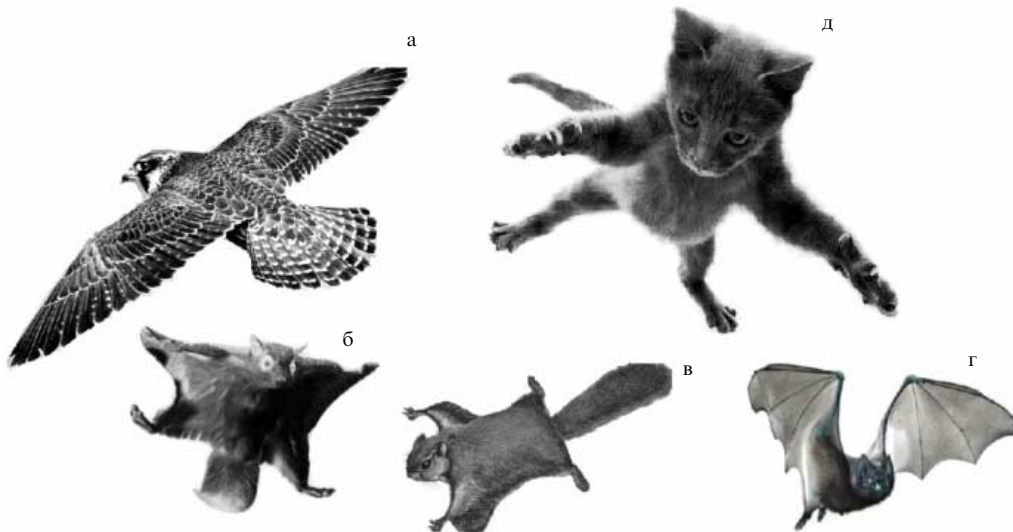


Рис. 13. Планирование: (а) ястреб, (б) летяга, (в) белка, (г) летучая мышь, (д) кошка.

С учётом выражений (29), (30) и (32) из выражения (33) получим:

$$\omega_1 r = -\omega_2 R. \quad (34)$$

С учётом того, что

$$\omega_1 = \frac{2\pi}{\tau_1}, \quad \omega_2 = \frac{2\pi}{\tau_2}, \quad (35)$$

в результате получим:

$$-\frac{\tau_1}{\tau_2} = \frac{R^2}{r^2}. \quad (36)$$

Как видно из выражений (29)–(33), при повороте кошки не нарушаются законы сохранения. Главное — в эти выражения не входят опора, вращение хвостом кошки, нет вязкости среды и волосяного покрова тела, а имеет место лишь относительное разнонаправленное изменение направления вращения с разными характеристическими временами путём изменения махового момента двух частей тела относительно центра тяжести и влияние мозга как управляющего устройства. Мозг кошки за счёт взаимодействия вестибулярного аппарата, определяющего координаты в пространстве, и зрительного анализатора кошки, привязывающего трёхмерные координаты к вектору поля тяжести Земли, даёт сигналы на остановку вращения.

Опыт показывает, что когда вестибулярный аппарат кошки отключён на сравнительно короткий период невесомости в пикирующем самолёте, то она за счёт лишь зрительного анализатора путём поворотов частей тела стремится к ближайшей стенке. При появлении поля силы тяжести вестибулярный аппарат включается, и кошка за  $\sim 100$  мс изменяет поведение и ориентируется при падении на плоскость, ортогональную полю тяжести. Слепая кошка, падая, издаёт звуки не только от страха, по-видимому, с помощью звуковой локации она также ориентируется в пространстве. Слух кошек настолько хорошо развит, что они в состоянии на основе эффекта Доплера с закрытыми глазами реагировать на шорох и писк и ловить пробегающих мимо мышей. Наш слух и мозг не в состоянии столь точно и быстро

реагировать на движение объектов в пространстве<sup>3</sup>. Однако при этом на поворот тела "слепая" кошка затрачивает намного больше времени, чем при наличии зрения.

Что касается всех остальных параметров (влияния хвоста, волосяного покрова, плотности воздуха), то они оказываются важными не для переворота тела, а для стабилизации полёта при "парашютировании". Под этим термином следует понимать принятие вертикального положения относительно поля тяжести и самоподдержки устойчивости этого положения в полёте.

При падении с малой высоты (например, из сумки или из рук ребёнка) времени на переворот может быть недостаточно и кошка может травмироваться. Однако высоты приблизительно в 30 см уже достаточны для переворота.

#### 4.4. Парашютирование

В печати обсуждался и так называемый "высотный синдром кошек", согласно которому "чем выше здание, с которого упала кошка, тем меньше повреждений получит животное". Это связано с тем, что скорость свободного падения любого тела в воздухе ограничена. Ниже приведём зависимость этого ограничения.

Человек может развить все возможности, присущие кошке, кроме одной — планирования в воздушном потоке путём увеличения площади тела с раскрытием конечностей. Человеку без парашюта эффективно это сделать невозможно. Слишком велик его вес и малы возможности изменения поверхности тела. Планирование при полёте легко зарегистрировать с помощью кинокамеры. Оно имеет место у многих живых организмов, освоивших третье измерение: птиц, летучих мышей, белок и т.д. (рис. 13).

<sup>3</sup> В 2007 г. Джону О'Кифе (John O'Keefe), Мей-Брит Мозер (May-Britt Moser) и Эдварду Мозеру (Edvard I. Moser) была присуждена Нобелевская премия по физиологии за открытие системы навигации в мозге млекопитающих, подобную системе GPS. Было показано, что у млекопитающих, включая человека, система нейронов (клеток места) образует внутреннюю карту, которая отражает текущее местоположение животного в окружающем его пространстве. Эта же система навигации помогает формировать воспоминания (см., например, статью [152]).

Несложно показать, от каких параметров зависит предельная скорость падения тела [153]. Сначала рассмотрим падающий муляж кошки, т.е. падение тела в воздухе с малой по сравнению с радиусом Земли высоты, когда скорость падения не превышает скорости звука  $300 \text{ м с}^{-1}$ . Сделаем шерстяной муляж в виде сферы с поверхностью  $S$  и весом  $P$ , равными поверхности и весу кошки. При этом, естественно, у муляжа управление мозгом отсутствует. Действующую на тело силу тяжести  $\mathbf{P}$  и плотность воздуха  $\rho$  можно считать величинами постоянными. Если под действием силы тяжести тело движется прямолинейно, то это соответствует разности двух разнонаправленных векторов, приложенных к его центру тяжести: силы сопротивления воздуха  $\mathbf{F}_a$ , ортогональной плоскости Земли, но направленной вверх, и силы тяжести  $\mathbf{P}$ , также ортогональной, но направленной вниз. Модуль первой равен

$$F_a = 0,5c_z\rho S v^2, \quad (37)$$

где  $S$  — поверхность тела,  $c_z$  — удельное трение воздуха о поверхность тела,  $v$  — скорость падения. Можно принять, что величины  $c_z$ ,  $\rho$  и  $S$  в процессе падения постоянны. Определим модуль вектора результирующей всех сил  $F_{\text{res}}$ , действующих на тело:

$$F_{\text{res}} = P - \sum F_{a,z} = P - F_a = P - 0,5c_z\rho S v^2, \quad (38)$$

где  $S$  — лобовая площадь тела, испытывающего торможение за счёт встречного потока воздуха. Дифференциальное уравнение движения имеет вид

$$\frac{P}{g} v \frac{dv}{dz} = P - \frac{1}{2} c_z \rho S v^2 \quad (39)$$

с учётом того, что путь пролёта равен  $z$  и скорость будет  $v = v_z$ . Введём обозначение:

$$\frac{2P}{c_z \rho S} = a^2. \quad (40)$$

Тогда получим:

$$v \frac{dv}{dz} = g \left( 1 - \frac{v^2}{a^2} \right), \quad (41)$$

или после разделения переменных:

$$-\frac{v dv}{a^2 - v^2} = -\frac{g}{a^2} dz. \quad (42)$$

Взяв интегралы от обеих частей равенства, находим:

$$\ln(a^2 - v^2) = -2 \frac{g}{a^2} z + C. \quad (43)$$

Из начальных условий пути падения  $z = 0$  и скорости  $v = 0$  найдём постоянную интегрирования  $C = \ln a^2$ . Подставляя это значение в выражение (43), получим:

$$\frac{a^2 - v^2}{a^2} = \exp \left( -2 \frac{g}{a^2} z \right). \quad (44)$$

Наконец, из (44) имеем итоговое выражение для скорости:

$$v = a \left[ 1 - \exp \left( -2 \frac{g}{a^2} z \right) \right]^{1/2}. \quad (45)$$

