

Биологическая кибернетика

Биологическая кибернетика

Под редакцией А. Б. Когана

Издание второе,
переработанное и дополненное

Допущено
**Министерством высшего
и среднего специального
образования СССР**
*в качестве учебного пособия
для студентов университетов,
обучающихся по специальности «Биология»*



МОСКВА „ВЫСШАЯ ШКОЛА“ 1977

Рецензент:
кафедра биофизики биологического факультета
Ленинградского университета
(зав. кафедрой проф. А. С. Батуев)

**А. Б. Коган, Н. П. Наумов,
Б. Г. Режабек, О. Г. Чораян**

Биологическая кибернетика. Под. ред.
Б 63 А. Б. Когана. Учеб. пособие для вузов. Изд. 2-е,
перераб. и доп. М., «Высш. школа», 1977.

408 с. с ил. и табл. Библиогр.: с. 400—403.

На об. тит. л.: А. Б. Коган, Н. П. Наумов, Б. Г. Режабек, О. Г. Чораян.

В книге приведены современные сведения о структуре и механизмах автоматической саморегуляции функций на разных уровнях организации живых систем. Особое внимание уделено механизмам деятельности нервной системы как высоконадежной информационной управляющей системы организма, обладающей исключительной приспособительной способностью.

Учебное пособие предназначается для студентов университетов — биофизикам, физиологам, биохимикам и др. Может быть полезно врачам, педагогам и инженерам-конструкторам, пользующимся средствами кибернетического анализа и моделирования.

Б $\frac{21004-303}{001(01)-77}$ 62—77

57

ПРЕДИСЛОВИЕ КО ВТОРОМУ ИЗДАНИЮ

За относительно короткий период времени между подготовкой первого (1972) и второго (1976) издания «Биологической кибернетики» произошли большие перемены: во-первых, эта дисциплина значительно выросла и достигла определенной зрелости, и, во-вторых, она вошла в учебные планы многих университетов, медицинских, а также технических вузов и излагается по программам, достаточно сходным с программой курса, читаемого авторами в течение ряда лет в Ростовском университете.

При подготовке переиздания настоящего труда были учтены пожелания ряда рецензентов. Так, написана вводная глава об основных понятиях кибернетики, включены сведения о возникших за последние годы новых направлениях исследований. Чтобы ввести данные о новейших работах, авторы ввиду ограниченного объема книги были вынуждены, к сожалению, исключить некоторые материалы, вошедшие в первое издание, и резко сократить библиографию.

Биологическая кибернетика еще находится в процессе роста, становления своей структуры, содержания и взаимоотношения со смежными областями знания. Здесь еще немало дискуссионных проблем. Некоторые из них уже приобрели характер «точек роста» новых направлений исследования, имеющих самостоятельное теоретическое и практическое значение. Однако уже в настоящем состоянии, несмотря на чрезвычайно неравномерное развитие разных своих частей, биокибернетика становится действенным и важным средством познания фундаментальных законов жизни.

Авторский коллектив хорошо понимает все трудности взятой на себя задачи, отчетливо сознает неизбежность пробелов, которые при современном состоянии биокибернетики имеют место в освещении ряда вопросов, не получивших до сих пор разрешения, и будет благодарен за все замечания и пожелания.

Авторы

Введение

Предмет, методы и содержание биологической кибернетики

Биологическая кибернетика является частью одного из самых молодых направлений научной мысли, которое лишь недавно оформилось в самостоятельную дисциплину и получило свое название — кибернетика.

Слово «кибернетика» происходит от греческого корня κυβερνήτης, обозначающего в своем первоначальном смысле управление кораблем, искусство кормчего. Однако уже древнегреческий философ Платон придавал этому слову более широкий переносный смысл — искусства управления людьми. Латинская транскрипция этого термина легла в основу французского *gouvernement*, испанского *gobierno*, английского *government* и других названий правительства. От этого же корня произошли в результате ряда преобразований и такие русские слова, как управляющий провинцией — губернатор или направляющая поведение воспитанников — гувернантка.

В прошлом веке французский физик А. Ампер (Amperé, 1843), предлагая единую систему классификации знаний, назвал кибернетикой науку об управлении государством. Применение этого термина в технике ведет свое начало от работы Д. Максвелла (1868), обозначившего автоматические регуляторы словом *governors*. Наконец, математик Н. Винер в 1948 г. обобщил широко развернувшиеся в годы второй мировой войны исследования саморегулирующихся систем автоматического управления как новую область знания и сформулировал ее основные положения в книге, которую назвал «Кибернетика или управление и связь в животном и машине». Различные существующие в настоящее время определения кибернетики отражают разные взгляды на ее содержание как науки о деятельности сложных, в том числе и биологических систем. Так, Н. Винер (1948) и А. И. Берг (1964) на первый план выдвигают процессы целенаправленного управления, А. Н. Колмогоров (1958) и В. Н. Глушков (1964) — процессы передачи, хранения и переработки информации, У. Эшби (1959) и С. Бир (1963) — самоорганизацию сложных систем и теорию их механизмов.

Место биологической кибернетики среди других разделов кибернетики. Уже по названию книги Н. Винера («...в животном и машине»), так же как по распределению ее материала (4 главы из 8 посвящены работе нервной системы), мож-

но судить о том, какое значение имеет познание биологических регуляций для теоретической кибернетики, являющейся основой развития других практически важных ее областей, как, например, *технической и экономической кибернетики*.

Большое значение за последнее время приобретают разделы кибернетики, связанные с *бионикой* — пограничной областью знания, имеющей целью использовать свойства биологических систем для решения технических проблем. Так, закономерности биологического саморегулирования послужили моделью оптимизации деятельности промышленного предприятия (С. Бир, 1963), бионическое изучение органов чувств животных привело к разработке новых типов регуляторов в технике, например, для стабилизации полетов, опознания предметов, сверхчувствительного химического анализа и т. д., а информационно-управляющая деятельность мозга является образцом для создания аналогичных систем управления поведением роботов (А. И. Берг, 1965). С достижениями и проблемами бионики можно ознакомиться по сборникам «Бионика» (1965), «Проблемы бионики» (1967) и книге И. Б. Литенецкого (1968). Однако лозунг бионики «живые прототипы — ключ к новой технике» нельзя считать универсальным. Научно-технический прогресс идет по своим путям, отличным от путей биологической эволюции, и инженеры могут находить «ключи» к новой технике, более эффективные, чем нашла природа, в силу ограничений, связанных с особенностями «живого материала». Наглядным примером может служить колесо, которое природа не могла «сделать» из-за необходимости сохранять трофическую непрерывность живого организма. Поэтому в каждом случае бионическое решение необходимо сравнивать по всем показателям (конструкции, эксплуатации, экономичности и т. д.) с существующим или перспективным техническим.

Как самостоятельная отрасль кибернетики *биологическая кибернетика* занимает особое место в ряду биологических наук, так как она дополняет классические методы изучения явлений жизни новыми подходами, которые могут глубже раскрыть и точнее выразить закономерности их сложного течения. В настоящее время, пожалуй, нет ни одной области изучения живых существ, в которой не было бы достигнуто новых успехов с использованием кибернетических методов. Весь этот материал и составляет содержание биологической кибернетики. В нее входит широкий круг проблем общей биологии, эволюционной теории, генетики, эмбриологии, анатомии, физиологии, биохимии, экологии вирусов, микроорганизмов, растений, животных и человека, а также проблемы других биологических дисциплин, освещаемые с позиций кибернетического подхода.

Некоторые направления биокибернетических исследований получили большое развитие и приобрели уже сейчас самостоятельное значение. Так, закономерности саморегулирования физиологических функций в норме составляют направление *физиологической кибернетики*. К ней относится концепция функциональной системы П. К. Анохина, изложение которой можно найти в его монографии «Биология и нейрофизиология условного рефлекса» (1968).

Изучение деятельности нервной системы как наиболее совершенного аппарата управления и связи определилось как область *нейрокибернетики*. Краткое изложение ее основ было дано в книге С. Н. Брайнеса, А. В. Напалкова и В. Б. Свечинского «Нейрокибернетика» (1962).

Регуляция функций органов, систем и организма человека в плане поддержания гомеостаза при экстремальных условиях и в патологии составило основу обширной области исследований — *медицинской кибернетики*. О направлении исследований в этой области дает представление книга В. В. Парина и Р. М. Баевского «Введение в медицинскую кибернетику» (1966).

Предмет биологической кибернетики. Кибернетическое изучение живого раскрывает как общие законы адаптивного функционирования сложных систем, так и частные свойства приспособительного саморегулирования отдельных органов и организма в целом. Исходя из всего сказанного, можно в первом приближении определить, что *предмет биологической кибернетики состоит в изучении специфических для живых существ общих принципов и конкретных механизмов целесообразного саморегулирования и активного взаимодействия с окружающей средой*. Следует подчеркнуть, что при этом речь идет о разделе именно биологии, о более глубоком изучении явлений жизни, о вскрытии новых ее закономерностей средствами кибернетического анализа, а не об иллюстрации общих законов кибернетики на примерах деятельности живых существ. Поэтому, строго говоря, было бы правильнее определить эту область знания как кибернетическую биологию, которая также относилась бы к биологическим примерам кибернетики, как молекулярная биология относится к биологической химии.

Кибернетические подходы к изучению явлений жизни в отличие от подходов частных биологических дисциплин основываются, как уже было сказано, на изучении процессов организации сложных систем, обработки информации и целенаправленного управления. Подчеркивая эти особенности, можно определить, что *биологическая кибернетика изучает явления жизни преимущественно с точки зрения происходящих в живых существах: 1) самоорганизации систем, 2) информационных процессов и 3) процессов управления*.

Методы биологической кибернетики. Перечисленные выше кибернетические подходы к явлениям жизни предусматривают применение новых методов их изучения, отличных от методов, которыми пользуются классические биологические науки. Общим для этих новых методов является *моделирование механизмов саморегуляции и действия обратных связей на основе точного количественного учета и математической формализации, допускающей эффективное использование современной вычислительной техники*. В зависимости от конкретных задач исследования биологическая кибернетика использует частные методы: 1) теории информации, 2) математической логики, 3) теории конечных и бесконечных автоматов, 4) теории алгоритмов, 5) теории регулирования и управления, 6) вариационной статистики, 7) теории вероятностей, 8) тео-

рии массового обслуживания, 9) теории синтеза информационных систем.

Уровни кибернетического изучения жизни. Тысячелетняя эволюция живых существ привела к чрезвычайному их усложнению и многоуровневой иерархической организации из множества включенных друг в друга систем и подсистем. Каждому уровню свойственны свои специфические закономерности информационных процессов, системной организации и процессов управления. Можно выделить следующие основные уровни рассмотрения явлений жизни, которые составляют содержание биологической кибернетики, опирающейся на базу соответствующих дисциплин.

1. *Субклеточный уровень* (на базе биохимии и биофизики).
2. *Клеточный уровень* (на базе цитологии и физиологии клетки).
3. *Тканевый уровень* (на базе эмбриологии, гистологии и гистофизиологии).
4. *Уровень органов и систем* (на базе нормальной и патологической физиологии растений и животных).
5. *Организм как целое* (на базе физиологии высшей нервной деятельности и экологической физиологии).
6. *Видовой уровень* (на базе эволюционной и экологической физиологии, зоологии и ботаники).
7. *Биосферный уровень* (на базе биогеоценологии, общей биологии и социологии).

Эти уровни рассмотрения явлений жизни, естественно, образуют основные разделы биологической кибернетики и должны были бы определить перечень глав данного учебного пособия.

Однако далеко не по всем из перечисленных уровней накоплено достаточно фактов, чтобы на основании их обобщения можно было составить ясное и полное представление о характерных для данного уровня закономерностях течения процессов управления, системной организации и обработки информации. Поэтому, например, субклеточный и клеточный уровни, так же как тканевый с органным и видовой с биосферным, объединены в общих главах. С другой стороны, о механизмах управления и связи в целостном организме уже имеется настолько значительный материал, что он заслуживают быть выделенным в отдельные главы.

Глава первая

Некоторые основные понятия кибернетики

Биологическая кибернетика как ветвь кибернетики, естественно, пользуется ее формализованными понятиями, специфическими методами исследования и оценивает их результаты в свете соответствующих кибернетических представлений о структуре и функциях изучаемых явлений жизни. Поэтому, учитывая отсутствие учебника кибернетики для биологов, следует, прежде чем приступить к систематическому изложению курса биоклибернетики, определить предмет кибернетики в целом и дать краткий обзор основных ее понятий, особенно тех, которыми придется пользоваться в дальнейшем изложении.

Что изучает кибернетика? Самоорганизацию сложных систем, процессы передачи, хранения и переработки информации, а в результате — целенаправленное управление. Нетрудно заметить, что все это явления особенно характерные для категории деятельности живых существ. Именно эти свойства обеспечивают их существование и гибкое приспособление к меняющимся условиям путем адаптивного поведения, целесообразного саморегулирования. Растение, теряющее влагу под палящими лучами солнца, восполняет потери, усиленно всасывая ее корневой системой из почвы. Если человек споткнулся и упал, то он сейчас же поднимется на ноги. Но встречается ли мы способность к целесообразному саморегулированию и адаптивному поведению в неживой природе? Солнце бесследно высушит лужи после дождя, упавший камень остается лежать на месте. Примеры, конечно, утрированные, но они отражают принципиальные различия свойств, вытекающие из природы разных форм движения материи. Справедливо было сказано, что если собрать вместе сколько угодно стекла, металла и пластмасс, то предоставленные самим себе они никогда не организуются в электронно-вычислительную машину.

Как же появилась вычислительная машина, автомат, робот? Отнюдь не из свойств неживой природы, а путем воспроизведения свойств живого средствами техники. Так же, как портрет, нарисованный мертвыми красками, воспроизводит улыбку живого человека.

Хотя кибернетика возникла и развивается в основном как математическая дисциплина, формализующая количественные отношения в явлениях разной природы, и решает в первую очередь задачи

техники, но оперирует она понятиями и имеет дело с принципами, составляющими особенности и достижения живого. Недаром кибернетическая техника освоила термины «память», «принятие решения», «опознавание образа», «обучение» и т. д. Поэтому, обобщая все изложенное, можно заключить, что *кибернетика изучает общие закономерности процессов целесообразного саморегулирования, возникшего с появлением жизни; и ставит задачи создания технических систем, способных к приспособительной самоорганизации, адекватной переработке информации и оптимальному управлению на всех уровнях человеческой деятельности, от простых производственных операций до сложных процессов социального развития.*

Как уже отмечалось во введении, разные взгляды на сущность кибернетического подхода к деятельности сложных систем выдвигают на первый план разные аспекты их изучения в свете основных понятий, характеризующих кибернетические системы. Это понятия *организации, информации и управления.*

Организация систем

Организация, как универсальная характеристика процессов и явлений природы, представляет собой одно из фундаментальных понятий, общее для разных наук. Однако современная степень специализации знаний затрудняет сотрудничество даже между представителями смежных дисциплин. На юбилейном заседании Королевского общества естествоиспытателей в Англии его президент лорд Хиншелвуд (1962) начал свою речь словами: «Многие члены Королевского общества с грустью вспоминают то время, когда в этом зале мы все понимали друг друга». Вместе с тем для современной науки характерна и противоположная тенденция возникновения новых синтетических направлений научной мысли, которые обобщают знания, составляющие содержание совершенно разных, подчас далеких друг от друга дисциплин. Эта тенденция заставляет вспомнить слова Клода Бернара (1872): «Я убежден, что придет время, когда физиолог, поэт и философ будут говорить на одном языке и будут понимать друг друга». На роль одного из таких направлений научной мысли, которое может решать проблему организации, претендует недавно возникшая и энергично развивающаяся общая теория систем.

Общая теория систем

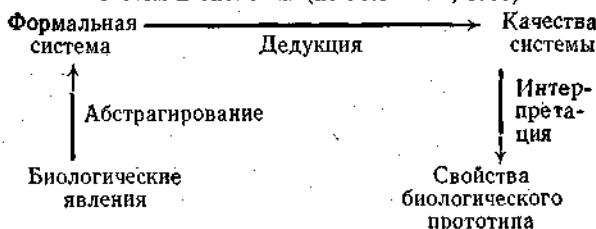
Более 50 лет тому назад А. А. Богданов (1922) под названием «Тектология» опубликовал книгу, в которой пытался дать общую теорию иерархической структуры систем природы. Однако преимущественно аналитическое направление науки того времени не было благоприятным для восприятия и дальнейшего развития этой идеи. Лишь в недавнее время накопление знаний о взаимосвязи природных явлений, которое привело к возникновению таких междисциплинарных направлений научной мысли, как кибернетика,

потребовало синтетического подхода к их изучению. Ярким проявлением такой потребности было формирование и бурное развитие так называемой общей теории систем, которую разрабатывали Л. Берталанффи (1951, 1962), У. Эшби (1966) и др.

Возникновение общей теории систем отражало стремление создать единый подход к разнообразным явлениям природы и общества, который позволил бы глубже понять фундаментальные законы, общие для естественных и гуманитарных наук. Однако в настоящем своем виде она пока не оправдала возлагаемых на нее надежд. Многие дискуссионные проблемы теории систем изложены в материалах симпозиумов Кейсовского технологического института (США, Кливленд), проведенных на темы: «Системы: изучение и построение» (1961), «Взгляды на общую теорию систем» (1964) и «Теория систем и биология» (1968). Наиболее интересные материалы этих симпозиумов переведены и опубликованы в сборнике «Исследования по общей теории систем» (1969). Проблемы системного подхода обсуждались на совещании, организованном Институтом истории естествознания АН СССР, материалы которого опубликованы в сборнике «Системные исследования» (1970).

Основной недостаток общей теории систем в современном ее состоянии состоит в чрезмерной абстрактности, выражающей не столько обобщенные закономерности организации реальных природных процессов, сколько правила построения абстрактных моделей. Эта оценка вытекает уже из установки одного из ее авторов, что «общую теорию систем можно рассматривать как теорию абстрактных моделей» (М. Месарович, 1964). Такое абстрагирование может и не охватывать всю сложность разнообразия реальных явлений, особенно живой природы. Например, в приводимой ниже схеме порядка операций системного анализа свойств биологического объекта решающий этап состоит в дедуктивном выведении этих свойств из абстрактной модели.

Схема операций при использовании абстрактной теории систем в биологии (по Mesarović, 1968)



Однако, как известно, дедукция далеко не всегда дает однозначные результаты, а выбор одного из них при отсутствии объективных критериев может привести к расхождениям с действительностью. Недостатки общей теории систем в значительной мере связаны с ее эмпирическим характером и с непоследовательностью методологических предпосылок.

Определение системы

Несмотря на многие критические замечания и возражения, которые встречает общая теория систем, системный подход как метод изучения взаимообусловленности частей и целого получает все более широкое признание и применение в самых различных областях естествознания. Поэтому большое внимание, особенно за последнее время, уделяется определению самого понятия — система.

Обосновывая общую теорию систем, Л. Берталанффи (Bertalanffy, 1951, 1962) дал очень широкое определение системы как «любого множества элементов, любой материальной природы, которые находятся в определенных отношениях друг к другу». Еще более общее определение системы дает С. Бир (1963) как «все, состоящее из связанных друг с другом частей». Нетрудно заметить, что под такие определения попадают все явления природы. Так как природа едина и непрерывна, то мы можем рассматривать как системы и всю мыслимую Вселенную, и нашу Галактику, и биосферу Земли, и человеческое общество, и любое живое существо, и каждый его орган, отдельную клетку, субклеточные структуры, и физико-химические механизмы, на основе которых возникает жизнь. Математическое определение системы, по М. Месаровичу (1968), может представлять «некоторое отношение, определенное на декартовском произведении некоторого свойства множеств объектов».

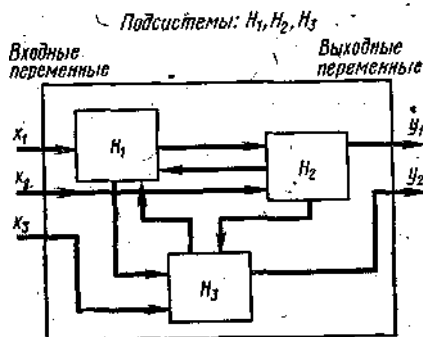
Более конкретное определение системы, соответствующее задачам биологической кибернетики, дает Дж. Милсум (1968), который связывает это понятие с реализацией определенной функции, для выполнения которой она приспособлена. Еще более конкретизируется понятие — система — в концепции функциональной системы П. К. Анохина (1968), который исходит не из бесцельного «взаимодействия», а из целенаправленного «взаимосодействия» компонентов данной системы, организуемой результатом ее деятельности. Различные определения системы обсуждались на совещании Института истории естествознания АН СССР, участники которого приняли, что совокупность элементов следует считать системой, если: 1) заданы связи, существующие между этими элементами, 2) каждый элемент внутри системы является неделимым, 3) с миром вне системы система взаимодействует как целое, 4) при эволюции во времени совокупность будет считаться одной системой, если между ее элементами можно провести однозначное соответствие (Л. А. Блюменфельд, 1970).

С учетом всех изложенных соображений можно в самом широком смысле определить, что система — это совокупность взаимодействующих между собой относительно элементарных структур или процессов, объединенных в целое выполнением некоторой общей функции, несводимой к функциям ее компонентов. Признаки системы: она 1) взаимодействует со средой и другими системами как единое целое, 2) состоит из иерархии подсистем более низких уров-

ней, 3) является подсистемой для систем более высокого порядка, 4) сохраняет общую структуру взаимодействия элементов при изменениях внешних условий и внутреннего состояния.

Основные характеристики системы

Общим для всех систем является наличие определенных входных переменных, которые преобразуются в ней в соответствии с ее функциями в выходные переменные (см. схему). Это преобразование система осуществляет последовательными и параллельными операциями во многих своих частях — подсистемах, которые взаимодействуют между собой по каналам связи.



Система и ее символическое представление (по Дж. Милсуму, 1968)

Наиболее общая характеристика любой системы состоит в описании всей совокупности значений величин, определяющих ее поведение. Такое описание может иметь форму таблицы, семейства графиков или пространства состояний системы. Последняя форма наиболее удобна для адекватного представления сложных систем с их многочисленными взаимными влияниями и обуславливающими факторами, которые образуют координаты системы и являются независимыми переменными, определяющими ее состояния и их изменения. При этом абстрактность многомерного пространства не препятствует их количественным оценкам на основе геометрии Евклида. Например, на рис. 1, А показано изменение системы в трехмерном пространстве ее состояний от точки a к точке b . Это изменение можно выразить проекциями отрезка ab на три оси координат и точно измерить величинами $X_a - X_b$, $Y_a - Y_b$ и $Z_a - Z_b$. При наличии большого числа действующих факторов пространство состояний системы становится n -мерным, где n задается количеством независимых переменных и определяет число координат. В пространстве состояний системы количество независимых переменных является числом степеней ее свободы.

Существенной характеристикой системы является степень ее организованности. Организованность или упорядоченность системы

определяется степень ее отклонения от максимально неупорядоченного состояния системы молекул, находящейся в термодинамическом равновесии. Такое определение дает возможность ввести количественные оценки уровня организации, используя показатели энтропии по формуле К. Шеннона (Shannon, 1948):

$$R = 1 - \frac{H}{H_m}$$

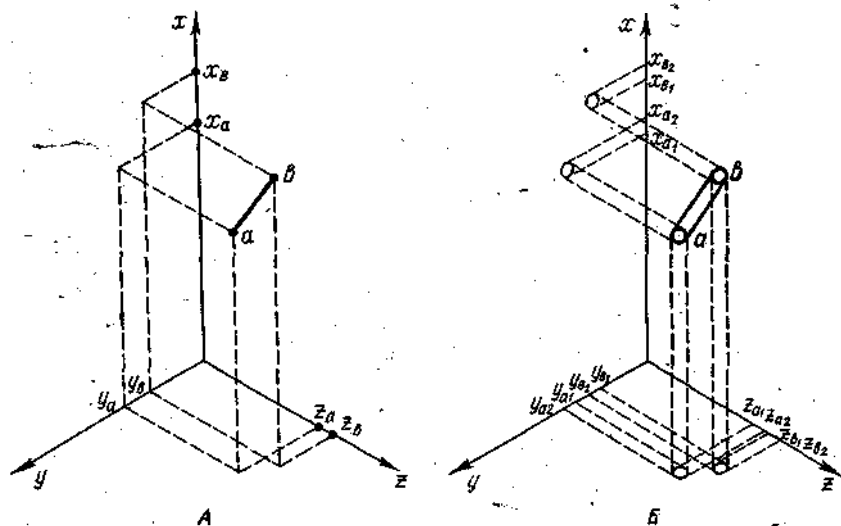


Рис. 1. Представление в пространстве состояний изменения детерминированной (А) и вероятностной (Б) систем

где H — энтропия данной системы, H_m — энтропия системы молекул при термодинамическом равновесии, а значения R могут колебаться от 0 для совершенно неорганизованной системы до 1 для предельно высокоорганизованной.

Высота организации системы обеспечивается главным образом степенью разнообразия ее элементов и связей между ними, а также их множественностью, т. е. достаточной структурной и функциональной сложностью системы. Как следует из приведенной формулы, переход к более высокому уровню организации системы означает уменьшение ее энтропии, т. е. накопление неэнтропии. Отсюда необходимость притока энергии извне, для того чтобы повысить организованность системы. Наиболее высокоорганизованные в этом отношении системы, какими являются биологические, включают в себя взаимосвязанные циклы эндо- и экзотермических процессов, которые обеспечивают поступление энергии в систему для дальнейшего повышения ее организации. Такие самоорганизующиеся системы накапливают неэнтропию системы за счет углубления

энтропии в окружающей среде. Самоорганизация тесно связана со свойствами самообучения системы (А. Г. Ивахненко, 1963).

Одна из кардинальных проблем системного подхода состоит в выборе критериев для классификации систем. От этого зависит, в частности, формулирование принципов выделения живых систем по их особым свойствам и определение их места среди других систем природы. Такими объективными критериями, естественно, должны быть основные характеристики систем, позволяющие объединять их в соответствующие классы. С. Бир (1963) предложил характеризовать системы прежде всего по двум основным показателям: сложности структуры и степени определенности функционирования. По сложности структуры он разделил все системы на три класса: 1) простые динамические, 2) сложные, поддающиеся описанию, 3) очень сложные. По степени определенности функционирования системы были разделены на две категории: 1) детерминированные, 2) вероятностные.

Способы и уровни организации системы

Системы различаются по своей сложности, степени детерминированности и уровню организации.

Простота системы характеризуется прежде всего малым количеством в ней элементов. С этой точки зрения система вращения планет вокруг солнца весьма проста. Также проста, например, кинематическая система машины, состоящей из небольшого числа деталей, или система из нервной клетки и двух синапсов: возбуждающего и тормозящего. *Сложность системы создается возрастанием количества элементов, разветвленностью структуры и разнообразием внутренних связей.* Если включить в понятие солнечной системы все спутники планет и астероиды, то получится довольно сложная система, которая, тем не менее, поддается описанию во всех своих деталях. Так же сложны автоматическая поточная линия или полисинаптическая рефлекторная дуга, еще допускающие свое поэлементное описание. Однако при дальнейшем усложнении системы достигают такой степени сложности, что поэлементное их описание становится невозможным. Так, например, будет выглядеть солнечная система, если бы планеты распались на бесчисленное множество молекул, взаимодействующих по законам термодинамики. При такой их численности уже нельзя описать поведение системы через поведение всех ее элементов, так же как и предсказать поведение каждого элемента. Среди технических систем, конечно, не найти пример системы, которую нельзя описать на языке поведения ее деталей, так как такое описание — необходимое предварительное условие конструкции. Однако бесконечное разнообразие живых систем и в первую очередь нервная система высокоорганизованных животных и человека относятся к категории очень сложных, т. е. недоступных для поэлементного описания.

Деление системы на детерминированные и вероятностные широко принято в кибернетике и технике. *Под детерминированными систе-*

мами подразумевают такие, в которых элементы однозначно взаимодействуют точно определенным образом. Поведение такой системы можно с полной уверенностью предсказать в любой момент. Например, если столкнуть палкой камень с определенной высоты, то он в точно предсказуемое время упадет на землю. В отличие от детерминированных вероятностными называют системы, в которых элементы находятся под влиянием столь большого числа воздействий, что взаимодействие всех элементов не может быть точно описано и становится в каком-то отношении и до какой-то степени неопределенным. Поведение такой системы бывает трудно предсказать с достаточной точностью. Например, если толкнуть не камень, а собаку, то результат может быть самый неожиданный — от бегства до нападения.

Если изображать поведение систем в пространстве их состояний, то в отличие от рассмотренной выше однозначно детерминированной системы, изменение которой можно изобразить как траекторию фиксированной длины с определенным вектором (см. рис. 1, А), изменения вероятностной системы будут выглядеть как расплывчатое многовекторное поле (см. рис. 1, Б). Однако следует иметь в виду, что реальные системы, в частности живые, могут быть вероятностными в разной степени. Соответственно и их представление в пространстве состояний будет иметь различный характер.

По поводу деления систем на детерминированные и вероятностные следует заметить, что вероятностность не должна противопоставляться детерминированности в смысле причинности. Все явления природы имеют свои причины, т. е. детерминированы, и правильно говорить не о детерминированных и вероятностных, а об однозначно и многозначно детерминированных системах.

Уже из самого определения системы, с одной стороны, как подсистемы для более высокого уровня, а с другой стороны, как объединения подсистем более низкого уровня следует, что ее организация всегда имеет нерархический характер. Иерархия компонентов системы образует сложную совокупность «вертикальных» и «горизонтальных» связей (см. схему).

Следует различать виды иерархий и их «расщепления» на ранговые порядки систем, например неорганической и органической природы, их направления в сторону бесконечности частей или в сторону бесконечности целостностей (М. И. Сетров, 1971). Иерархии могут формироваться из структурно соподчиненных образований, образуя пространственно разграниченные уровни или путем возникновения одних целостных образований из других, образуя генетические уровни. Между соответствующими уровнями этих иерархий могут возникать взаимосвязи, как, например, между клеткой — элементом ткани и клеткой — одноклеточным организмом. Пространственная иерархия материальных систем усложняется по мере углубления знаний о мире микрочастиц и расширения сведений о Вселенной. Однако ранговые порядки уровней микро- и макросистем, как показано на схеме, могут «замыкаться», например, на уровне молекул или элементарных частиц.

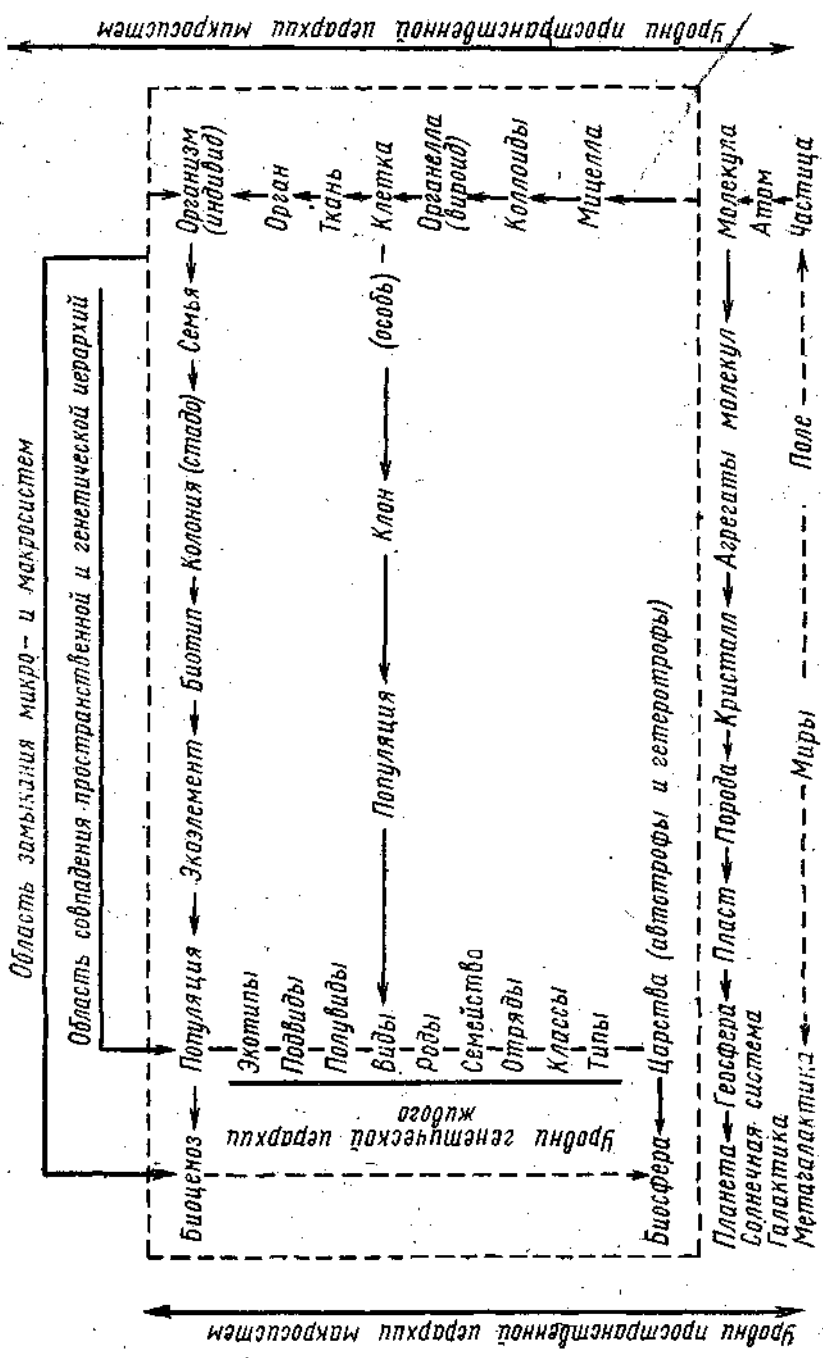


Схема взаимосвязей иерархической организации систем природы (по М. И. Сетрову, 1971)

Классификация систем

Сочетание трех категорий сложности структуры с двумя категориями определенности функционирования дает следующие шесть классов систем: 1) простые детерминированные, 2) простые вероятностные, 3) сложные детерминированные, 4) сложные вероятностные, 5) очень сложные детерминированные, 6) очень сложные вероятностные. Примеры таких систем представлены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Примеры систем разных категорий по классификации С. Бира (1963)

Система	Простые	Сложные	Очень сложные
Детерминированные	Оконная задвижка, проект механических мастерских	Цифровая электронная вычислительная машина, автоматизация	Нет
Вероятностные	Подбрасывание монеты, движение медузы, статистический контроль качества продукции	Хранение запасов, условные рефлексы, прибыль промышленного предприятия	Экономика, мозг, фирма

Приведенная классификация имеет весьма условный характер. Прежде всего ее критерии сложности покоятся не на рациональных количественных, а на интуитивных качественных основаниях. При какой численности элементов и связей между ними система перестает быть простой и становится сложной? На этот вопрос классификация не дает ответа. Решение такого вопроса затрудняется и отсутствием оценки вида структуры. Ведь при одной и той же численности элементов системы могут иметь структуры разной связности, т. е. с разной степенью влияния изменений одного элемента на другие. Например, система, состоящая всего из 10 элементов, но обладающая такой высокой связностью, что каждый элемент оказывает влияние на любую из 90 межэлементарных связей, может находиться в 2^{90} различных состояниях. Это число близко к количеству атомов во всей видимой Вселенной (10^{73}), и способность к такому фантастическому разнообразию состояний системы плохо вяжется с ее определением как простой.