Формула (45) даёт закон изменения скорости падающего в воздухе тела в зависимости от пройденного пути. С возрастанием  $z$  величина  $\exp[-2(g/a^2)z]$  убывает, но при  $z \rightarrow \infty$  стремится к нулю. Отсюда следует, что скорость падения  $v$  с возрастанием  $z$  увеличивается, стремясь в пределе к величине  $a$ . Эта величина в соответствии с выражением (40) равна:

$$\lim_{z \rightarrow \infty} v = a = \sqrt{\frac{2P}{c_z \rho S}}. \quad (46)$$

Это и есть предельная скорость падения  $v_{\text{lim}}$ . Следовательно, при начальной скорости  $v_0 = 0$  падающее в воздухе тело не может приобрести скорость, большую чем  $v_{\text{lim}} = a$ , определяемую выражением (40). Предельная скорость падения возрастает с увеличением веса тела и с уменьшением величин  $c_z$ ,  $\rho$  и  $S$ . Можно оценить минимальное характеристическое время падения  $\tau_{\text{min}}$  с высоты  $h$  с учётом того, что предельно достижимая скорость  $v_{\text{max}}$ , согласно выражению (45), ограничена. В результате получим:

$$\tau_{\text{min}} = \frac{h}{v_{\text{max}}(h)} = \frac{h}{\sqrt{2P/c_z \rho S}} = bh \frac{S^{0,5}}{P^{0,5}}, \quad (47)$$

где

$$b = \frac{1}{\sqrt{2}} \sqrt{c_z \rho}.$$

Величина  $b$  постоянна в условиях падения тела, так как плотность воздуха  $\rho$  и удельное трение тела о воздух  $c_z$  практически не меняются в условиях падения. В пределе получим:

$$\tau \sim h \frac{S^{0,5}}{P^{0,5}}. \quad (48)$$

Чем больше высота  $h$ , активная площадь раскрытия тела  $S$  и меньше вес  $P$ , тем больше характеристическое время падения  $\tau$ . Отсюда следует, что у живой кошки в запасе есть некоторое характеристическое время  $\tau$ , чтобы проделать все операции, необходимые для стабилизации устойчивости в воздухе, и сконцентрироваться для встречи с поверхностью Земли.

Последовательность движений кошки при полёте, управляемом её мозгом, приведена на кадрах фильмограммы (рис. 14).

Если обратиться к принципам организации живых систем, то, какую бы динамическую систему мы ни рассматривали, в ней всегда обнаруживаются части, перемещающиеся относительно друг друга. Эти части имеют разную относительную плотность упаковки материи: *скелеты* и *мягкие ткани*. Скелетом не обязательно являются кости, например, у одноклеточных в мембране функцию скелета выполняет полисахаридная сетка, а мягкую ткань представляют липиды, заполняющие ячейки сетки, которая прошита белковыми каналами [154, 155]. У бактериофагов серии Т скелетом является плотный белковый стержень, а мягкой тканью — покрывающий его менее плотный белковый чехол [156]. Отличия плотности скелетов и мягких тканей можно определить по изменению адиабатической сжимаемости с помощью ультразвука. На молекулярных уровнях структурной организации живых систем их параметры были измерены ещё в 1980-х годах [156, 157].

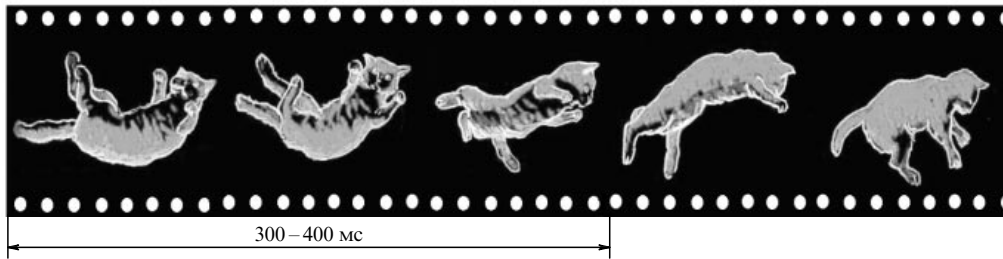


Рис. 14. Фильмограмма этапов падения и приземления кошки (Э.Ж. Маре, 1894 г. [149]).

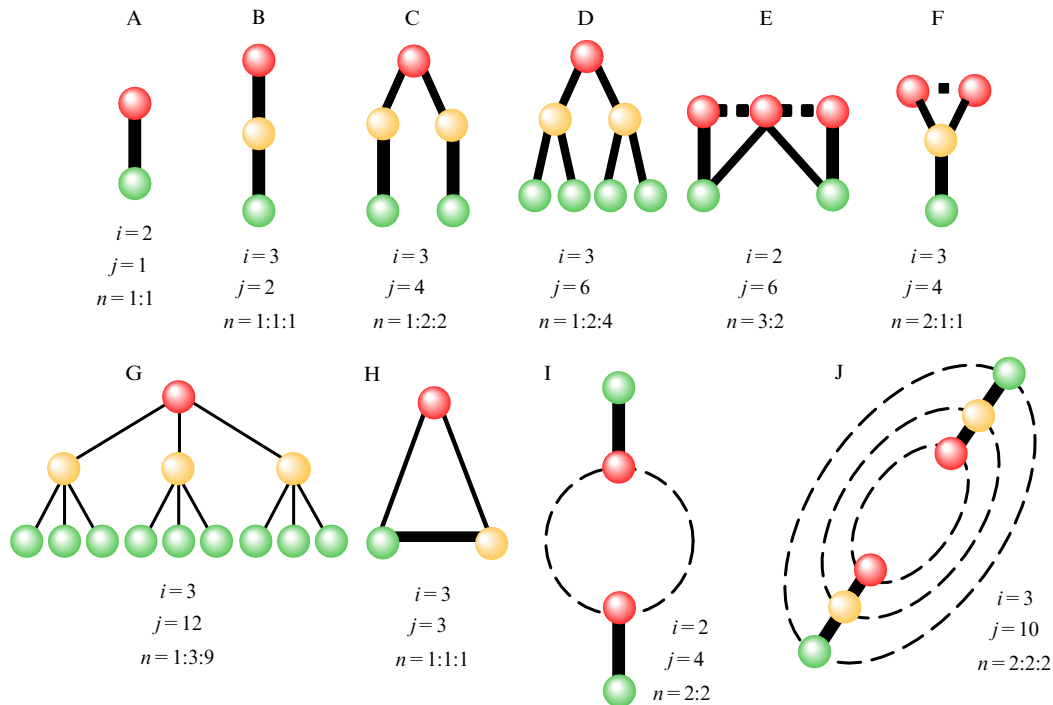


Рис. 15. (В цвете онлайн.) Десять примеров графов пищевых цепочек.  $i$  — количество иерархических уровней в топологии цепей,  $j$  — количество связей в них,  $n$  — количество видов на каждом иерархическом уровне от высшего к низшим. Хищники обозначены более тёмными шариками (онлайн — красным цветом), жертвы — средним оттенком серого (онлайн — зелёным цветом), промежуточные виды симбионтов обозначены наиболее светлыми шариками (онлайн — жёлтым цветом).