Еще большие трудности возникают при разграничении больших и очень больших систем. Возможности математического описания непрерывно расширяются с прогрессом вычислительной техники, описываются все более сложные системы, и границей может быть лишь теоретический предел быстродействия материальной вычислительной машины, который составляет, если представить числа в различных состояниях атомов, 10^{17} двоичных разрядов на грамм ее массы. Наконец, приведенные выше определения исходят из

идеальных свойств абстрактных систем и могут коренным образом меняться в действительности. Например, игра на бильярде полностью укладывается в рамки простой детерминированной системы с точным предсказанием траектории и движения шаров, но реальные условия неровной поверхности стола, деформации шаров, ошибки игроков делают ее результат весьма вероятностным.

Особенности организации больших систем

Если рассмотреть приведенные в табл. 1 примеры с точки зрения их принадлежности к системам кибернетического класса, то ясно, что создание оконной задвижки и описание ее деятельности не требует никакой кибернетики. Простые детерминированные системы не относятся к классу кибернетических, так как они не располагают достаточно высоким уровнем организации, чтобы на основе информационных процессов осуществлять целенаправленное управление. Такой уровень организации достигается лишь в сложных и очень сложных системах с достаточно разветвленной структурой и разнообразием внутренних связей.

Особое значение имеет кибернетическое изучение очень сложных вероятностных систем, в которых практически невозможно учесть все множество действующих факторов, обилие внутренних взаимосвязей между отдельными ее компонентами и внешних с другими системами, а также изменчивость поведения многочисленных подсистем и бесчисленных элементов, образующих эти подсистемы. Рассмотрение их особенностей, требующих специальных приемов исследования, получило название теории больших систем. В самой общей форме можно определить, что *большая система представляет собой совокупность сложных и очень сложных, большей частью вероятностных систем, выступающих в роли подсистем при выполнении общей целевой функции.* Примером большой системы в технике может служить энергосистема, которая складывается из группы тепловых и гидроэлектрических станций, линий электропередачи, трансформаторных подстанций, устройств релейной защиты, контроля и диспетчерского распределения, а также сложной организации потребителей. Примером большой системы в естественной природе может служить биоценоз — сложившееся во взаимном приспособлении сообщество живых существ, состоящее из растительных и животных организмов различных видов. В сфере народного хозяйства примером большой системы может быть крупная фирма, включающая в себя кусты производственных предприятий, транспортные средства, сеть торговых учреждений и т. д., или экономический район с его комплексом промышленного и сельскохозяйственного производства, источниками сырья, людскими ресурсами и другими факторами, определяющими его развитие.

Кибернетические подходы к изучению организации вообще и организации больших систем в частности могут быть разными в зависимости от использования моделей или технических средств кибернетики и рассмотрение преимущественно структурной или функ-

циональной стороны организации. Как показывает рис. 2, здесь возможны четыре основных пути применения кибернетики для анализа и синтеза организации систем.

Первый путь — это использование моделей для нахождения оптимальной структурной организации системы, предназначенной для выполнения определенных функций. Например, путем моделирования находят наиболее выгодное размещение сети торговых точек в городе с учетом распределения плотности населения, спроса

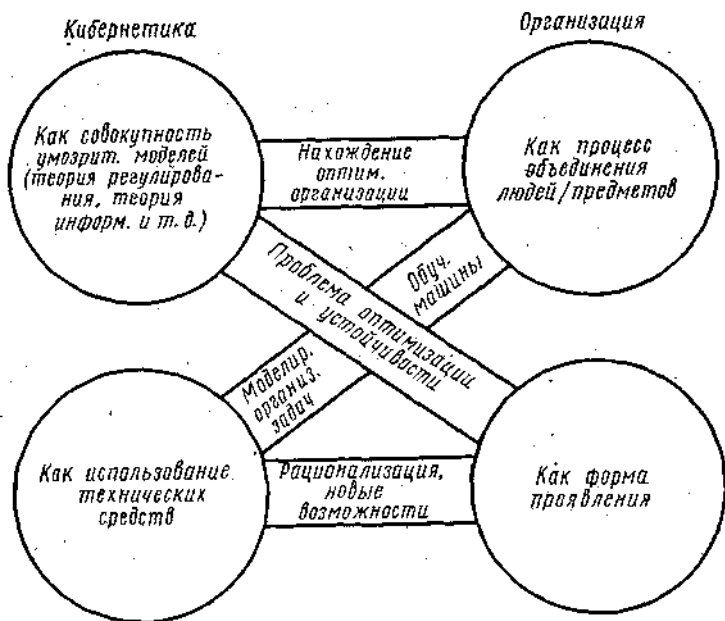


Рис. 2. Четыре вида связи между кибернетикой и организацией (по К. Штейнбух, 1967)

на товары определенного ассортимента, наличия путей сообщения со складами и производственными предприятиями и т. д. Второй путь — применение кибернетических моделей для установления наиболее эффективных способов деятельности системы, т. е. оптимизации ее функциональной организации. Решение таких задач, например, лежит в основе выбора оптимальных режимов и рационального планирования хода различных производственных процессов. Третий путь определяется использованием технических средств кибернетики для создания систем, обладающих наиболее совершенной структурной организацией. Так, с помощью электронно-вычислительных машин выполняются разнообразные работы по проектированию сложных систем различного назначения. Четвертый путь кибернетического подхода к проблеме организации связан с широким применением кибернетических устройств как функциональных блоков, повышающих быстроту, точность и экономичность

работы разнообразных систем — от библиографического справочника до организации противоракетной обороны.

Как видно из приведенных примеров, большие системы всегда оказываются связанными с живой организацией. В естественных природных условиях они возникают как чрезвычайно разветвленные многоуровневые биологические системы. Человеческое общество, само являясь очень большой системой, создает множество «смешанных» больших систем, где люди, орудия труда и природные ресурсы организуются в процессах производства и потребления.

Информационные процессы

Уже в самом понятии об организации системы заключено необходимое условие определенного согласования состояний и деятельности ее подсистем и составляющих их элементов. Это согласование достигается передачей сообщений по внутрисистемным связям, а для поддержания высокого уровня организованности, особенно в больших системах, необходимо постоянное общение с окружающим миром. Еще более необходима непрерывная передача сообщений по внутрисистемным и межсистемным связям для формирования и выдачи командных сигналов при осуществлении актов управления. Информационные процессы неотъемлемы от организации кибернетических систем и управления ими. Поэтому организация, информация и управление составляют триединую сущность кибернетики.

Понятие информации

В житейском смысле этого слова под информацией понимают передачу сообщения о фактах, предметах, событиях, их свойствах, значении, отношении к другим событиям в прошлом, настоящем и будущем. Мы получаем информацию, читая газету, услышав телефонный звонок, чувствуя жажду. Газета несет сообщения о событиях, произошедших в мире, телефонный звонок сообщает о том, что кто-то желает с вами говорить, чувство жажды — это сообщение о том, что водно-солевой баланс организма отклонился от равновесного состояния. Каждое сообщение имеет свой смысл и является сигналом к соответствующим действиям.

Информационное сообщение приобретает свой смысл сигнала к действию, лишь когда оно принято получателем. Если газета осталась непрочитанной и информация не дошла до читателя, он не сделает для себя никаких выводов из того, что в ней было напечатано. Отсюда нередко делают вывод, что информация — понятие субъективное. Этот взгляд получил выражение в известном полемическом вопросе: «пахнет ли роза, когда ее не нюхают?»

В подтверждение такого взгляда на информационные процессы приводят определение Н. Винера (1958): «Информация — это обозначение содержания (сигналов), полученного из внешнего мира в процессе нашего приспособления к нему и приспособливания к нему»

наших чувств». Однако информация как сообщение, приводящее к определенным действиям, не обязательно должна проходить через наше сознание. Ведь все непрерывно происходящее регулирование деятельности внутренних органов, — кровообращения, пищеварения, обмена веществ и т. п. происходит на основе информации, передающейся на бессознательном уровне. Известны также субсенсорные условные реакции, которые вырабатываются на сигналы, не доходящие до уровня сознания; и на основе этой информации человек может совершать определенные действия. Наконец, все разнообразие сложнейшего приспособительного поведения животных вплоть до самых примитивных строится на основе информации, которую они получают от окружающего мира. Поэтому нет оснований считать информацию чисто субъективным феноменом, связанным со свойствами психики человека.

Вместе с тем встречается и другая крайность при рассмотрении понятия информации как объективного явления. Она состоит в распространении этого понятия на все формы процесса отражения внешних воздействий любой материальной системой, в том числе неживой природы. Конечно, всякая информация — это отражение событий материального мира, но каждое ли его отражение представляет собой информацию? Вряд ли будет убедительным утверждение, что вершина горы, на которую упал луч восходящего солнца, получила информацию о наступлении дня.

По-видимому, понятие об информации как форме деятельности системы кибернетической, т. е. достаточно сложно организованной, должно быть связано с особенностями этой системы, которые отличают ее от всех других. Такая специфическая особенность заключается прежде всего в процессах целесообразного управления. Информация в кибернетике потому и привлекает такое внимание, что на ней основывается принятие решений и формирование управляющих программ. На уровне самоорганизующихся систем их внутреннее состояние в значительной мере определяет эффекты информационных процессов.

«Анализ информационного процесса, взятого в его полном объеме, должен вестись с непрерывным учетом активности самоорганизующейся системы, ее целевой направленности» (Д. И. Дубровский, 1971). Поэтому хотя информационные процессы протекают как объективные явления, не зависящие от их адресата, но смысл и значение полученной информации могут быть субъективно различными для разных адресатов (Л. Бриллюэн, 1960). Простой иллюстрацией последнего служит разное восприятие шуточного портре-



Рис. 3. Рисунок с двояким смыслом (по Bartlett, 1961)

та, изображенного на рис. 3. В нем можно увидеть изображение или профиля беззубой старухи, или полуотвернувшейся молодой красавицы с бархоткой на шее.

Отсутствие единого мнения о том, что понимать под информацией в кибернетике, видимо, было причиной трудности развернутого общего определения этого понятия.

Однако в любом определении должны быть подчеркнуты такие свойства информационных процессов, как наличие источника и потребителя информации, ее сущности как отражения, не сводящегося к простому физическому взаимодействию двух объектов, и наличия для потребителя определенного смысла передаваемого сообщения, отличного от самого факта поступления сигналов, и т. д.

Сигналы

Информация передается при помощи сигналов, физическим носителем которых могут быть всевозможные виды энергии и вещества. Знаковая сущность сигнала позволяет ему, с одной стороны, отражать событие, о котором он несет информацию, а с другой стороны, отключиться от него, приобрести относительную независимость от породившего его события. Отделение сигнала от его источника и перенос сообщений носителями большой скорости и проникающей способности позволяет организовываться сложным системам из многочисленных часто удаленных друг от друга компонентов путем их взаимодействия без прямого соприкосновения.

Информационное значение сигнала не зависит от его энергии. Как правило, в качестве сигналов используются носители малой энергии, при помощи которых приводятся в действие мощные агрегаты. Например, легкое нажатие кнопки включает реле; замыкающее контакты силовой цепи мощного мотора, небольшое количество тепловой энергии включает сигнал пожарной тревоги и мощные спринклеры для тушения пожара, наконец, ничтожная энергия звукового сигнала в виде слова может вызвать бурную деятельность человека, к которому оно обращено. *Сигнал не передает энергию, а лишь направляет ее потоки в желаемое русло.*

Хотя сигналы могут иметь самую разную физическую природу, но чтобы быть носителями информации, они должны удовлетворять требованиям *изоморфизма*. Под изоморфизмом понимается взаимное соответствие физически разнородных явлений, позволяющее сохранять содержание передаваемого сообщения, несмотря на чередование его носителей. Например (рис. 4), при телефонном разговоре мысль, выраженная словом, передается точно определенными потоками нервных импульсов к голосовым мышцам, преобразуется в их сокращения, создает звуковой его образ, вызывает соответствующие колебания мембраны микрофона, превращается в колебания электрического тока, которые передаются на далекие расстояния и изменяют электромагнитное поле катушки телефонной трубки абонента, что приводит ее мембрану в движения, воспроизводящие

звуки слова, произнесенного за тысячи километров, а эти звуки превращаются в колебания барабанной перепонки, затем в движения косточек среднего уха, перепонки круглого и овального окна, волн давления лимфатической жидкости внутреннего уха, создающие вибрации основной мембраны, которые ведут к раздражению клеток кортиева органа и возникновению потоков импульсов, кото-

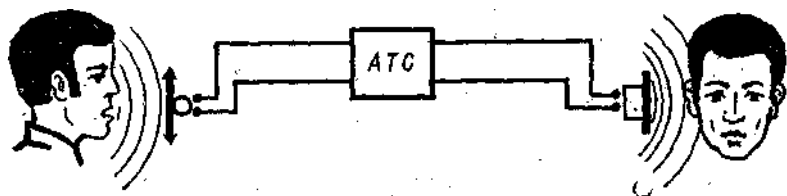


Рис. 4. Передача речевого сообщения последовательностью изоморфных носителей сигнала разной физической природы.

рые, достигая слуховые центры, воспроизведут сказанное собеседником слово и заключенную в нем информацию. И при всех этих многочисленных сменах физических носителей сигналов сохраняется их строгий изоморфизм, малейшее нарушение которого привело бы к искажениям передачи информации.

Искажения в передаче информации могут быть обусловлены не только нарушением изоморфизма при передаче сигнала из-за дефектов его носителя, но и внешними причинами, как вмешательство случайных посторонних сигналов. *Внешние и внутренние помехи при передаче сигналов обозначают как шум.*

В основу классификации сигналов могут быть положены разные критерии. Например, по значению передаваемой ими информации различают сигналы «осведомительные», несущие описание событий, и «исполнительные», которые являются командами к действиям. По временным характеристикам различают сигналы *дискретные* и *непрерывные*. Примером дискретных сигналов служит азбука Морзе, а непрерывных — музыкальная радиопередача. Непрерывный сигнал можно превратить в ряд дискретных путем

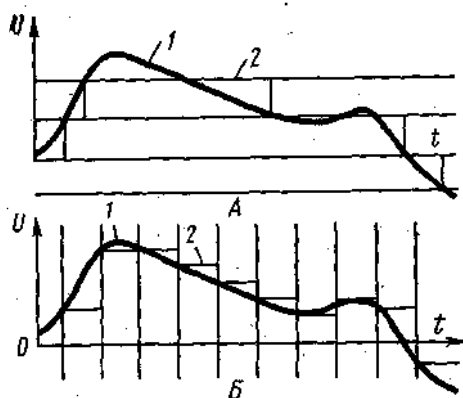


Рис. 5. Квантование непрерывного сигнала (по И. А. Полежаеву, 1958). А — квантование по уровню; Б — квантование по времени:

1 — непрерывный и 2 — квантованный сигнал.
 U — амплитуда, t — время

квантования, т. е. деления на части по тому или иному признаку, чаще всего по уровню или по времени (рис. 5). Чем более дробным будет квантование, тем более детально описывается сигнализируемое событие.

Кодирование

Подобно тому как слова образуются различными комбинациями ограниченного алфавита букв, так и сообщения состоят из комбинации элементарных сигналов данной физической природы, набор которых также называют алфавитом, а элементарный сигнал — буквой алфавита. Для того чтобы передать сообщение о каком-либо событии, следует описать его, пользуясь тем или иным алфавитом сигналов. Такое описание называется *кодированием*: его «перевод» на язык другого алфавита — *перекодированием*, а расшифровка его содержания получателем — *декодированием*.

Буквы алфавита отличаются друг от друга параметрами общего физического носителя, которое достигается его модуляцией. Так как наиболее распространенным носителем сигналов в технике являются посылки электрического тока, то его модуляция осуществляется путем изменения таких параметров, как сила, длительность, частота и порядок следования, фазные отношения, форма посылки и т. д. В случае непериодических посылок можно воспользоваться для кодирования сообщений любым статистическим параметром, который в силу стационарности случайного процесса был в достаточной мере стабильным. Число букв, из которых составляется сообщение, определяет *значность кода*. Если все сообщения имеют одинаковое число букв, то такой код называется *равномерным* (например, телеграфный пятизначный код Бодо), а если разное число знаков, то *неравномерным* (например, телеграфный 1—4-значный код Морзе). Для равномерного кода можно вычислить количество разных сообщений, которое он может отобразить как

$$N = m^n,$$

где m — число букв в алфавите, n — значность кода. Например, при передаче текста телеграфным пятизначным кодом Бодо при двухбуквенном алфавите (импульс тока и его отсутствие) $N = 2^5 = 32$, что достаточно для построения любого текста. Равномерный код имеет преимущество в различении сообщений как групп сигналов, кратных значности кода, в то время как в случае неравномерного кода необходимы дополнительные сигналы, разделяющие сообщения, выраженные разным числом знаков.

Для практического решения задачи кодирования конкретных сообщений необходимо, во-первых, выбрать носитель сигналов определенной физической природы и, во-вторых, выбрать код, по которому алфавит элементарных сигналов будет передавать информацию. Выполнение первого условия определяется сравнительно простым рядом факторов состояния средств техники связи, характера сообщений и расстоянием между отправителем и получателем. Так,

чтобы обменяться информацией о результатах обследования больного врачами разных специальностей и поставить правильный диагноз, они собираются на консилиум для многостороннего разговора, но чтобы широко информировать население страны о событиях международной и внутренней жизни используется радио и телевидение. Более сложной задачей является выбор кода, зависящий от ряда подчас противоречивых соображений, среди которых одной из наиболее общих характеристик является экономичность кода, определяемая в основном временем передачи данного объема сообщения.

Код тем более экономичен, чем меньше сигналов он использует для передачи сообщения, т. е. чем проще буква алфавита и чем меньше его значимость. Как наиболее экономичный, широким распространением пользуется двоичный код, состоящий из двухбуквенного алфавита. Таким кодом с разной значимостью пользуются в телеграфной связи. Однако при оценке экономичности кода необходимо учитывать его устойчивость к шуму, создающему помехи в процессе передачи информации.

Теория информации развивалась в значительной мере под влиянием задач борьбы с помехами и обеспечения надежной связи. *Надежность передачи информации определяется сохранением изоморфизма между отправленным и принятым сообщением.* Для повышения устойчивости к помехам используются специальными кодами, которые могут их корректировать. *Корректирующие коды способны обнаруживать с заданной точностью и исправлять ошибки, возникающие при передаче сообщений.* В основе всех корректирующих кодов лежит избыточность используемых сигналов или посылаемых сообщений. Этот избыток служит для обнаружения и исправления искажений, возникающих в результате помех. Добавленные при кодировании избыточные сигналы образуют отдельно от несущих основную информацию, самостоятельные сообщения о наличии и устранении ошибок (*разделимые коды*) или добавленные избыточные как и основные информативные сигналы перекодируются в новый смешанный алфавит (*неразделимые коды*), что требует дополнительной обратной перекодировки при декодировании.

Измерение количества информации

Из определения информации как передачи некоторых сведений следует, что измерить количество полученной информации можно было бы по приросту наших знаний об интересующем нас предмете. Подобный прирост можно оценить как минимальное обнаруживаемое изменение его состояния и тогда количество информации определяется операциями по выбору состояний, которые из всего возможного их множества сделаны предметом сообщения. Такой акт выбора, когда он сделан отправителем при составлении сообщения, устранит неопределенность, в которой находится получатель перед разными возможными состояниями интересующего его предмета.

Полученная определенность знания действительного состояния и составляет содержание информации.

Количественную оценку информационных операций выбора наглядно иллюстрирует следующий простой пример (К. Штейнбух, 1967). Как показано на рис. 6, имеется 4 возможных сообщения А, Б, В, Г, частота употребления которых, а следовательно, и вероятность появления неодинакова. А — появляется вдвое чаще, а В и Г вдвое реже, чем Б. Если пользоваться двухбуквенным алфавитом (двоичный код — нуль или единица), то для того чтобы выбрать сообщение А, достаточно сделать один выбор и передать его кодовое обозначение — нуль. Выбор сообщения Б требует двух операций, которые кодируются единицей и нулем. Наконец, при выборе сообщений В и Г приходится совершать три операции, кодовое обозначение которых будет для В — единица — единица — нуль, а для Г — единица — единица — единица. Число операций, необходимых для выбора сообщения передаваемого двоичным кодом, служит мерой количества заключенной в нем информации. Единица измерения — бит (от английского — binary digit — двоичное число) обозначает один выбор.



Рис. 6. Количественная оценка информационных операций при передаче сообщений с разной вероятностью их появления. И — исходное состояние; А — Г — сообщения; цифры на соединительных линиях — выбор в двоичном коде (0—1)

одинаковым использованием пяти дорожек перфораций, на каждой из которых работает двухбуквенный алфавит (лента пробита или нет), фиксируется в соответствии с приведенной выше формулой 32 сообщения, а выбор из них потребует пять операций, т. е. каждый такт работы телетайпа несет информацию 5 бит. Для сравнения можно привести изображение, составленное из черных или белых точек на квадратном растре со стороной в 10 точек, которое содержит 100 бит информации.

Такой расчет количества информации по выбору из общего числа возможных сообщений дает представление о ее максимальном значении, обозначаемом как информационная емкость системы. Она вычисляется по формуле (Хартли):

$$H_{\max} = \log_2 N,$$

где N — число состояний.

Поскольку для двух таких систем число возможных состояний составит N^2 , то их общая информационная способность будет $2 \log_2 N$, т. е. такая мера информации оказывается аддитивной.

Для того чтобы определить не максимально возможное, а действительно содержащееся в данном сообщении количество инфор-

мации, следует учесть фактор «новизны» получаемых сведений. Этот фактор может быть выражен вероятностью получения именно таких из других возможных сообщений. Так, при равновероятности любого из возможных сообщений получение одного из них устраняет самую большую неопределенность при данной ситуации ожидания и, следовательно, несет максимальную информацию. Если же вероятность всех сообщений кроме одного стремится к нулю, то его получение не вносит ничего нового и, следовательно, не несет никакой информации. *С учетом вероятностей сообщений среднее количество информации, содержащейся в данном сообщении, определяется по формуле К. Шеннона (Shannon, 1963):*

$$H = -k \sum_{i=1}^n P_i \log P_i,$$

где k — постоянная, определяющая единицу измерения; n — число возможных сообщений; P_i — вероятность того, что из общего числа возможных будет получено i -е сообщение. При основании логарифма 2 количество информации будет выражено в битах.

Определение количества информации с помощью исчисления вероятностей появления данного или иного сообщения совпадает с оценкой степени неопределенности физических процессов, которая выражается понятием *энтропии*. По аналогии с *термодинамической энтропией*, выражающей вероятность нахождения молекул идеального газа в некоторой ячейке фазового пространства, *информационная энтропия* выражает вероятность получения данного сообщения из некоторого их множества.

Параметры канала связи

Передача информации происходит с помощью устройств, которые обозначаются, как каналы связи. Почти всегда каналы связи состоят из ряда переменных по своей физической природе носителей сообщений, работающих разными кодами с различными алфавитами. Например, в телевизионной передаче сканирование электронным лучом изображения многократно перекодируется в блоках передатчика в модуляции несущих электромагнитных волн, затем в электрические токи приемника, в узоры свечения экрана кинескопа и, наконец, в возбуждение фоторецепторов глаза и потоки нервных импульсов в мозг, создающих зрительное ощущение. Канал связи характеризуется количеством информации, которое он может передать в единицу времени.

При оценке количества информации, передаваемой по каналу связи, необходимо учитывать присоединяющиеся в пути шумы, о которых уже была речь. За счет шумов количество сигналов на выходе канала становится больше, но эти сигналы не несут полезной информации и часть передаваемых сообщений искажается или теряется. Показателем «чистоты» канала связи служит *отношение полезного сигнала к шуму*. Когда это отношение становится меньше

единицы, т. е. шум превышает по величине сигнал, то прием сообщений практически невозможен, они тонут в хаосе помех (рис. 7). Для вычисления количества полезной информации в канале с шумом, т. е. при наличии двух источников сигналов « x » и « y », определяют кроме показателя энтропии полезной информации $H(x)$ также и показатель вероятности появления помехи во время прохождения полезного сигнала, т. е. условную энтропию $H(y/x)$. При



Рис. 7. Передача по линии связи электрокардиограммы больного в диагностический центр при разном уровне шумов. А — возможен полный анализ; Б — сигналы предсердного комплекса ниже уровня шума; В — отношение сигнала к шуму меньше единицы, анализ невозможен

различных множествах сообщений с различными распределениями вероятностей их появления и возникновения шумов разной природы складываются разные отношения $H(x)$ и $H(y/x)$. Их разность определяет возможную скорость передачи информации. Максимальное значение величины энтропии посланной информации за вычетом условной энтропии сигналов шума относительно полезных сигналов составляет пропускную способность канала связи:

$$C_t = \max [(H(x) - H(y/x))].$$

При использовании двоичного кода при основании логарифма 2 пропускная способность выразится в битах в секунду.

При сопоставлении пропускной способности канала связи и фактического количества информации, проходящего через него в единицу времени, обнаруживается, что канал обычно работает не на пределе своих возможностей, а с некоторой недогрузкой. Величина этой недогрузки определяется, с одной стороны, вариабельностью уровня шумов, а с другой — необходимостью сохранения резервов. Такая избыточность канала связи измеряется разностью между его пропускной способностью и фактическим количеством информации, проходящей по нему за единицу времени:

$$U = C - H.$$

Совершенствование каналов связи преследует прежде всего цель повышения их пропускной способности путем борьбы с помехами. Эта борьба ведется разными способами:

1. Физическое обеспечение помехоустойчивости канала связи соответствующими техническими условиями конструкции и характеристиками сигналов.

2. Суммирование сообщений, посылаемых по каналам с независимыми помехами или многократно по каналу с изменяющейся помехой. При этом накапливающийся сигнал выделяется из случайно взаимодействующих шумов.

3. Множественность случайно сменяющих друг друга путей передачи сигналов в канале связи. Однако для достижения достаточно высокой вероятности безошибочной передачи информации при наличии помех необходимо очень большое число линий в «пучке» связи.

4. Совмещение в канале связи функций кодирования и передачи информации. Такой «вычисляющий канал связи» представляет собой сеть сложных модулей, каждый из которых декодирует входной для него сигнал, вычисляет заданную функцию, кодирует результат и передает следующему модулю.

5. Наконец, весьма эффективным средством борьбы с помехами служат корректирующие коды (различимые и неразличимые, блочные и др.), которые были описаны выше в параграфе о кодировании.

Как показывает направление современных исследований в области теории связи, наиболее эффективные средства повышения скорости и надежности передачи информации связаны с использованием избыточности. Эти свойства канала связи в виде избыточности кода, сигналов, структуры и т. д. особенно ярко проявляются в деятельности нервной системы.

Целенаправленное управление

Управление тесно связано с информационными процессами. Так как акт управления осуществляется определенным воздействием на объект, то выбор этого воздействия среди множества возможных происходит на основе информации об их свойствах, а само воздействие обычно имеет характер пускового или задерживающего сигнала. Поэтому так же как понятие передачи информации приложимо лишь к деятельности достаточно высокоорганизованных систем, осуществляющих таким способом свои функции, так и понятие управления относится к выбору и применению воздействий, приводящих систему в деятельность, оптимизирующих и направляющих деятельность системы на достижение определенного результата. Для кибернетических, особенно таких самоорганизующихся систем, как живые организмы, определенный результат можно назвать целью деятельности, заданной извне или сложившейся из внутренних тенденций развития системы. Считая целесообразность одним из основных признаков любого управления, В. А. Трапезников

(1964) подчеркивает, что «управление не существовало до появления жизни, оно возникло вместе с зарождением жизни». Этому соответствует изложенный выше взгляд на кибернетику, как изучающую явления целесообразного саморегулирования, отражающие закономерности биологической формы движения материи.

Система управления складывается из объекта управления и управляющего устройства. Воздействие последнего осуществляется через исполнительные органы. При этом могут изменяться внешние или внутренние факторы деятельности объекта. Например, ускорить кипение воды в чайнике можно, или усиливая огонь в печке, или отливая часть воды. Закономерности процессов управления определяются свойствами объекта управления как динамической системы и особенностями принципа обратных связей, из которых складывается теория автоматического регулирования. В зависимости от способов и задач регулирования организуются системы оптимального и экстремального управления с использованием специальных методов управления в больших системах.

Динамические системы

Так как управление осуществляется путем воздействия на управляемые системы, то результат его во многом зависит от свойств системы реагировать на эти воздействия. Таким результатом будет изменение ее состояния, которое достигается не мгновенно, а путем последовательных преобразований, совокупность которых образует *переходной процесс*. Характеристики переходных процессов определяют поведение системы, подвергшейся управляющему воздействию. Такие системы, *изменяющие свое состояние через переходные процессы, обозначаются как динамические.*

Переходные процессы могут иметь различную длительность, далеко превышающую время управляющего воздействия. В этом случае они приобретают значение внутренних факторов эволюции системы. По определению А. И. Берга (1961), «динамические системы на производстве, в природе и в человеческом обществе — это системы, способные к развитию, к изменению своего состояния. Сложные динамические системы образуются множеством более простых или элементарных систем или элементов, взаимосвязанных и взаимодействующих».

Для изучения поведения динамической системы в условиях управляющих воздействий следует ее изменения представить в *фазовом пространстве промежуточных состояний*. Под этим подразумевается изображение в координатах пространства состояний основных компонентов системы траекторий их изменений. Совокупность таких траекторий при различных исходных состояниях системы образует ее *фазовый портрет*.

Различают три режима, в которых может находиться динамическая система. *Равновесный режим* характеризуется отсутствием изменений в ее состоянии, например маятник, достигший нулевого положения и остановившийся в нем. *Периодический режим* имеет

место, когда система через правильные промежутки времени проходит через одно и то же состояние, например когда маятник часов колеблется под действием пружины или гири, или генератор продуцирует незатухающие колебания. *Переходной режим*, как показывает само название, характеризует переход системы к какому-либо режиму. Например, если толкнуть свободно висящий, т. е. находящийся в равновесном режиме, маятник, то он через затухающие колебания вернется в состояние равновесия. На рис. 8 показаны фазовые траектории движений маятников в описанных режимах.

Динамическая система может обладать разной степенью устойчивости, т. е. способностью сохранять свой режим деятельности. Особый интерес, особенно в плане анализа деятельности сложных самоорганизующихся систем, представляют устойчивые циклические процессы, которые развиваются на основе взаимодействия их компонентов, между которыми образуется упорядоченная структура связей. В результате устанавливается режим циклической деятельности, определяемый по своим параметрам, в том числе и по частоте не столько начальным воздействием, сколько внутренней организацией системы. В отличие от вынужденных колебаний, частота которых задается внешними воздействиями, такая циклическая активность обозначается как *автоколебания*.

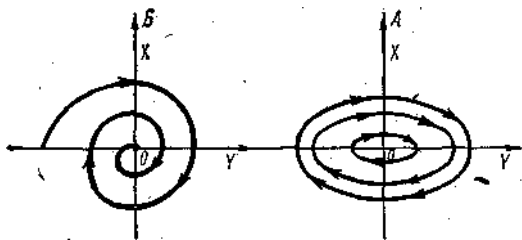


Рис. 8. Фазовые траектории незатухающих колебаний маятника гиревых часов в периодическом режиме (А) и затухающих колебаний свободно висящего маятника в переходном режиме (Б);

По оси абсцисс — скорость движения маятника, по оси ординат — угол его отклонения от вертикали, 0 — точка нулевых значений

Обратные связи

Способность системы к саморегуляции, обеспечивающей адаптивное целесообразное управление, определяется действием обратных связей. *Обратная связь* — одно из основных понятий кибернетики означает влияние выходного сигнала системы на ее рабочие параметры. Это один из основных общих принципов деятельности организации кибернетических систем.

Классическим примером обратной связи служит центробежный регулятор Уатта (рис. 9), который при увеличении скорости вращения маховика паровой машины уменьшает поступление пара в цилиндры и, таким образом, делает постоянным число оборотов двигателя. На этом примере показана *отрицательная обратная связь, уменьшающая влияние входного воздействия на величину выходного сигнала*. Такой вид обратной связи наиболее распространен в кибернетической технике, как средство автоматического регули-

рования путем ограничений. Примером может служить автопилот, управляющий рулями самолета. Получив сигнал отклонения от курса, он выдает команды на движение рулей, уменьшающее это отклонение. По этому же принципу работают терморегулятор холодильника, автоматический регулятор работы станка с программным управлением и т. д.

Другой вид обратной связи — *положительная обратная связь, увеличивает влияние входного воздействия на величину выходного сигнала.*

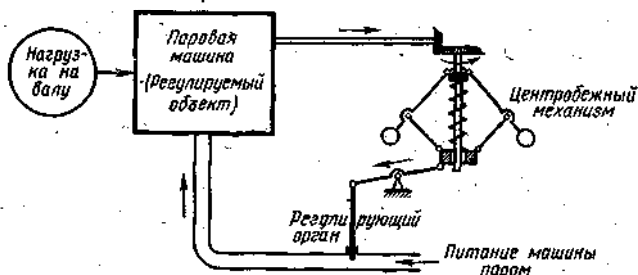


Рис. 9. Схема действия центробежного регулятора Уатта

Хотя в подавляющем большинстве случаев технических регуляций имеет место только отрицательная обратная связь, но не меньшее значение имеет и положительная. Например, в радиотехнике так называемые регенеративные приемники усиливают сигналы с помощью контура положительной обратной связи.

Обратные связи лежат в основе систем регулирования замкнутого цикла. При этом *сами отклонения объекта от заданного состояния формируют управляющие воздействия, возвращают объект в нужное состояние.* В зависимости от действующих при этом операторов обратные связи могут быть действующие непрерывно или дискретно, *линейно или нелинейно, статически или динамически, одноконтурными или многоконтурными.* Принципиальная схема структуры системы с обратной связью представлена на рис. 10, А. Преобразованный выходной сигнал (y_1) сравнивается в управляющем устройстве (z) с неким эталоном, определяющим цель управления, и возникающие при этом сигналы рассогласования играют роль оператора, который перестраивает управление в сторону минимизации этого рассогласования в случае отрицательной обратной связи (рис. 10, В) или ее максимизации в случае положительной обратной связи (рис. 10, Б).

Обратные связи придают процессам управления свойства *активного приспособления* к изменившимся условиям деятельности. Если прямое управление через разомкнутую систему регулирования особенно сложными процессами быстро теряет свою целенаправленность ввиду множества неконтролируемых возмущающих воздей-

вий, то при управлении с помощью системы регулирования, замкнутой обратными связями, отклонения, вызванные этими возмущающими воздействиями, сами становятся факторами обеспечения целенаправленности. Следует иметь в виду, что регулирование, осуществляемое человеком, например пилотирование самолета, хотя и без обратных связей в механизмах управления рулями, но сохраняет свою целенаправленность лишь в той мере, в которой пилот сам замыкает цепь регулирования, выполняя функции обратной связи. В многоконтурных иерархических системах управления обратные связи могут быть использованы на разных уровнях, в отдельных звеньях или охватывать всю систему в целом.

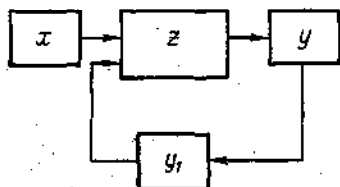
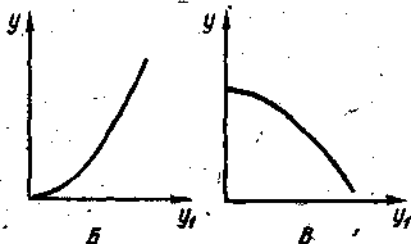


Рис. 10. Схематическое изображение системы с обратной связью и различными видами преобразования сигнала. А — блок-схема системы: x — входной сигнал, y — выходной сигнал, y_1 — преобразование выходного сигнала в устройстве обратной связи, z — управляющее устройство; Б — зависимость выходного сигнала от его преобразования в устройстве положительной обратной связи и В — от его преобразования в устройстве отрицательной обратной связи

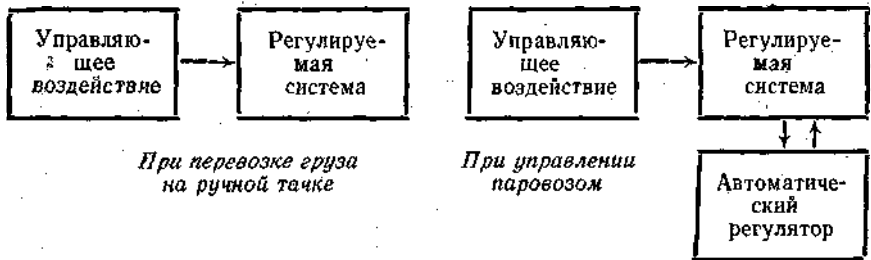


Теория автоматического управления

Научно-технический прогресс, все более усложняя задачи управления, превышающие естественные возможности непосредственного их выполнения человеком, приводит к возрастающей необходимости использования автоматических регуляторов. В результате структурных и функциональных характеристик такого рода систем сложилась теория автоматического управления, которая изучает принципы организации систем автоматического управления и закономерности протекающих в них процессов. Отсюда ее двоякая задача, состоящая как в анализе, так и в синтезе автоматических управляющих устройств. Управление простыми системами чаще всего имеет характер принудительного воздействия извне на ведущие ее звенья. Вызванное таким локальным дозированным воздействием изменение в параметрах данного звена меняет в предсказуемом направлении деятельность системы.