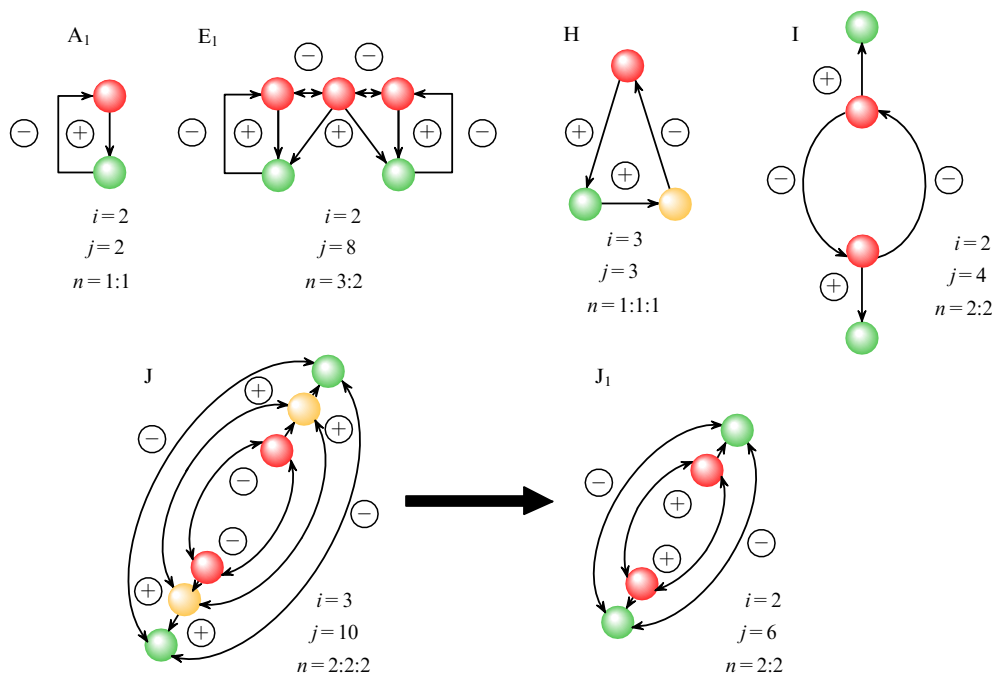
## 5. О некоторых других способах описания устойчивости биосистем

### 5.1. Алфавитное описание

Необходимо, хотя бы кратко, остановиться ещё на одном варианте описания механизмов устойчивости — алфавитном описании. На рисунке 15 приведён алфавит из десяти пищевых связей. Верхний уровень — это суперхищники, средний уровень — олигохищники, нижний уровень — микрохищники. Ветвление связей означает величину всеядности хищников, т.е. их неразборчивость в еде. Если связь одна, то это одноядный хищник, две — двуядный и т.д. Толщина связи показывает величину её силы. При отсутствии ветвлений она равна 1, при двух ветвях  $1/2$  каждая, при трёх ветвях  $1/3$  каждая и т.д. При циклической конкуренции между хищниками сила связи равна  $-1$  или дроби со знаком минус:  $-1/2$ ,  $-1/3$  и т.д. На рисунке 15 такие связи показаны штриховыми линиями.

По сути — это язык биохимии [105, гл. 1]. Сила связей аналогична валентности, а конкуренция на языке биохимии — это ферменты, катализирующие или ингибирующие процесс установления равновесия.

Спутанные пищевые цепочки, состоящие из хищников и жертв, соответствуют вершинам графа (хабам), а рёбра, по которым идут потоки энергии, являются путями. Построение последовательности всех потоков переноса пищи соответствует нахождению в таком ориентированном графе пути, проходящего через все рёбра по одному разу (путь Эйлера). В терминах теории графов решение задачи взаимодействий можно трактовать как замену задачи Гамильтона задачей Эйлера. Однако проблема состоит в том, что такая задача решается легко при парных отношениях, когда множество рёбер разбивается на непересекающиеся подмножества. Необходимым и достаточным условием существования гамильтонова цикла в ориентированном графе любого вида является наличие в нём суграфа (графа, у которого отсутствует часть рёбер). Этот сопряжённый граф есть эйлеров путь. Эйлеровым путём называется граф, в котором есть эйлеров цикл [158]. Однако в общем случае способ нахождения такого суграфа неизвестен.



**Рис. 16.** (В цвете онлайн.) Некоторые модели графов с циклическими взаимодействиями. Обозначения хищников, жертв и симбионтов — те же, что и на рис. 15.

Использование алфавитного языка и теории графов не является чем-то новым и давно применяется в биофизике и в биохимии, например, для описания химической кинетики в энзимологии [159]. Кроме того, подобный способ описания используется также при формализации других процессов начиная от описания процессов в живой клетке [105] вплоть до взаимодействия в социальных системах человеческой популяции. Он находит применение при изучении процессов демографии [160] или эволюции живой материи [161] и даже для оценки возникновения и конкуренции при передаче информации в искусстве, например, конкуренция между кинематографом, телевидением и другими способами передачи видеоизображений [162].

Способом борьбы с неопределённостью ответа является непрерывное сжатие объёма информации в процессе движения по циклу взаимного влияния верхнего и нижнего уровней друг на друга: граф *хищники + их симбионты*  $\leftrightarrow$  граф *жертвы + их симбионты*. В этом случае множество вершин графа жертв будет подмножеством вершин графа хищников, а за счёт обратной связи множество рёбер графов жертв, в свою очередь, будет подмножеством графа хищников. Искомый гамильтонов путь должен проходить только через те рёбра, входящие или выходящие из вершин, которые являются общими для этих графов. Формально это осуществляется совмещением общих вершин графа жертв с графом хищников и вычёркиванием тех из входящих в эти вершины или выходящих из них рёбер, которые не являются общими для обоих графов. Подобный алгоритм был использован нами в своё время для восстановления слов по их фрагментам и для определения первичной последовательности структуры гетерополимеров [105, с. 270–277].

Граф связей демонстрирует силу связей между элементами цепочки, но ничего не сообщает о характери-

стических временах. Графы, показанные на рис. 15, с учётом направления и знака обратных связей можно преобразовать в циклические модели. Ограниченный объём статьи не позволяет осуществить перебор всех вариантов таких моделей алфавита графов, так как их количество даже при алфавите в 10 букв будет  $\sim 10^{10}$ . Здесь мы изложим лишь принцип определения устойчивости на примере графов с учётом количества и знаков связей. Отрицательный знак связей определяет торможение, положительный — ускорение процесса.

Поедание хищником жертвы (с позиции хищника) следует обозначить через положительные связи. Кооперация хищника со своими партнёрами (симбиоз) увеличивает его преимущество и ускоряет процесс нахождения жертв, поэтому этим связям также следует присвоить положительный знак. Хотя установление знаков является субъективным процессом и зависит от того, чью позицию занимает исследователь: позицию хищника или позицию жертвы. Конкуренция между хищниками за источники питания тормозит процесс, поэтому знак связей отрицательный. Примеры таких графов со знаками обратных связей показаны на рис. 16.

Если мы перейдём на позицию жертвы, то знаки нужно поменять на противоположные. На рисунке 16 системы  $A_1$ , а также  $I$  и  $J$  следует считать равновесными, поскольку в них присутствуют в равном количестве отрицательные и положительные связи. Все трофические цепочки, имеющие одинаковый знак связей, могут быть объединены в одну цепь с большим весом, что позволяет упростить анализ графов, например, граф  $J$  путём редукции переходит в граф  $J_1$ . Для обеспечения устойчивости необходимо, чтобы модули энергетических потоков были равными. Например, системы  $E_1$  и  $H$  имеют разное количество положительных и отрицательных связей, поэтому требуют дополнительного анализа силы связей. Они будут устойчивы только в том случае, если

выполняется условие:  $|\sum j_+| = |\sum j_-|$ , т.е. суммы энергетических потоков по положительным и отрицательным связям по модулю совпадают, хотя их количества могут различаться. Смена знака соответствует появлению так называемых отрицательных ускоряющих параметров (отрицательные сопротивления, отрицательные индуктивности, отрицательные рефрактерности [163–167]).

### 5.2. Описание в терминах межфазовых флуктуаций

Этот класс задач восходит к формальной статистической физике, изучающей соотношение между микро- и макроскопическим описанием. Круг проблем имеет тесную связь с предыдущим. Он сводится к нахождению вариантов, при которых исследуемая система выглядит как слабо взаимодействующая. В физических терминах это означает, что выделяются коллективные состояния (наборы возбуждённых и заторможенных частиц), взаимодействие которых друг с другом относительно невелико. На формальном языке речь идёт о замене переменных, превращающих систему уравнений в линейную ("интегрируемый" случай) или слабо нелинейную [74, 75].