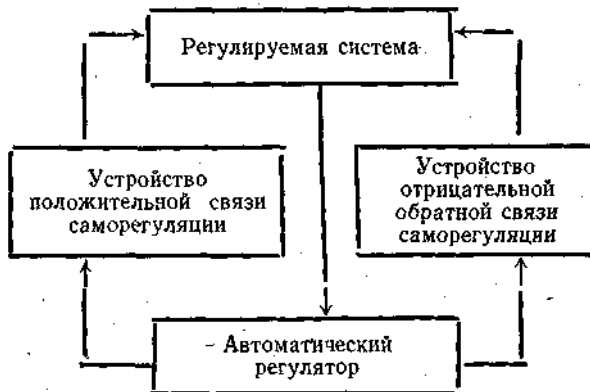
Чаще всего отношение между таким управляющим воздействием и результатом на выходе является линейным, что дает возможность точно учитывать результаты действия возмущающих факторов разной интенсивности. На схеме показано, как обратные связи превращают регулирование в саморегулирование. Так, при перевозке грузов на ручной тачке — каждое изменение характера дви-

Контуры регулирования и саморегулирования



При перевозке груза на ручной тачке

При управлении паровозом



При работе автопилота

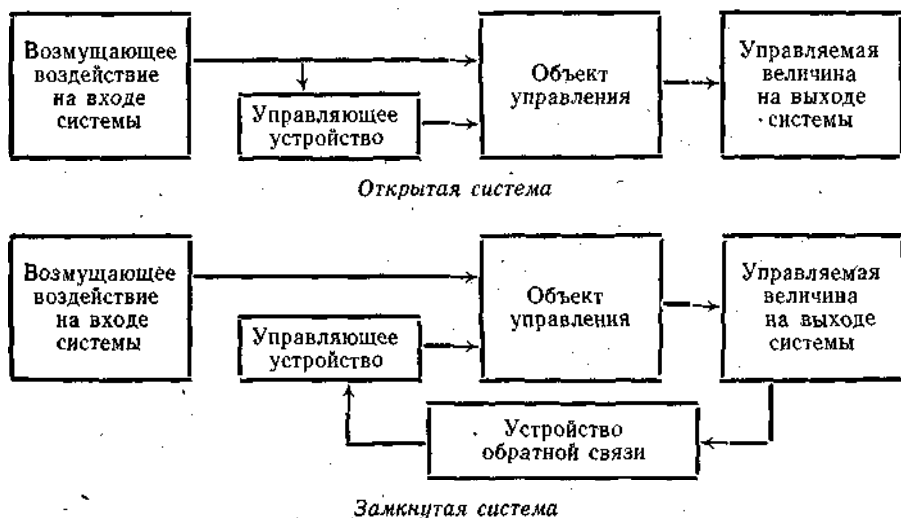
жения задается мышечным усилием грузчика. По мере усложнения структуры и связанного с ним возрастания сети обратных связей управление приобретает все более выраженные черты саморегулирования. Например, управление паровозом уже в значительной своей части реализуется внутренними процессами автоматического регулирования подачи топлива, давления пара, смазки и т. д. А управление самолетом при помощи автопилота переносит центр тяжести на внутренние процессы саморегулирования с использованием обратных связей, которые осуществляются без участия пилота.

В сложной детерминированной системе, как, например, цифровой электронной вычислительной машине, удельный вес пускового внешнего воздействия по сравнению с вызванной им деятельностью разветвленной сети прямых и обратных связей настолько мал, что такие машины могут создавать иллюзию обладания собственной инициативой поведения. Эта тенденция резко возрастает в сложных вероятностных системах и становится основным принципом управления в очень сложных вероятностных системах живой природы.

Классификация механизмов саморегуляции

Теория автоматического управления различает два способа регулирования: по *возмущению* и по *отклонению*. Первый свойствен открытым системам управления, в которых не учитывается информация о его результатах. Второй способ использует обратные связи от выходов системы к ее регуляторам, что делает систему управления замкнутой и саморегулирующейся в наиболее полном смысле этого слова (см. схему).

Блок-схема управления по возмущению в открытой и по отклонению в замкнутой системе



Всякое управление, в том числе и автоматическое, преследует определенную цель и по тому, как определяется эта цель, различают *оптимальное* и *экстремальное* управление. Оптимальное управление имеет целью поддерживать некоторый заданный параметр системы с наименьшими затратами по показателям других параметров (времени, материалов, энергии). Например, из многих возможных комбинаций начального ускорения, движения с постоянной скоростью и торможения на разных участках пути электропоезда, его кибернетическое управляющее устройство строит график движения, обеспечивающий прибытие на станцию назначения в заданное время при наименьшем расходе электроэнергии. Экстремальное регулирование имеет целью найти и поддерживать режим работы, обеспечивающий максимально возможное значение заданного параметра управляемой системы. Например, на основании учета мощности станков, доставки заготовок и т. д. работа конвейера организуется так, чтобы получить максимальное количество продукции.

Управление большими системами

Теория автоматического управления разрабатывалась главным образом применительно к производственным процессам и техническим устройствам, о которых известны принципы их организации, структура составляющих устройств элементов, порядок связей между ними, закономерности взаимодействия и основные параметры. Такие системы легко поддаются строгому математическому описанию, их можно однозначно формализовать и управлять на основе определенных алгоритмов. Однако современная техника автоматического управления все чаще сталкивается с задачами управления большими системами, к которым ввиду их чрезвычайной сложности такой подход оказывается неприменимым.

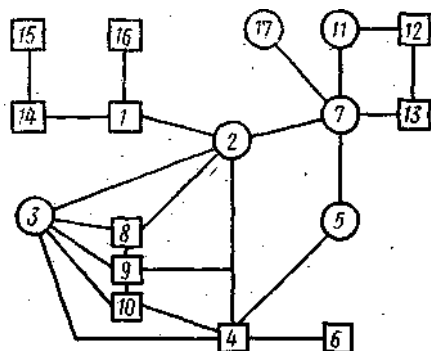


Рис. 11. Взаимосвязи между компаниями, входящими в Северо-восточную энергосистему (по А. Коуту, 1970):

1 — «Онтарио Хайдро», 2 — «Найэгар Моухок», 3 — «Пенсильвания-Нью-Джерси-Мэриленд», 4 — «Консоллидэтед Эдисон К», 5 — «Конвекс», 6 — «Лонг Айленд Лайтинг», 7 — «Нью-Инглед электрик систем», 8 — «Нью-Йорк гэс энд электрик корпорейшн», 9 — «Сентрал Хадсон гэс энд электрик корпорейшн», 10 — «Орэндж энд Рокленд ютилити инкорпорейтед», 11 — «Бостон Эдисон», 12 — «Нью Бэлфорд гэс энд электрик», 13 — «Монтеан электрик», 14 — «Дейтронг Эдисон», 15 — «Консамерс пауэр», 16 — «Хайдро Квебек», 17 — «Сентрал Мейн пауэр».

В результате сложные большие системы часто оказываются неуправляемыми и в них могут возникать непредвиденные «стихийные» изменения, порой принимающие катастрофический характер.

Ярким примером такой катастрофы может служить выход из строя грандиозной североамериканской энергосистемы Кэнюз (от первых букв слова Canada, United States). Эта чрезвычайно большая система образовалась на основе соглашений между десятками частных корпораций, фирм и компаний с участием государственных организаций. О сложности ее внутренних связей дает представление рис. 11. Расстройство деятельности такого «невидимого робота» (А. Коут, 1970) привело к тому, что с вечера 9 ноября 1965 г. до утра 10 ноября десятки миллионов жителей на громадной территории США и Канады, включая такой гигантский город, как Нью-Йорк, оказались в темноте с парализованным энергохозяйством. Внезапно остановилось метро с 600 000 пассажиров, которые стали выбираться через тоннели. Однако в полночь еще 10 000 из них не могли выйти из вагонов, а 700 оказались в поезде, остановившемся над рекой. Застряли между этажами лифты в небоскребах, прекратилось железнодорожное движение, теле- и радиопередачи, подача газа, работа водопровода, прервалась телефонная и телеграфная связь и т. д. Все началось с того, что одна перегруженная северная линия была выключена защитным реле. Электро-

энергия, устремляясь по другим линиям, работавшим на пределе, выключила и их одну за другой. В результате подскочила нагрузка на линии, связывающей северную группу с электростанциями других компаний, что вызвало последовательный разрыв соединений между ними. Прекращение взаимной компенсации потребления энергии, резкие колебания нагрузки и нарушение синхронности в работе генераторов разных электростанций привело к ряду крупных аварий, которые в конечном итоге вывели из строя всю систему энергоснабжения. Большая система оказалась управляемой.

Особенность больших систем состоит не только в очень большом количестве элементов, но и во множестве разнообразных связей между ними, образующих иерархию подсистем, структура которых может изменяться в зависимости от многих условий. Поэтому управление такой системой на основе строгого математического описания практически невозможно, так как все эти условия нельзя предусмотреть, а если даже удалось бы их принять во внимание, то объем необходимых вычислений оказался бы непомерным, требующим работы самых быстродействующих ЭЦВМ в течение многих лет для выдачи командного сигнала. Поэтому *управление большими системами в отличие от управления обычными, допускающими поэлементное математическое описание строится на основе специальных методов теории операций и сетевого моделирования, теории массового обслуживания и статистического моделирования.*

Теория операций исследует принципы оптимального управления деятельностью коллективов, составляющих большую систему, которая стремится к достижению определенного результата. Примерами операций больших систем может служить борьба с эпидемией, наступление на фронте, строительство нового города и т. д. Оптимальность управления операцией оценивается по критерию ее эффективности, определение которого составляет важную, но не всегда ясную задачу исследования. Так, в приведенных примерах не вызывает сомнений, что эффективность противоэпидемических мероприятий выражается прекращением заболеваний, а эффективность сражения с войсками противника — победой. Однако критерии эффективности градостроения могут быть разные в зависимости от задач обеспечения жилплощадью определенных контингентов населения или оптимального расположения жилых массивов относительно производственных комплексов или максимального использования ограниченных участков застройки и т. д.

Оптимальный план управления операцией вырабатывается путем анализа ее математической модели. Такие модели имеют характер сетей, в которых отдельные компоненты операции изображаются в виде связок сети. *Сетевое моделирование представляет операцию в форме ориентированного конечного графа.* Каждое ребро графа представляет собой процесс, позволяющие перейти от одного этапа операции к событию, обозначенного соответствующей вершиной графа, к следующему. Если такой сетевой гра-

фик организует только сроки проведения операции, то каждое ребро графа получает временную характеристику, если, кроме того, на учет берется рациональное использование материальных ресурсов и другие показатели, то вводятся дополнительные характеристики.

Сетевые модели могут иметь фиксированную каноническую структуру, когда во всех вершинах графа выполняется логическая операция «и», т. е. для осуществления события необходимо завершение всех обуславливающих процессов. Возможна и переменная (альтернативная) структура сети, когда на некоторых вершинах графа выполняется логическая операция «или», т. е. событие может

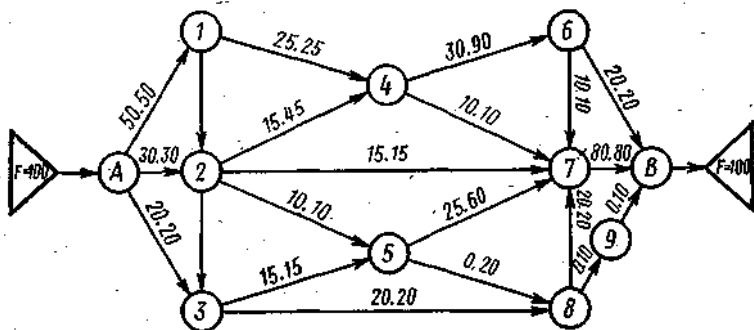


Рис. 12. Сетевая модель для решения транспортной задачи оптимального распределения грузопотоков в сложной системе путей (пояснения в тексте)

осуществиться при завершении лишь одного из нескольких обуславливающих процессов. Все параметры сети могут существенно изменяться при функционировании большой системы в режиме оперативного управления, когда на основании сравнения планируемого хода операции с ее фактическим состоянием производится коррекция управляющих воздействий.

Типичным примером сетевого моделирования с использованием графов может служить транспортная задача оптимального распределения грузопотоков в сложной системе путей (железнодорожных, автомобильных, авиационных) с учетом их пропускной способности. На рис. 12 показан случай, когда из места отправления (А) в место назначения (В) можно посылать грузы в разных количествах по разным направлениям через различные промежуточные пункты, в которых происходит пересечение путей. Такая задача решается на основании исходных данных о количестве груза, подлежащего транспортировке, и пропускной способности каждого участка пути между промежуточными пунктами 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9. Составляется математическая модель всей операции в виде системы уравнений, в которых выражается процесс максимизации потока грузов между А и В. По уравнениям этой модели методом линейного программирования находят оптимальное распределение грузопото-

токов на участке пути, представленных ребрами графа. Если принять, например, общее количество груза в 100 условных единиц, то при значениях пропускной способности, указанных в виде второй цифры, проставленной на каждом участке пути, доля грузопотока для этого участка при его оптимальном распределении во всей транспортной сети показана в виде первой цифры.

Теория массового обслуживания решает задачи согласования вероятностно-связанной деятельности многочисленных компонентов большой системы по временным, пространственным, энергетическим и другим показателям. Задачи такого рода в технических системах большей частью связаны с фактором времени, в частности с такой организацией средств связи, которая обеспечивала бы удовлетворение вызовов, поступающих в случайном порядке от многочисленных абонентов, или с таким взаимодействием станков разной мощности, при котором пропускная способность всей линии была бы максимальной.

Сложность решения задач массового обслуживания связана со случайным характером взаимодействия элементов больших систем, закономерности которого не поддаются аналитической формализации. Поэтому здесь находят применение методы статистического моделирования, в частности так называемый метод Монте-Карло. Используя принципы теории вероятностей, *метод Монте-Карло состоит в воспроизведении большого количества реализаций исследуемого случайного процесса для получения численных значений его искомых характеристик.*

Многие особенности управления в больших системах связаны с их иерархической структурой. Такая структура складывается в природных системах, как естественный результат расчленения множества взаимодействующих элементов на локальные группы, формирующиеся различием местных условий. Каждая такая группа приобретает некоторые специфические черты своей организации и свойств регулирования происходящих в ней процессов. Так формируются, например, климатические зоны или геологические регионы. Как части большой системы планетарного регулирования они подчиняются его общим закономерностям, но в пределах своего уровня обладают известной степенью автономности.

Иерархическая структура позволяет разделить грандиозную и практически невыполнимую задачу непосредственного управления всеми уровнями подсистем и множествами элементов большой системы из единого центра на последовательные операции задания целевых функций от уровня к уровню. Вместо того чтобы директор крупного завода давал задание каждому рабочему каждого цеха каждый день, он лишь утверждает планы работы цехов, начальник цеха организует работу бригад, а бригадир управляет деятельностью членов бригады. При этом решения на каждом уровне принимаются в результате обработки такого объема информации, который вполне доступен принимающему решение, так как на уровень более высокого ранга управления передается лишь отфильтрованная от ненужных деталей, обобщенная информация. Устрой-

ства автоматического управления большими системами, построенные по иерархическому принципу, выгодно отличаются от устройств прямого централизованного управления реальностью и эффективностью решения сложных управленческих задач. Такое управление более пластично, так как может гибко изменяться на многих уровнях и более надежно, так как ошибки на одном из уровней могут быть исправлены на других уровнях.

Глава вторая

Общие проблемы биокибернетики

Уже самое общее определение жизни Ф. Энгельсом (1877), как непрерывного самовосстановления сложных органических веществ *, содержит указание на две главные ее специфические особенности: *целесообразность саморегулирования и сложность системы.*

Разнообразные биологические науки описывают частные проявления целесообразного саморегулирования на разных уровнях организации сложных живых систем — от метаболического баланса отдельных клеток до динамики популяций растений и животных. С другой стороны, кибернетика изучает в наиболее общем виде закономерности целенаправленного управления, чтобы использовать их для создания искусственных сложных систем автоматической техники. Отсюда возникает ряд проблем, общих для биологии и кибернетики, которые образуют фундамент биокибернетики и являются источником формирования ее основных понятий и принципов. Ключ ко многим из них лежит в точном определении особенностей живых систем, их структурно-функциональной организации специфических свойств и ведущих механизмов.

Живые организмы как кибернетические системы

Представляя собой многоуровневые сложно организованные системы, живые существа наряду с общесистемными свойствами отличаются специфическими особенностями, которые выявляются уже в их взаимоотношениях с другими системами.

Системный подход к явлениям жизни

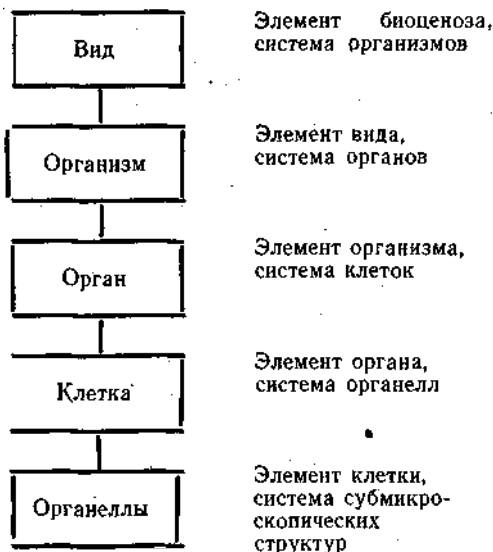
Живые системы относятся к вероятностным разной степени сложности. Однако оценка движений руки, поднимающей груз, как простой вероятностной системы, а деятельности мозга как очень сложной отражает лишь разные уровни изучения жизни организма. В первом случае сокращения мышц действительно образуют простую систему внешних механических реакций. Но каждая такая

* См.: Энгельс Ф. Анти-Дюринг. М., Госполитиздат, 1950, с. 77.

простая двигательная реакция явилась конечным результатом координации в пространстве и времени множества потоков нервных импульсов, организованных деятельностью многих тысяч нервных клеток, на основе информации о многообразии раздражителей внешней среды, внутреннем состоянии обмена веществ и взаимодействия миллионов клеток организма. Если рассматривать лишь внешнюю сторону двигательного акта, считая его системой, а составляющие его движения элементами, то такая простая система легко описывается в понятиях механики. Это механическая система, реализуемая живым телом. Если же мы ставим задачу изучения приспособительного поведения, то система целостного организма должна рассматриваться как образуемая колоссальным множеством элементарных органических, клеточных и субклеточных процессов, качественно описываемых в понятиях биологии. Тогда становится ясным, что *живые системы по своей сущности относятся к классу очень сложных вероятностных систем.*

При этом следует иметь в виду, что живые организмы можно рассматривать на разном уровне и в разных плоскостях системного анализа. Так, структура, элементарная для формирования системы более высокого уровня, одновременно сама является системой, образованной из элементов предшествующего уровня (см. схему). Вместе с тем один и тот же объект может рассматриваться с точки зрения разных сторон его организации и свойств деятельности.

Схематическое изображение иерархии уровней организации живого, каждый из которых является и элементом, и системой



Например, можно изучать нервную клетку как термодинамическую систему обмена веществ и энергии или как возбудимую систему физико-химических механизмов генерации импульсов, или как элемент в системе рефлекторного центра, а последний в свою очередь может рассматриваться не только как система, но и как элемент в системе целостных актов поведения. Продолжая такое иерархическое «укрупнение» систем в организме, мы выходим за рамки физиологии и оказываемся в сфере биологических, а для человека в сфере общественных явлений.

Система человек — машина

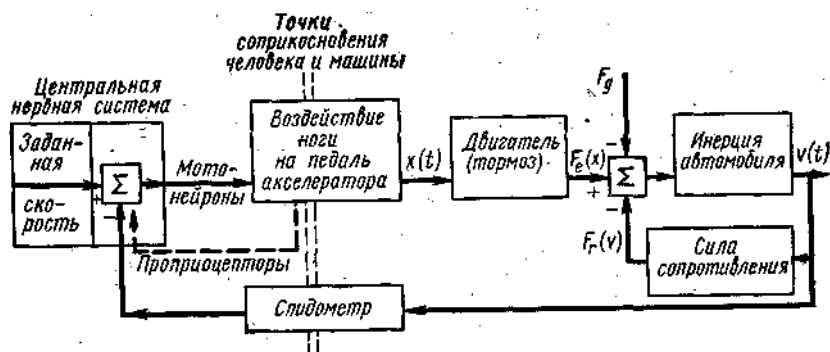
Особую категорию систем образуют машины, управляемые человеком. Изучение их свойств становится все более практически важной задачей в связи со сложностью управления современной техникой и требованиями ее согласования с естественными данными организма человека. Такая комплексная система включает в себя как живые, так и неживые звенья в качестве взаимодействующих подсистем. Здесь происходит функциональное соединение очень сложных вероятностных биокibernетических систем со всеми другими, в том числе простыми детерминированными машинами.

В отношении таких комплексных систем возникает прежде всего вопрос об *оптимальном распределении функций между человеком и техническими управляющими устройствами*. При этом учитываются их возможности и ограничения, как, например, свойственные автомату быстродействие, но узкий формализм и свойственные человеку способность к решениям в условиях неопределенности, но их медленность. Более детальный анализ условий оптимальности взаимодействия человека и машины составляет одну из задач *инженерной психологии*, с которой можно ознакомиться по специальным руководствам (Б. Ф. Ломов, 1963; М. А. Котик, 1971; Сб. «Методология инженерной психологии и психология труда», т. 1—2, 1974—1975).

Приспособлением условий труда к человеку занимается *эргономика*, которая широко использует данные физиологии и психологии труда. Об основных направлениях исследований в этой области дают представление сборники «Физиология труда» (1967), «Эргономика» (1971), «Очерки психологии оператора» (1974).

В различных производственных, транспортных, экономических и других системах человек входит как *оператор*, осуществляющий функции регулирования. Типичный случай его взаимосвязи с машиной, образующей единую систему, показан на схеме, приведенной ниже, где $v(t)$ — скорость в данный момент, $x(t)$ — степень нажатия педали акселератора в данный момент, $F_e(x)$ — сила тяги двигателя при данном нажатии педали акселератора, F_g — силы сопротивления, зависящие от наклона дороги, $F_r(v)$ — силы сопротивления встречного потока воздуха и трения, зависящие от скорости.

Своеобразное взаимодействие человека и машины происходит в процессах автоматизированного обучения. До недавнего времени обучение как процесс усвоения знаний и овладения навыками осуществлялся только человеком — учителем. Однако анализ объективных закономерностей этого процесса позволил внести в него элементы автоматизации и оптимизации. Более подробно с теорией и практикой *программированного обучения* и использования так называемых обучающих машин можно ознакомиться по специальным руководствам (Д. Крэм, 1965; Г. И. Косицкий и др., 1968; Г. С. Сабуров, 1973).



Блок-схема системы водитель — автомобиль
(по Дж. Милсуму, 1968)

В зависимости от результатов экзамена на каждом этапе обучения обучающийся или переходит к следующему этапу в случае правильных ответов, или возвращается по «отрицательной обратной связи» назад. Такое возвращение может происходить не только к началу данного этапа, но еще дальше назад в зависимости от выявленных дефектов усвоения.

Существуют и другие виды комплексных систем, включающих в себя живые и неживые звенья. Сюда относятся, например, *биоэлектрическое управление*.

Основные направления работы в этой области освещены в одноименном сборнике (В. С. Гурфинкель, В. Б. Малик и др., 1972). Сюда относится управление разнообразными системами — от двигательных протезов до пилотирования самолетов. К этим проблемам примыкает использование высокочувствительных биологических рецепторов в качестве датчиков в системах регулирования. Во всех таких комплексных системах именно биокibernетические звенья являются носителями свойств, наиболее важных для реализации функций системы.

Все возрастающая сложность управления современными техническими средствами чрезвычайно повышает требования к человеку-оператору и его ответственность за принимаемые решения. Поэтому большое внимание уделяется развитию *биотехнических систем*,

в которых поведение человека-оператора контролируется, а его действия облегчаются техническими устройствами. Такие биотехнические системы служат не только для оперативного управления различными сложными объектами, но и для профессионального отбора и тренировочной подготовки операторов (В. М. Ахутин, 1975). Для формализации сложных процессов совместной деятельности людей и машин пользуются понятиями *эргатических систем*, как комплексов взаимодействующих компонентов, среди которых есть и человек.

Структурные и функциональные особенности организации биологических систем

Определение живых систем как сложных и очень сложных вероятностных кибернетических дает основание для детального анализа их структурной и функциональной организации специальными методами кибернетики.

Самоорганизация и ее структурные основания

Прежде всего следует рассмотреть фундаментальное свойство живого — способность к самоорганизации. Противоречия в определении самоорганизации получили образное выражение в следующем высказывании крупного кибернетика У. Эшби (1966) на специальном симпозиуме по самоорганизующимся системам: «Так как ни об одной системе нельзя утверждать, что она является самоорганизующей и так как выражение «самоорганизующаяся» ведет к укоренению весьма дутаного противоречивого представления о данной проблеме, это выражение, вероятно, вообще не следовало бы употреблять». Однако на том же симпозиуме Эшби заявил, что «в настоящее время принципы, лежащие в основе самоорганизующихся систем, известны достаточно полно в том смысле, что над большей частью вопросов приподнята завеса таинственности». Понятие самоорганизации охватывает в наиболее общем виде все специфические свойства жизни — сохранение индивидуальности при непрерывном обмене веществ и энергии с окружающей средой, активация с восстановлением исходного состояния при раздражении, воспроизведение себе подобных при размножении и т. д.

Самоорганизация характерна именно для сложных и очень сложных вероятностных систем. *Структурным основанием самоорганизации является множественность элементов и разветвленность связей между ними, ведущих к возникновению целостности, а функциональным основанием — развитие гибкого взаимодействия между элементами по типу обратных связей, направленных на оптимизацию системы.* Зачатки самоорганизации можно встретить и в сложных вероятностных системах неживой природы. Например, множество молекул соли, случайно взаимодействующих в растворе, при достижении определенных условий самоорганизуются в кристалли-

ческое тело. Однако вряд ли нужно перечислять различия между ростом кристалла и ростом живого организма. На уровне живого самоорганизация приобретает важную качественную особенность — она становится способом существования этого класса систем. Поэтому некоторые, наиболее общие характерные черты биологической самоорганизации проявляются уже в процессе возникновения жизни и связаны с проблемой ее происхождения.

В настоящее время наиболее обоснованной гипотезой о происхождении жизни является представление А. И. Опарина (1957) о первичной агрегации органических полимеров в коацерватные капли, которые способны к избирательному поглощению определенных соединений из внешней среды, т. е. к зачаточному обмену веществ. Такие коацерватные капли образуются, когда органические молекулы достигают в процессе полимеризации определенных размеров. Тогда они входят между собой в особые физико-химические отношения, которые дают им возможность выделиться из общего водного раствора.

Обособление системы от окружающей среды составляет существенный признак самоорганизации. В современной цитологии все более распространяется мнение, что комплексные коацерваты составляют основу протоплазмы живых клеток (А. С. Трошин, 1956). Это находит подтверждение и в том, что, применяя физические и химические воздействия, вызывающие вакуолизацию живых клеток, можно было вызвать явления «вакуолизации» в комплексных коацерватах.

Функциональные основы самоорганизации

Казалось бы, что обособление от окружающей среды должно приводить к изоляции системы. Однако в данном случае этого не происходит. Наоборот, *выделившаяся из однородной среды самоорганизующаяся система начинает с ней активно взаимодействовать.* Это обусловлено функциональными особенностями образовавшейся таким путем биокibernетической системы связей.

Взаимодействие коацерватной капли с окружающим раствором вначале имеет характер преимущественного извлечения и концентрирования в ней высокополимерных соединений. Однако в дальнейшем из множества полимеров внутри капли возникают сложные вторичные структуры, между которыми также происходит физико-химическое взаимодействие. Внутрисистемные процессы связываются с отношениями коацервата и среды и обуславливают непрерывный поток веществ через него — прообраз биологического обмена веществ.

Вся эта сложная эволюция протобионтов наглядно демонстрирует функциональные особенности их химизма, выражающиеся в способности к активному обмену веществ. По-видимому, коацерватный агрегат возникает из случайного «зацепления» нескольких макромолекул. Однако его внешние и внутренние связи таковы, что однажды возникнув, он вовлекает в свою структуру все больше мак-

ромолекул, увеличиваясь в размерах и усложняя свою организацию до какого-то оптимального предела, превышение которого включает тормозные механизмы. Сложившаяся при этом структурная организация определяет направление и объем проходящего через нее потока веществ, который в свою очередь может влиять на структуру через их пластическое обеспечение. При колоссальном разнообразии структурной организации и вещественного состава коацерватных комплексов вероятность возникновения и развития их прогрессивных форм достаточно велика для действия естественного отбора как фактора первичной эволюции.

Обратные связи в живых системах

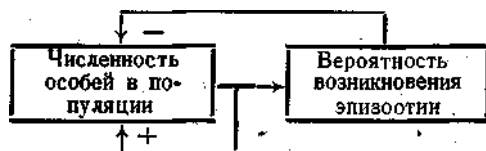
Важным основанием биологической самоорганизации является обусловленное чрезвычайной разветвленностью структуры исключительное богатство и разнообразие обратных связей на всех уровнях живых систем.

Отрицательные обратные связи обеспечивают стабильность функций организма, постоянство его параметров, устойчивость к внешним воздействиям. Они являются основным механизмом гомеостаза, энергетического и метаболического баланса, контроля численности популяций, саморегуляции эволюционного процесса.

Положительные обратные связи играют позитивную роль усилителей процессов жизнедеятельности. Особенное значение они имеют для роста и развития. Чем больше живая масса организма, тем больше его ассимиляторные возможности. Примером положительной обратной связи в организме может служить также гуморальная саморегуляция желудочного сокоотделения, когда всасывание продуктов переваривания белков, возбуждая железы, прогрессивно увеличивает переваривание. Вместе с тем положительные обратные связи нередко выступают как механизм так называемого «порочного круга», когда болезнетворные воздействия, нарушающие норму, вызывают в организме изменения, еще более благоприятствующие их действию. Например, сердечная недостаточность ухудшает кровоснабжение миокарда и еще более ослабляет его сокращения. Если отрицательная обратная связь способствует восстановлению исходного состояния, то положительная обратная связь уводит организм и его функции все дальше от исходного состояния.

Взаимодействие положительных и отрицательных обратных связей ярко выступает на примере формирования растительных и животных ценозов. С увеличением их биомассы развитие ценоза усиливается. Однако это усиление имеет место лишь до известных пределов, когда вступает в действие ограничительный механизм саморегуляции и положительная обратная связь сменяется отрицательной. Можно предположить, что биологическая самоорганизация на всех уровнях — метаболическом, клеточном, тканевом, организменном и видовом — начинается на основе механизма положительной обратной связи, на которые затем накладываются ограничения регуляторных отрицательных обратных связей (см. схему).

**Взаимодействие положительных (+)
и отрицательных (—) обратных связей
в системе регуляции динамики
численности популяции**



Обратная связь приобретает особое значение именно для систем биологического типа потому, что такого рода регулятор автоматически компенсирует любые возмущения, даже такие, природа которых неизвестна. Если в простых системах, структура которых может быть точно описана и поведение однозначно предсказано, возможны и другие способы управления путем одностороннего воздействия на отдельные их элементы и звенья, то в очень сложной вероятностной системе, не поддающейся детальному описанию, это единственный способ эффективного регулирования.

По образному определению Н. Винера (1958), обратные связи в живом организме обеспечивают его способность регулировать будущее поведение прошлым выполнением приказов.

Устойчивое термодинамическое неравновесие

Характерной отличительной особенностью живой организации является ее термодинамическое своеобразие. Давно известный знаменательный факт — обязательное наличие основного обмена веществ у любого живого существа — убедительно свидетельствует о том, что жизнь должна непрерывно поддерживаться тратой энергии. По этому поводу Хилл (Hill, 1929) писал: «Живая клетка представляет собой сложную организованную систему..., которая в термодинамическом отношении бесконечно невероятна и может находиться в этом состоянии лишь до тех пор, пока может быть использована свободная энергия для поддержания этой организации». Тем не менее в биологии долгое время господствовало и дает о себе знать до сих пор представление о внутренней уравновешенности живой системы. Однако обобщение обширного фактического материала и развитие теоретической биологии привело к формулировке Э. С. Бауэром (1935) *принципа устойчивого неравновесия* как основного принципа термодинамической организации живого. При этом живое состояние характеризуется тремя условиями: 1) наличие свободной энергии, разряжающейся без внешнего воздействия, т. е. свойства «спонтанной» деятельности; 2) ответ на внешние воздействия, выравнивающие градиент энергии, восстановлением этого градиента, т. е. свойства раздражимости и возбудимости; 3) накопление свободной энергии путем работы против факторов, ведущих к равновесию, т. е. свойства целесообразного поведения и приспособительной изменчивости.

Э. С. Бауэр рассматривает принцип устойчивого неравновесия как всеобщий закон существования биологических систем и определяет его следующим образом: «Все и только живые системы никогда не бывают в равновесии и исполняют за счет своей свободной энергии постоянную работу против равновесия, требуемого законами физики и химии при существующих внешних условиях». Так, организм использует химическую энергию питательных веществ для создания и поддержания внутреннего структурного неравновесия как источника свободной энергии жизнедеятельности, направленной на оптимизацию условий существования, в частности увеличе-

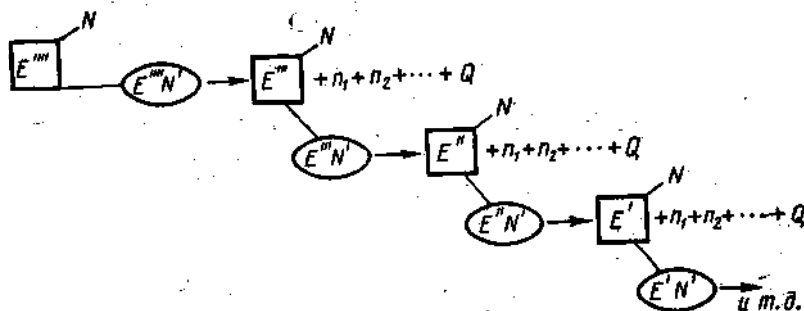


Рис. 13. Схема метаболических циклов поддержания устойчивого состояния живой материи (по Э. С. Бауэру, 1935):

E — молекулы живой материи (число черточек обозначает степень деформированности активной молекулы), N — молекула питательного вещества, n_1, n_2 — продукты распада, Q — выделение тепла

ния притока питательных веществ и, следовательно, на достижение еще большего неравновесия с окружающей средой (рис. 13).

Живая система способна удаляться от равновесного состояния в большей степени, чем любая неживая в равных условиях. Поэтому свободная энергия неживой системы будет больше, чем таковая у энергетически эквивалентной живой системы после того, как они обе выполнят максимальную работу. Разница энергетических уровней может служить количественной оценкой работы живой системы против равновесия:

$$F_1 - F = \int_{t_0}^{t_{\infty}} X \frac{dx}{dt} dt - \int_{t_0}^{t_{\infty}} X' \frac{dx'}{dt} dt,$$

где свободная энергия неживой системы обозначается как F_1 , а живой — как F ; исходная энергия неживой системы X' , а живой — X ; изменения за время t энергетического уровня неживой системы x' , а живой — x .

Неравновесное состояние, характерное для живой системы, коренным образом отличается от динамического равновесия, т. е. непрерывного балансирования прихода и расхода, которое часто считают ведущим принципом живой организации. В качестве наи-

более яркого проявления роли динамического равновесия в жизни животного обычно приводят весьма непродолжительные сроки полного вещественного обновления его тканей и органов при внешней неизменности их морфологии и бесперебойном выполнении их функций.

Однако такое динамическое равновесие можно наблюдать и в неживой природе. Например, бьющий из-под земли фонтанчик родниковой воды сохраняет свою форму и непрерывно выполняет одну и ту же физическую работу, хотя каждое мгновение его образуют все новые и новые частицы воды, сменяющие друг друга. Особенность живой системы состоит в том, что она способна использовать внешние ресурсы для создания внутреннего источника свободной энергии, направляемой на работу против внешних физических и химических факторов, а неживая система такой способностью не обладает. Поэтому голодающее животное развивает бурную деятельность по добыванию пищи, а лишенный напора родниковый фонтанчик немедленно сходит на нет.

Негэнтропия против энтропии

Термодинамический аспект изучения биокibernетической системы позволил ввести ряд специальных количественных характеристик ее организации. Так, по способности различных видов энергии к превращениям в другие формы Л. Бриллюэн (1960) оценил наиболее высоко механическую и электрическую энергию, на среднее место поставил химическую и на последнее — тепловую. Принимая в качестве меры неупорядоченности тепловой энергии энтропию (S), а для оценки степени упорядоченности — негэнтропию (N), он предложил количественную характеристику организации системы исходя из того, что высококачественные виды энергии отражают удельный вес упорядоченных, а низкокачественные — случайных отношений между элементами системы.

Открытая неравновесная живая система находится под совокупным влиянием термодинамических, физических и химических законов, которые по-разному изменяют величины N и S . Так, второй закон термодинамики допускает лишь такие преобразования энергии, которые ведут к необратимому накоплению тепловой, т. е. способствуют увеличению энтропии, а следовательно, снижают степень организованности системы.

Использование различных физических превращений, особенно при высокой связности элементов системы, может лишь задержать рост энтропии и уменьшение негэнтропии, но не в состоянии остановить дезорганизацию системы. И только многостадийные химические процессы основного обмена веществ, которые могут протекать как по эндотермическому (с поглощением тепла), так и по экзотермическому (с выделением тепла) типу и изменять структуру физических связей, способны использовать низкокачественную тепловую энергию для производства высококачественной ее формы, т. е. уменьшать энтропию, увеличивать негэнтропию, а следовательно,

повышать организованность системы за счет углубления энтропии в окружающей среде.

С этой точки зрения становятся понятными условия возникновения свойств самоорганизации в сложных вероятностных биокibernетических системах. Сложность и многообразие химических реакций обуславливают преобразование потоков тепловой энергии в химические и физические виды энергии упорядоченных связей. При этом наступает повышение химической и физической связности, что ведет к дальнейшему уменьшению энтропии и тем самым еще более усиливает процессы упорядоченности структур системы. На этом этапе действует механизм положительной обратной связи. Однако по мере возрастания организованности системы в ней сокращается объем неупорядоченно мигрирующей энергии. Эти отношения по типу отрицательной обратной связи удерживают показатель организации от превышения оптимального уровня.

С открытым характером живых систем связано и своеобразное течение их реакций на внешние воздействия. Если в закрытых системах изменение, например, активности ферментов, действующих на различные звенья цепи химических превращений, может лишь замедлить или ускорить достижение определенного стационарного состояния, то в открытой системе такое изменение не только повлияет на скорость реакции, но и приведет систему к новому положению «равновесия». Причем это новое стационарное положение будет достигаться не прямым путем через промежуточные значения, а путем предварительного «выброса» в экстремальное состояние (рис. 14). Однако, как указывает И. И. Шмальгаузен (1961), «все биологические системы являются ограниченно открытыми», так как каналы их связи с внешней средой контролируются и регулируются самой системой в соответствии с ее состоянием. Это действительно для всех уровней биологической организации. Так, обмен веществ клетки во многом зависит от влияний нуклеопротеидов ядра и активности энзимов, поведение особи животного от состояния его нервной системы, голода, насыщения, половых мотиваций, взаимодействие вида с окружающей средой — от внутривидового естественного отбора.

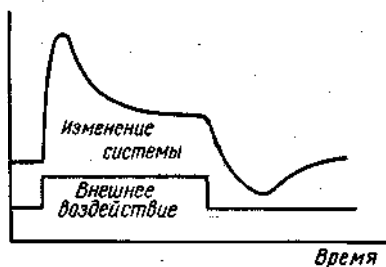


Рис. 14. Реакция открытой системы на внешнее воздействие (по Burton, 1955)

Иерархическая организация

Существенной особенностью организации биокibernетических систем является их иерархическое строение. Как уже было сказано выше, любая система одновременно является элементом системы более высокого уровня, а любой элемент может также рассматри-

ваться как система из более простых элементов. Например, хлоропласт — это элемент системы растительной клетки, сама клетка — элемент системы листа, стебля или другого органа растения, в свою очередь лист — элемент растительного организма, а растение в целом — элемент системы биоценоза.

Каждая система более высокого уровня объединяет в единое целое, прямо или косвенно подчиняет своим закономерностям все нижележащие. Верхние и нижние границы такого иерархического ряда биологической организации определяются переходом к иным категориям форм движения материи. Например, если химический элемент системы обмена веществ в клетке в свою очередь представить как систему, организованную из атомов, то это уже не биологическая, а химическая система. С другой стороны, системы жизни, связанные с деятельностью человека, выходят из рамок чисто биологических, и на них накладывают свой отпечаток социальные закономерности.

Управление в биокibernетических системах как целесообразное саморегулирование

Сложная динамическая организация биокibernетической системы требует непрерывного управления, без которого система не может существовать. Особенность этого управления состоит в том, что оно происходит на основе самоорганизации и приобретает активный характер.

Активность живых систем

Возможность поддержания определенного состояния в условиях варьирования многих переменных в саморегулирующейся на основе обратных связей системе наглядно демонстрирует гомеостат (У. Эшби, 1962). В живых организмах способность противостоять внешним воздействиям достигает степени активного поведения.

Для живых систем, как мы уже видели выше, особенно характерны процессы саморегуляции за счет непрерывной внутренней работы создания негэнтропии и неравновесных структур. При этом система не только противодействует влиянию факторов, ведущих к ее дезорганизации, и облегчает действие факторов, благоприятствующих повышению ее организованности, но в отсутствие тех и других факторов, движимая громадным объемом внутренней организующей деятельности, может проявлять независимую от внешних условий, в данный момент обусловленную внутренними факторами так называемую спонтанную активность. Закрепление спонтанной активности во вновь возникающих структурах дает основу явлениям развития.

Это исключительное свойство живого долгое время служило поводом для виталистических рассуждений и лишь в свете концепции современной теоретической биологии и физиологии находит свое место среди естественнонаучных понятий. *Исключительная*

структурная сложность и множественность обратных связей в биок cyberнетических системах превращает процессы управления ими в процессы внутреннего саморегулирования по собственным законам организации системы, а термодинамическая неравновесность ведет к их проявлениям в форме спонтанной активности развития.

Поскольку процессы управления в живых системах осуществляются главным образом как внутренние саморегуляторные, то они определяются в основном внутренними законами биок cyberнетической организации. Эти законы, как было выяснено выше, обуславливают преимущественное направление процессов преобразования системы в сторону возрастания упорядоченности и связанности ее элементов в структурном смысле и снижения значения энтропии в термодинамическом смысле. А. И. Берг (1963) считает даже, что все акты управления в кибернетических системах сопровождаются уменьшением энтропии.

Целесообразность саморегуляции

Из изложенного выше следует, что саморегулирование живой природы осуществляется не хаотично, а в определенном направлении, в виде решения задачи оптимизации ее биок cyberнетических систем. Большая сложность и вероятностное строение последних позволяют ей решать задачу оптимизации разными способами, а контроль решения через обратные связи стимулирует поиски новых способов до получения результата. С этой точки зрения получает биок cyberнетическое определение такое специфическое понятие биологии, как целесообразность, которому также долгое время придавали виталистический оттенок. По-видимому, в понятиях термодинамики целью живой системы следует считать оптимизацию ее поведения в данных условиях, которая достигается путем увеличения структурной и энергетической неравновесности со средой, выражаемой функцией отношения негэнтропии к энтропии. Однако ввиду сложности биологической эволюции не всегда можно точно определить критерии такой оптимизации. Целесообразная саморегуляция является основной формой процессов управления в живой природе.

Цели системы биосферы и ее подсистем

Представление о целесообразности саморегулирования в живых системах, как механизме их приспособления к конкретным условиям существования освобождает понятие цели от телеологических и антропоморфических толкований. Такой взгляд находят поддержку и среди философов (В. С. Украинцев, 1973). Исходя из этого представления *цель биологической системы можно определить, как объективно проявляющееся направление активности, зависящее от ее организации и влияний окружающей среды.*

Как уже было отмечено, *общее направление активности биосферы в целом идет в сторону повышения уровня организации и накоп-*

ления свободной энергии устойчивого неравновесия. Однако роль основных подсистем земной жизни в достижении этой цели оказывается весьма различной.

Зеленые растения, используя силы (солнечная энергия) и материалы (углекислота, вода, соли) неживой природы, создают первичные органические соединения, несущие энергию устойчивого неравновесия. Они создали и продолжают поддерживать атмосферу нашей планеты и являются базой для существования более высоких форм жизни. Поэтому направление активности или цель растительной подсистемы биосферы можно определить как первичный синтез биомассы из неорганических источников и создание исходного негэнтропийного материала.

Масса живого вещества, созданная растениями, используется животными прямо (травоядные) или вторично (плотоядные) для преобразований в более высокоорганизованные структуры своего тела. На основе этих преобразований возникают такие новые высокоэффективные приспособительные функции, как двигательная и нервная, резко увеличивающие активность организмов. *Общее направление активности в животной подсистеме биосферы можно определить как прогрессивные преобразования биомассы, повышающие ее структурную организацию и уровень негэнтропии.*

Принципиальная особенность человеческой деятельности состоит, как известно, в использовании орудий труда. Тем самым впервые в истории развития жизни на Земле создание негэнтропии и преобразование биомассы было вынесено за пределы живого организма и стало совершаться в искусственно организованных производственных процессах, использующими материалы и силы как живой, так и неживой природы. Если растения и животные ограничены в использовании природных ресурсов «пропускной способностью» обмена веществ в своих организмах, то человек снимает для себя эти ограничения и « всю природу превращает в его неорганическое тело » (К. Маркс, 1844) *. В отличие от растительной и животной *цель человеческой подсистемы биосферы можно определить, как создание посредством орудий труда позволяющих создавать небιологическим техническим путем свободную энергию негэнтропии в искусственных системах, воспроизводящих процессы, осуществляемые до того лишь живой материей. Растения и животные вырабатывают термодинамическую и структурную энтропию в себе, человек вырабатывает ее машинами для себя.*

Классификация механизмов саморегуляции

Классификация видов саморегулирования в живых системах еще мало разработана. С. Н. Брайнес и В. Б. Свечинский (1963) предложили общую схему управления функциями организма на трех уровнях. Низший уровень нервной и гуморальной регуляции обеспечивает по интероцептивным сигналам постоянство основных

* См.: Маркс К., Энгельс Ф. Из ранних произведений. М., Госполитиздат, 1956, с. 565.

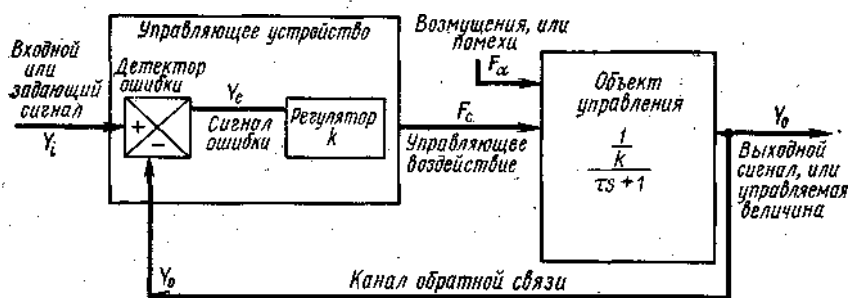
физиологических констант (кровяного давления, состава крови, температуры тела и т. д.). Средний уровень безусловнорефлекторного управления обеспечивает приспособительные реакции организма в связи с изменениями его состояния (например, поведение голодного и сытого животного). Высший уровень условнорефлекторного управления обеспечивает по сигналам внешнего мира приспособительные изменения вегетативной сферы и целостного поведения организма.

Анализ процессов управления с учетом термодинамических критериев привел к выделению семи уровней целесообразного саморегулирования в ответ на внешние так называемые энтропийные факторы, повышающие внутреннюю энтропию живой системы (В. И. Черныш, 1968): 1. Стабилизация путем поддержания постоянными параметров системы при кратковременном действии слабых энтропийных факторов. 2. Адаптация путем перестройки внутренней структуры и функций системы при длительном или постоянном действии слабых энтропийных факторов. 3. Самовосстановление путем создания новых структур взамен разрушенных кратковременным действием сильных энтропийных факторов. 4. Размножение путем воспроизведения себе подобных для сохранения системы вида при действии факторов, уничтожающих отдельные особи. 5. Развитие путем объединения и реализации в одной системе всех предыдущих уровней саморегулирования при действии разнообразных энтропийных факторов. 6. Эволюция путем переключения на использование новых видов веществ и энергии при действии энтропийных факторов истощения окружающей среды. 7. Соревнование путем формирования структур и развития функций, противодействующих влиянию энтропийных факторов, порождаемых деятельностью других биокibernетических систем.

В технике возможно четкое разделение *управляющего устройства и объекта управления* (В. В. Солодовников, 1961). Однако в живом организме они настолько переплетаются, что границу между ними бывает трудно провести. Например, когда образующиеся при переваривании пищи пептоны, всасываясь в кровь, вызывают усиленное выделение желудочного сока, который увеличивает образование пептонов, то белковые вещества выступают в роли управляющего устройства и в роли объекта управления. Более ясное разграничение управляющих и исполнительных структур имеет место в системе движений (А. А. Гидиков, 1964). В управляющих воздействиях предыдущих звеньев рефлекторного механизма на последующие проявляется принцип детерминирующей роли «станции отправления» (Г. Н. Крыжановский, 1975).

Ф. Гродинз (1966) предпринял попытку анализа общих принципов организации управляющих систем, наиболее выраженных в биологических системах. Он выделил в управляющем устройстве две подсистемы — *детектор ошибки и собственно регулятор*. Первая оценивает рассогласование между фактическим выходным и заданным сигналами. Вторая, получив сигнал ошибки, вычисляет и выдает на выход скорректированную управляющую команду, которая

поступает к управляемому объекту (см. схему). Во всех рефлекторных механизмах проявляется управляющее воздействие предыдущих звеньев на последующие.



Блок-схема системы управления с обратной связью
(по Ф. Гродинзу)

Некоторые общие свойства биологической саморегуляции

Так как саморегуляция в биокibernетических системах осуществляется не каким-либо одним управляющим воздействием, которое бы сразу привело управляемый объект в заданное состояние, а состоит из параллельно-последовательных, нередко антагонистических команд, лишь постепенно достигающих цели, *процессы управления в живых системах, как правило, являются дискретными и периодическими.* Поэтому для оценки их свойств важно знать время релаксации, которое определяет соотношение длительности *переходных и установившихся режимов* работы биологических систем.

В живой природе эти характеристики оказываются весьма различными по величине, но далеко превышающими таковые технических кибернетических систем. Так, переходные режимы рабочих блоков современных быстродействующих электронных вычислительных машин измеряются наносекундами, а наиболее короткое время релаксации живого механизма дает рефрактерный период проведения нервного импульса, составляющий около одной миллисекунды. Между ними оказывается тысячекратный разрыв. Однако большинство биологических систем работает гораздо медленнее нерва. Например, переходные режимы деятельности сердца и сосудов, вызванные депрессорным рефлексом, типичным для гомеостатических саморегуляций организма, длятся многие минуты, а регуляции на уровне биоценозов типа взаимного контроля численности популяций длятся месяцы и годы.

Саморегуляция имеет не только материально-энергетическую, но и информационную сторону и является таким видом движения информации, который уменьшает неопределенность системы. Особен-

ности информационного представления биокрибернетических систем определяются прежде всего их большими размерами и богатством вероятностных внутренних связей. Например, чтобы представить количественно способность глаза человека к различению образов, которые могут возникнуть в поле зрения, то даже если упрощенно принимать, что каждый из 130 млн. фоторецепторов может находиться лишь в двух состояниях, мы получаем число $2^{1,3 \cdot 10^8}$, которое далеко выходит за пределы величин, имеющих реальное значение. Исходя из общего числа атомов в видимой Вселенной примерно 10^{73} и полагая, что событие на атомном уровне совершается за 10^{-10} с, У. Эшби (1966) подсчитал максимальное число физических событий, которые могли произойти с момента образования земной коры, и получил число 10^{100} . Это наибольшее число, характеризующее материальные процессы в нашем мире. Для записи большего числа событий не хватает атомов Вселенной. Отсюда следует нереальность описания каждого из возможных состояний сложной биологической системы для ее регулирования и неизбежность обобщенного статистического подхода к оценке этих состояний с целью решения задач переработки циркулирующей в них информации и управления этими системами. Поэтому процессы нервной деятельности описываются в понятиях статистической нейродинамики.

Механизмы эволюции и саморегуляции жизни

Выше было показано, что фундаментальным принципом живого является способность к самоорганизации, направленной на достижение все более высокой упорядоченности в борьбе с энтропией. В этом направлении и происходит эволюционное развитие мира живых существ.

Биокрибернетическое определение эволюции

С точки зрения общих принципов кибернетики эволюция представляет собой процесс прогрессивной оптимизации интегральной системы жизни. Эта оптимизация происходит по указанным выше структурным, функциональным, термодинамическим, информационным и другим показателям на всех уровнях иерархической системы жизни — субклеточном, клеточном, органном, индивидуальном, видовом и биоценоотическом. Наступающие на каком-либо из этих уровней прогрессивные адаптации неизбежно вызывают взаимно обусловленные изменения на всех остальных уровнях. Например, развитие физиологического механизма теплорегуляции обусловило, с одной стороны, глубокие перестройки метаболизма клеток теплокровных животных, в частности ускорение обменных процессов, а с другой стороны, вызвало коренные изменения в экологии их видов, в частности резкое увеличение ареалов обитания и снятие сезонных ограничений активной деятельности.

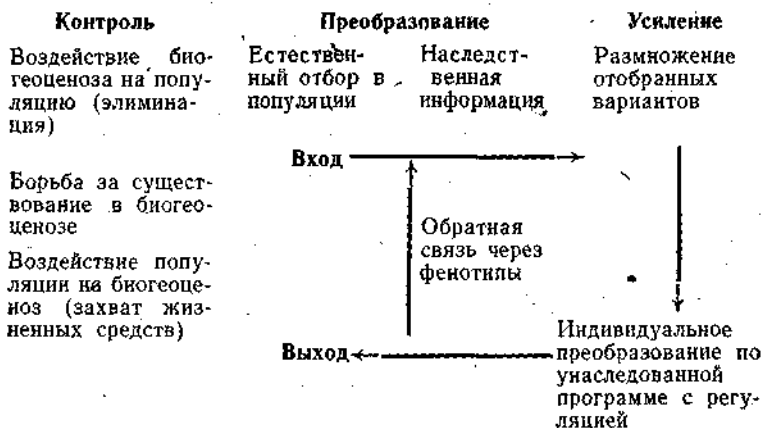
Однако не все уровни интегральной биологической системы равноценны по своей роли в механизме эволюции живых существ,

происходящих в природе. По мнению И. И. Шмальгаузена (1961), наиболее существенным звеном, от которого как от первичного обычно начинаются эволюционные преобразования, является популяция — элементарная эволюирующая единица. Именно в популяции впервые возникают перестройки, которые затем распространяются «вверх» и «вниз» по иерархической структуре жизни.

Популяция находится под непрерывным воздействием всей массы абиотических и биотических воздействий внешней среды, обозначаемой как биогеоценоз (В. Н. Сукачев, 1945). Как очень сложная система биогеоценоз также организуется на основе некоторых общих принципов взаимодействия его элементов, из которых важным фактором эволюции является борьба за существование.

Как видно из приведенной ниже схемы, цикл эволюционных преобразований популяции начинается с воздействия биогеоценоза на популяцию путем прямого и косвенного истребления ее особей. Этот входной канал несет информацию о состоянии внешней среды. Затем происходит естественный отбор фенотипов внутри популяции и меняется наследственная структура. Путем размножения новые свойства усиливаются и генетически закрепляются. Наследственная информация реализуется в новой фенотипической форме. Наконец, преобразованная популяция образует выходной канал, несущий информацию о ее состоянии путем активной деятельности особей, захватывающих жизненные средства из биогеоценоза.

Кибернетическая схема регуляции эволюционного процесса
(по И. И. Шмальгаузену, 1961)



В зависимости от приспособительного значения наступивших изменений обратная связь через фенотип может иметь разное направление. Более приспособленные фенотипы размножаются, и эта движущая форма естественного отбора является механизмом положительной обратной связи. В случаях, когда новые фенотипы оказываются менее приспособленными, они гибнут, происходит возвращение к прежнему фенотипу, и такая стабилизирующая форма

естественного отбора является механизмом отрицательной обратной связи.

Управление дифференцировкой клеток

Как было отмечено выше, новые эволюционно возникающие свойства генетически закрепляются и усиливаются путем размножения. Это происходит в последовательных циклах онтогенетического развития организмов. В основе каждого из таких циклов лежат сложные процессы управления дифференцировкой клеток, в результате которых из одной-единственной родительской оплодотворенной яйцеклетки формируются специализированные ткани и органы.

Элементарный механизм генетического управления дифференцировкой клеток состоит в координированном стимулировании одних метаболических циклов и подавлении других. В результате взаимодействия процессов репрессии (задержка синтеза фермента конечными продуктами метаболического цикла) и индукции (усиление синтеза ферментов в результате устранения репрессора) происходит дифференцировка клетки (рис. 15).

При наличии в первичных клетках равных исходных субстратов для синтеза ферментов (S_1, S_2) метаболические процессы будут вначале идти равновероятно с одинаковыми конечными результатами (P_1, P_2).

Однако под влиянием даже слабого локального генетически обусловленного воздействия в системе возникает «перекос», который с неизбежностью начнет углубляться и, наконец, приведет к тому, что из двух возможных конечных продуктов P_1 и P_2 будет вырабатываться только один. Специализация метаболических циклов определяет направление развития энергетических и пластических процессов в клетках, их функциональные и морфологические различия.

Имеется глубокий смысл в том, что принципиальная схема управления адаптивными метаболическими процессами на субклеточном уровне оказывается идентичной схемам управления адаптивным поведением на уровне целостного организма. Примером может служить модель процессов обучения (см. рис. 96). Такое сходство наглядно демонстрирует единство принципов организации биоконвер-

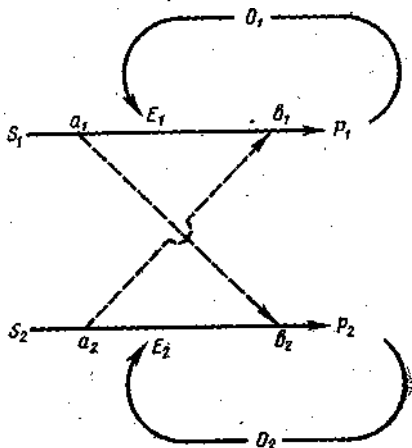


Рис. 15. Схема управления метаболическими циклами, определяющими дифференцировку клетки (по Ф. Жакоб, Ж. Моно, 1964): S_1, S_2 — исходные субстраты ферментов E_1, E_2 ; P_1, P_2 — конечные продукты соответствующих метаболических циклов; $a_1 - b_2$ — репрессия реакции $S_2 - P_2$ и $a_2 - b_1$ — реакции $S_1 - P_1$; o_1 — индукция фермента E_1 и o_2 — фермента E_2 .

нетических систем разного уровня, как систем, осуществляющих целесообразное саморегулирование путем положительных и отрицательных обратных связей.

Регулирование процесса онтогенеза

Многие важные механизмы эволюции в концентрированной и ускоренной форме выступают в процессе онтогенетического развития особи. Они соответствуют различным видам регулирования, известным из общей теории автоматического управления.

Простое регулирование по заданной программе осуществляется генетическим аппаратом. Эффективность его управляющего действия очень ярко проявляется в морфогенезе. Поразительно, как из оплодотворенной яйцеклетки неизбежно и обязательно вырастает взрослая особь со всем бесконечным множеством морфологических признаков, характерных именно для животных данного вида. Надежность такого генетического управления развитием обеспечивается многими приспособлениями, например удвоением дозы действующих генов в гомозиготах и наличием блоков полигенов или комплексов модификаторов в гетерозиготах. Программное регулирование функций определяет, например, набор ферментов, вырабатываемых пищеварительными железами, формирование механизмов безусловных рефлексов и врожденного типа нервной деятельности.

Регулирование с учетом факторов, вызывающих отклонения от программы, осуществляется с помощью многочисленных морфологических и функциональных защитных компенсаторных механизмов. Особое значение при этом приобретает избыточность как детерминирующих агентов, так и тканевого материала. Примерами могут служить многие известные в механике развития случаи множественного обеспечения формообразования набором индукторов, включающихся при отклонениях от нормы, и возмещения дефектов развития из недифференцированных клеточных резервов. Стабилизация функций в онтогенезе достигается, например, увеличением жизненной емкости легких при обитании в условиях разреженного воздуха, гипертрофией мышц при повышенной физической нагрузке, приспособлением органов чувств к раздражителям среды и т. д.

Регулирование по замкнутому циклу с обратными связями представляет собой высшую форму регулирования, которая лежит в основе специфической для живого саморегуляции. Оно включает в себя как простое программное, так и учитывающее отклоняющие от программы факторы. В процессе онтогенеза элементарный цикл саморегулирования «нормы развития» начинается прямым управляющим влиянием генетической программы на развивающуюся часть организма и завершается сигналами о морфофизиологических результатах этого влияния по обратным связям развивающегося органа к генетическому аппарату. Такие элементарные циклы входят между собой во взаимоотношения, на основе которых складываются более сложные циклы второго, третьего и далее порядка. Например, у растений по генетической программе возникает корне-

вая система и лиственный покров. Первая обеспечивает минеральное питание, определяющее рост и фотосинтетическую способность листьев, которая в свою очередь лимитирует ресурсы для роста корневой системы (рис. 16). Таким образом, элементарные циклы прямого управления входят как элементы во вторичный цикл взаимного регулирования роста корневой системы и листового покрова, в свою очередь входящего в глобальный механизм саморегуляции организма растения как целого.

Можно привести много примеров взаимного регулирования по прямым связям развивающихся органов и функций животного организма. Так, глазной бокал индуцирует в прилежащей эктодерме развитие хрусталика, а последний, сформировавшись, вызывает в глазном бокале образование сетчатки. В этом случае при помощи положительных обратных связей достигается усиление взаимозависимых процессов формирования органа зрения. Примером отрицательной обратной связи может служить взаимосвязь развития половых желез и некоторых вторичных половых признаков у птиц: гормоны семенников вызывают у петухов рост гребня, который, достигая некоторой степени развития, начинает тормозить эндокринную деятельность семенников.

Рост и развитие организма в онтогенезе могут быть охарактеризованы отношением его размножающихся и дифференцированных клеток. С учетом современных фактов и представлений биологии развития Вайсс и Кавану (Weiss, Cavanaugh, 1957) разработали математическую модель регуляции онтогенеза в виде трех дифференциальных уравнений:

$$dG = G \left\{ \left[1 - \frac{b \left(\frac{i}{i_e} \right)^x}{\left(\frac{V}{V_e} \right)^x} \right] \log_2 - K_2 - K_1 \left[1 - \frac{\left(\frac{i}{i_e} \right)^x}{\left(\frac{V}{V_e} \right)^x} \right] \right\} dt;$$

$$dD = \left\{ K_2 G + K_1 G \left[1 - \frac{\left(\frac{i}{i_e} \right)^x}{\left(\frac{V}{V_e} \right)^x} \right] - K_3 D \right\} dt;$$

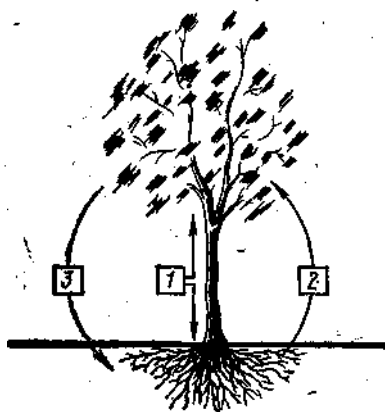


Рис. 16. Саморегуляция развития растения по замкнутому циклу с обратными связями:

1 — прямое регулирование по заданной генетической программе, 2 — влияние факторов минерального питания на функции и рост листьев, 3 — влияние уровня фотосинтетической деятельности на рост корневой системы

$$dI = K - I_e \left[\left(\frac{G}{G_e} \right) \left(\frac{D}{D_e} \right) \right] - \frac{I}{I_e} dt,$$

где G — масса делящихся клеток, D — масса дифференцированных клеток, I — масса тормозящего фактора («молекулы-антиматрицы»), K — константы скорости, b — отношение величины сигнала обратной связи к его величине при полном торможении, V — объем фонда разведения, индекс e — конечная величина данного показателя.

Некоторые общие закономерности саморегуляции онтогенеза проявляются в поддержании определенного метаболического градиента (Child, 1921), в особенностях анатомической организации нервной системы (Дж. Когхилл, 1934) и гетерохронном развитии компонентов функциональных систем (П. К. Анохин, 1968).

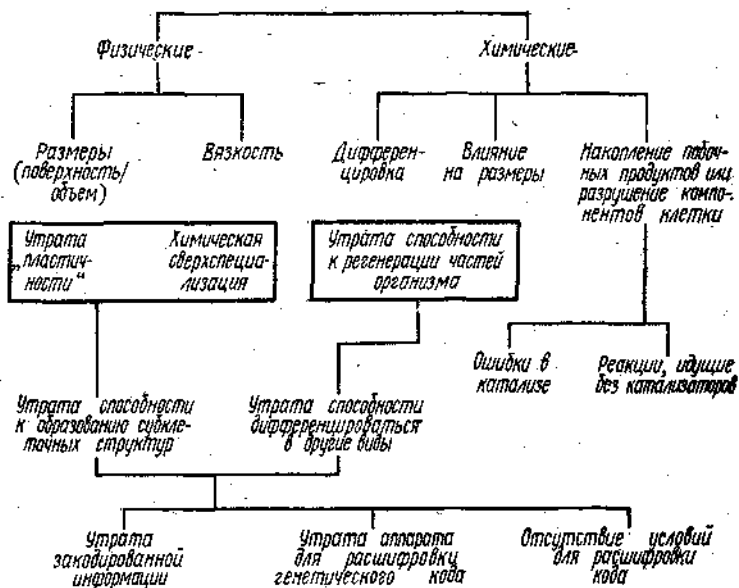
Проблема старения и смерти

Эволюция демонстрирует колоссальные приспособительные возможности целесообразной саморегуляции всех жизненных процессов. Тем более удивительно, на первый взгляд, что жизнь организмов со временем расстраивается, регуляция его функций нарушается и наступает деградация, называемая старением, которое заканчивается драматическим финалом — смертью.

Природа старения и смерти — одна из фундаментальных проблем общей биологии, которую пытались решать многие поколения ученых. В настоящее время существует большое число разнообразных теорий старения, объясняющих ее наступление разными причинами: хронической интоксикацией и накоплением вредных продуктов веществ, изнашиванием коллоидных структур протоплазмы и «сшиванием» макромолекул, истощением адаптационной энергии и незаменимых ферментов, генетическими «ошибками» и неблагоприятными клеточными мутациями и т. п. Однако если подойти к этим теориям с позиций рассмотрения организма, как биокibernетической саморегулирующейся системы, то нетрудно увидеть, что все они явно или неявно исходят из предположения о той или иной недостаточности саморегуляции. Как видно из схемы, причины старения усматриваются в различных функциональных структурных «утратах» и «ошибках».

Так, новейшие теории старения связывают его развитие с возникновением случайных мутаций и накоплением так называемых генетических «ошибок», которые ведут к изменению свойств клеток и в конечном итоге к деградации организма.

Однако даже такой мутагенный агент, как рентгеновское облучение, не ускорял старение и смерть (рис. 17). К тому же генетические нарушения могли бы привести к старческому «вырождению» клеток лишь при условии достаточной частоты мутаций и отсутствию их коррекции. Вместе с тем если принять частоту мутаций соматических клеток равной таковой у половых, то в результате накопления летальных локусов к 60-летнему возрасту число

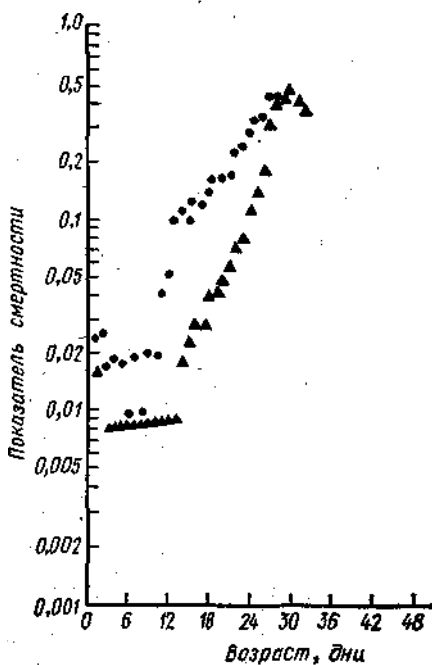


Изменения свойств клеток, являющиеся генетической причиной старения (по Б. Стрелеру, 1964)

«выродившихся» клеток достигнет всего лишь четырех на миллион. Явно этого недостаточно, чтобы объяснить фактические темпы старения. С другой стороны, тканевые механизмы, регулирующие развитие клеточных популяций, как известно, весьма чувствительны к цитологическим характеристикам последних. Молчаливое предположение о неспособности механизмов регуляции генетического аппарата адекватно реагировать на изменение этих характеристик не имеет каких-либо фактических доказательств.

Рис. 17. Влияние рентгеновского облучения (4500р) на продолжительность жизни дрозофил (по Б. Стрелеру, 1964):

по оси ординат — показатель смертности в логарифмическом масштабе, точками обозначены контрольные, треугольниками — облученные дрозофилы.



Подводя итоги рассмотрению существующих теорий старения и смерти, приходится признать, что их слабой стороной является недооценка или игнорирование самого главного общего свойства живого — способности к целесообразному саморегулированию, которое вполне может компенсировать все возникающие во времени структурные или функциональные нарушения, в том числе и генетического управления. Почему же старение и смерть роковым образом сопровождают жизнь?

На этот вопрос обычно отвечают исходя из наиболее общего диалектического определения отношения жизни и смерти, которое дал Ф. Энгельс (1874): «Жить — значит умирать»*. Действительно, не вызывает сомнений, что смерть, являясь противоположностью жизни, вместе с тем неизбежно порождается ею. Но как это происходит, какие именно свойства и проявления жизни порождают свою противоположность — смерть?