Классическая статистическая физика ограничивается простыми ситуациями, когда у системы мало различных фазовых состояний, а переходы между ними достаточно отчётливы. Здесь ситуация другая, число фаз неограниченно велико и велики флуктуации между различными фазами. Наиболее известные из таких систем в технике — спиновые стёкла [168, 169], а в нейрофизиологии — нейронные сети [170]. К этому же классу явлений можно отнести как предельный случай аморфные спутанные квантовые состояния [171] и различные виды хаоса [172]. Эволюцию аморфной среды можно рассматривать как прохождение через последовательность практически идентичных метастабильных фаз, не разделённых ни потенциальными барьерами, ни различием симметрий, ни какими-либо иными качественными порогами. Отметим в связи с этим, что часто говорят об "аморфной фазе" или о "фазе спинового стекла" как о чём-то едином, поскольку они являются наборами бесконечного числа фаз с различными конфигурациями фоновых полей.

Понятие о фазах — это, разумеется, типично статистическое, приближённое понятие. В одной фазе всегда существуют флуктуации (квантовые или интегральные в виде скачков температур или давлений), связанные с образованием виртуальных зародышей других фаз. Поэтому любая *точно* определённая величина в какой-то одной фазе несёт в себе информацию и обо всех остальных фазах, и только в определённом приближении ею можно пренебречь. Дискуссии о роли и важности такой информации периодически вспыхивают по самым разным поводам.

Например, подход к многофазным системам, подразумеваемый теорией струн [83], основан на уравнениях состояний различных фаз. При этом сглаживаются существенные различия между фазами. *Вопрос* о числе переменных, порядке и числе уравнений, даже размерности пространства, в котором они имеют место, *остаётся открытым*.

### 5.3. Планктонный парадокс

Граф  $E_1$  (см. рис. 16) требует особого внимания, поскольку многие годы считалось, что он приводит к так

называемому планктонному парадоксу или *принципу исключения конкурента*. Этот принцип в разные годы широко обсуждался. Интерес к нему не пропал и сегодня [173]. Тем не менее он основан на недоразумении.

Планктонный парадокс был описан Г.Ф. Гаузе. Он гласил: *каждый вид имеет свою собственную экологическую нишу* [174], т.е. никакие два разных вида не могут занять одну и ту же экологическую нишу, поскольку наиболее агрессивный и плодовитый в результате конкуренции вытеснит другого<sup>4</sup>. Однако экспериментальная проверка этого принципа привела к парадоксу, который и получил название "планктонный парадокс". Его суть состоит в следующем.

Г.Ф. Гаузе использовал три вида инфузорий *Paramecium caudatum*, *P. aurelia*, *P. bursaria*. Они одновременно сосуществовали и хорошо росли в питательной среде, достигая в пробирках больших плотностей популяций. Пищей инфузориям служили бактериальные и дрожжевые клетки, растущие на регулярно добавляемой в среду овсяной муке. Питание не лимитировало их рост — его было достаточно. Однако, когда Гаузе уменьшил разнообразие популяции инфузорий до двух видов, искусственно убрав всеядного хищника *P. bursaria*, оставшиеся два вида изменили своё поведение. Как выяснилось из эксперимента, они пространственно разделились в пробирке: вид инфузорий *P. aurelia* на дне пробирки питался дрожжами, а *P. caudatum* — наверху, на поверхности пробирки, питался бактериями. Выяснилось, что сосуществование двух видов происходило *на более низком уровне скорости их размножения, чем при наличии третьего, исключённого из процесса, хищника*. Возникла ситуация, подобная парадоксу. Почему это произошло?

Обратимся к рис. 16, на котором показан граф  $E_1$  взаимодействия трёх хищников и при двух жертвах. Если убрать центрального хищника, который может питаться любым из двух субстратов, то граф распадается на две независимые цепи (рис. 17).

Поскольку инфузории *Paramecium bursaria* могут питаться и бактериями, и дрожжами, то ранее возникала конкуренция между *P. aurelia* ↔ *P. bursaria* за дрожжи, а между *P. caudatum* ↔ *P. bursaria* — за бактерии. *Конкуренция всегда стимулирует рост конкурирующих организмов за счёт уменьшения характеристического времени их репродукции* — это закон природы. Деление всех трёх видов инфузорий происходило со своим характеристическим временем  $\tau_i$ . При этом их расположение в пространстве было случайным. Когда граф распался на две независимые цепи при исчезновении *P. bursaria*, конкуренция исчезла. Объёмная задача при трёх видах превратилась в слоевую задачу при наличии двух видов. Каждому хищнику из двух оставшихся были даны своя территория и своя жертва (пища). Конкуренция исчезла, соответственно, время репродукции возросло. В этом случае в качестве ограничивающего рост фактора стал выступать размер территории, который ограничивал размножение. В экономике подобным ограничителем является размер рынка.

Такой вариант взаимодействий, когда подвижность одного вида положительно или отрицательно влияет на подвижность другого, что приводит к освоению всего жизненного пространства, был рассмотрен нами в ра-

<sup>4</sup> Вспомните задачу, которую решал Д.С. Чернавский с коллегами в экономике [9, 10], упоминающуюся во введении.



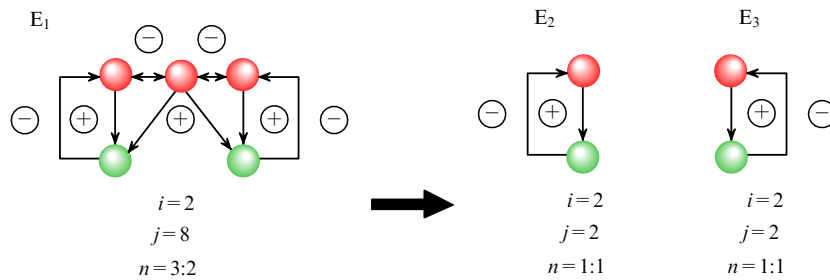


Рис. 17. (В цвете онлайн.) Распад графа из трёх хищников на два графа при удалении центрального хищника.

боте [175]. Это системы с перекрёстной диффузией, или кросс-диффузией, с наличием разнообразных движений в пространстве и во времени, включая солитоноподобные движения и отражения [176].

Перемешивание среды суперхищником, неразборчивым к еде, при условии, что источник питания неограничен, приводит за счёт конкуренции к росту плотности всех популяций, находящихся в одной с ним нише. Но перемешивать питательную жидкость может не только хищник. Эту функцию может выполнять и внешняя среда — ветер, солнечный нагрев, течения, конвекция т.п. В социальных системах войны и голод приводят к росту размножения или к миграциям из неблагоприятных стран в благополучные, что и есть перемешивание среды. Поэтому "планктонного парадокса" Гаузе, который подтверждал бы принцип обязательного конкурентного исключения, не существует.

## 6. Заключение

Если попытаться кратко подвести итоги состояния теории устойчивости в живых системах, то придётся признать, что сегодня это не общая теория, а совокупность экспериментальных наблюдений и их индивидуальных модельных трактовок. Наблюдаемые частные режимы поведения призваны стать основой для будущих математических обобщений.

На практике реализация биофизических попыток создания общей теории хищники–жертвы требует единообразного описания самых разных моделей и погружения их в какое-то единое "конфигурационное" пространство. Например, таким пространством может быть «поле Земли при "низких энергиях"», а лучше "космическое поле", поскольку не утихают споры относительно метеоритной или техногенной панспермии как механизма зарождения и распространения живой материи в космосе и её занесения оттуда на разные планеты [177, 178].

Иными словами, в таком сценарии предполагается снабдить "теорию" сложной фазовой подвижной структурой, а конкретные известные нам свойства жизни интерпретировать как следствие динамического отбора частных вариантов общей теории. Хотя от этой возможности до практической реализации ещё далеко, поскольку чрезвычайно велико разнообразие механизмов достижения устойчивости в сложных динамических системах.