Здесь следует напомнить, как Ф. Энгельс (1877), определяя сущность жизни в виде формы существования белковых тел, подчеркивал, что «...этот способ существования состоит по своему существу в постоянном самообновлении...»**. Определение жизни Энгельса выдвигает в качестве первичного признака жизни именно те качества самоорганизации и самовосстановления, которые лежат в основе всех свойств биокibernетической системы. Поэтому попытки якобы философского обоснования тезиса о старении как о невозвратности каких-либо звеньев жизненного обмена веществ неправомерны.

Таким образом, в самой сущности жизни как непрерывном самообновлении еще нет условий, определяющих изменение этих процессов в сторону возрастной деградации. Отсюда следует, что появление этих условий связано с дальнейшим развитием возникшей жизни, в закономерных противоречиях которого и следует искать причины старения и смерти.

Деструктивная форма видовой саморегуляции

Одно из основных противоречий, возникающих при развитии жизни, заключается в непрерывно нарастающем разрыве между стабильностью форм ее саморегуляции и изменчивостью внешней среды. Кроме того, потенциальные возможности безграничного роста ограничиваются ресурсами непосредственного окружения. Поэтому первым шагом в эволюции органического мира с неизбежностью должно быть возникновение механизмов смены форм жизни и самоограничения роста живых систем. Обе эти задачи были решены путем преобразования непрерывного потока жизни в дискретные циклы, вначале путем деления простейших особей с реорганизацией их генетического аппарата, а затем полной замены родительского организма потомством. Тем самым бесконечная продолжительность «постоянного самовосстановления» превращается в бесконечную

* Маркс К., Энгельс Ф. Соч., т. 20. М., Госполитиздат, 1961, с. 611 и с. 82**.

смену конечных циклов индивидуального существования, и жизненный цикл каждого индивидуума завершается активным саморазрушением. Следует подчеркнуть, что в отличие от распространенных теорий старения и смерти, усматривающих их причины в пассивном несовершенстве жизни; здесь речь идет об *активном дополнительном регуляторном механизме, который на определенном этапе онтогенеза вступает в борьбу с механизмами обеспечения жизни и прерывает ее течение.*

Жизнь несет смерть не в первичном своем принципе самоорганизации, а во вторичных законах эволюционного развития. Индивидуальное старение означает не слабость саморегуляции организма, успешно противостоящую мощным внешним воздействиям, а силу саморегуляции вида, которая в состоянии «взорвать изнутри» эту ультрастабильную биокibernетическую систему.

Такой взгляд требует принципиально иного подхода к проявлениям старения, которые должны рассматриваться не как пассивные следствия несовершенства организации жизни, а как активные действия механизмов более общего ее регулирования. В этом смысле именно смерть, как это не парадоксально, явилась одним из первых эволюционных приобретений приспособительного значения. Нет ничего удивительного в том, что приспособление, полезное для вида, может быть вредным и даже губительным для индивидуума. Достаточно вспомнить о материнском инстинкте, заставляющем самок широкого круга животных жертвовать жизнью ради спасения потомства, или миграции лососевых, достигающих нерестилища ценой смертельного истощения. В общепрологическом плане индивидуальная смерть становится необходимым условием прогресса вида.

Как известно, новые свойства организмов, приобретаемые в ходе приспособительной эволюции, реализуются в виде его активных функций. Например, приспособление к гетеротрофному питанию создало функцию пищеварения, приспособление к неблагоприятным условиям путем изменения среды обитания обусловило появление функции передвижения. Подобным образом приспособление к прогрессивному развитию вида привело к возникновению не только общеизвестной функции размножения, но и ее дополнения — пока еще малоизученной функции деструкции организмов родительских особей, сыгравших свою биологическую роль продолжателей рода. Таким образом; с эволюционной точки зрения, *старение и смерть представляют собой активные деструктивные функции организма, проявление биологически целесообразной для вида, хотя и «отрицательной» для индивидуума саморегуляции (А. Б. Коган, 1966).*

Закономерное включение в действие функций саморазрушения именно после того, как завершается функция размножения, является общим правилом, которое можно иллюстрировать множеством примеров. Яркой иллюстрацией из жизни растений может служить мексиканская агава, которая живет десятки лет, пока не зацветет. Тогда она приносит плод и гибнет. Среди животных особенно наглядные примеры дают насекомые: вся жизнь крылатой поденки длится

несколько часов, в течение которых она взлетает, спаривается в воздухе и после откладки яиц погибает. Скоропостижное старение и смерть, наступающие у бабочек *Fumea crassiorella* вскоре после оплодотворения и откладки яиц, можно задержать при индивидуальном содержании, предотвращающем спаривание (рис. 18).

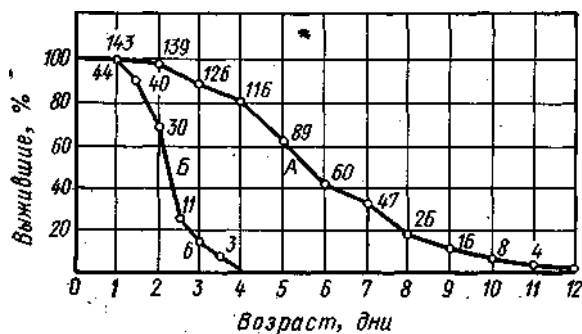


Рис. 18. Кривые выживания 145 девственных самок (А) и 144 оплодотворенных самок (Б) бабочки *Fumea crassiorella* при индивидуальном их содержании (по А. Комфорту, 1967)

ТАБЛИЦА 2

Фенологические наблюдения в Ботаническом саду Ростовского университета за развитием мака самосейки (*Papaver rhoeas* L) в мае — сентябре 1970 г. (по А. Б. Когану, Л. Е. Остроумовой, 1976)

Группа	Появление всходов	Сроки максимальной бутонизации	Средняя продолжительность жизни в днях	Состояние растений по осмотрам 10—14 августа
Контрольная (50 растений)	16 мая	23 июня	94	Все листья засохли, плоды вызрели, живыми остались стебель и корень
Удаление бутонов (50 растений)	16 мая	23 июня	118	Продолжается бутонизация, много зеленых листьев, молодых побегов, от контрольных отличаются сильно кустистой формой
Удаление пыльников (50 растений)	16 мая	23 мая	114	Более половины растений продолжают вегетировать, давать бутоны, но цветки неполноценные, недоразвит андроец и гинецей

Аналогичную задержку деструктивных изменений у однолетних растений (мак самосейка, астра китайская) удалось получить путем прищипывания бутонов в стадию, предшествующую цветению (табл. 2).

Общезвестно, что в жизни человека период старения наступает вслед за периодом расцвета половой деятельности. Именно после 40—50 лет появляются в облике и поведении человека постепенно нарастающие признаки приближающейся старости. Все исследования в области геронтологии приводят к совпадающим результатам, что именно начиная с этого возраста развиваются деструктивные изменения в органах на физико-химическом, клеточном и тканевом уровнях, падает эффективность вегетативных функций, снижается физическая сила и умственные способности человека. Может быть эффекты «омоложения», достигаемые с помощью половых гормонов (Steinach, 1920), цитотоксической сыворотки (А. А. Богомолец, 1938), недостаточного питания (В. Н. Никитин, 1958) помимо их общего стимулирующего действия, в какой-то мере связаны и с отсрочкой развития функции саморазрушения.

Взгляд на старение и смерть, как проявления активной функции саморазрушения, ставит вопрос о физиологическом механизме реализации этой функции. Возникновение этой функции в донервную эпоху эволюции говорит о ее гуморальной природе, а тесная связь с репродуктивной деятельностью организма может направить поиски в сторону гонадотропных гормонов. Однако эндокринные факторы выступают в этом случае не как причина, а как один из исполнительных механизмов разрушения тканей.

Глава третья

Саморегуляция внутриклеточных процессов

Организация, информация и управление свойственны живой материи на всех уровнях, начиная с самых глубоких — физико-химического и субклеточного. Мельчайшая структурная единица живого организма — клетка — является сложнейшей, уникальной системой с многочисленными внутренними регуляциями, тонкой и точной реакцией на изменения среды.

Цитология, биохимия и биофизика изучают клетку, сосредоточивая внимание на превращениях вещества и энергии в клеточной деятельности. Кибернетику в отличие от этих наук интересует не вещественно-энергетическая сторона этих процессов, а организация управления, осуществляемого с помощью информационного взаимодействия между клеточными структурами.

Клетка как система целесообразного саморегулирования

Биологические системы существенно отличаются от искусственных кибернетических наличием задачи оптимизации своего текущего состояния. Клетки как элементарные биологические самоорганизующиеся системы всегда выполняют операции, направленные на достижение оптимальных параметров и условий жизнедеятельности. Механизмы целесообразного саморегулирования процессов жизнедеятельности клетки формируются в процессе их развития и модифицируются влияниями более высоких уровней (ткань, орган, организм):

Элементарными задачами саморегулирования клетки можно считать следующее: 1) поддерживать свои структуры в состоянии, удаленном от термодинамического равновесия, используя охранительные реакции, выработанные в эволюционном процессе; 2) по истечении определенного времени осуществить функцию размножения.

Включение клеток в систему более высокого порядка, например в многоклеточном организме, оказывает на нее мощные влияния, которые в конечном счете могут препятствовать решению задач, присущих индивидуальной клетке. Так, клетки эпителия неизбежно отмирают в больших количествах, не успевая делиться; эритроциты млекопитающих превращаются в ходе эри-

тропоза в безъядерные образования, специализированные для переноса кислорода; нервные клетки взрослого организма также лишены способности к делению. Однако не следует думать, что организм полностью уничтожает свойства, присущие отдельным клеткам.

Одно из принципиальных отличий между современными техническими управляющими системами и организмами и заключается в том, что в случае организма мы имеем дело с иерархической системой элементов (органов, клеток), каждый из которых имеет индивидуальные задачи саморегулирования.

Клеточные синергии

Каждой клетке присущ отработанный и отточенный в эволюции набор синергий, обеспечивающий ее целесообразное функционирование как целостной системы.

Понятие синергии было наиболее четко сформулировано на примере вопроса о том, как координация сокращений мышц образует целостный двигательный акт (Н. А. Бернштейн, 1968).

Синергия — это совокупность согласованных процессов (в свою очередь, как правило, весьма сложных в деталях), которая может быть пущена в ход как целое под воздействием внешних факторов и приводит к биологически полезному результату. «Программа» синергии, таким образом, уже заложена в структурах самой системы; управляющее воздействие приводит к тому, что эта программа реализуется.

Примерами клеточных синергий могут служить: деление клетки, восстановительные процессы при разрушении части протоплазмы, паранекроз, индуцированный синтез ферментов у бактерий, электрическая реакция и др. Одну и ту же синергию могут включить совершенно различные по своей природе воздействия. Например, рост и деление клеток можно вызвать: воздействием гормонов; повышением функциональной нагрузки (при тренировке или при удалении симметричного органа), повреждением участка ткани (при регенерации). В то же время *конечная цель синергии может зачастую достигаться различными путями, так как сложный характер синергии допускает множество вариантов протеканий процесса, приводящих к одному и тому же финалу. Это свойство называется «эквивинальностью».* Конечно, управляющие системами, обладающими набором синергий, будет существенно отличаться от управления стандартными техническими элементами, обеспечивающими жесткую связь между выходом и входом.

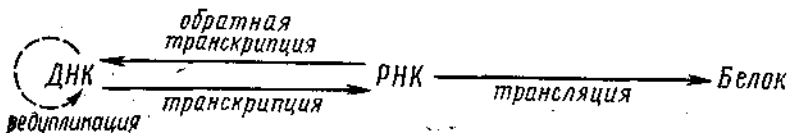
Наличие многих эквивинальных синергий в управляемых элементах обеспечивает, кроме того, высокую функциональную надежность системы. Элементы такой системы могут, перестраивая свои реакции применительно к конкретным обстоятельствам, осуществлять программу своих действий даже тогда, когда их окружение меняется в достаточно широких пределах. Более того, они являются в большой степени взаимозаменяемыми, так что выход из

стройка одного или нескольких элементов не приводит к дезорганизации целого. Наличие синергий приводит к объединению родственных элементов в функциональные ансамбли, устойчиво и надежно решающие физиологические задачи. Есть основания распространить понятие ансамблей организации и на внутриклеточные системы.

Синтез белка — основная клеточная синергия

Одним из главных регуляторов всех процессов, протекающих в системе клетки, является аппарат управления ее основным обменом веществ, связанным прежде всего с белковой основой цитоплазмы.

Представление о переносе информации в процессах транскрипции и трансляции с ДНК через РНК на белок (см. схему) стало



общепризнанным и заслужило название «центральной догмы» молекулярной биологии. Открытие процесса «обратной транскрипции», катализируемой специальным ферментом ревертазой, существенно дополнило «центральную догму» и позволило объяснить ряд важных явлений, связанных, например, с включением добавочной информации в клеточную ДНК при вирусном заражении клеток, приводящем к дезорганизации нормальной работы аппарата, управляющего синтезом белка и превращению нормальной клетки в опухолевую. Не менее важными следствиями этого открытия являются возможности, открываемые в «геной инженерии» — искусственном создании новых генотипов с помощью внедрения участков ДНК с заданными свойствами в ДНК клетки.

Иерархическое строение системы управления синтезом белка

Система синтеза белка построена по иерархическому принципу, т. е. состоит из ряда подсистем, каждая из которых включает в себя подсистемы низшего ранга. На уровне любой информационно-управляющей подсистемы обеспечивается достижение соответствующей локальной цели (рис. 19).

Общей целью клеточной системы синтеза белка является поддержание соотношения концентраций всех типов индивидуальных белков в тех пределах, которые соответствуют оптимальному функционированию клетки при данных внешних условиях, и изменять это соотношение концентраций для обеспечения устойчивого неравновесия клетки при изменяющихся условиях. Цель подсистемы

следующего уровня будет заключаться уже в обеспечении синтеза белка одного определенного типа в режиме, определяемом предыдущим уровнем.

Наконец, на еще более глубоком уровне цель будет заключаться в том, чтобы отдельные аминокислоты, из которых состоит белок, извлекались из метаболического фонда в точном соотношении с генетически определенной программой и располагались в надлежащем порядке. Информация о структуре белка хранится в основном в специализированных ДНК-структурах ядра. Небольшая часть ее заключена в молекулах ДНК, входящих в состав субклеточных частиц, таких, как митохондрии и хлоропласты, и обеспечивает относительную автономию белкового синтеза в этих частях. Перенос информации из ядра в цитоплазму осуществляется с помощью РНК двух типов: тРНК (мол.вес $10^5 \div 10^6$), обеспечивающей упорядоченное расположение аминокислот в белковой цепочке, и сРНК (мол.вес $\sim 10^4$), служащей для «опознавания» и транспорта индивидуальных аминокислот. Детали строения нуклеиновых кислот и белков изложены в руководствах по молекулярной биологии (Л. А. Киселев и др., 1971; Бреслер, 1974).

Что представляет собой синтез белка с точки зрения теории кодирования? Молекула белка с этой точки зрения — это «слово», записанное двадцатибуквенным кодом. Роль кодовых символов играют различные аминокислоты, число которых у большинства организмов равно 20. Нуклеиновые кислоты представляют собой «слова» и «фразы», записанные четырехбуквенным кодом. В ДНК роль кодовых символов играют нуклеотиды, включающие основания четырех типов: аденин, гуанин, цитозин, тимин. В состав РНК вместо тимина входит урацил.

В соответствии с «центральной догмой» молекулярной биологии последовательность аминокислот в белке однозначно определяется последовательностью нуклеотидов в НК. Следовательно, при

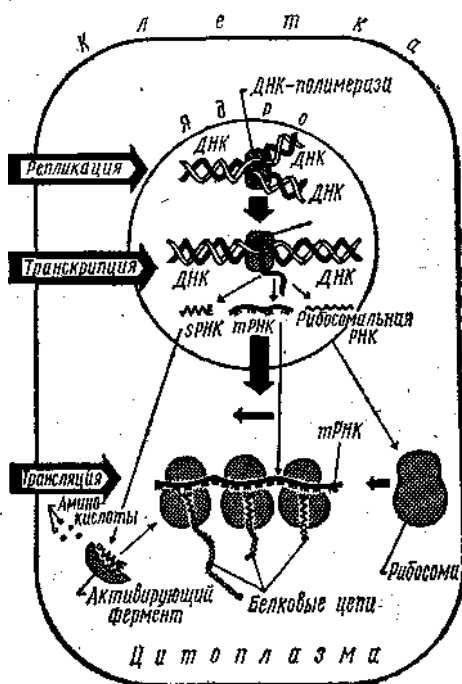


Рис. 19. Современная схема синтеза белка в клетке (по Азерникову, 1966)

(Л. А. Киселев и др., 1971; Бреслер, 1974).

«перекодировании» информации из четырехбуквенного в двадцатибуквенный код необходимо строгое соответствие между этими кодами. Такое соответствие может иметь место только при условии, что каждой аминокислоте сопоставляется комбинация не менее чем трех нуклеотидов. Вывод, сделанный на основе теории кодирования, блестяще подтверждается в эксперименте: действительно, во всех живых организмах кодирование аминокислот обеспечивается тройками нуклеотидов, причем этот код, по-видимому, является универсальным, т. е. возник на очень ранних стадиях эволюции живой материи.

Тройка нуклеотидов, соответствующая определенной аминокислоте, называется *кодонам*. Кодону структурно соответствует, с одной стороны, участок мРНК, а с другой стороны — антикодон — молекула транспортной РНК (сРНК). На одном конце сРНК расположена тройка нуклеотидов, комплементарная к соответствующей тройке мРНК. К другому концу сРНК присоединяется аминокислота, соответствующая данному кодону. Линейно упорядоченная группа кодонов, соответствующая последовательности аминокислот в белковой цепочке, носит название *цистрона*. Структурно цистрону соответствуют: 1) в цитоплазме часть молекулы мРНК, необходимая для синтеза белковой цепочки определенного состава, и 2) участок молекулы ДНК в ядерном аппарате, который служит матрицей для воспроизведения этой мРНК. По современным представлениям мРНК в цитоплазме прикрепляется к группе рибосом, обеспечивающих последовательное «считывание» информации.

Цистроны объединяются в *опероны*. Опероны — это совокупности цистронов, соответствующих целой молекуле мРНК. В ядерном аппарате оперону соответствует более крупный участок ДНК, на котором, как на матрице, синтезируется мРНК. Оперон может включать более десятка цистронов.

Последовательность цистронов часто соответствует последовательности ферментов, обеспечивающих упорядоченную во времени последовательность реакций. Таким образом, ферменты образуются «по конвейеру» и возникают именно в тот момент, когда назревает необходимость совершить следующий этап химического превращения. Создавая ферменты последовательно в нужном порядке, клетка обеспечивает не только временную, но и пространственную упорядоченность реакций, так как возникшие ферменты автоматически образуют необходимый ферментативный комплекс. *Репликон* — это последовательность оперонов, принадлежащая одной молекуле ДНК и обладающая вследствие этого способностью к самоудвоению. В процессе деления двухспиральная молекула ДНК расщепляется и на каждой половине спирали синтезируется комплементарная спираль. Это фундаментальный процесс, лежащий в основе размножения.

Отдельные органоиды цитоплазмы, такие, как митохондрии, хлоропласты, также могут делиться, повторяя свою структуру, как и целая клетка. К самостоятельной репликации способен и клеточный центр — специальный органоид, участвующий в организа-

ции расхождения хромосом при делении. Эти органоиды, следовательно, обладают собственными репликаонами, не связанными в пространственный комплекс с репликаонами ядра. Система репликаонов — *сегрегон* (группа сцепления). Структурно сегрегон соответствует целой хромосоме. В клетке столько сегрегонов, сколько и хромосом. *Генотип* — это высшая структура, включающая все сегрегоны (хромосомы) и цитоплазматические репликаоны. Генотип полностью определяет потенциально возможный набор белков, которые могут быть произведены любой клеткой данного индивидуума и даже вида.

Каждой структурной единице можно сопоставить определенную синтетическую операцию: кодон — образование комплекса аминокислоты и *s*РНК; цистрон — синтез белковой цепочки; оперон — синтез *m*РНК; репликаон — редупликация ДНК; сегрегон — объединение нитей ДНК в хромосому; генотип — деление клетки.

Саморегуляция процессов метаболизма

Уже на метаболическом уровне в клетке осуществляется относительно автономное управление и регулирование; необходимость такого регулирования связана с системным характером процесса обмена веществ. Если реакции будут несогласованными, это приведет к накоплению одних продуктов, недостатку других и в конечном счете к разрушению клетки как единого целого. Эта управляемость всех стадий и согласованность течения огромного (~1000) числа химических процессов, протекающих в крошечном объеме (~10⁻⁹ см), придает метаболизму клетки существенно новые черты по сравнению с теми, которые наблюдает химик в неживой природе.

Системы регулирования реакций обеспечивают постепенное выделение энергии. Вне клетки, например, глюкоза, соединяясь с кислородом, сгорает с выделением большого количества тепла и резким повышением температуры. Тот же процесс окисления глюкозы в клетке происходит при температуре, равной 30—40° С, вследствие того, что он разбит на много стадий, каждая из которых освобождает небольшую долю суммарной энергии и ведет к записанию ее в макроэнергических связях АТФ.

Закон действующих масс

Одним из механизмов саморегуляции метаболизма является закон, который утверждает, что скорость реакции пропорциональна концентрациям вступающих во взаимодействие веществ.

Для мономолекулярной реакции типа $A \rightarrow P$ можно записать уравнение кинетики:

$$V = \frac{d[P]}{dt} = k_1[A],$$

где V — скорость реакции; $[A]$, $[P]$ — концентрация метаболитов A , P ; k_1 — константа скорости реакции.

Если реакция может идти в обе стороны, то следует ввести константу скорости для прямой и обратной реакций, так как A превращается в P не с той же скоростью, что P в A :

$$V = \frac{d[P]}{dt} = k_1[A] - k_{-1}[P].$$

При достижении равновесия реакция прекращается. Равновесие является динамическим — число превращений $A \rightarrow P$ в единицу времени равно числу превращений в обратном направлении. Тогда можно записать:

$$V = \frac{d(P)}{dt} = 0; \quad K = \frac{k_1}{k_{-1}} = \frac{[P]_{\text{равн}}}{[A]_{\text{равн}}},$$

где K — константа равновесия для данной реакции.

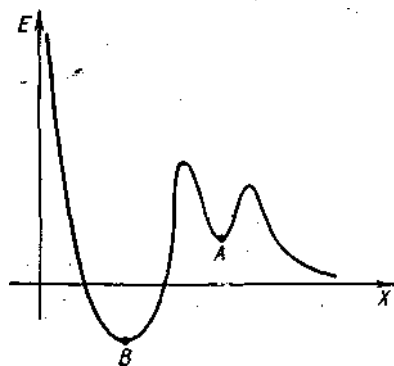


Рис. 20. Энергетический профиль химической реакции

Физический смысл k_1 , k_{-1} и K легко понять, рассмотрев рис. 20. Например, пусть энергия (более строго — свободная энергия) E_B меньше, чем E_A . Тогда переход из A в B энергетически выгоден и должен осуществляться самопроизвольно. Разность $E_A - E_B = \Delta E$ называется энергетическим выходом реакции; в данном примере энергия выделяется. Однако прежде чем достигнуть состояния B , молекула A должна перейти в промежуточное состояние (возбужденное состояние), энергия которого выше, чем энергия E_A . Вследствие теплового движения молекул есть вероятность,

зависящая от температуры, что молекула A получит необходимую энергию. Эта энергия $E^*_1 = E_{\text{пр}} - E_A$ называется энергией активации. Закон Аррениуса

$$k_1 = A_1 e^{-\frac{E^*_1}{RT}}$$

(где A_1 — постоянный множитель) утверждает, что константа скорости экспоненциально зависит от энергии активации. Опираясь на эту формулу, нетрудно заметить, что константа равновесия

$$K = \frac{k_1}{k_{-1}} = \text{conste}^{-\frac{E_B - E_A}{RT}} = \text{conste}^{-\frac{\Delta E}{RT}}$$

будет зависеть от энергетического выхода реакции. Первую формулу чисто формально можно применить и к реакциям в организме. Однако по сути она резко отличается от такой же формулы,

описывающей реакции, происходящие в пробирке, где «константа скорости» действительно является константой, зависящей лишь от температуры.

В случае реакций в клетке «константа скорости» не является постоянной величиной, а зависит от целого ряда факторов, которые могут стать параметрами входа по отношению к системе, управляющей метаболизмом. Заметим, что большинство реакций, протекающих в клетке, обладает весьма большими значениями энергии активации. Поэтому вне клетки они при данной температуре вообще не осуществились бы.

Ферментные механизмы управления

Понизить энергию активации и тем самым резко увеличить вероятность реакции в клетке призваны ферменты (рис. 21). Скорость реакции в клетке будет определяться в первую очередь концентрацией фермента, специализированного для проведения данной реакции. Далее, действие фермента (активность) очень сильно зависит от влияний окружающей среды.

Ферменты являются белковыми макромолекулами, активный центр которых образован всего лишь несколькими аминокислотами (из общего числа порядка сотен!). Скорость реакции и активность фермента в основном определяются событиями, протекающими в зоне активного центра: расположение молекул метаболитов такое, чтобы достигалось возможно более легкое и быстрое слияние их электронных облаков и затем разделение образовавшихся продуктов в пространстве. Активный центр является «удобным ложем» для молекул, «впадины» и «выступы» которого согласованы с формой молекул того вида, который данным ферментом «обслуживается».

Была высказана гипотеза, что фермент и субстрат (вещество, на которое фермент действует) подходят друг к другу, как ключ к замку. Однако реальные процессы ферментативного катализа оказались еще тоньше и сложнее. Структура активного центра в некоторых случаях не просто геометрически соответствует субстрату, а перестраивается в момент присоединения субстрата. Таким образом, согласованность обеих структур значительно повышается. Здесь, в самых глубинных внутриклеточных процессах, мы уже видим то, что проявляется и на более высоких уровнях — вероят-

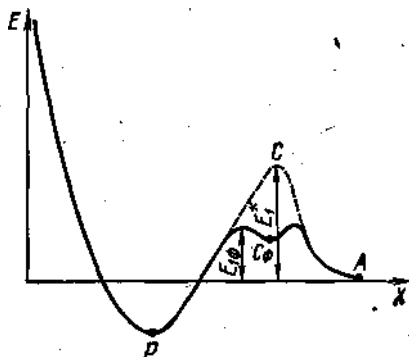


Рис. 21. Энергетический профиль ферментативной реакции. Понижение энергии активации в 10 раз приводит к увеличению скорости реакции в e^{10} .

E_1^* — исходная энергия активации, $E_{1\phi}^*$ — при участии фермента

ностную организацию, обеспечивающую надежность и точность реакции одновременно. Действительно, если активный центр жесткий, то молекулы, приближающиеся к нему геометрически неудачно, могут не войти в его структуру, и реакция не пойдет. С другой стороны, если структура активного центра будет слишком неспециализированной, это делает фермент весьма неточным инструментом управления. Динамический активный центр позволяет избежать и той, и другой опасности, причем подстройка его структуры совершается в основном за счет случайных тепловых колебаний макромолекулы, позволяющих аминокислотам сдвигаться в пространстве и затем фиксировать те положения, которые соответствуют задаче.

Этот же принцип — случайный поиск + фиксация удачно найденных вариантов — прослеживается и на других уровнях, вплоть до популяций и биоценозов.

Кроме энергетического обеспечения реакции, структура макромолекулы фермента является главным рычагом управления. Факторы среды, в первую очередь pH и концентрация различных ионов, могут существенно изменить структуру фермента. Это связано с изменением баланса электрических зарядов на поверхности фермента, определяющего его конформацию (особенно важную роль играет pH). Многие ионы действуют специфично, включаясь в активный центр, и в одних случаях (магний, железо, кобальт) обеспечивают его функцию, а в других (серебро, свинец, ртуть) угнетают фермент.

Существуют ферменты, избирательно чувствительные к ионам натрия и калия, — они участвуют в регулировании молекулярных механизмов нервного импульса. Такие ионы, как кальций и магний, действуют несколько иначе. Эти ионы обладают большим зарядом и обеспечивают образование белковых комплексов — липопротеидов и нуклеопротеидов. В отсутствие иона магния, например, невозможна работа рибосом, они распадаются. В отсутствие ионов кальция становятся неустойчивыми комплексы клеточных мембран — это приводит, в частности, к резкому росту возбудимости нервных структур.

Другим важным фактором, влияющим на структуру ферментов и комплексов, является вода. Молекулы воды, объединенные водородными связями, образуют единую трехмерную сеть, пронизывающую все субклеточное пространство и тесно связанную с макромолекулярными комплексами клетки. В водных, макромолекулярных и надмолекулярных структурах могут возникать кооперативные процессы.

Кооперативные процессы

Кооперативными процессами в молекулярной физике называют такие процессы, в которых продукт процесса влияет на скорость протекания этого же самого процесса вследствие того, что закон взаимодействия между частицами зависит от количества продукта.

С точки зрения кибернетики, *кооперативные процессы* — это не что иное, как процессы с обратной связью, которая осуществляется в силу наличия зависимости между законом взаимодействия частиц системы и количеством продукта.

Кооперативными являются, например, «переходы спираль — клубок», заключающиеся в том, что при критических условиях (определяемых температурой или ионами) водородные связи, поддерживающие спиральную структуру белка, становятся неустойчивыми и молекула сворачивается в неупорядоченный клубок. Однако для того чтобы эта неустойчивость реализовалась, нужно, чтобы появилось хотя бы несколько «затравочных» разрывов. Дальше процесс развивается кооперативно: чем больше водородных связей разрушено, тем легче разрушать остальные. В результате разрушается вторичная и третичная структура белка и полимер превращается в статистически свернутый клубок. Аналогичные переходы имеют место и для нуклеиновых кислот.

Кооперативные процессы, связанные с перестройкой воды или конформационными изменениями макромолекул, могут лежать в основе действия *биологических усилительных систем*. Заметим, что лавинная перестройка структур возможна лишь потому, что эта структура при данных условиях является неравновесной. Такая структура существует устойчиво лишь до тех пор, пока есть энергия и регулирование. Когда в силу изменившихся условий границы устойчивости превзойдены, избыточная энергия, имеющаяся в неравновесной структуре, может выделиться. Слабое воздействие приводит к мощному результату, т. е. осуществляется усиление сигнала.

Вопрос о биологических усилителях является чрезвычайно интересным, но пока еще слабо разработанным. Экспериментально показано (С. И. Вавилов, 1950), что для возникновения зрительного ощущения достаточно 1—2 квантов света. Это значит, что ничтожно слабое воздействие на входе (с энергией порядка 10^{-12} эрг) порождает целую серию импульсов (с энергией 10^{-6} эрг на импульс) на выходе воспринимающего аппарата сетчатки. Система сетчатки, следовательно, имеет коэффициент усиления 10^6 !

Не менее эффективными должны быть системы усиления, связанные, например, с митогенетическими лучами. Имеются опыты, на основании которых делается вывод о том, что достаточно всего лишь одного фотона для запуска такого сложнейшего процесса, как деление клетки. Интересным является и то, что длины волн этих фотонов лежат в области 300—190 нм, т. е. в области, где исключены «помехи», как со стороны видимого света, так и от сверхслабых свечений в видимой и ближней ультрафиолетовой части спектра, возникающих при некоторых биохимических реакциях окисления. Усилительные системы не обязательно связаны с квантовыми процессами. Примером заведомо бесквантовых процессов могут служить процессы восприятия звука или процессы в осязательных рецепторах. Здесь смещение мембраны на доли нано-

метра способно привести к возникновению серий нервных импульсов. Коэффициент усиления опять-таки $\sim 10^6$.

Следующим важным фактором управления, связанным с кооперативностью макромолекул, являются *аллостерические влияния*. Так называются изменения конформации активного центра (или его способности к перестройкам), возникающие при присоединении какого-либо вещества к ферменту в области, удаленной от активного центра. Известно, какую огромную роль в регулировании физиологических функций играют гормоны — вещества, химически весьма мало активные, несмотря на это, способные резко влиять на самые разнообразные биохимические процессы. Действие гормонов в большинстве случаев, по-видимому, связано именно с аллостерическим эффектом; без этого предположения очень трудно понять, почему сравнительно инертное вещество, совершенно не сходное по структуре с метаболитом, оказывает столь сильное влияние на его превращения, даже и присутствуя в очень малых концентрациях.

В основе аллостерического влияния, как и в основе индуцированного соответствия фермент-субстрат, лежат кооперативные процессы, обеспечивающие структурную подвижность белковой молекулы.

Наконец, существуют такие ферменты, активный центр которых не сосредоточен на одной молекуле, а возникает при образовании комплекса. В этом случае распад и образование комплекса являются определяющими факторами в управлении. Аллостерические эффекты позволяют осуществлять саморегулирование метаболических процессов по принципу обратной связи. Во многих случаях продукт реакции способен влиять на активность фермента, катализирующего эту реакцию или какую-либо из реакций, предшествующих данному участку метаболизма. Продукт, таким образом, является сигналом обратной связи, лежащей в основе большей части систем регулирования. Если обратная связь отрицательна, т. е. продукт является аллостерическим ингибитором фермента, то система после определенного переходного режима приходит к стационарному состоянию, обеспечивающему определенную концентрацию продукта в клетке. В случае положительной обратной связи в системе могут возникнуть автоколебания, как, например, в системе гликолиза при определенных условиях (Е. Е. Сельков, 1968). В последнем случае причина автоколебаний связана с ферментом фосфофруктокиназой, который активируется продуктами той реакции, которую он катализирует.

Рассмотренные примеры позволяют оценить степень сложности «элементарных» процессов, на базе которых образуются клеточные синергии. Уже на уровне метаболических превращений видны кардинально новые черты, отличающие метаболизм клетки от простой совокупности химических реакций и превращающие клетку в целостную саморегулируемую систему.

1. Практически все реакции проводятся с помощью высокоспециализированных ферментов. *Ферменты являются ключевыми точ-*

ками для приложения управляющих сигналов. Наиболее изучеными в настоящее время являются сигналы химической природы.

2. В отличие от «обычных» химических реакций клетка широко использует принцип матричного синтеза, который является основой кодирования и передачи информации на уровне макромолекул.

3. Существенной чертой метаболических реакций является то, что поверхности, на которых протекает большая их часть, не являются просто пассивными барьерами, подобно стенкам пробирки. Биологические мембраны являются активными компонентами происходящих на них химических процессов. В ряде случаев сами ферменты непосредственно «встроены в архитектуру» мембраны. Молекулярные компоненты мембран, в частности фосфолипиды, могут быть субстратами метаболических превращений. Возможно, что мембранные структуры способны служить каналами передачи энергии, необходимой для протекания реакции. С мембранами связана и вторая по важности после ферментативной фундаментальная управляющая система клетки — свободно-радикальная система регулирования.

Свободно-радикальная система регулирования

Кроме регулирования скоростей реакций с помощью воздействия на ферменты, существует и другая, независимая от ферментов система регулирования метаболизма. Это система свободно-радикальных процессов.

Свободные радикалы в отличие от обычных молекул обладают неспаренными электронами, имеют незаполненную электронную оболочку, на которую должен для образования устойчивой структуры попасть еще один электрон. Энергия активации для реакций со свободными радикалами практически равна нулю, а энергия, выделяющаяся при таких реакциях, может быть очень большой.

Это, как правило, приводит к тому, что в ходе таких реакций могут появляться один или даже несколько новых свободных радикалов. Они снова вступают в реакцию, порождая неразветвленные цепные процессы (когда выделяется один новый свободный радикал) или разветвленные цепные процессы. Свободно-радикальные процессы играют большую роль в неживой природе, они возникают в процессе горения, взрыва и в более спокойных процессах, таких, как высыхание масляной краски или прогоркание жиров. В последних случаях основную роль играют перекисные радикалы (типа $ROO\cdot$), порождающие цепные процессы, связанные с окислением липидов.

В норме клетка обеспечивает строго ограниченный характер этого окисления, используя для обрыва цепных реакций окисления мембран набор специальных веществ — антиоксидантов (антиокислителей). Система свободные радикалы — антиоксиданты является регуляторной системой с обратными связями. С одной

стороны, свободно-радикальные процессы могут влиять на метаболизм, изменяя структуру мембран (их молекулярный состав и проницаемость); с другой стороны, через метаболизм определяется наличие и активность антиоксидантов, способных ограничить свободно-радикальное окисление.

При функциональных сдвигах или повреждающих воздействиях (например, действию ионизирующей радиации) эта система моментально реагирует, о чем можно судить по характеристикам сверхслабого свечения в сине-зеленой области, сопровождающего реакции свободно-радикального окисления липидов мембран.

Оперонный уровень управления

Следующий уровень управления связан с системой оперонов, регулирующих количество ферментов данного типа.

Активируется обычно оперон в целом, а не каждый цистрон по отдельности. В процессе активации (включения) оперона дей-

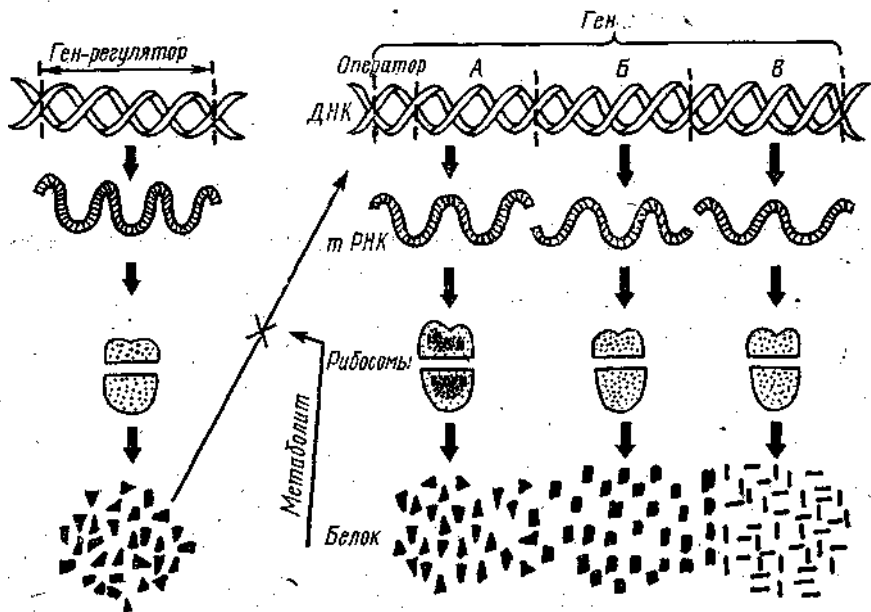


Рис. 22. Управление на оперонном уровне (по А. Н. Белозерскому, 1965)

ствуют следующие его участки: оперон, промотор и ряд структурных цистронов (рис. 22). Оператор — это часть (локус) оперона, ответственная за опознание цитоплазматического вещества, обычно белковой природы (репрессор или апоиндуктор, см. ниже), соединение с которым служит сигналом для процесса активации оперона; промотор — участок, являющийся началом кооперативного процесса матричного синтеза sРНК на структурных цистронах

данного оперона; структурные цистроны — остальные цистроны данного оперона, соответствующие по своему составу строению тех белков, синтез которых обслуживается данным опероном.

Белковое вещество, возникающее в цитоплазме и определяющее запуск оперона, может действовать двояко: как репрессор или как апоиндуктор. В первом случае комплекс репрессора с оператором делает оперон неактивным и подавляет синтез. Но если в цитоплазме появится низкомолекулярное вещество — эффектор, на которое «настроен» данный оперон, то образуется комплекс эффектора и репрессора (апорепрессор), вследствие чего репрессор не дойдет до оператора, не сможет вступить с ним во взаимодействие, изменившееся состояние оператора подействует на промотор, и оперон активируется. Таким образом, эффектор включает синтез белка, снимая репрессию с оперона.

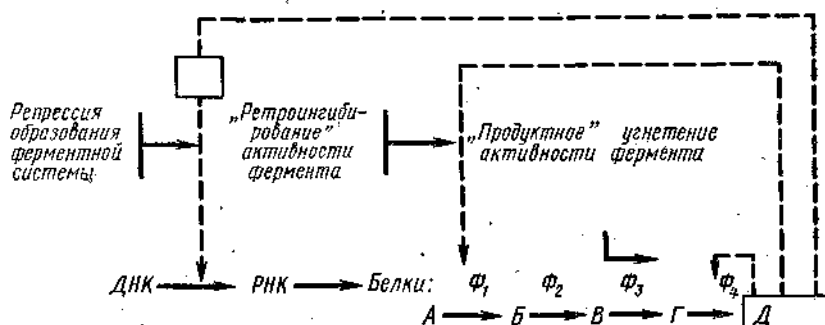
Другой тип белкового вещества — апоиндуктор — без наличия в цитоплазме эффектора не может соединиться с опероном. Появление эффектора делает апоиндуктор активным, превращая его в индуктор. Индуктор соединяется с оператором; образование этого тройного комплекса служит сигналом для запуска деятельности промотора и включает оперон, который до этого был неактивным.

Для каждого оперона в генотипе существуют специализированные цистроны-регуляторы, функцией которых является непрерывный синтез белков-репрессоров или апоиндукторов. Непрерывный синтез необходим, очевидно, потому, что комплекс оператор — репрессор обладает конечным временем жизни, белок в этом комплексе должен непрерывно обновляться.

Интересно отметить, что цистрон-регулятор может быть включен в состав совсем другого оперона, пространственно отделенного от того, в управлении которым регулятор участвует. Хорошо известным примером такой системы регулирования является *lac*-оперон у кишечной палочки. Оперон предназначен для синтеза ферментов, связанных с реакцией расщепления лактозы: β -галактозидазы (структурные цистроны *a*, *b*, *c* синтезируют три цепи, из которых складывается этот фермент), галактозид-пермеазы (цистрон *d*) и трансацетилазы (цистрон *x*). Лактоза, или первые продукты ее расщепления, является эффектором этого оперона. Пока в среде, окружающей клетку, нет лактозы, оперон закрыт, синтез ферментов, расщепляющих лактозу, не производится, так как ген-регулятор непрерывно вырабатывает молекулы репрессора. Но стоит только добавить в среду лактозу, как через несколько минут в клетке появится набор ферментов, необходимый для ее переработки. Лактоза связывает репрессор, оператор освобождается, промотор начинает действовать и структурные цистроны посылают в цитоплазму соответствующую мРНК. Когда же лактоза будет исчерпана, репрессор снова соединится с оператором и выключит оперон.

Описанная система регуляции является довольно простой. Однако такие системы, объединяясь, могут обеспечить регулирова-

ние очень высокой степени сложности. Например, эффектором может служить не обязательно вещество, вводимое в клетку извне. Эффектором может быть и продукт какой-либо цепи или цикла реакций внутриклеточного метаболизма, фермент для которых производит данный оперон. В таком случае накопление продукта может запереть этот оперон, а нехватка продукта включить его. Такие обратные связи, существующие между продуктами реакции и оперонами, могут обеспечить саморегулирование метаболизма (см. схему). Возможны и более сложные ситуации. Метабо-



Общая схема обратных связей в регуляции ферментативного аппарата клетки (по К. А. Кафиани, 1962)

литы одной цепи реакций могут служить эффекторами для оперонов, управляющих другими реакциями, которые на первый взгляд биохимически никак не связаны с данными метаболитами. Наличие таких связей делает метаболизм клетки единой целостной системой.

Самоорганизация в открытой системе клеточного метаболизма

Клеточный метаболизм представляет собой открытую систему, т. е. систему, которая может обмениваться с внешней средой как энергией, так и веществом. Этим она отличается от закрытых систем, в которых сохраняется общее количество вещества (атомов), хотя и разрешен обмен энергией.

Энтропия, устойчивость и термодинамическое равновесие

Всякое упорядочивание материальной системы связано с понижением энтропии. Второе начало термодинамики постулирует неизбежное снижение упорядоченности и рост энтропии в замкнутых системах. Тем не менее, даже в неживой природе мы видим разнообразные устойчивые упорядоченные структуры, например, кристаллы. Понижение энтропии в кристаллах связано с одновремен-

ным понижением внутренней энергии. Физическим принципом, определяющим ход процессов при образовании таких структур, является «принцип минимума свободной энергии», утверждающий, что замкнутая система достигнет равновесия и перейдет в устойчивое при данных внешних условиях состояние, когда свободная энергия этой системы $F=U-TS$ станет минимальной (U — внутренняя энергия, T — температура, S — энтропия). Замкнутая система может в некоторых случаях не достигнуть состояния истинного равновесия, если внутри нее имеются какие-либо препятствия для понижения свободной энергии. Примером может служить, например, пробирка с порохом. Эта система обладает большим избытком свободной энергии, но ее понижению препятствует большая величина энергии активации.

Такие состояния называются в физике метастабильными. Они возникают в тех системах, которые обладают не одним, а несколькими минимумами свободной энергии, причем один из них (B) может быть самым глубоким (истинное равновесие), а остальные (A) обладают по сравнению с ним избытком энергии, но переход из A в B затруднен (рис. 23). «Устойчивость» этих систем весьма относительна (о чем свидетельствует и сам термин «метастабильное состояние», т. е. условно-стабильное).

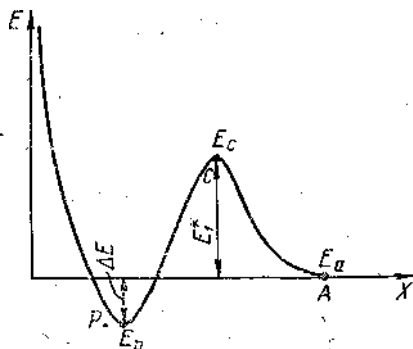


Рис. 23. Метастабильные состояния (пояснения в тексте)

Совсем не такого рода устойчивость присуща открытой системе клеточного метаболизма живой материи. Ее основой является «принцип устойчивого неравновесия», сформулированный Э. С. Бауэром (1935), согласно которому живые системы постоянно работают против равновесия, требуемого законами физики и химии. Поэтому устойчивость живых систем связана с активным использованием своей избыточной свободной энергии для выработки приспособительных реакций и поэтому качественно отличается от устойчивости как равновесных, так и метастабильных состояний.

Такое неравновесное состояние возникает уже на молекулярном уровне. Оно обусловлено тем, что белок в клетке обладает избыточной энергией и этот избыток энергии позволяет ему активно катализировать реакции, используя при этом часть выделяющейся энергии для поддержания собственного неравновесного состояния. С современной точки зрения, «устойчивое неравновесие» живых систем связано в первую очередь с тем, что они являются открытыми системами, непрерывно обменивающимися с внешней средой веществом и энергией. В таких открытых системах появляются совершенно новые возможные устойчивые состояния.

Проточные системы

Своеобразное устойчивое состояние возникает в стационарной проточной системе.

Простым примером стационарной проточной системы может служить бак с двумя кранами, через один из которых вода вливается, а через другой выливается. Уровень воды в баке (параметр системы) остается неизменным, хотя молекулы воды все время сменяют друг друга.

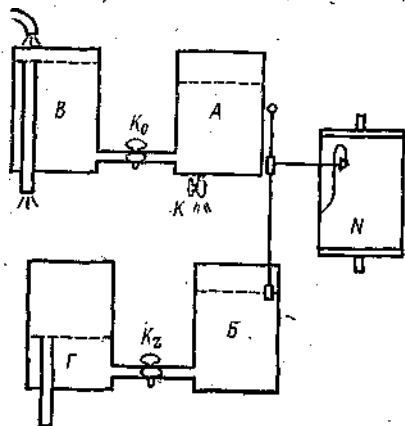


Рис. 24. Гидродинамическая модель открытой системы (по Burton, 1939): А, В, Г — баки с водой, К, К₀, К₂ — краны, N — регистратор уровня воды в баке В

Химическим аналогом этой системы является реакция, в которой вещество А, поступающее извне, превращается в В, а затем продукты Р, в которые превращается вещество В, удаляются. Концентрация вещества В поддерживается постоянной, хотя молекулы все время сменяют друг друга. Проточные стационарные подсистемы можно объединять в более сложные системы, вектор состояния которых будет определяться уже не одной концентрацией, а набором концентраций. Гидродинамическая модель такой системы реакций представлена на рис. 24. Набор уровней в баках соответствует набору стационарных концентраций;

скорость протекания через кран — активности фермента, катализирующего соответствующее превращение.

В закрытой системе наличие ферментов и их активность не могут повлиять на равновесие — процесс в присутствии фермента завершится только раньше, чем без него. (Это соответствует в модели тому, что если не подавать воду в бак А, она неизбежно вытечет, независимо от того, сильно или слабо открыт кран, но в то же время скорость вытекания определяется краном). В стационарных проточных системах активность ферментов является определяющим фактором — при изменении активности меняются значения стационарных концентраций.

Стационарные проточные системы являются простейшим типом открытых систем. Конечно, даже простейшие открытые системы уже не обязаны подчиняться принципу минимума свободной энергии, справедливому для систем замкнутых. Законы поведения таких систем изучает уже не классическая термодинамика, а другой раздел физики — термодинамика необратимых процессов. В этой области науки удается установить свой принцип минимума (принцип Пригожина). Согласно этому принципу скорость производства (создания) энтропии за счет необратимых процессов в открытой системе становится минимальной при достижении стационарного сос-

тояния. Таким образом, фактором, который определяет направление процессов в открытых системах простейшего типа, является уже не свободная энергия, а скорость продукции энтропии.

В замкнутой системе энтропия может только расти. Рост энтропии происходит из-за наличия всевозможных необратимых процессов, приводящих к разрушению структур,— диффузии, теплопередачи, выделения тепла при химических реакциях, протекания токов и т. д. Скорость роста энтропии внутри системы за счет этих процессов

$$\frac{dS_i}{dt} > 0$$

всегда положительна. Конечно, те же самые процессы имеют место и в открытых системах. Но здесь появляются новые возможности. Например, удаляя продукты распада или избыточное тепло, система вместе с тем удаляет энтропию (или, что то же самое, поддерживает, а может быть и повышает свою упорядоченность).

Доля энтропии, связанная с этими процессами, обозначается $\frac{dS_e}{dt}$.

При этом, если система всасывает вещества с высокой энтропией или поглощает тепло, то $\frac{dS_e}{dt} > 0$,

но если система удаляет такие вещества или тепло, то $\frac{dS_e}{dt} < 0$.

Полное изменение энтропии $\frac{dS}{dt} = \frac{dS_i}{dt} + \frac{dS_e}{dt}$

за счет всех возможных процессов может быть как больше, так и меньше нуля. Если система выбрасывает в единицу времени больше энтропии, чем производит, то полная энтропия системы может понижаться. В таком случае система в принципе может повышать свою упорядоченность, строить свои (неравновесные) структуры, оплачивая этот процесс не понижением потенциальной энергии, а выбрасыванием продуктов с высокой энтропией. Формула

$\frac{dS}{dt} = \frac{dS_i}{dt} + \frac{dS_e}{dt}$ носит универсальный характер, т. е. применима ко всем открытым системам без исключения.

Этого нельзя сказать о принципе Пригожина, который приложим в гораздо более ограниченной области, а именно только к стационарным открытым системам, термодинамические свойства которых подчиняются линейным уравнениям (так называемым линейным феноменологическим соотношениям и соотношениям Онзагера).

Требования линейности делают класс открытых систем, где выполняется принцип Пригожина, весьма ограниченным и не проявляющим многих очень важных и интересных свойств. Поэтому попытки выдвинуть принцип Пригожина в качестве общего принципа, направляющего поведение живых систем, как правило, оканчивались неудачей.

Математическое описание динамики метаболизма

Для более точного представления динамической системы метаболических процессов необходимо их количественное описание, допускающее математическое моделирование. В основу уравнений, описывающих химические превращения в клетке, кладутся известные уравнения кинетики.

Для молекулярных реакций типа $A \rightleftharpoons P$ скорость прямой реакции $V_1 = \frac{d[P]}{dt} = k[A] - k_1[P]$,

а обратной $V_1 = \frac{d[A]}{dt} = k_{-1}[P] - k_1[A]$.

В случае, если реакция идет преимущественно в одну сторону, то коэффициент $k_{-1} \ll k_1$ и можно записать

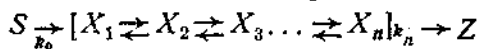
$$V = -\frac{d[A]}{dt} = \frac{d[P]}{dt} = k_1[A]$$

(реакции первого порядка). Для реакций второго порядка (например, простых бимолекулярных реакций) типа $A + B \rightleftharpoons P$:

$$V = \frac{d[P]}{dt} = k_1[A][B].$$

Уже этот простейший случай приводит нас к нелинейному уравнению.

Если мы ограничимся использованием только линейных уравнений, то для описания линейной цепи реакций



можно предложить систему уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= k_0 S + k_{-1} x_2 - k_1 x_1; \\ \frac{dx_2}{dt} &= +k_1 x_1 + k_2 x_3 - k_2 x_2 - k_1 x_2; \\ \frac{dx_n}{dt} &= -k_n x_n - k_{n-1} x_n + k_{n-1} x_{n-1}, \end{aligned}$$

где X — вещества, x — их концентрации.

В общем виде любое решение системы линейных дифференциальных уравнений можно представить в форме:

$$x = \sum e^{\mu_k t},$$

где $\mu_k = \alpha_k + i\beta_k$ — корни характеристического уравнения данной системы.

Если мы хотим приблизиться к описанию реальных процессов, протекающих в клетке, то необходимо включить в рассмотрение нелинейные дифференциальные уравнения. Наиболее распростра-

ненным способом решения нелинейных уравнений и их систем является моделирование, когда решение получается либо в виде кривой на экране осциллографа, либо в виде таблицы чисел, которую выдает машина. Несмотря на всю сложность нелинейных задач, можно проследить ряд существенных моментов, которыми решения нелинейных уравнений могут отличаться от линейных. В первую очередь заметим, что появляется возможность *устойчивых состояний совершенно нового типа — неравновесных и нестационарных — устойчивых циклов.*

Качественно новые черты нелинейных уравнений можно изучить на примере системы с функциями x и y и независимой переменной t :

$$\frac{dx}{dt} = f_1(x, y); \quad \frac{dy}{dt} = f_2(x, y).$$

Исключая время, мы находим уравнение, связывающее x и y друг с другом:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{f_2(x, y)}{f_1(x, y)}.$$

Связь между x и y , определяемая последним уравнением, позволяет начертить траекторию на фазовой плоскости данной системы, т. е. на плоскости, где значения x и y отложены по соответствующим осям. Если x и y — это параметры изучаемой системы, то развитию процесса во времени соответствует движение репрезентативной точки, или вектора состояния, определяемого параметрами x, y по фазовой траектории.

Равновесными положениями системы являются такие, когда репрезентативная точка никуда не движется, т. е.

$$\frac{dx}{dt} = 0 \quad \text{и} \quad \frac{dy}{dt} = 0.$$

Это значит, что в этой точке

$$f_1(x, y) = 0; \quad f_2(x, y) = 0.$$

Решая последнюю систему уравнений, можно найти все такие точки. Их называют особыми точками системы. Однако эти точки равновесия могут различаться по своему характеру. Поведение системы вблизи точек равновесия по своим возможностям эквивалентно поведению линейных систем. Это связано с тем, что, как правило, вблизи равновесия функции $f_1(x, y)$ и $f_2(x, y)$ можно разложить в ряд и ограничить исследование линейным членом. При исследовании такого линеаризованного уравнения, так же как и при исследовании линейных уравнений, общий вид решения имеет форму:

$$x = x_0 + Ae^{\mu_1 t} + Be^{\mu_2 t}; \quad y = y_0 + Ce^{\mu_1 t} + De^{\mu_2 t},$$

где μ_1 и μ_2 — корни характеристического уравнения, которое в данном случае будет просто квадратным алгебраическим уравнением.

Рассмотрим возможности, которые при этом имеются.

1. Корни комплексно-сопряженные $\mu_1 = \mu_2^*$, т. е.

$$\mu_1 = \alpha + i\beta; \mu_2 = \alpha - i\beta.$$

Особая точка называется фокусом. Движение в данном случае представляет собой колебания затухающие, если $\alpha < 0$, и расходящиеся, если $\alpha > 0$. В первом случае фокус является устойчивым, во втором — неустойчивым.

2. Оба корня вещественны и имеют одинаковый знак. Особая точка называется узлом. Движение является аperiodическим. Если корни отрицательны — узел устойчив, если положительные — неустойчив. Поведение траекторий в узле напоминает поведение в фокусе. Но репрезентативная точка не совершает вокруг узла полного оборота. Изменяя параметры реальных колебательных систем, обычно легко удается превратить узел в фокус, и наоборот.

3. Если $\mu_1 > 0$, $\mu_2 < 0$ и при этом вещественны, то особая точка называется седлом. Движение в этом случае неустойчиво и не имеет колебательного характера.

4. Корни μ_1 , μ_2 чисто мнимые. Особая точка называется центром. Физически это соответствует бесконечно длящимся незатухающим колебаниям. В замкнутых системах этот случай невозможен, так как энергия колебаний всегда частично рассеивается и колебания затухают.

Состояния равновесия называются особыми точками, а предельные циклы называются особыми траекториями. Совокупность особых точек и траекторий называют фазовым портретом изучаемой системы.

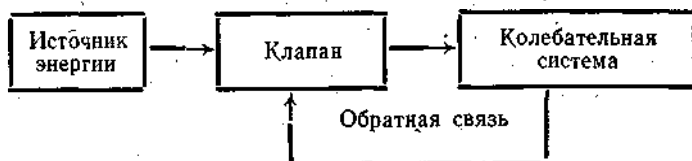
Сложные системы могут иметь как несколько особых точек, так и несколько предельных циклов. Если особая точка типа неустойчивого узла или фокуса окружена устойчивым циклом, то малые отклонения от положения равновесия приведут систему к состоянию незатухающих колебаний. Такие системы называются системами с мягким возбуждением. Если же особая точка является устойчивым узлом или фокусом и в то же время окружена устойчивым предельным циклом, то между ними обязательно имеется, по крайней мере, один неустойчивый цикл. Такие системы называются системами с жестким возбуждением. Малые толчки не способны вывести систему из равновесия, но толчок достаточной силы переводит ее в состояние незатухающих колебаний.

Если же имеются несколько устойчивых циклов, то система может обладать целым набором четко ограниченных (квантованных) состояний, между которыми возможны переходы.

Автоколебания в процессах самоорганизации

Колебания, связанные с наличием устойчивых предельных циклов, называются автоколебаниями. В отличие от затухающих колебаний автоколебания являются неконсервативными, т. е. требуют наличия источников энергии, которые непрерывно восполняют потери, неизбежные в любой материальной системе (см. схему).

Общая схема автоколебательной системы
(по А. А. Харкевичу, 1953)



По виду колебаний их разделяют на квазигармонические и релаксационные. Колебания первого вида имеют форму синусоиды или весьма близки к ней. Примером может служить качание маятника часов. Релаксационные колебания могут иметь практически произвольную, периодически повторяющуюся структуру. В клеточных процессах обнаружены оба типа автоколебаний. Колебания содержания НАД·Н₂ в экстракте дрожжевых клеток близки к гармоническим.

Колебания в темновых реакциях фотосинтеза имеют характер релаксационных.

Автоколебательные системы представляют собой элементарные примеры систем регулирования. Для возникновения колебаний, как мы уже знаем, необходим источник энергии. Но этого недостаточно; нужна еще обратная связь, которая регулирует поступление энергии в систему в зависимости от фазы колебания. Фундаментальным свойством нелинейных систем является возможность возникновения устойчивых незатухающих колебаний. Перечислим еще некоторые свойства, характерные для нелинейных систем и невозможные для линейных.

1. В нелинейных системах не выполняется принцип суперпозиции.

2. У нелинейных систем «собственная частота», как правило, зависит от амплитуды колебаний, а не является постоянной.

3. При действии периодической силы с частотой ω на нелинейную систему на выходе могут появиться колебания с частотами, меньшими в два, три раза и т. д. («деление частоты»).

4. Если ω близко к собственной частоте ω_0 колебаний нелинейной системы, то на выходе будет реализоваться именно эта собственная частота.

Последнее явление называется нелинейным затягиванием частоты. Оно является особенно важным с точки зрения теории самоорганизации клеточных систем. Нелинейное затягивание частоты может служить основным регулятором синхронизации однородных автоколебательных процессов, расположенных в различных частях клетки или даже в различных клетках. Такая синхронизация является важным условием для целостной реакции клетки или ткани на внешнее воздействие. Синхронизация такого рода наблюдалась в экспериментах на клетках асцитной карциномы (А. А. Митюшин и др., 1967), у которых обнаружено синхронное изменение объема ядер с периодом порядка 1 часа. Фактором синхронизации

в этом случае, по-видимому, является диффузия метаболитов, влияющих на размеры ядра. При синхронизации более быстрых автоколебаний субклеточных систем (митохондрий, рибосом) ту же роль могут играть цитоплазматические метаболиты.

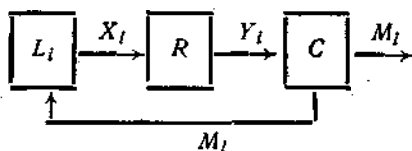
Именно поведение автоколебательных систем ближе всего стоит к тому, что можно было бы назвать «устойчивым неравновесием». Действительно, неравновесность выражена в таких системах значительно сильнее, чем в стационарных проточных системах. В то же время налицо устойчивость — искажение фазовой траектории исчезает, как только исчезает внешнее воздействие.

Однако даже такие системы еще не удовлетворяют требованию Бауэра в полной мере: вспомним, что система должна использовать свою избыточную свободную энергию для совершения работы против равновесия, т. е. должна обладать способностью к самоперестройке, выработке охраняющих реакций, обладать «активностью». По-видимому, «устойчивое неравновесие» возникает при объединении огромного числа физико-химических и молекулярных осцилляторов в единую систему — клетку.

Саморегулирование в системе синтеза белка

О роли автоколебаний в процессе управления синтезом белка дает представление следующая схема.

Схема обратной связи в эпигенетической схеме
(по Б. Гудвину, 1966)



В основу этой схемы положена рассмотренная выше система управления синтезом белка. Параметрами выхода служат: X_i — концентрация мРНК и Y_i — концентрация соответствующего фермента; M_i — концентрация метаболита, являющегося продуктом реакции, которую катализирует фермент Y_i ; L_i — локус (цистрон), где происходит синтез мРНК; R — рибосома, C — участок в клетке, в котором фермент выполняет свою функцию.

Процесс складывается из: 1) синтеза мРНК на ДНК; 2) диффузии мРНК к рибосоме; 3) синтеза фермента Y_i ; 4) диффузии фермента к «рабочему месту»; 5) реакции с выделением метаболита M_i ; 6) диффузии метаболита к управляющим системам оперона (сюда включается и процесс объединения его с репрессором или апондуктором).

Меньше всего времени требуется на выполнение акта метаболического превращения (это время колеблется у разных реакций

от 10^{-2} до 10^{-6} с). Сравнительно с другими процессами это время практически равно нулю. Полное же время процессов («время релаксации») оперонного уровня исчисляется минутами и часами ($10^2 - 10^4$ с). По отношению к оперонной системе процессы в метаболической системе представляют не более чем «шумовую среду», которая меняется столь быстро, что только ее среднее действие может влиять на состояния более медлительной системы.

Математическое описание оперонного уровня саморегулирования возможно в виде системы уравнений типа:

$$\frac{dX_i}{dt} = \varphi_i(X_i, Y_i, M_i) - \psi_i(X_i, Y_i, M_i);$$

$$\frac{dY_i}{dt} = f_i(X_i, Y_i, M_i) - g_i(Y_i, M_i).$$

Функции φ_i описывают синтез мРНК, ψ_i — распад мРНК, f_i — синтез фермента, g_i — его распад.

Опираясь на простейшие представления их кинетики, выведен вид функций φ_i , ψ_i , f_i , g_i ; уравнения приобретают вид:

$$\frac{dX_i}{dt} = \frac{a_i}{A_i + K_i Y_i} - b_i;$$

$$\frac{dY_i}{dt} = \alpha_i X_i - \beta_i.$$

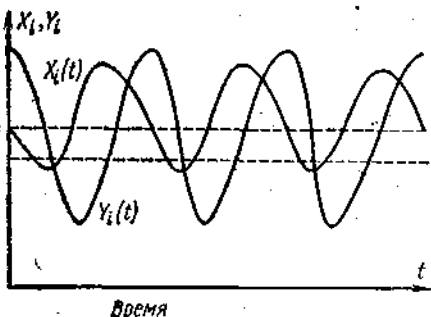


Рис. 25. Нелинейные колебания в эпигенетической системе (по Б. Гудвину, 1966):

X_i — концентрация РНК, Y_i — концентрация фермента

Здесь a_i , b_i , A_i , K_i , α_i , β_i — постоянные величины, определенным образом связанные с константами скоростей промежуточных реакций.

В частности, второе уравнение интерпретируется просто: синтез фермента пропорционален количеству мРНК, а распад его идет с постоянной скоростью.

Оказывается, что даже этот простейший подход приводит к представлению о возникающих на оперонном уровне осцилляторах и наличию периодических решений у системы, причем эти периодические решения являются негармоническими колебаниями, форма которых представлена на рис. 25. Решения этой системы можно получить с помощью аналоговой машины. Можно также рассматривать теперь систему «слабо связанных» осцилляторов такого рода, в каждом из которых происходит ритмическое взаимодействие между параметрами x и y (фермент — мРНК), а связь между такими осцилляторами осуществляется лишь через общий метаболический фонд (например, вследствие ограниченного количества аминокислот, из которых строятся белки). Такая

упрощенная модель, конечно, весьма далека от сложных процессов в живой клетке.

Описанная схема допускает усложнения, связанные с допущением сильного взаимодействия между осцилляторами, т. е. взаимодействия не через общий метаболический фонд, а вследствие того, что продукты цикла 2 могут служить эффекторами для цикла 1 (рис. 26). Такая структура тоже допускает решение в форме консервативных колебаний, сходных с описанными. Одна-

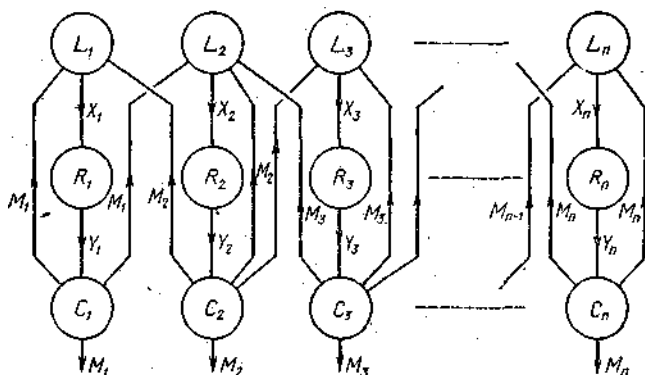


Рис. 26. Взаимодействие эпигенетических осцилляторов (по Б. Гудвину, 1966)

ко дальнейшее усложнение в рамках рассматриваемой схемы очень ограничено. Допустимо лишь взаимодействие каждого осциллятора не более чем с двумя соседними, так как если разрешить более сложные взаимодействия, система перестает быть консервативной и построения Б. Гудвина окажутся неприменимыми. Это, несомненно, является одним из уязвимых мест его концепции.

Управление при некоторых видах деятельности клеточных систем

Системы управления, обеспечивающие существование и деятельность клетки, отличаются чрезвычайным разнообразием. Характерной чертой многих из них является использование циклических процессов, лежащих в основе ряда регуляторных механизмов.

Структурно-молекулярные осцилляторы

Осцилляторные процессы являются неотъемлемым свойством живой материи на всех уровнях, так же как и процессы регулирования, и представление об их значении в управлении клеточной

деятельностью опирается на большое количество экспериментальных фактов.

Клетка представляет иерархическую систему осцилляторов самых различных типов. Во-первых, это конформационные колебания макромолекул, свидетельствующие о спонтанно наступающих ритмических изменениях структуры молекул. Между такими ритмически изменяющимися конформациями макромолекулами могут возникать взаимодействия, стабилизирующие частоты всех осцилляторов по принципу затягивания частоты. Реальную возможность для подобных взаимодействий можно видеть, например, в структурных перестройках воды (С. Э. Шноль, 1965).

Конформационные колебания макромолекул могут играть важную роль в обеспечении структурной подвижности элементов цитоплазмы — мембран, волокоц, трубочек, вакуолей. Динамическое, подвижное, «устойчиво неравновесное» состояние цитоплазмы является фундаментальным биологическим фактом. Даже в тех клетках, содержимое которых на первый взгляд кажется спокойным, можно обнаружить осцилляции, например выявить с помощью цейтрафферной съемки медленное движение цитоплазмы. В других случаях перестройки протоплазмы невидимы глазом потому, что слишком быстры (например, колебания миофибрилл в мышце), но их можно обнаружить, используя малоинерционные оптические методы. Очень интересными являются опыты по исследованию характера движения в каплях протоплазмы, выдавленных из клеток водорослей; в эти капли попадают различные части протоплазмы — ядро, хлоропласты, микросомы и фибриллы (белковые нити). Хлоропласты совершают интенсивное вращательное движение, более медленное вращение свойственно ядру, причем в направлении, противоположном вращению, отталкиваются струйки протоплазмы.

Наиболее разнообразны движения фибрилл, которые могут, вращаясь, соединяться в кольцо, а затем, продолжая вращение, превратиться в спирально свернутую нить. Более толстым нитям свойственны уже волнообразные движения, напоминающие движение клеточных жгутиков и ресничек.

Наличие ритмически сокращающихся белковых структур, возможно, является фундаментом для организации всех вообще сократимых структур протоплазмы.

Работы В. А. Энгельгардта (1939) привели к выводу об универсальной роли актомиозиноподобных белковых комплексов в качестве сократительных элементов живых структур. Эти комплексы встречаются повсеместно, где требуется выполнять функции движения: в хвостовых отростках бактериофага; в жгутиках и ресничках одноклеточных; в составе внутриклеточных мембран, например, мембран митохондрий, способных к изменению своей структуры; в листьях мимозы и других растений, способных развивать двигательную реакцию, и, наконец, в высокоспециализированных мышечных структурах высших животных. В связи с этим

особенно важно, что именно в растворе АТФ-азы были получены свидетельства спонтанной ритмики макромолекул.

Отдельные митохондрии и хлоропласты также способны проявить свойства осцилляторов и пульсировать. В митохондриях найден актомиозиноподобный белок, позволяющий мембранам митохондрий активно сокращаться и расслабляться. При этом изменения проницаемости мембран являются важным фактором регулирования синтеза АТФ. Возможно, что белки, способные к ритмическим структурным перестройкам, обеспечивают транспорт ионов и метаболитов через мембраны против градиента концентрации.