Наличие фактора перемешивания (в квантовых и в космических системах) заслуживает особого внимания. В биологических системах этот фактор отвечает самой природе достижения динамического равновесия в условиях усложнения систем (например, рассмотренный выше парадокс Гаузе). Не следует также игнорировать

теорию струн, образующих узлы. Как отмечалось выше, существует косвенное указание на адекватность экологических идей с формализмом теории струн.

**Пессимистическая оценка.** По-видимому, человечество вступает в новую, весьма опасную, фазу своего развития, когда виртуальный мир вытесняет реальный мир. Эту ситуацию можно назвать *информационным психозом*, при котором порог между мирами исчезает. При этом может возникнуть нарушение равновесия, которое связано не только с наркотиками разных видов, но и с компьютерными социальными технологиями.

В своё время человек выделился из животного мира тем, что создал новые носители информации с большими характеристическими временами жизни, далеко выходящими за пределы жизни одного поколения: письменность, искусство, тиражирование информации путём размножения текстов — и, наконец, создал новые виды долговременной памяти в эпоху компьютеризации и Интернета.

Всё это способствовало технологическому ускорению развития человеческого общества. Однако в настоящее время всё более заметной становится однобокая тенденция развития молодого поколения на основе компьютерных игр, что приводит к вытеснению реальности в их сознании, когда реальность почти полностью перемещается в виртуальный мир, что чревато нарушением устойчивости (эффект киберпанкизма) и может привести к изменению вида *Homo sapiens*.

**Оптимистическая оценка.** Чрезвычайная эффективность математики вселяет оптимизм, поскольку позволяет доказать, что все частные физические законы, несмотря на их разнообразие, обладают некоторыми общими чертами. Объединение физических законов в одно целое — это задача фундаментальной науки. Уже осознано, что деление природы на живую и неживую условно. Суть их одна и та же, а различаются они лишь характеристическими временами развития и продолжительностью жизни. Развитие живой и неживой материи — это две стороны одного процесса [1, 13]. В рамках этой парадигмы механизмы мышления и механизмы его влияния на выбор дальнейшего пути развития человечества становятся главным направлением изучения в такой синтетической науке, как *биофизика*, или, если кому-то больше нравится, *биопсихофизика*. Здесь уместно вспомнить, что нередко наиболее плодотворными оказываются приложения математического формализма, о которых никто и не подозревал в начале их создания. Тем не менее не стоит преувеличивать, а тем более абсолютизировать значение тех или иных физических идей или сценариев, используемых сегодня, в том числе обобщённой теории хищник – жертва, поскольку в лучшем случае

их придётся ещё много раз модифицировать, а в худшем — заменить на нечто новое. Это обычная ситуация. Она возникла в прошлом и периодически повторяется.

Значение разнообразия подобных сценариев в том, что они не останавливают движение мыслей и позволяют оценивать относительную продуктивность различных подходов к формализации описания окружающего нас мира, что служит источником новых идей и соображений сохранения и определения допустимых границ воздействия на него и, тем самым, на нас самих.

Поскольку биофизика как наука находится в области, которая ограничена сверху общей теорией относительности, а снизу — квантовой механикой, то от их взаимного ускоренного развития зависит не только решение многих практических задач биомедицины и экологии, но и движение всего фронта фундаментальной науки [109].

Автор благодарит А.Б. Медвинского, М.А. Цыганова и О.А. Морнева за обсуждение изложенной проблемы. Итоги обсуждений были учтены при написании статьи.

## Список литературы

- Иваницкий Г Р *УФН* **180** 337 (2010); Ivanitskii G R *Phys. Usp.* **53** 327 (2010)
- Чернавский Д С *УФН* **170** 157 (2000); Chernavskii D S *Phys. Usp.* **43** 151 (2000)
- Le Chatelier H *Leçons sur le carbone, le combustion, les lois chimiques* (Paris: J. Hermann, 1936) p. 357
- Ляпунов А М *Общая задача об устойчивости движения* (М.-Л.: ГИТТЛ, 1950); Пер. на англ. яз.: Lyapunov A M *The General Problem of the Stability of Motion* (London: Taylor and Francis, 1992)
- Трубецков Д И, Мчедлова Е С, Красичков Л В *Введение в теорию самоорганизации открытых систем* (М.: Физматлит, 2005)
- Andronow A, Witt A *Arch. Elektrotech.* **24** 99 (1930); Пер. на русск. яз.: Андронов А А, Витт А А, в кн. Андронов А А *Собрание трудов* (Отв. ред. М А Леонтович) (М.: Изд-во АН СССР, 1956) с. 51
- Кадомицев Б Б *УФН* **164** 449 (1994); Kadomtsev B B *Phys. Usp.* **37** 425 (1994)
- Knuth D E *The Art of Computer Programming* (Reading, Mass.: Addison-Wesley, 1997); Пер. на русск. яз.: Кнут Д Э *Искусство программирования* Т. 1 (М.: Вильямс, 2002)
- Чернавский Д С и др. *УФН* **181** 767 (2011); Chernavskii D S et al. *Phys. Usp.* **54** 742 (2011)
- Чернавский Д С, Старков Н И, Щербаков А В *УФН* **172** 1045 (2002); Chernavskii D S, Starkov N I, Shcherbakov A V *Phys. Usp.* **45** 977 (2002)
- Darwin Ch *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* 1st ed. (London: J. Murray, 1859)