Метаболические осцилляторы и циклы

Кроме структурных молекулярных осцилляторов в клетке обнаруживается целый ряд колебательных процессов:

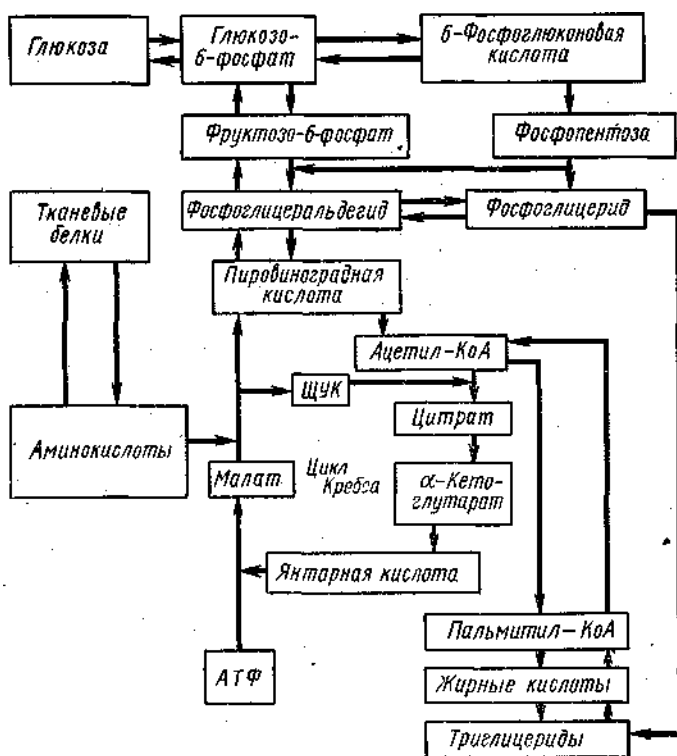


Схема связи некоторых циклов в метаболизме (по А. А. Хорсту, 1967)

1. **Метаболические осцилляторы** или автоколебательные химические реакции.

Эти осцилляторы возникают вследствие существования отрицательных обратных связей в системе фермент — субстрат — продукты реакции. Возможно, что они находятся в тесной взаимной зависимости со структурно-молекулярными осцилляторами (например, продукты реакции в митохондриях могут влиять на сократительные белки ее мембран, а это в свою очередь определит выход следующей порции продукта). Сюда относятся и затухающие переходные колебания, которые возникают при переходе из одного режима работы клетки на другой.

2. **Стационарные циклы**, включающие большое число промежуточных стадий, причем продукт последней стадии становится субстратом первой. Примером могут служить цикл Кребса, цикл Кальвина в фотосинтезе (см. схему). Отличие от предыдущего случая состоит в стационарности, т. е. наличии динамического равновесия в отношении всех промежуточных метаболитов. Однако не исключено, что эта стационарность реализуется лишь в среднем, а более тонкие методы исследования обнаружат колебания концентраций метаболитов.

3. **Эпигенетические осцилляторы**, связанные с колебаниями числа белковых молекул и молекул мРНК вследствие обратной связи на оперонном уровне.

«Биологические часы»

Большое внимание исследователей привлекает феномен «биологических часов», действие которых очень отчетливо проявляется, например, в «циркадных ритмах», свойственных как растениям, так и животным. Относительно механизмов определяющих циркадные ритмы, высказываются различные предположения, в частности, связанные с периодическим изменением физических условий среды в течение суток. Вполне возможно, что эти ритмы возникли именно из-за необходимости приспособиться к таким изменениям.

Перечень ритмических процессов, свойственных живой материи на более высоких уровнях, чрезвычайно разнообразен. Трудно даже указать физиологическую функцию или процесс, которые не были бы в той или иной мере ритмическими. Периоды этих ритмических процессов варьируют очень широко, можно встретить процессы с периодами 0,01—1 с (ритмы нервных импульсов, мышечных фибрилляций), 1—10 с (сокращение сердечной мышцы, дыхательные ритмы), суточные ритмы (сон и бодрствование, накопление и расщедование гликогена в печени, содержание сахара в крови), месячные ритмы, сезонные изменения и т. д. На уровне сообществ организмов ритмические процессы также очень распространены. Наконец, обновление рода, смерть и рождение — это тоже, безусловно, ритмические процессы.

Таким образом, можно сказать, что жизнь — это саморегулирующийся ритмический процесс, в основе которого лежит устойчивое неравновесие циклов метаболизма.

Специализированные клеточные синергии

Наряду с циклическими процессами большое значение в организации управления системой клетки имеет взаимосвязь ее элементов, проявляющаяся в их координации, обеспечивающей целостность клеточных синергий.

Одной из основных синергий клетки является ее реакция на внешнее раздражение. В некоторых клетках эта реакция выражается в форме высокоспециализированных ответов. Мышцы отвечают на внешнее раздражение сокращением (механическая реакция), в нервных клетках и волокнах возникает возбуждение, проявляющееся в характерных разрядах электрических импульсов (электрическая реакция), железа выделяет специфические вещества (секреторная реакция).

Каждая форма возбуждения — сократительная, электрическая, секреторная — по своей сути является специализированной синергией. Эти процессы как целое можно довольно просто охарактеризовать, удачно выбрав параметры входа и выхода. Кроме специализированных синергий (мышечной, нервной, железистой) существует общая, свойственная всем живым клеткам, реакция на действие повреждающих факторов.

Паранекроз

Комплекс обратимых явлений, наступающих в клетках при действии повреждающих агентов, назван авторами Д. Н. Насоновым и В. Я. Александровым (1940) паранекрозом. Это название подчеркивает отличие этого состояния от необратимого отмирания (некроза), а с другой стороны, указывает на близость этого состояния к явлениям парабиоза (Н. Е. Введенский, 1901).

Паранекроз, безусловно, можно считать одной из самых древних синергий, присущих клеткам, а может быть и доклеточному состоянию живого вещества. По внешним проявлениям он представляется совокупностью целого ряда физико-химических процессов, описанных в соответствующих руководствах. Синергию паранекроза, наступающую при нарушении условий устойчивого функционирования клетки, можно сравнить с поведением известной в технике ультрастабильной системы — гомеостата Эшби. В гомеостате при выходе одного из параметров (безразлично какого) за допустимые «физиологические пределы» начинаются перестройки структуры, имеющие конечной целью привести систему к новому устойчивому состоянию, соответствующему изменившимся условиям. Аналогичные процессы перестройки структуры и метаболизма начинаются и в живой клетке. В этом случае, однако, новое устойчивое состояние является, безусловно, неравновесным,

в то время как гомеостат Эшби приходит в состояние устойчивого равновесия.

Комплекс паранекротических изменений выявляется при действии самых различных раздражителей: тепла, химических веществ, электрического тока, вибрации, механического повреждения и т. д. *Паранекроз — универсальная реакция, с помощью которой устойчиво неравновесная живая система обеспечивает активизацию структур, выполняющих работу против факторов, ведущих систему к равновесию (к смерти).*

Имеются указания на существование еще одной общей клеточной синергии, определяющей реакцию клеток на увеличение функциональной нагрузки, приводящей к активации аппарата синтеза белка, связанного с обеспечением функции.

Взаимодействие ядра и цитоплазмы

Вопрос о взаимоотношении между ядром и цитоплазмой стоит в центре интересов современной цитологии. Отчетливо выявлена роль ядра, как хранилища информации и места синтеза мРНК — инструкций синтеза белка. Исследованы также процессы, связанные с синтезом белка на рибосомах в цитоплазме. Что касается природы обратных связей в системе ядро — цитоплазма; то пока наиболее изучена роль репрессоров и эффекторов. Другие возможные каналы связи (акустические, связанные с конформационными перестройками макромолекул и мембран, электромагнитные) в настоящее время могут обсуждаться лишь на уровне гипотез.

Однако существование тесного взаимодействия между ядром и цитоплазмой не вызывает сомнений. Об этом свидетельствуют результаты опытов, накопленные биологией более чем за сто лет. Таковы, например, опыты по регенерации клеток и опыты с пересадкой ядер из одних клеток в другие. Амеба, у которой отрезан кусочек протоплазмы, довольно быстро восстанавливает потерю, при этом, вероятно, срабатывает синергия, обеспечивающая усиленный синтез белка при повреждении. В то же время амеба с удаленным ядром может осуществлять физиологические функции (движения, захват пищи) всего лишь несколько минут. Затем ее тело округляется, движение протоплазмы замедляется и, хотя обмен веществ может продолжаться около 20 дней, гибель неизбежна, деление амебы произойти не может.

Цитоплазма относительно независима от ядра, как это видно уже из примера с амебой. Водоросли рода *Acetabularia* дают еще более яркий пример такой относительной независимости. После удаления «ножки», в которой содержится ядро, оставшаяся часть («шапочка») может регенерировать ножку, около трех недель осуществлять белковый синтез с помощью той мРНК, которая в ней имеется. Фотосинтез и дыхание не нарушаются еще несколько месяцев после того, когда белковый синтез уже не идет. Однако в конце концов безъядерная часть погибает. Опыты с *Acetabula-*

ria позволили также сделать вывод о том, что видовые особенности формы клеток определяются ядром. Пересадка ядра вида *A* в безъядерную часть вида *B* приводила к тому, что у вида *B* отрастала «шляпочка», характерная для вида *A*. Это однозначно свидетельствует о том, что внешний вид клетки (а также и организма) определяется набором белков, которые закодированы в структурах ядра.

Репарация и реактивация клеток

Явление репарации — это чрезвычайно ценное и важное свойство живой материи, позволяющее с точки зрения кибернетики отнести клетки к самоорганизующимся системам. Репарация клеточных структур тесно связана с генетической программой управления обменом и организацией субклеточных структур. Интересным случаем восстановления нарушенного клеточного метаболизма является эффект фотореактивации.

Известно, что ультрафиолетовое облучение губительно для большинства микроорганизмов. Но если колонию, обработанную УФ-излучением, подвергнуть действию видимого света, оказывается, что количество выживших микроорганизмов увеличивается в несколько тысяч раз. В результате исследований физико-химических основ этого явления выяснилось, что под действием УФ-лучей нарушается структура ДНК — образуются тимин-тиминовые димеры, и нормальная репликация и транскрипция становятся невозможными. Фотореактивация же связана с действием специального фермента, который разрушает тимин-тиминовые «сшивки» и возвращает ДНК ее нормальную структуру. Источником энергии для процесса служит видимый свет, поглощаемый этим ферментом. Клетки располагают, кроме того, системами, позволяющими «ремонттировать» и серьезные повреждения ДНК, возникающие под действием жестких излучений. Эти системы даже не требуют для своей работы добавочных источников энергии в виде света — энергию поставляет метаболизм. В некоторых случаях удалось обнаружить, что действие этой системы связано с определенным геном, т. е. клетка имеет специализированные цистроны для синтеза белка, обеспечивающего исправление дефектов хромосомы.

Пока еще большая часть опытов проводится на бактериях, однако есть основания считать, что молекулярные репаративные системы (репаративные комплексы) присутствуют и в клетках высших организмов. Эти системы могут иметь важное значение в процессах, определяющих темп эволюции. У видов, обладающих мощными репаративными системами, мутации (нарушения структуры ДНК) будут чрезвычайно редким явлением. Но это при изменяющихся условиях среды может оказаться даже вредным в смысле выживания вида. В то же время организмы, казалось бы, слабые, обладающие малоэффективными репаративными система-

ми, будут мутировать быстрее и скорее смогут произвести изменения, обеспечивающие прогресс в их развитии.

Не исключено, что гены, связанные с репаративными системами, как и прочие структурные цистроны, находятся под контролем цитоплазмы и ухудшение состояния клеток (следствие, как правило, плохого приспособления вида к среде) может усилить темп мутирования, и наоборот. Генетика располагает фактами, свидетельствующими в пользу такой точки зрения.

Роль митоза и мейоза в передаче наследственной информации

Процессы деления клетки — митоз и мейоз — являются, пожалуй, самыми сложными клеточными синергиями из всех известных. Для многих видов эти процессы детально изучены с морфологической стороны, хорошо известна четкая последовательность стадий, создана специфическая терминология для описания этих процессов. С точки зрения кибернетики интересна их роль в регулировании передачи наследственной информации в процессе клеточного деления.

К тому моменту, когда начинается митоз, внутри клетки уже все подготовлено: удвоились молекулы ДНК в

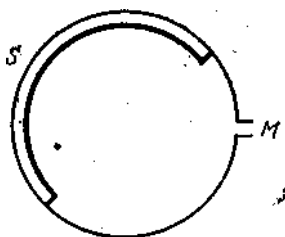


Рис. 27. Митотический цикл (по И. А. Алову, 1968):

S — период удвоения ДНК,
M — митоз

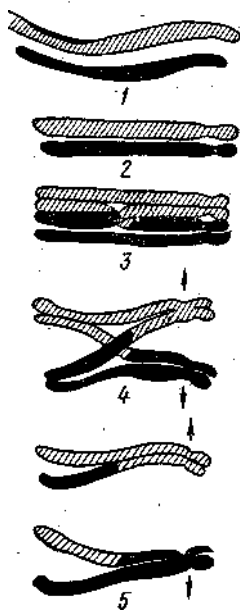


Рис. 28. Кроссинговер:

1—5 — последовательные фазы процесса

хромосомах, накоплены запасы веществ, снабжающих митоз энергией (АТФ и глутатион), синтезировано необходимое количество белка, из которого будет построено веретено митоза — структура, разделяющая наборы хромосом внутри клетки.

Наблюдения показывают, что удвоение ДНК происходит примерно в середине интерфазы (рис. 27). При этом оказывается, что

скорость раскручивания двойной спирали ДНК очень велика — до 10 000 об/мин.

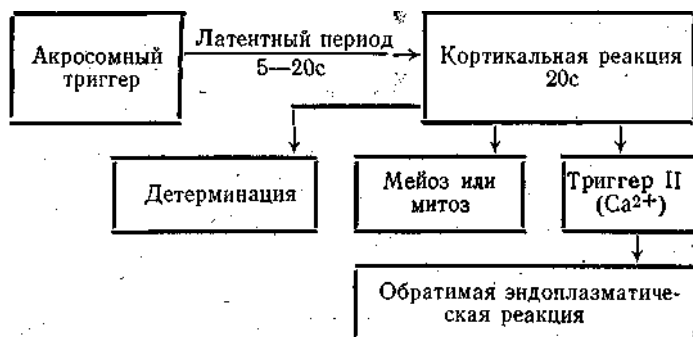
Основная цель митоза — обеспечить полное и точное распределение генетической информации по дочерним клеткам. Эта цель достигается слаженной последовательностью процессов, ведущих к расхождению хромосом, образованию новых ядер и отделению дочерних клеток друг от друга.

Иная цель преследуется при мейозе — редукционном делении, ведущем к образованию гамет — половых клеток, обладающих оди-нарным (гаплоидным) набором хромосом. Это приспособление появилось на сравнительно высоких ступенях развития. Мейоз служит для обеспечения перемешивания наследственной информации в потомстве. Именно это приводит к богатейшему разнообразию признаков и создает условия для действия естественного отбора. Перемешивание наследственной информации у потомков происходит двумя тесно связанными путями. Во-первых, происходит разделение гомологических хромосом, во-вторых, части гомологических хромосом могут обмениваться местами при кроссинговере (рис. 28).

Синергия оплодотворения

Процесс слияния спермия и яйцеклетки не является простым механическим актом, а представляет яркий пример многоэтапной синергии, так же как митоз и мейоз (см. схему).

Схема синергии оплодотворения (по В. А. Дорфману, 1963)



По выражению В. А. Дорфмана (1963), «мы имеем здесь дело с серией триггеров, преемственно связанных друг с другом». Первый этап этого процесса — образование акросомной нити. Цель этого этапа — внедрение спермия в яйцеклетку, природа сигнала — химическая. Спермий движется к яйцеклетке, управляемый градиентом выделяемых ею специальных веществ. Затем срабатывает «акросомный триггер» — из головки спермия выбрасывается акросомная нить, прикосновение которой к кортикальному слою

яйцеклетки вызывает ответную локальную реакцию, в результате которой спермий захватывается яйцеклеткой. Этот процесс запускает следующую стадию синергии: «импульс кортикальной активации». По кортикальному слою проходит волна структурных и электрических сдвигов, в некоторых чертах сходная с нервным импульсом; в результате яйцеклетка теряет способность реагировать на другие акросомные нити (цель второго этапа). Однако процесс на этом не кончается: наступает третья стадия синергии оплодотворения, цель которой заключается в переводе яйцеклетки из режима «покоя» в режим развития. В цитоплазме начинаются новые связанные друг с другом серии изменений, приводящие к митозу (у некоторых видов раньше наступает мейоз) и развитию целостного организма.

Как и в других синергиях, здесь важна последовательность этапов. Так, если искусственно ввести спермий прямо в ядро яйцеклетки, не раздражая оболочки, оплодотворение не наступает. В то же время, раздражая оболочку яйцеклетки искусственно (химически, механически, термически), иногда удается вызвать дробление и развитие даже при отсутствии сперматозоида (партеногенез). Например, удалось вырастить шелкопряда из клетки, в которую на место удаленного ядра было помещено два ядра сперматозондов и после этого осуществлен партеногенез. Такие опыты, с одной стороны, убедительно показывают, что признаки организма определяются информацией, содержащейся в ядре первичной клетки, а с другой — подчеркивают, что оплодотворение является типичной синергией, т. е. реакцией, уже «запрограммированной» в динамических структурах клетки.

Морфогенез и дифференцировка клеток

Анализ проблем, связанных с управлением и организацией таких процессов, как рост, развитие, морфогенез и регенерация живых организмов с позиций кибернетики по сути дела только начинается. Хотя эмбриологи, морфологи, гистологи и располагают огромным описательным материалом, тем не менее о физико-химической основе явлений и причинах, направляющих процессы к определенной цели, известно еще очень мало.

Здесь одним из основных фактов является представление о *генетической равноценности всех клеток организма*, несмотря на ярко выраженную функциональную неравноценность, так как за небольшим исключением все клетки организма имеют в составе своих ядер одинаковые наборы хромосом и одинаковое постоянное для данного вида количество ДНК. Исключениями являются: эритроциты млекопитающих, вообще лишённые ядра, клетки с полигенными хромосомами (например, в слюнных железах перепончатокрылых), многоядерные клетки (например, клетки мышечной ткани). В двух последних случаях, однако, никакой новой генетической информации не появляется, просто увеличивается общее количество идентичных хромосомных структур, что позволяет обеспечивать синтез

белка в большем объеме. Это связано с тем, что слюнные железы и мышечные клетки испытывают большую функциональную нагрузку.

В чем же причина функциональной неравноценности клеток? По современным представлениям тип клетки определяется тем специфическим набором белков, которые эта клетка способна синтезировать.

Генетический аппарат позволяет производить белки нескольких тысяч разновидностей. Однако количество белков, определяющих тип клетки, гораздо меньше — порядка сотен. Следует учесть, что существуют белки, свойственные всем клеткам, — это ферменты, обеспечивающие синтез белка и преобразование энергии в клетке, причем даже у различных биологических видов эти белки чрезвычайно сходны. Следовательно, *в процессе дифференцировки некоторые цистроны подвергаются блокированию, соответствующие участки ДНК присутствуют в клетке, но не участвуют в процессе транскрипции.*

Блокирование и активация цистронов

Открытие способа регуляции синтеза белков у бактерий по принципу индукции и репрессии, несомненно, повлияло на представления о физико-химических основах дифференцировки. Очень соблазнительными и правдоподобными представляются концепции, где проводится параллель между включением — выключением цистрона в процессе регуляции белкового синтеза, и активацией — блокированием участка хромосомы при дифференцировке.

Открыты и изучены специфические ядерные белки — регуляторы, которые участвуют в этих процессах. Регулятор — это белок сравнительно малого молекулярного веса, способный образовывать с ДНК характерные комплексы с различной степенью прочности. Наличие белков в хромосомах четко показано и никакая современная модель хромосомы немыслима без их учета.

Присоединение белка во многих гипотезах ассоциируется с блокированием цистрона, отсоединение — с его активацией.

Очень привлекательным является представление о возможности аллостерического изменения белка, при котором его способность вступать в комплекс может усиливаться или ослабляться — это позволяет понять влияние ряда низкомолекулярных веществ на дифференцировку и развитие. Такое влияние установлено во многих опытах. Например, прорастание почек активируется гибберелловой кислотой, при этом сразу активируется большое количество цистронов. Введение в организм половых гормонов (эстрогенов, андрогенов) включает в определенных клетках организма необходимые синергии, что приводит к появлению вторичных половых признаков. Такие вещества, как кортизон, инсулин, тироксин включают цистроны, ведущие к синтезу специализированных ферментов. Интересно отметить, что действие большинства перечисленных веществ подавляется ингибиторами синтеза белка.

В эмбриологии известны факты, указывающие на то, что развивающиеся ткани выделяют из своих клеток специфические вещества — «индукторы», которые могут заставить развиваться участки тканей во вполне определенном направлении. Так, участок губы бластопора одного зародыша лягушки при пересадке его в гастролу другого зародыша заставляет ткани последнего развиваться в новом направлении, так что в конце концов возникают две сросшиеся личинки (рис. 29).

С понятием «первичной эмбриональной индукции» тесно связано понятие «компетенции». Компетенция — это способность ткани реагировать на действие индуктора специфическим образом, т. е. реализовать синергию, связанную с действием данного индуктора. Компетенция клеток четко связана с определенным периодом развития (возможно, и с «биологическими часами», определяющими число «тактов», истекших к моменту наступления данного периода). Когда время компетентности еще не наступило или уже истекло, действие индуктора оказывается безрезультатным и синергия не реализуется.

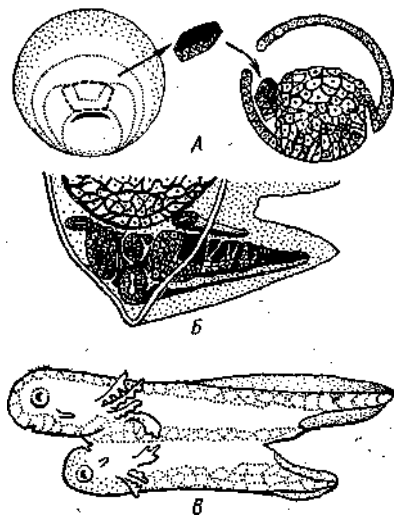


Рис. 29. Эмбриональная индукция — фактор регулирования эмбриогенеза (по Ibert, 1968). А — участок губы бластопора одного зародыша пересаживается в полость второго; Б — В — стадии развития «второго» зародыша

Спирализация и деспирализация хромосом

Хотя идея о том, что включение и блокирование определенных цистронов при дифференцировке клеток сходно с соответствующими процессами при регуляции синтеза ферментов, не следует забывать и о существенных различиях, связанных с уровнем организации соответствующих систем.

Прежде всего блокирование отдельных участков хромосом — это гораздо более сложный процесс, как с точки зрения структуры объекта, так и с точки зрения регулирования. Важной частью этого процесса является спирализация и деспирализация хромосом. На некоторых объектах, например, в слюнных железах перепончатокрылых и в ооцитах тритона, эффекты, связанные с этими процессами, удается наблюдать визуально, так как структуры достаточно крупны и различимы под микроскопом.

В политенных хромосомах дрозофилы четко прослеживаются утолщения («пуфы») в определенных участках хромосом. Появление «пуфа» сопровождается усиленным синтезом белка в этой

области, т. е. активацией соответствующих цистронов. Пуфы закономерно появляются и исчезают на разных этапах развития. Интересно, что в экспериментальных условиях удается «включать» и «выключать» пуфы с помощью специальных гормонов (например, экдизона — гормона, вызывающего линьку).

Репрессия и индукция синтеза белка связаны с легко обратимыми процессами, но при блокировании цистронов процесс, как правило, обратить гораздо труднее. В ряде случаев это оказывается все-таки возможным и тогда наблюдается дедифференцировка клеток. Эти процессы часто наблюдают в культуре тканей, при выращивании клеток вне организма. Клетки при этом теряют присущую им форму и приобретают способность к независимым самостоятельным перемещениям и некоординированному росту. Сходные процессы иногда наблюдаются при травмах, разрушающих ткани. Дедифференцировка происходит также при развитии опухолей в тканях и при этом представляет огромную опасность для организма. Клетки, претерпевшие такое перерождение, выходят из-под контроля управляющих систем организма. Размножаясь, они подавляют нормально функционирующие клетки организма и в конечном счете приводят к его гибели.

По всей видимости, «глубина блокирования» цистронов может быть различной, и некоторые из них могут блокироваться дважды, трижды и большее число раз. При этом вероятность обратимого процесса (активации) становится все меньшей. Может быть, это связано с различной степенью спирализации участков хромосом.

Какой бы важной ни представлялась идея о блокировании и активации цистронов в процессе онтогенеза, не следует забывать, что это лишь одна сторона вопроса. Нормальное развитие осуществляется только при обеспечении нормального взаимодействия ядерного аппарата с цитоплазмой.

Взаимодействие ядра и цитоплазмы — основа дифференцировки

Именно цитоплазма осуществляет «включение» и «выключение» цистронов, причем важная роль в ориентации относительно воздействий внешней среды принадлежит клеточной поверхности.

Уже при первом делении равноценный ядерный генетический материал попадает в различное цитоплазматическое окружение. Исходная яйцеклетка структурно неоднородна, а в ней существует ряд разнообразных градиентов — концентрации метаболитов и ионов, интенсивности обмена, электрических параметров. Возможно, что в различных участках яйцеклетки ритмы метаболических осцилляторов различны — например, у анимального полюса «часы» идут быстрее, а у вегетативного — медленнее, и это различие в дальнейшем приводит к функциональной дифференцировке клеток, так как некоторые цистроны включаются в одних клетках раньше, а в других позже. Возможно также, что «биологические часы» определяют время компетентности клеток по отношению к определен-

ному индуктору, и у различных дочерних клеток эти времена не совпадают (Б. Гудвин, 1966).

Генетическая равноценность клеток организма была показана во многих опытах. Например, ядро из эпителия кишечника африканской шпорцевой лягушки *Xenopus laevis*, будучи пересажено в энуклеированную яйцеклетку лягушки другого вида, приводило к развитию из нее шпорцевой лягушки (рис. 30). Однако уже сам факт, что для таких опытов приходится подбирать специальный

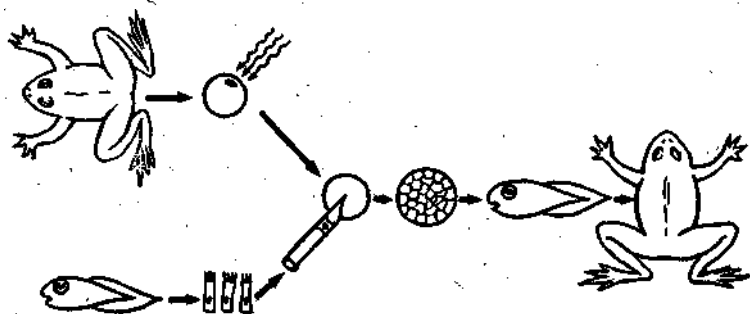


Рис. 30. Пересадка ядра соматической клетки в яйцеклетку (по Gurdon, 1963): ядро из клетки эпителия кишечника головастика пересаживается в яйцеклетку, ядро которой убито ультрафиолетовыми лучами; развитие протекает нормально и в результате вырастает особь, генетически подобная головастику-донору

объект и методику, свидетельствует о том, что влияние цитоплазмы на ядро чрезвычайно велико и может блокировать цистроны практически необратимо. Но сама по себе цитоплазматическая система клетки не привела бы к развитию целого организма. Решающим фактором развития является взаимодействие клеток.

Миграция клеток и самоорганизация надклеточных систем

Организация ткани основывается на синергии образующих ее клеток. Особенно наглядно эти синергии проявляются в строго ориентированном прорастании волокон регенерирующего нерва.

Как же клетки «узнают» друг друга? В этом отношении очень интересны опыты, в которых губки различных видов (красные *M* и черные *H*) размельчались до такой степени, что их клетки отделялись друг от друга, а после этого в клеточных смесях вновь образовывались целые губки. При этом губки типа *M* состояли из красных клеток, а губки типа *H* — из черных. Микрокиносъемка позволила установить, что образованию агрегатов предшествовала миграция клеток с помощью амебонидных движений и взаимное соприкосновение их поверхностей. Если соприкасались родственные клетки, то они оставались вместе, если различные — то распадались.

Аналогично вели себя клетки измельченных участков зародыша цыпленка. Они разделялись с помощью рассечения и обработки

щелочным раствором. В первые моменты после помещения в физиологическую среду клетки слипались беспорядочно, но затем начиналась миграция клеток и четкое выделение слоев будущих тканей, дифференцированных друг от друга (рис. 31).

Процессы этого типа имеют огромное значение и в нормальном эмбриогенезе. Сходные клетки часто возникают в различных частях зародыша, и лишь затем мигрируют в определенную область, чтобы там объединиться и образовать зачаток будущей ткани.

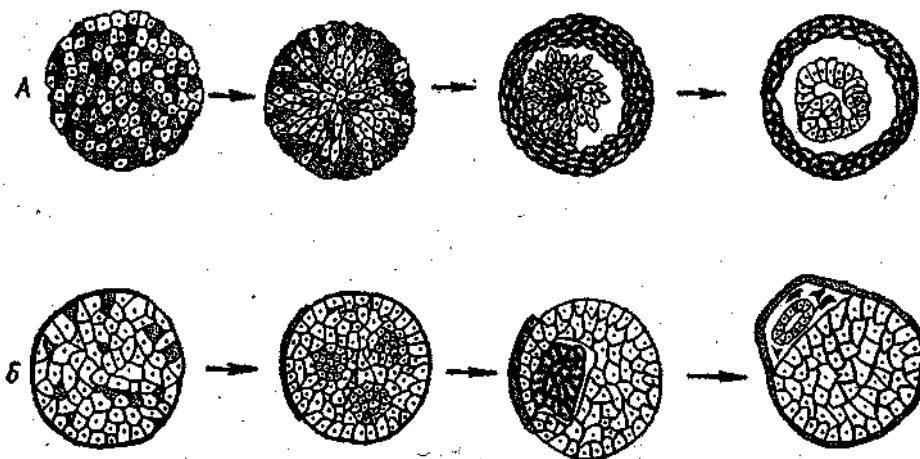


Рис. 31. Самоорганизация клеточных взвесей (по Ibert, 1962):

А — случайно распределенные клетки эпидермиса (черные) и нервной пластинки (белые) движутся и восстанавливают гомогенные ткани; Б — добавление клеток нервной пластинки к смеси клеток нервной пластинки и энтодермы приводит к образованию эпидермиса, мезенхимы и формированию полости нервной трубки

Особенно длительной миграцией перед тем, как окончательно закрепиться и выступить в определенной физиологической роли, отличаются клетки нервного гребня (участки ткани под зародышевой нервной трубкой) и первичные зародышевые клетки. Последние, например, у птиц разносятся током крови практически по всем органам эмбриона и лишь в дальнейшем, когда зародыш уже почти сформировался, мигрируют в гонады, где и дают начало будущим сперматозоидам и яйцеклеткам. Клетки нервного гребня также мигрируют очень далеко от исходного участка. В зависимости от того, где они останавливаются, они превращаются: в хрящ; нейроны и глию спинальных ганглиев; сенсорные нейроны; шванновские клетки, образующие миелиновые оболочки аксонов; кортикальный слой надпочечников; пигментные клетки.

Нарушение нормальной структуры клеточных поверхностей ведет к тому, что клетка, как правило, выпадает из-под действия управляющих систем организма. Нарушение структуры поверхностей (при действии различных поверхностно-активных веществ, ионов,

в особенности при недостатке Ca^{2+} и Mg^{2+}) ведет, как правило, к резким искажениям нормального хода развития.

Клеточный контакт является важным моментом в регулировании клеточных синергий. Клеточный контакт отнюдь не сводится к простому геометрическому соединению: он создает новые условия для синтеза белков и изменения метаболизма (является сигналом для активирования или блокирования цистронов) и новые условия для обмена метаболитами, определяющими характер взаимодействия. С проблемами управления, развития и взаимодействия клеток тесно связаны проблемы регенерации тканей, чрезвычайно важные как в общебиологическом, так и в медицинском плане.

Способность организма к регенерации

В эволюционном ряду способность к регенерации понижается. Так, губки могут реагрегировать организм из отдельных клеток, черви восстанавливают все тело из нескольких сегментов, тритон отрращивает отрезанную конечность, ящерица уже не может восстановить глаз или конечность, но еще в состоянии восстановить хвост. У высших теплокровных животных органы уже вообще не могут восстанавливаться, но еще способны восстанавливаться ткани, причем высокоспециализированные ткани у человека, как правило, регенерируют (так, при инфаркте в сердечной мышце остается рубец, состоящий не из мышечной, а из соединительной ткани).

Аналогичное понижение регенерационной способности наблюдается с возрастом. Конечность, утраченная головастиком, восстанавливается; конечность, удаленная у взрослой лягушки, восстановиться не может. Возможно, что именно глубина блокирования определенных цистронов и определяет видимую потерю способности к регенерации. Научившись управлять системами, связанными с блокированием цистронов, биология получит возможность направлять развитие организмов в нужную сторону и в то же время сможет заставить регенерировать такие ткани организма, которые сейчас представляются невосстанавливаемыми.

Глава четвертая

Саморегуляция вегетативных функций организма

Непрерывное приспособление организма к изменениям внешней среды, в значительной степени основанное на саморегуляции его вегетативных функций, служит определяющим фактором в развитии и совершенствовании мира живых существ. Один из важных механизмов этого приспособления состоит, по Клоду Бернару, в поддержании «постоянства внутренней среды» как условия «свободной жизни», необходимого условия существования живого организма. При нарушении этого постоянства организм стремится восстановить его при помощи соответствующих регуляторных механизмов, совершенствующихся в ходе эволюции органического мира.

Биологические системы относятся к числу открытых, поэтому для них главным условием существования является снабжение извне веществом и энергией, компенсирующее расход их в организме.

Сопоставление относительного постоянства внутренней среды с фактом дискретного характера снабжения организма необходимыми для жизни энергетическими и пластическими веществами указывает на наличие в организме депо, из которых по мере необходимости могут извлекаться те или иные вещества. Факторы, нарушающие механизмы саморегуляции вегетативных функций, резко суживают диапазон уравнивания организма со средой и тем самым ограничивают его возможности приспособляться к условиям чрезвычайного разнообразия факторов внешней среды. Степень совершенствования организма в ходе эволюции становится тесно связанной с развитием механизмов саморегуляции его вегетативных функций.

Внутренняя среда организма — кибернетическая система

Целесообразное саморегулирование внутренней среды организма как сложной многокомпонентной системы является решающим фактором в обеспечении его единства. Взаимосвязанные регуляторы вегетативных функций образуют сложную кибернетическую систему.

Особенности управления вегетативными функциями

Одна из общих особенностей физиологических систем целостного организма заключается в том, что они одновременно выполняют несколько функций и зачастую трудно вычленили как анатомически, так и функционально те части системы, которые можно было бы рассматривать как отдельные компоненты. Эта особенность получила яркое выражение в сложном комплексном управлении вегетативными функциями. Высокая степень взаимосвязанности физиологических систем и их регуляции определяются тем, что объект управления в конечном итоге один — это организм, его внутренняя среда. *Существенной особенностью самих систем регулирования внутренней среды организма является наличие нескольких регуляторных органов, дублирующих друг друга.* Вместе с тем некоторые регулирующие органы оказываются общими для различных систем регулирования. Так, например, кровеносные сосуды кожи и подкожной клетчатки являются общими управляющими органами для системы регулирования кровообращения и для системы терморегуляции.

Системы регулирования внутренней среды организма отличаются наличием существенной нелинейности, обусловленной как свойствами отдельных блоков системы, так и связью между ними (в особенности обратной связью). Примером может служить кривая диссоциации оксигемоглобина, характеризующая механизм газообмена в организме. Кривая имеет форму гиперболы и указывает на отсутствие прямой пропорциональной зависимости между парциальным давлением кислорода и количеством оксигемоглобина. Резкое уменьшение этой зависимости, особенно в зоне низких значений напряжения кислорода, имеет важное приспособительное значение для дыхания в условиях разреженного воздуха.

Результаты исследований физиологических систем организма указывают на *значительную вариабельность параметров регулируемой вегетативной функции, т. е. низкую величину отношения сигнала к шуму.* Это последнее определяет своеобразие организации системы регуляции внутренней среды организма, подтверждая представление Э. С. Бауэра (1935) о том, что все биологические системы являются не просто открытыми, но и отличаются максимальным для данных условий удалением от положения равновесия.