- Kropotkin P A *Mutual Aid a Factor of Evolution* (New York: McClure, Phillips and Co., 1902); Пер. на русск. яз.: Кропоткин П А *Взаимная помощь, как фактор эволюции* (СПб.: Знание, 1907)
- Иваницкий Г Р *Выражи закономерностей. Правило БИО — стержень науки* (М.: Наука, 2011)
- Lamarck J-B *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres* 1 éd. (Paris, 1809); Пер. на русск. яз.: Ламарк Ж-Б *Философия зоологии* (М.: Наука, 1911)
- Lipton B H *The Biology of Belief. Unleashing the Power of Consciousness, Matter and Miracles* (Carlsbad, Calif.: Hay House, 2008); Пер. на русск. яз.: Липтон Б *Умные клетки: биология убеждений. Как мышление влияет на гены, клетки и ДНК* (М.: София, 2013)
- Gilbert S F, Sapp J, Tauber A I *Quart. Rev. Biol.* **87** 3250 (2012)
- Brucker R M, Bordenstein S R *Trends Ecology Evolution* **27** 443 (2012)
- Guerrero R, Magulis L, Berlanga M *Intern. Microbiol.* **16** 133 (2013); Salvucci E *Critical Rev. Microbiol.* **42** 485 (2014)
- Sampson T R, Mazmanian S K *Cell Host Microbe* **17** 565 (2015)
- Bordenstein S R, Theis K R *PLoS Biol.* **13** e1002226 (2015)
- Fitzpatrick B M *Front. Microbiol.* **5** 46 (2014)
- Nemergut D R et al. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* **77** 342 (2013)
- International Human Genome Sequencing Consortium "Finishing the euchromatic sequence of the human genome" *Nature* **431** 931 (2004)
- Lander E S *Nature* **470** 187 (2011)
- Alberts B *Science* **337** 1583 (2012)
- Свердлов Е Д *Росс. физиолог. журн.* **100** 505 (2014)
- Moore J *J. Sci. Am.* **250** (5) 108 (1984); Мур Дж *В мире науки* (7) 48 (1984)
- Margulis L *Symbiosis in Cell Evolution. Life and Its Environment on the Early Earth* (San Francisco: W. H. Freeman, 1981); Пер. на русск. яз.: Маргелис Л *Роль симбиоза в эволюции клетки* (М.: Мир, 1983)
- Douglas A E *Symbiotic Interactions* (Oxford: Oxford Univ. Press, 1994)
- Яковлев А Г, Шувалов В А *УФН* **186** 597 (2016); Yakovlev A G, Shuvalov V A *Phys. Usp.* **59** 531 (2016)
- Иваницкий Г Р, Медвинский А Б, Цыганов М А *УФН* **164** 1041 (1994); Ivanitskii G R, Medvinskii A B, Tsyganov M A *Phys. Usp.* **37** 961 (1994)
- Рабинович М И, Мюезинолу М К *УФН* **180** 371 (2010); Rabinovich M I, Muezzinoglu M K *Phys. Usp.* **53** 357 (2010)
- Гумилев Л Н *Этногенез и биосфера Земли* (СПб.: Кристалл, 2001); Пер. на англ. яз.: Gumilev L *Ethnogenesis and the Biosphere* (Moscow: Progress Publ., 1990)
- Resh V H, Cardé R T (Eds) *Encyclopedia of Insects* (Amsterdam: Academic Press, 2003) p. 666
- Kay R R, Garrod D, Tilly R *Nature* **211** 58 (1978); Hudson J J, Hsu D W et al. *Curr. Biol.* **15** 1880 (2005)
- Lotka A J, Dublin L I *J. Am. Statist. Assoc.* **20** 150 (1925)
- Volterra V *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie* (Paris: Gauthiers-Villars, 1931)
- Базыкин А Д *Математическая биофизика взаимодействующих популяций* (М.: Наука, 1985); Пер. на англ. яз.: Bazykin A D *Nonlinear Dynamics of Interacting Populations* (Singapore: World Scientific, 1998)
- Свирижев Ю М, Логофет Д О *Устойчивость биологических сообществ* (М.: Наука, 1978); Пер. на англ. яз.: Svirezhev Yu M, Logofet D O *Stability of Biological Communities* (Moscow: Mir Publ., 1983)
- Свирижев Ю М "Предисловие к русскому изданию книги" Волтерра В *Математическая теория борьбы за существование* (М.: Наука, 1976)
- Wiener N *Cybernetics or Control and Communication in the Animal and the Machine* (New York: J. Wiley, 1948); Винер Н *Кибернетика, или Управление и связь в животном и машине* (М.: Советское радио, 1958)
- Haken H *Synergetics* (Berlin: Springer-Verlag, 1978); Пер. на русск. яз.: Хакен Г *Синергетика* (М.: Мир, 1980)
- Иваницкий Г Р *УФН* **176** 1293 (2006); Ivanitskii G R *Phys. Usp.* **49** 1263 (2006)
- Иваницкий Г Р и др. *Докл. РАН* **398** 709 (2004); Ivanitskii G R *Dokl. Biol. Sci.* **398** 367 (2004)
- Иваницкий Г Р и др. *Докл. РАН* **406** 840 (2006); Ivanitskii G R *Dokl. Biol. Sci.* **406** 22 (2006)
- Иваницкий Г Р и др. *Технологии живых систем* **4** (5–6) 43 (2007)
- Иваницкий Г Р и др. *Докл. РАН* **420** 551 (2008); Ivanitsky G R *Dokl. Biochem. Biophys.* **420** 130 (2008)
- Хижняк Л Н, Хижняк Е П, Иваницкий Г Р *Вестн. новых медицинских технологий* **19** (4) 170 (2012)
- Fradkin E S, Tseytlin A A *Nucl. Phys. B* **261** 1 (1985); Фрадкин Е С, Цейтлин Ф Ф *Письма в ЖЭТФ* **41** 169 (1985); Fradkin E S, Tseytlin A A *JETP Lett.* **41** 206 (1985)
- Zakrzewski W J *Low-Dimensional Sigma Models* (Bristol: A. Hilger, 1989)
- Лоскутов А Ю, Михайлов А С *Введение в синергетику* (М.: Наука, 1990); Loskutov A Yu, Mikhailov A S *Foundations of Synergetics* (Berlin: Springer-Verlag, 1990)
- Малинецкий Г Г *Математические основы синергетики: хаос, структуры, вычислительный эксперимент* 4-е изд. (М.: Едиториал УРСС, 2005)
- Трубецков Д И *Введение в синергетику. Хаос и структуры* 2-е изд. (М.: Едиториал УРСС, 2004)
- Поллак Л С, Михайлов А С *Самоорганизация в неравновесных физико-химических системах* (М.: Наука, 1983)
- Cross M C, Hohenberg P C *Rev. Mod. Phys.* **65** 851 (1993)
- Murray J D *Mathematical Biology* 3rd ed. (New York: Springer, 2002–2003)
- Dubey B, Das B, Hussain J *Ecolog. Model.* **141** 67 (2001)
- Wu Y, Zhao X *Physica D* **200** 325 (2005)

59. Pette G J, McElwain D L S, Norbury J *IMA J. Math. Appl. Med. Biol.* **17** 395 (2000)
60. Chattopadhyay J, Chatterjee S *Nonlin. Phenom. Comp. Syst.* **4** 364 (2001)
61. Murray J D, Myerscough M R *J. Theor. Biol.* **149** 339 (1991)
62. Myerscough M R, Maini P K, Painter K J *Bull. Math. Biol.* **60** 1 (1998)
63. Painter K J, Maini P K, Othmer H G *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **96** 5549 (1999)
64. Vasiev B N, Hogeweg P, Panfilov A V *Phys. Rev. Lett.* **73** 3173 (1994)
65. Höfer T, Sherratt J A, Maini P K *Physica D* **85** 425 (1995)
66. Marée A F M, Panfilov A V, Hogeweg P *J. Theor. Biol.* **199** 297 (1999)
67. Marée A F M, Panfilov A V, Hogeweg P *Proc. R. Soc. London B* **266** 1351 (1999)
68. Сенина И Н, Тютюнов Ю В *Журн. общей биологии* **63** 494 (2002)
69. Говорухин В Н, Моргулис А Б, Тютюнов Ю В *Докл. РАН* **372** 730 (2000); Govorukhin V N, Morgulis A B, Tyutyunov Yu V *Dokl. Math.* **61** 420 (2000)
70. Arditi R et al. *Theor. Popul. Biol.* **59** 207 (2001)
71. Tyutyunov Yu, Senina I, Arditi R *Am. Naturalist* **164** 722 (2004)
72. Боголюбов А Н *Математики. Механики. Биографический справочник* (Киев: Наукова думка, 1983)
73. Klein F *Vorlesungen über die Entwicklung der Mathematik im 19. Jahrhundert* (Berlin: J. Springer, 1926); Пер. на русск. яз.: Клейн Ф *Лекции о развитии математики в XIX столетии* (М.-Л.: ОНТИ, 1937)
74. Glisson T H *Introduction to Circuit Analysis and Design* (Berlin: Springer, 2011)
75. Morozov A *Mod. Phys. A* **6** 1525 (1991); Морозов А Ю *УФН* **164** 3 (1994); Morozov A Yu *Phys. Usp.* **37** 1 (1994)
76. Newell A C *Solitons in Mathematics and Physics* (Philadelphia, PA: SIAM, 1985); Пер. на русск. яз.: Ньюэлл А *Солитоны в математике и физике* (М.: Мир, 1989)
77. Baxter R Z *Exactlæ Solved Models in Statistical Mechanics* (London: Dover Publ., 1982); Пер. на русск. яз.: Бакстер Р *Точно решаемые модели в статистической механике* (М.: Мир, 1985)
78. Gaudin M *La fonction d'onde de Bethe* (Paris: Masson, 1983); Пер. на англ. яз.: *The Bethe Wavefunction* (Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2014); Пер. на русск. яз.: Годен М *Волновая функция Бете* (М.: Мир, 1987)
79. Арнольд В И *УФН* **141** 569 (1983); Arnol'd V I *Sov. Phys. Usp.* **26** 1025 (1983)
80. Арнольд В И, Варченко А Н, Гусейн-Заде С М *Особенности дифференцируемых отображений* Т. 1, 2 (М.: Наука, 1982, 1984); Пер. на англ. яз.: Arnol'd V I, Gusein-Zade S M, Varchenko A N *Singularities of Differentiable Maps* Vol. 1, 2 (New York: Springer, 2012)
81. Gilmore R *Catastrophe Theory for Scientists and Engineers* (New York: Wiley, 1981); Пер. на русск. яз.: Гилмор Р *Прикладная теория катастроф* (М.: Мир, 1984)
82. Паташинский А З, Покровский В Л *Флуктуационная теория фазовых переходов* (М.: Наука, 1982); Пер. на англ. яз. 1-го русск. изд.: Patashinski A Z, Pokrovskii V L *Fluctuation Theory of Phase Transitions* (Oxford: Pergamon Press, 1979)
83. Морозов А Ю *УФН* **162** (8) 83 (1992); Morozov A Yu *Sov. Phys. Usp.* **35** 671 (1992)
84. Letessier J, Rafelski J *Hadrons and Quark-Gluon Plasma* (Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2002)
85. Weinberg S *Dreams of a Final Theory: The Search for the Fundamental Laws of Nature* (New York: Pantheon Books, 1992); Пер. на русск. яз.: Вайнберг С *Мечты об окончательной теории: физика в поисках самых фундаментальных законов природы* (М.: Едиториал УРСС, 2004)
86. Alessandrini V et al. *Phys. Rep.* **1** 269 (1971)
87. Schwarz J H *Phys. Rep.* **8** 269 (1973)
88. Rebbi C *Phys. Rep.* **12** 1 (1974)
89. Scherk J *Rev. Mod. Phys.* **47** 123 (1975)
90. Rafelski J (Ed.) *Melting Hadrons, Boiling Quarks* (Berlin: Springer, 2015)
91. Grinell J *Am. Naturalist* **51** 115 (1917)
92. Elton Ch S *Animal Ecology* 1st ed. (London: Sidgwick and Jackson, 1927); Воспроизведено несколько раз, например: *Animal Ecology* (Chicago: Univ. of Chicago Press, 2001)
93. Hutchinson G E *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **22** 415 (1957)
94. Hutchinson G E *The Ecological Theater and the Evolutionary Play* (New Haven: Yale Univ. Press, 1965)
95. Уленбек Г *УФН* **103** 275 (1971)
96. Зельдович Я Б *УФН* **80** 357 (1963); Zel'dovich Ya B *Sov. Phys. Usp.* **6** 475 (1964)
97. Кулагина О С, в сб. *Математические вопросы кибернетики* Вып. 3 (М.: Наука, 1991)
98. Клиньшов В В, Некоркин В И *УФН* **183** 1323 (2013); Klinshov V V, Nekorkin V I *Phys. Usp.* **56** 1217 (2013)
99. Rademacher H, Toeplitz O *Von Zahlen und Figuren. Proben mathematischen Denkens für Liebhaber der Mathematik, Ausgewählt und Dargestellt* (Berlin: J. Springer, 1930); Пер. на русск. яз.: Радемахер Г, Теплиц О *Числа и фигуры* (М.: Физматгиз, 1962)
100. Евклид *Начала* Кн. VII – X (М.–Л.: ГИТТЛ, 1949); Euclid *The Elements* (New York: Barnes and Noble, 2006) Books VII – X
101. Huygens Ch *Œuvres Complètes* (Amsterdam: Swets and Zeitlinger, 1967)
102. Strutt J W (Baron Rayleigh) *The Theory of Sound* (New York: Dover Publ., 1945); Пер. на русск. яз.: Стретт Дж В (лорд Рэлей) *Теория звука* (М.: Гостехиздат, 1955)
103. Appleton E V *Proc. Camb. Philos. Soc.* **21** 231 (1922)
104. Van der Pol B *Philos. Mag.* **3** 64 (1927)
105. Иваницкий Г Р, Кринский В И, Сельков Е Е *Математическая биофизика клетки* (М.: Наука, 1978)
106. Golomb D, Ermentrout G B *Network* **11** 221 (2000)
107. Glass L, Mackey M C *From Clocks to Chaos: the Rhythms of Life* (Princeton, NJ: Princeton Univ. Press, 1988); Пер. на русск. яз.: Гласс Л, Мэки М *От часов к хаосу: ритмы жизни* (М.: Мир, 1991)
108. Glass L *Nature* **410** 277 (2001)
109. Иваницкий Г Р *Мир глазами биофизика* (М.: Педагогика, 1985)
110. Abbott E *Flatland. A Romance of Many Dimensions* (Boston: Roberts Brothers, 1885); Пер. на русск. яз.: Эбботт Э *Флатландия* (М.: Мир, 1976)
111. Вавилов Н И "Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости" *Сельское и лесное хозяйство* (1 – 3) **84** (1921)
112. Ухтомский А А *Доминанта. Статьи разных лет. 1887 – 1939* (СПб.: Питер, 2002)
113. Бонгард М М *Проблемы узнавания* (М.: Наука, 1967); Пер. на англ. яз.: Bongard M *Pattern Recognition* (New York: Spartan Books, 1970)
114. Lehninger A L "Energy transformation in the cell" *Sci. Am.* **202** (5) 102 (1960); Пер. на русск. яз.: Ленинджер А "Превращение энергии в клетке", в сб. *Живая клетка* (Под ред. Г М Франка) (М.: Мир, 1966) с. 31
115. Lightfoot E N *Transport Phenomena and Living Systems. Biomedical Aspects of Momentum and Mass Transport* (New York: Wiley, 1974); Пер. на русск. яз.: Лайтфут Э *Явление переноса в живых системах. Биомедицинские аспекты переноса количества движения и массы* (М.: Мир, 1977)
116. Schrödinger E *What is Life? The Physical Aspects of the Living Cell* (Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1944); Пер. на русск. яз.: Шрёдингер Э *Что такое жизнь с точки зрения физики?* (М.: ИЛ, 1947); *Что такое жизнь? С точки зрения физика* (М.: Атомиздат, 1972)
117. Бернштейн Н А *Очерки о физиологии движений и физиологии активности* (М.: Медицина, 1966)
118. Радлов Э Л "Энтелихия", в кн. *Энциклопедический словарь* Т. XL<sup>4</sup> (Издатели: Ф.А. Брокгауз, И.А. Ефрон) (СПб.: Типография Акц. Общ. Брокгауз – Ефронь, 1904) с. 855; в кн. *Энциклопедический словарь* Т. 80 (Репринт. воспр. изд. Ф.А. Брокгауз, И.А. Ефрон 1890) (М.: ТЕРРА, 1994) с. 856
119. Аристотель *Метафизика* (М.: ЭКСМО, 2007) Кн. 9, Гл. 8; Aristotle *Metaphysics* (New York: E. P. Dutton, 1956)
120. "Лейбниц", в *Большая энциклопедия Кирилла и Мефодия* (М.: Кирилл и Мефодий, Большая Российская энциклопедия, 2004) CD-ROM
121. Lewis C I *Mind and the World Order* (New York: C. Scribner's Sons, 1929)
122. Fantappiè L *Principi di una teoria unitaria del mondo fisico e biologico* (Rome: Humanitas Nova, 1944)
123. Shannon C E A *Math. Theory Commun. Bell System Tech. J.* **2** 379 (1948)
124. Pribram K *Languages of the Brain; Experimental Paradoxes and Principles in Neuropsychology* (Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall, 1971) Пер. на русск. яз.: Прибрам К *Язык мозга. Экспериментальные парадоксы и принципы нейропсихологии* (М.: Прогресс, 1975)
125. Иваницкий Г Р, Кринский В И, Сельков Е Е *Математическая биофизика клетки* (М.: Наука, 1978)
126. Ivanitsky G R et al. *Biol. Rev. D* **2** 279 (1981)

127. Prigogine I *From Being To Becoming. Time and Complexity in The Physical Sciences* (San Francisco: W.H. Freeman and Co., 1980); Пер. на русск. яз.: Пригожин И Р *От существующего к возникающему. Время и сложность в физических науках* (М.: Наука, 1985)
128. Sherrington C *The Integrative Action of the Nervous System* (New Haven: Yale Univ. Press, 1906)
129. Haken H *Synergetics* (Berlin: Springer-Verlag, 1978); Пер. на русск. яз.: Хакен Г *Синергетика* (М.: Мир, 1980)
130. Малинецкий Г Г (Ред.), Курдюмов В С (Сост.) *Режимы с обострением. Эволюции идеи* (М.: Физматлит, 2006)
131. Газенко О Г (Отв. ред.) *Словарь физиологических терминов* (М.: Наука, 1987)
132. Гиляров М С и др. (Гл. ред.) *Биологический энциклопедический словарь* (М.: Советская энциклопедия, 1986)
133. Месяц В К (Гл. ред.) *Сельскохозяйственный энциклопедический словарь* (М.: Советская энциклопедия, 1989)
134. Прохоров А М (Гл. ред.) *Физический энциклопедический словарь* (М.: Советская энциклопедия, 1983)
135. Иваницкий Г Р и др. *Биофизика* **30** 418 (1986)
136. Рабинович М И, Трубецков Д И *Введение в теорию колебаний и волн* (Ижевск: РХД, 2000)
137. Sussman M *Developmental Biology. Its Cellular and Molecular Foundations* (Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall, 1973); Пер. на русск. яз.: Зуссман М *Биология развития* (М.: Мир, 1977)
138. Либерман Е А *Биофизика* **17** 932 (1972)
139. Либерман Е А *Биофизика* **19** 148 (1974)
140. Либерман Е А *Биофизика* **20** 432 (1975)
141. Sherman P W, Jarvis J U M *J. Zoology* **258** 307 (2002)
142. de Groot S R, Mazur P *Non-equilibrium Thermodynamics* (Amsterdam: North-Holland Publ. Co., 1962); Пер. на русск. яз.: Де Гроот С, Мазур П *Неравновесная термодинамика* (М.: Мир, 1964)
143. Ландау Л Д, Лифшиц Е М *Статистическая физика Ч. 1* (М.: Физматлит, 2002) с. 54; Landau L D, Lifshitz E M *Statistical Physics Vol. 1* (Oxford: Pergamon Press, 1980)
144. Prigogine I *Introduction to Thermodynamics of Irreversible Processes* (New York: Interscience, 1961)
145. Glansdorff P, Prigogine I *Thermodynamic Theory of Structure, Stability and Fluctuations* (London: Wiley-Interscience, 1971); Пер. на русск. яз.: Гленсдорф П, Пригожин И *Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуаций* (М.: Мир, 1973)
146. Зубарев Д Н *Неравновесная статистическая термодинамика* (М.: Наука, 1971); Пер. на англ. яз.: Zubarev D N *Nonequilibrium Statistical Thermodynamics* (New York: Consultants Bureau, 1974)
147. Смолянинов В В *УФН* **170** 1063 (2000); Smolyaninov V V *Phys. Usp.* **43** 991 (2000)
148. Маркеев А П *Теоретическая механика* (М.: ЧеРО, 1999)
149. Braun M *Picturing Time: The Work of Etienne-Jules Marey (1830–1904)* (Chicago: Univ. of Chicago Press, 1992)
150. Montgomery R "Gauge theory of the falling cat", in Enos M J (Ed.) *Dynamics and Control of Mechanical Systems. The Falling Cat and Related Problems* (Providence, R.I.: American Mathematical Society, 1993) p. 193
151. Orear J *Physics* (New York: Macmillan Publ. Co., Inc., 1979); Пер. на русск. яз.: Орир Дж *Физика Т. 1* (М.: Мир, 1981) с. 159
152. Moser M-B, Moser E I "Where am I? Where am I going?" *Sci. Am.* **314** (1) 26 (2016); Мозер М-Б, Мозер Э "Где я? Куда я иду?" *В мире науки* (3) 42 (2016)
153. Тарг С М *Краткий курс теоретической механики* 10-е изд. (М.: Высшая школа, 1986)
154. Ивков В Г, Берестовский Г Н *Липидный бислой биологических мембран* (М.: Наука, 1982)
155. Григорьев П А, Шарапов М Г, Новоселов В И *Биофизика* **60** 696 (2015); Grigoriev P A, Sharapov M G, Novoselov V I *Biophysics* **60** 571 (2015)
156. Хусанов А А, Иваницкий Г Р, Куниский А С, Шныров В Л *Биофизика* **34** 396 (1989)
157. Sarvazyan A P, in Milner R, Rosenfeld E, Cobet U (Eds) *Ultrasound Interaction in Biology and Medicine* (New York: Plenum Press, 1983) p. 195; Shilnikov G V et al., in Hein H, Milner R, Phal L (Eds) *Ultraschall in Biology and Medicine* (Halle: Martin-Luther-Univ. Hall-Wittenberg, 1987) p. 1164
158. Naray F *Graph Theory* (Reading, Mass.: Addison-Wesley Publ. Co., 1969); Пер. на русск. яз.: Харари Ф *Теория графов* (М.: Мир, 1973)
159. Гольдштейн Б Н *Кинетические графы в энзимологии* (М.: Наука, 1989)
160. Иваницкий Г Р *Круговорот. Общество и наука* (М.: Наука, 2005)
161. Иваницкий Г Р *УФН* **182** 1238 (2012); Ivanitskii G R *Phys. Usp.* **55** 1155 (2012)
162. Иваницкий Г Р *Техника кино и телевидения* (5) 33 (1988)
163. Стрелков С П *ЖТФ* **3** (4) (1933)
164. Бенинг З Ф *Отрицательные сопротивления в электронных схемах* (М.: Советское радио, 1975)
165. Glisson T H *Introduction to Circuit Analysis and Design* (Berlin: Springer, 2011)
166. Nagaosa N et al. *Rev. Mod. Phys.* **82** 1539 (2010)
167. Цыганов М А, Бикташев В Н, Иваницкий Г Р *Биофизика* **54** 704 (2009); Tsyganov M A, Biktashev V N, Ivanitsky G R *Biophys.* **54** 513 (2009)
168. Mezard M, Parisi G, Virasoro M *Spin Class Theory and Beyond* (Singapore: World Scientific, 1987)
169. Коренблит И Я, Шендер Е Ф *УФН* **157** 267 (1989); Korenblit I Ya, Shender E F *Sov. Phys. Usp.* **32** 139 (1989)
170. Иоффе Л Б, Фейгельман М В *УФН* **150** 323 (1986); Ioffe L B, Feigel'man M V *Sov. Phys. Usp.* **29** 986 (1986)
171. Баргатин И В, Гришанин Б А, Задков В Н *УФН* **171** 625 (2001); Vargatin I V, Grishanin B A, Zadkov V N *Phys. Usp.* **44** 597 (2001)
172. Малинецкий Г Г *Хаос. Структуры. Вычислительный эксперимент. Введение в нелинейную динамику* 3-е изд. (М.: УРСС, 2001)
173. Kalmykov L V, Kalmykov V L *Acta Biotheor.* **63** 203 (2015)
174. Gause G F *The Struggle for Existence* (Baltimore: The Williams and Wilkins Co., 1934)
175. Цыганов М А и др. *УФН* **177** 275 (2007); Tsyganov M A et al. *Phys. Usp.* **50** 263 (2007)
176. Tsyganov M A, Ivanitsky G R, Zemskov E P *Phys. Rev. E* **89** 052907 (2014)
177. Розанов А Ю *Вестник РАН* **70** 214 (2000); Rozanov A Yu *Herald Rus. Acad. Sci.* **70** 154 (2000)
178. Лопухин А С *Вестник РАН* **85** 916 (2015); Lopukhin A S *Herald Rus. Acad. Sci.* **85** 453 (2015)

### The self-organizing dynamic stability of far-from-equilibrium biological systems

G.R. Ivanitskii

*Institute of Theoretical and Experimental Biophysics, Russian Academy of Sciences, ul. Institutskaya 3, 142290 Pushchino, Moscow region, Russian Federation*  
 Tel. +7 (4967) 73 24 81. Fax +7 (4967) 79 05 53  
 E-mail: ivanitsky@iteb.ru

One of the stability indications of a living system is the variation of the system's characteristic time scales. Underlying the stability mechanism are the structural hierarchy and self-organization of systems, the factors that give rise to a positive (accelerating) feedback and a negative (braking) feedback. In highly organized living organisms information processing in the brain cortex plays a special role.

**Keywords:** biosystems, characteristic times, stability, metamorphosis

PACS numbers: **05.65.+b**, **05.70.Ln**, **87.18.-h**

Bibliography — 178 references

*Uspekhi Fizicheskikh Nauk* **187** (7) 757–784 (2017)

DOI: <https://doi.org/10.3367/UFN.2016.08.037871>

Received 29 July 2016, revised 5 August 2016

*Physics – Uspekhi* **60** (7) (2017)

DOI: <https://doi.org/10.3367/UFN.2016.08.037871>