Важной особенностью систем регуляции внутренней среды является наличие разных каналов для информации различного знака. Такой способ управления вегетативными функциями обеспечивает более оптимальное регулирование, но вместе с тем может служить причиной развития патологического состояния.

Как известно, структура технической системы управления определяется следующей схемой: объект управления — датчик сигнала обратной связи — блок сравнения — регулятор — исполнительное устройство. *В структуре системы регуляции внутренней среды организма датчики, блоки сравнения и регуляторы часто объединяются*

в один биологический датчик сигнала обратной связи. Характерный для технических систем блок сравнения в большинстве систем регулирования вегетативных функций отсутствует — роль его берут на себя другие нелинейные преобразователи.

В заключение следует также отметить еще одну особенность, выступающую при рассмотрении системы управления вегетативными функциями, связанную с принципиальными отличиями задач исследования технических и биологических систем. В технике свойства тех элементов, из которых должна быть построена требуемая система, хорошо известны, и задача инженера состоит обычно в том, чтобы определить выходной сигнал системы при заданном сигнале на ее входе или восстановить форму входного сигнала по результатам наблюдения некоторого выходного сигнала. В системе регуляции вегетативных функций основная задача носит совсем другой характер — установление структуры и основных характеристик системы путем исследования ее входных и выходных сигналов.

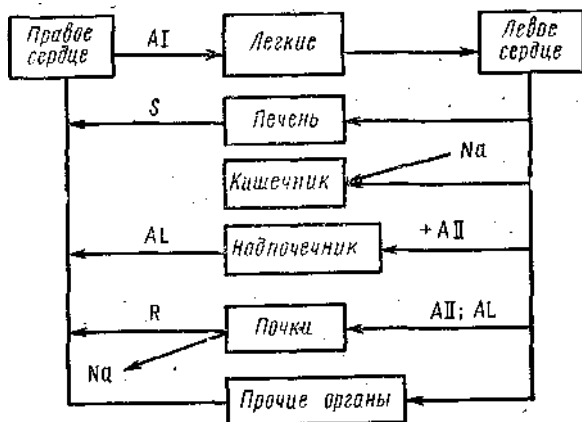
Гормональная регуляция внутренней среды

В регуляции вегетативных функций организма особо важное значение имеет эндокринная система. В эндокринной системе регуляции различают: 1) органы, продуцирующие гормон, 2) систему кровообращения, осуществляющую транспорт гормонов, 3) органы, в которых разрушается гормон, 4) желудочно-кишечный тракт, через который извне поступает в организм сырье для синтеза гормонов, 5) органы, на которые нацелено действие гормона, и 6) наконец, определенные участки нервной системы, управляющие органами, продуцирующими гормоны. Активация эндокринной системы происходит под влиянием как нервных сигналов — импульсных потенциалов в эфферентных нервах, так и гуморальных сигналов — изменений концентраций определенных веществ в крови.

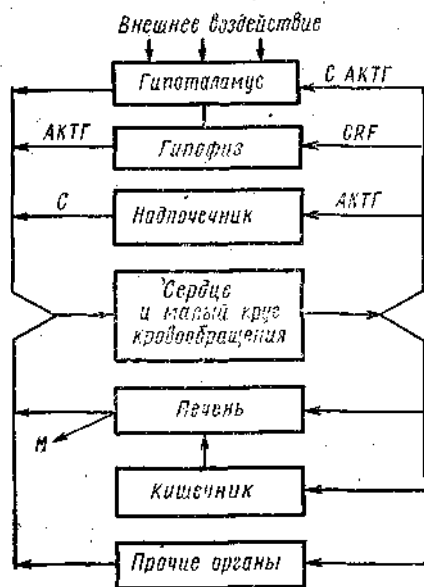
Основные принципы гуморальной регуляции в организме хорошо иллюстрируются на схемах ренин-альдостероновой и глюкокортикоидной систем, описанных С. И. Бажаном и др. (1973). Фермент ренин, активирующий гипертензиноген крови, секретируется в почках. Глюкопротеид — ангиотензиноген производится печенью. При действии ренина из ангиотензиногена получается ангиотензин I. В легких от ангиотензина I отщепляется физиологически активный пептид — ангиотензин II, который тормозит секрецию ренина и стимулирует секрецию альдостерона надпочечниками. Ангиотензин II и альдостерон тормозят экскрецию натрия почками. Всасывание натрия в кровь происходит в желудочно-кишечном тракте. Разрушение ангиотензина I и ангиотензина II происходит во всех органах.

В глюкокортикоидной системе основными компонентами являются кортизон, адренокортикотропный гормон (АКТГ), кортикотропин, метаболиты. В надпочечниках образуется кортизон, принимающий участие в регуляции белкового и углеводного обмена. В крови кортизон связывается с белками — альбумином и транскортином.

Образующийся в гипофизе АКТГ поступает в кровь, а затем, попав в надпочечник, стимулирует там синтез кортизона. Образующийся в



Структурно-функциональная схема ренин-альдостероновой системы
(по С. И. Бажану, Н. А. Колчанову, А. В. Осадчук, 1973)



Структурно-функциональная схема глюкокортикоидной системы
(по С. И. Бажану, Н. А. Колчанову, А. В. Осадчук, 1973)

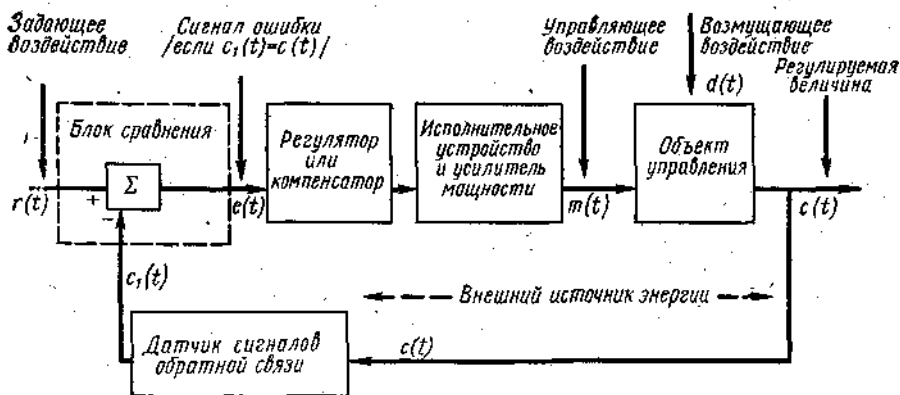
гипоталамусе кортикотропин, попадая в гипофиз, стимулирует здесь синтез АКТГ. АКТГ разрушается в печени, почках и надпочечнике. Кортизон разрушается в печени, в кишечнике и почках.

Структура системы управления вегетативными функциями

Регуляция внутренней среды осуществляется в организме физиологическими системами, представляющими собой, по определению В. В. Парина и Р. М. Баёвского (1966), части организма (структурно объединенные или разобщенные), внутри которых происходит обмен информацией на основе общего алгоритма.

Все системы управления вегетативными функциями можно разделить на 2 типа — системы регулирования и следящие системы.

Система регулирования выполняет задачу удерживания регулируемой величины $c(t)$ вегетативной функции на некотором постоянном уровне $r(t)$ так, что сигнал ошибки $e(t)$ определяется как разность между требуемым уровнем выходного сигнала и тем уровнем, который удалось достигнуть (см. схему). Динамический характер регулирования определяется выбором управляющего воздействия $m(t)$, компенсирующего влияние возмущающего сигнала $d(t)$ параметров подсистемы этого контура.



Обобщенная структура системы автоматического управления
(по Дж. Милсуму, 1968)

У следящей системы, помимо задачи, выполняемой системой регулирования, имеется еще одна задача — следить и воспроизводить переменное задающее воздействие.

Структура системы управления в обоих случаях состоит из *объекта управления* (*внутренняя среда организма*) и *управляющего устройства* (*разновидности механизмов нервной и гуморальной регуляции*). Управляющее устройство включает в себя блок измерения, совокупность элементов, принимающих решение, и исполнительный орган.

Для коррекции поведения системы используется сигнал ошибки. Сигнал ошибки поступает в блок компенсации или регулятор. Улучшение динамических характеристик биологических систем по

большей части осуществляется в датчиках сигнала обратной связи, а также в процессе образования сигнала ошибки.

Сигнал ошибки на входе регулятора получается вычитанием выходного сигнала, поступающего по каналу обратной связи из входного задающего сигнала по схеме, приведенной ниже. Из передаточных функций $G_1(s)$, $G_2(s)$, относящихся к управляемому устройству и объекту управления, можно получить ряд передаточных функций, характеризующих поведение гомеостатической системы. Передаточная функция такой замкнутой системы имеет следующий вид (Р. Розен, 1969):

$$\frac{\eta_0(s)}{\eta_i(s)} = \frac{G_1(s) G_2(s)}{1 + G_1(s) G_2(s)}$$

Передаточная функция сигнала ошибки будет определяться следующим образом:

$$\frac{\eta_e(s)}{\eta_i(s)} = \frac{\eta_i(s) - \eta_0(s)}{\eta_i(s)} = 1 - \frac{\eta_0(s)}{\eta_i(s)} = \frac{1}{1 + G_1(s) G_2(s)}$$

Для обеспечения управляющего воздействия, подаваемого на объект управления, в системе имеется исполнительное устройство (в системах регуляции внутренней среды отрицательные и положительные управляющие воздействия обычно осуществляются разными структурами, например, симпатический и парасимпатический нервы, антагонистически действующие гормоны — глюкагон и инсулин).

Следующим важным элементом в структуре контура управления вегетативными функциями являются датчики сигналов обратной связи, образованные либо отдельными чувствительными органами, либо изменением параметров уже существующих и для других целей функционирующих органов. В большинстве систем регуляции внутренней среды организма переменные влияют друг на друга при помощи замкнутых цепей, обусловленных обратной связью. Как указывает А. Б. Коган (1967), именно тогда, когда, образно говоря, процессы диссимилиации зацепились своим конечным звеном за начальное звено процессов ассимиляции и образовались те естественные обратные связи, которые положили начало бесконечному разнообразию саморегуляции обмена веществ.

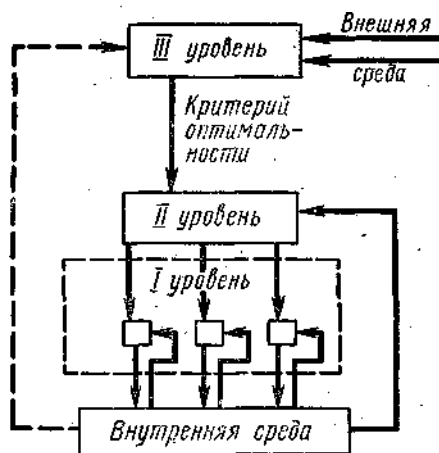
Рассматривая значение обратной связи в процессах саморегуляции внутренней среды организма, обычно имеют в виду отрицательную обратную связь. В подавляющем большинстве случаев саморегуляторы вегетативных функций представляют собой замкнутые системы, действующие с помощью отрицательной обратной связи. Отрицательная обратная связь обеспечивает выдачу управляемому объекту со стороны управляющего устройства команд, направленных на ликвидацию рассогласования действий системы с заданной программой. Например, увеличение артериального давления приводит к активации парасимпатической нервной системы, ослабляющей работу сердца и расширяющей просвет сосудов, в результате чего восстанавливается исходный уровень артериального давления.

Работа систем управления вегетативными функциями организма, действующих с помощью отрицательной обратной связи, сводится к минимизации одной или нескольких величин, характеризующих отклонение действительного состояния системы от некоторого желаемого состояния.

Обратные связи в различных физиологических регуляциях выявляются как анатомически, так и путем блокирования системы управления. В ряде случаев регуляции внутренней среды организма обратные связи хотя и не обнаружены, наличие их можно предположить исходя из общего представления о том, что если бы от объекта регуляции не поступала информация, то невозможно было бы препятствовать нарушению его деятельности. Следовательно, если нарушение компенсируется, то это указывает на существование механизма обратной связи.

Уровни систем управления вегетативными функциями организма

Структуру системы регуляции внутренней среды в организме можно представить в виде трех уровней с иерархическими отношениями между уровнями (высший уровень контролирует, направляет



Иерархическая структура управляющей системы
(по С. Н. Брайнесу, В. Б. Свечинскому, 1967)

работу низшего уровня (см. схему). Деятельностью самого низшего уровня регулирования определяется постоянство физиологических констант организма (температуры тела, артериального давления, рН среды и т. д.). Низший уровень состоит из локальных систем, поддерживающих различные физиологические параметры на заданном уровне, регуляторы этих систем работают по принципу

обратной связи. Уровень гомеостаза, занимая определенное место в иерархии систем управления физиологическими процессами, обладает достаточно широкой автономностью. Принцип автономности в работе системы гомеостаза проявляется в отсутствии зависимости алгоритмов работы данного уровня от остальных уровней (например, локальная регуляция кровообращения осуществляется в отсутствие сигналов из вазомоторного центра). Чем выше стоит организм в филогенетическом ряду, тем лучше развита в нем автоматическая саморегуляция вегетативных функций, тем совершеннее и устойчивее состояние динамического уравнивания организма с внешней средой.

Явления, характеризующие процесс поиска оптимального режима, изменяющегося во времени в зависимости от характера деятельности организма, не могут быть выполнены только уровнем гомеостаза и относятся к компетенции высших уровней управления физиологическими процессами. Второй уровень системы управления обеспечивает поиск оптимального режима внутренней среды организма. Этот уровень регулирования управляет работой предыдущего низшего уровня, обеспечивая приспособительные изменения организма при изменении внутренней среды. На этом уровне перерабатывается информация, поступающая из внутренней среды организма. В задачи системы второго уровня входит отыскание оптимального режима внутренней среды в соответствии с критерием оценки, заданным из третьего уровня системы управления. Вид критерия для оценки режима внутренней среды определяется в третьем верхнем уровне системы управления в соответствии с общим состоянием организма и с состоянием внешней среды.

Третий высший уровень регулирования в живом организме управляет низшими двумя уровнями в соответствии с поступающей из внешней среды информацией. Внешние воздействия приводят к перестройке работы внутренних органов, к перестройке программ функционирования первого и второго уровней. Регулирование на высшем уровне осуществляется на базе условных рефлексов, регулирование на втором уровне — на базе безусловных рефлексов.

Гомеостаз

Одним из важных моментов в приспособительном поведении живых организмов является гомеостаз. *Явление гомеостаза заключается в том, что живые организмы при изменении факторов внешней среды и внутренней среды стремятся обеспечить оптимальные условия своего существования.* Оптимальные условия существования предполагают сохранение жизненно важных констант организма (температура, давление крови и т. д.) в определенных пределах, вытекающих из внутренней организации биологической системы.

Впервые термин гомеостаз был предложен Кенноном (Сappon, 1932) для описания биологических механизмов, реагирующих на изменения температуры и химического состояния организма и компенсирующих их равными (по величине или функциональному

значению) противоположными изменениями. Кеннон показал, что единство и постоянство внутренней среды организма поддерживается цепью сложных взаимосвязанных процессов, в которых важная роль принадлежит функции симпатико-адреналовой системы.

В дальнейшем теоретические основы организации гомеостатических систем были разработаны Н. Винером (1958), Р. Эшби (1962) и др. Любая стабильная система обладает свойством восстановления своего исходного уровня равновесия после прекращения возмущающего сигнала. Согласно Эшби, форма поведения адаптивна, если она удерживает существенные параметры системы в физиологических пределах. Почти все известные в организме системы регулирования вегетативных функций являются гомеостатическими. Во всех этих системах существуют механизмы учета и последующего устранения возможных отклонений величин, характеризующих существенные параметры данной системы.

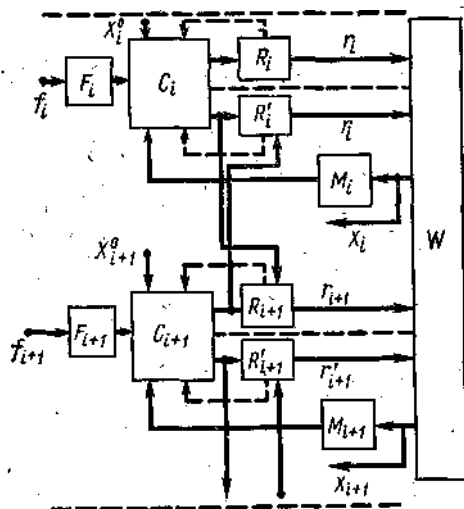
Гомеостатическое действие биологических управляющих устройств направлено на сохранение постоянства основных химических систем при различных внешних воздействиях внешней среды. Все изменения биологических систем могут классифицироваться как компенсаторные изменения, или как изменения, связанные с расстройством регуляции вследствие действия внешнего возмущения. Как указывают В. В. Парин и Р. М. Баевский (1963), гибкость биологических систем и их высокая надежность обеспечиваются регулированием за счет дублирующих контуров управления или путем включения новых систем управления (формирование новых программ). Активный поиск устойчивого состояния, являющийся характерной особенностью самоорганизующихся систем, получил название принципа ультраустойчивости.

Устойчивые механизмы гомеостаза обеспечиваются отрицательными обратными связями. Многие механизмы гомеостаза в биологических системах представляют собой системы управления и содержат один или несколько контуров обратной связи, с помощью которых система определяет отклонение действительного ее состояния от требуемого. Таким образом, механизм гомеостаза, как и технических систем управления, предусматривает наличие устройства, управляемого сигналом ошибки, рассогласованием.

Ниже приведена структурная схема, демонстрирующая принципы организации уровня гомеостаза. Общим для всех регуляторных систем объектом регулирования является внутренняя среда организма W . Регулируемые параметры X_1, \dots, X_n измеряются органом M_i и результаты измерения направляются в сравнивающее устройство C_i . Сюда же подается и заданное значение регулируемой величины X_i^0 , которое вырабатывается во втором уровне управления. В сравнивающем устройстве образуется сигнал рассогласования, который подается на регулирующие органы R_i , вырабатывающие регулирующие воздействия, направленные на устранение сигнала рассогласования. Сигнал «воздействия по возмущению» f_1 вводится в систему через рецепторы F_i , реагирующие на возмущение. Пунктирными линиями показаны внутренние обратные связи,

стабилизирующие работу регулирующих органов, следовательно, и всей системы регулирования.

Постоянство параметров внутренней среды организма, обусловленное деятельностью гомеостатических систем, не исключает способность к его развитию. Адаптационные механизмы организма не исчерпываются достижением конечной цели — сохранением гомеостатического состояния. Приспособление организма к внешней среде представляет собой непрерывный процесс, в ходе которого уровень гомеостаза подвергается прогрессивным изменениям в свя-



Обобщенная структурная схема гомеостаза
(по С. Н. Брайнису, В. Б. Свечинскому,
1968)

зи с нарастающим усложнением организма (Х. С. Коштойнц, 1951). При этом усложнение организации живой системы характеризуется стабилизацией параметров внутренней среды.

Однако следует заметить, что регуляция вегетативных функций организма далеко не всегда направлена на поддержание постоянства регулируемой функции. В ряде случаев, например при разного рода физических нагрузках, конечная цель регуляции заключается в обеспечении оптимальных условий функционирования системы в связи с возросшими требованиями к ней (учащение сокращений сердца и дыхательных движений при функциональной нагрузке и т. д.).

Системный подход, получивший в последние годы широкое распространение в биологической кибернетике, существенно обогатил и теорию гомеостаза внутренней среды организма. Как подчеркивает Н. Н. Новосельцев (1974), этот подход позволил связать в единой концепции открытый характер биологических систем и

свойства гомеостаза, позволяя воспроизвести основные черты поведения переменных организма во всем диапазоне изменений внешних условий. Известно, что при моделировании гомеостатических свойств физиологических систем организма считается, что постоянство их переменных обеспечивается специальной системой регулирования по уставке. При таком подходе внимание акцентируется лишь на некотором ограниченном диапазоне кривой регулирования, соответствующем ее центральному участку — плато (рис. 32). В нормальных условиях существования организма переменные внутренней среды задублированы множеством регулирующих механизмов, и сбалансированный обмен веществ между организмом и средой обеспечивается без их участия (это соответствует плато регуляционной кривой). Однако при ухудшении условий среды характеристики активных механизмов приближаются к своим предельным значениям и перестают принимать участие в регулировании потоков вещества (плато переходит в более крутые боковые участки кривой регулирования). Когда и пассивные механизмы, ставшие все менее и менее дублированными, тоже достигают предельных значений, система теряет способность к гомеостазу.

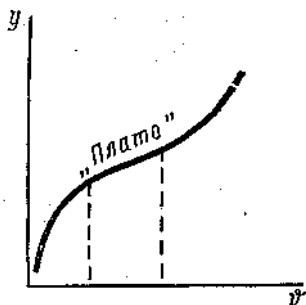


Рис. 32. Регуляционная кривая (по В. Н. Новосельцеву, 1974):

y — переменная внутренней среды, v — внешней среды

при ухудшении условий среды характеристики активных механизмов приближаются к своим предельным значениям и перестают принимать участие в регулировании потоков вещества (плато переходит в более крутые боковые участки кривой регулирования). Когда и пассивные механизмы, ставшие все менее и менее дублированными, тоже достигают предельных значений, система теряет способность к гомеостазу.

Проблема искусственного гомеостаза

В учении об автоматической регуляции работы основных физиологических систем организма важное место занимает проблема создания и изучения искусственных саморегулирующих систем или отдельных их блоков. Оптимальной представляется автоматизация процессов регуляции внутренней среды, позволяющая реализовать преимущества кибернетических устройств, — высокую скорость переработки больших объемов информации, одновременно поступающей по ряду каналов.

Управление функциональными протезами органов позволяет взять за основу автоматического гомеостаза внутренней среды регулирование уровня ее показателей. При этом сигналы об отклонении каждого из показателей могут быть использованы для непосредственного управления эффекторами, поддерживающими эти показатели (А. Н. Медеяновский, И. К. Табаровский, 1967). Значительные успехи достигнуты в разработке и создании медицинских систем обеспечения жизнедеятельности. Среди них большое практическое значение за последнее время стали приобретать различные системы биологического управления, направленные на автоматическую стимуляцию сердечной деятельности, органов дыхания и т. д.

(аппараты искусственного кровообращения, искусственного дыхания и т. д.). Такие системы управления используют информацию, получаемую приборами, контролирующими уровень артериального давления, частоту сердечных сокращений, содержание углекислоты и кислорода в выдыхаемом воздухе и т. д. В качестве управляющих сигналов при этом могут быть использованы и электрические токи, образуемые в мышце сердца. Например, в некоторых системах искусственного кровообращения зубец R электрокардиограммы преобразуется в импульс, запускающий генератор. Последний в свою очередь соединяется через усилитель мощности с электромотором, управляющим работой насоса.

Различные аспекты биомедицинского использования искусственных устройств типа сердце — легкое, искусственная почка и т. д. рассмотрены Чангом (Chang, 1973). Эти устройства, используемые для ликвидации определенных молекулярных, клеточных и органных нарушений, обычно представляют собой структуры, воспроизводящие некоторые простые свойства биологических элементов. В качестве примера может служить компактная, относительно простая микрокапсульная искусственная почка, применяющаяся в клинике для лечения пациентов с хронической недостаточностью и острой интоксикацией в течение нескольких лет.

Управление в системе кровообращения

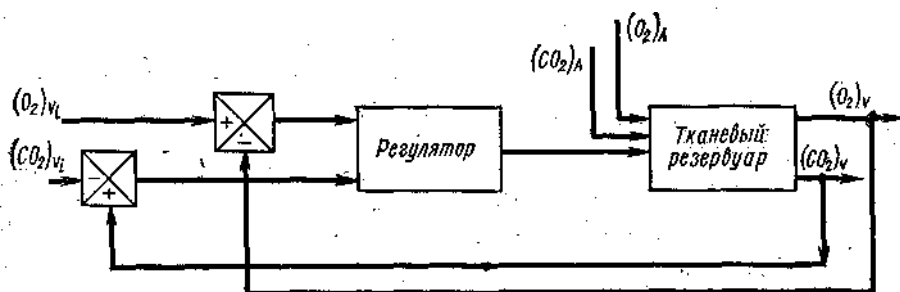
Как известно, основная функция системы органов кровообращения заключается в обеспечении транспорта питательных веществ, кислорода и углекислого газа, а также продуктов метаболизма гормонов и воды в организме. В конечном итоге работа органов системы кровообращения направлена на поддержание баланса всех этих компонентов обмена веществ в тканях и межклеточном пространстве различных органов на постоянном уровне.

Обобщенная схема сердечно-сосудистого хемостата

Так как реакции сердца и сосудов диктуются в первую очередь интересами химизма дыхания, то есть все основания определить систему управления кровообращением как сердечно-сосудистый хемостат. *Управляемыми переменными здесь, очевидно, являются величины напряжения кислорода (pO_2) и углекислого газа (pCO_2), а управляющими переменными — минутный объем сердца — количество крови, выбрасываемой желудочком сердца в 1 мин.* Поскольку в настоящее время нет пока адекватных методов для прямого определения концентраций этих веществ непосредственно в тканях, ограничиваются обычно количественным анализом ряда других косвенных параметров системы, связанных определенным образом с концентрационными изменениями указанных веществ в тканях.

В упрощенной схеме сердечно-сосудистого хемостата начальным возмущающим фактором (задающим сигналом) является изменение напряжения углекислого газа и кислорода в тканевом ре-

зервуаре, которое прежде всего отражается в химическом составе венозной крови. По мнению Гродинца, между правым предсердием и легочными капиллярами должен располагаться хеморецептор, играющий решающую роль в деятельности сердечно-сосудистого хемостаза. Однако отсутствие экспериментального подтверждения существования такого рецептора заставляет искать другой параметр, который может дать информацию о составе венозной крови. Таким параметром может служить артериальное давление в большом круге кровообращения (P_A).



Упрощенная схема сердечно-сосудистого хемостаза
(по Ф. Гродинцу, 1966)

При некотором упрощении факторов, регулирующих величину артериального давления, последнее в большом круге кровообращения будет равно произведению минутного объема сердца (Q) на периферическое сопротивление ($R_{\text{периф}}$):

$$P_A = QR_{\text{периф}}$$

Так как изменения локального химического состава венозной крови (тканей) изменяют сопротивление артериол (в результате сокращения или расслабления мускулатуры стенки сосудов), то, измеряя величину P_A , можно получить информацию о составе венозной крови. Таким образом, величина артериального давления (P_A) может стать косвенной мерой концентрации кислорода (O_2).

Изменения величины P_A отражаются в работе сердечной мышцы, в свою очередь меняющей величину регулирующего параметра — минутного объема крови Q . В полной блок-схеме сердечно-сосудистого хемостаза Ф. Гродинца включена механическая сердечно-сосудистая система, тканевый и легочный газообменник. В схеме использованы кривая диссоциации кислорода и упрощенные передаточные функции для обмена кислородом, не учитывающие быстрые изменения разности парциальных давлений кислорода в крови и в воздухе легких в течение дыхательного цикла. Наиболее точно эта модель может быть описана как адаптивная система регулирования, предназначенная для регулирования уровня кислорода в тканях (венозной крови). Если приписать всем параметрам передаточных функций определенные значения, то, решая уравнения модели

с помощью цифрового или аналогового вычислительного устройства, можно получить динамические реакции зависимых переменных на различные воздействия.

Региональные хемостаты

Имеющиеся в литературе экспериментальные данные о саморегуляции артериального давления указывают на существование в общей схеме сердечно-сосудистого хемостата ряда региональных хемостатов. Как указывает Ф. Гродинз (1966), хемостатическая система вместо того, чтобы удовлетворять потребности всех тканей одновременно, изменяя соответствующим образом минутный объем сердца Q , выполняет задачу в результате регионального перераспределения кровотока: происходит преимущественное снабжение одних тканей, одних органов за счет уменьшения кровоснабжения других. Следовательно, система управления в сердечно-сосудистом хемостате адаптивна, способна корректировать управляющие воздействия в соответствии с изменившимися условиями в управляемой системе.

В физиологии кровообращения широко распространен реографический метод, обеспечивающий возможность бескровного определения величины минутного объема крови, а также регионального кровотока. Метод основан на определении колебаний электрического сопротивления при кровенаполнении различных сосудов и органов. Математически он может быть выражен следующим соотношением:

$$\frac{\Delta R}{R} = \frac{\Delta V}{V},$$

где R — сопротивление участка ткани между электродами; ΔR — изменение сопротивления этого участка при изменении кровенаполнения; V — объем участка ткани; ΔV — изменение этого объема.

Анализ возможности количественной оценки величин сердечного выброса методом реографии привел к заключению, что для определения ударного объема крови в этом случае необходимо учитывать эластичность сердечно-сосудистой системы. Поэтому необходимо проводить оценку изменений ударного объема крови в условиях меняющегося функционального состояния сердечно-сосудистой системы как методом реографии, так и другими методами оценки термодинамических параметров.

Исследования энергетики сердечной мышцы показали, что кинетическая энергия объема крови, выталкиваемой из сердца во время систолы, зависит от куба мгновенной скорости кровотока, измеряемой в точке, расположенной непосредственно за аортальным клапаном.

Для изучения механизмов центральной регуляции кровообращения используются статические характеристики системы кровообращения при различных состояниях организма животного. Эти статические характеристики определяют зависимость минутного объема циркулирующей крови в установившихся режимах работы. Методом оценки статических режимов сердечно-сосудистой системы было

показано, что при острых изменениях объема циркулирующей крови реакция системы включает две фазы: быстрые (в течение 0,5—2,0 мин) и медленные (7—10 мин) изменения основных гемодинамических переменных. Во второй фазе изменения минутного объема, среднего артериального давления, венозного давления, а также частоты сердечных сокращений, как правило, не превышает погрешности измерения.

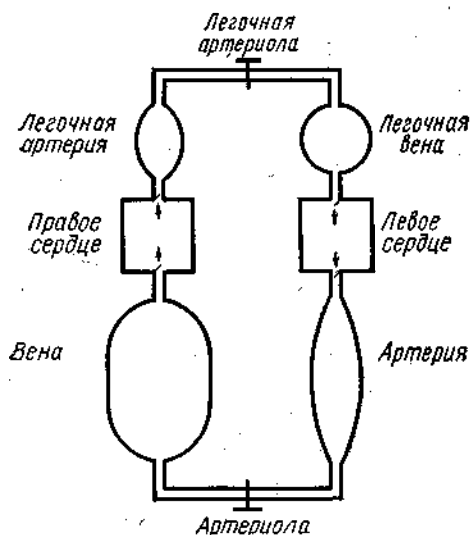


Рис. 33. Упрощенная схема механики сердечно-сосудистой системы (по Ф. Гродинзу, 1966)

Значительную роль в организации сердечно-сосудистой системы играет механическая модель, которая хорошо демонстрирует взаимосвязь артериального давления и минутного объема сердца (рис. 33). Закономерности функционирования этой механической модели указывают на двусторонний характер связи между давлением в сосудах и минутным объемом сердца.

Объем крови зависит от давления, а давление в сосудах — от минутного объема. За счет этой механической обратной связи в системе обеспечивается саморегуляция, т. е. при нарушении равенства минутных объемов крови в малом и большом круге кровообращения в результате возмущения давление изменяется так, что это равенство восстанавливается.

Другая универсальная механическая модель системы кровообращения представляет собой гидродинамический насос, параметры которого можно изменять в широких пределах для получения необходимых систолического объема, скорости тока жидкости, частоты и формы импульсации. В модели предусмотрена возможность изменения параметров на входе и выходе насоса. При работе модели используются трехкомпонентные жидкости различной вязкости и плотности.

Модель, построенная по оценкам эластичности и ряда динамических значений сопротивлений, дает возможность при помощи линейных дифференциальных уравнений связывать скорость изменения давления с объемом выбрасываемой крови и падением давления по мере продвижения крови по сосудам.

Разработаны также модели механических свойств кровеносных сосудов, позволяющие интерпретировать изменения кровяного давления, и выведены уравнения деформации эластичных трубок под действием внутреннего избыточного давления.

Локальная регуляция кровоснабжения

Локальная регуляция, по мнению В. М. Хаютина (1964), должна быть особой системой автоматического контроля — системой согласования затрат и поступления энергетического и строительного материала. Автор считает такую систему «следящей», которая, как и стабилизирующая система, поддерживает регулируемую величину на заданном уровне. Значение регулируемой величины в этом случае определяется управляющим сигналом.

Как видно на рис. 34, под влиянием продуктов метаболизма артериолы расширяются и прекапиллярные сфинктеры расслабляются, артериальное давление раскрывает капилляры. При этом увеличение поверхности диффузии способствует в результате обмена газом и питательных веществ уменьшению концентрации продуктов метаболизма, оказывающих сосудорасширяющее действие. Таким образом, осуществляется локальная обратная связь в данном участке системы органов кровообращения. Когда клетки органа возбуждены, образование сосудорасширяющих продуктов метаболизма продолжается. В этих условиях задача локального химического контура регулирования состоит в приведении просвета артериол в соответствие с уровнем обмена веществ, в обеспечении дополнительного притока кислорода и питательных веществ, необходимых для поддержания высокой активности данных клеток.

В условиях целого организма регулирование кровоснабжения не может быть ограничено пределами деятельного органа. Местный химический контур оказывается недостаточным и появляется второй, рефлекторный контур: выделение метаболитов → раздражение тканевых рецепторов → возбуждение вазомоторного центра → компенсаторное сокращение.

Рефлексы с тканевых рецепторов представляют собой систему управления «по возмущению». Воздействие регулятора — вазомоторного центра направлено не на ликвидацию уже совершившегося изменения общего периферического сопротивления, а на то, чтобы

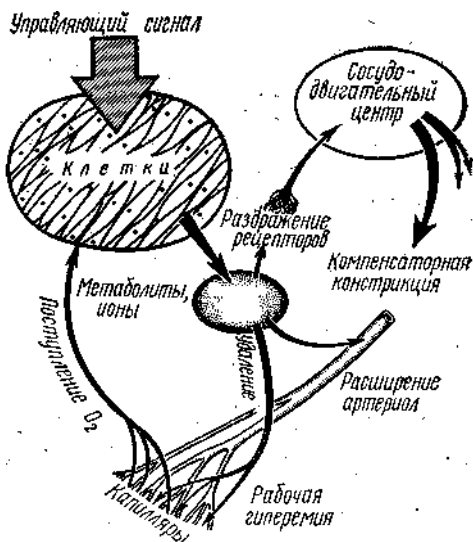


Рис. 34. Схема регулирования рабочей гиперемии и рефлексов с тканевых рецепторов, компенсирующих влияние местного «возмущения» рабочей гиперемии (по В. М. Хаютину, 1964)

предупредить такое изменение. Системой управления «по возмущению» достигается решение двух задач. Первая заключается в том, что организм с помощью системы рефлексов с тканевых рецепторов получает возможность распределять кровь, направляя ее из относительно покоящихся органов в более активные. Вторая задача сводится к компенсации эффекта прямого действия на просвет сосудов гуморальных механизмов, которые для всей системы кровообращения являются «возмущениями».

Сосудорасширяющий эффект действия продуктов тканевого метаболизма в организме сосуществует с обратным вазоконстрикторным (сосудосуживающим) действием тканевых рецепторов. Сосудосуживающий эффект, начинающийся возбуждением тканевых рецепторов, компенсирует сосудорасширяющее действие продуктов метаболизма и тем самым поддерживает величину общего сопротивления сосудов, характерного для данного состояния активности организма (В. М. Хаютин, 1964, 1967).

Значение стабилизации общего сопротивления определяется тем, что величина кровотока зависит не только от сопротивления артериол данной области, но и от уровня системного артериального давления. Артериальное же давление зависит от суммарного сопротивления сосудов всего тела.

Таким образом, в организме существует важная система компенсаторных рефлексов, обеспечивающих относительную инвариантность общего периферического сопротивления, т. е. его независимость от «внутренних возмущений» местных изменений просвета сосудов. Без рефлекторного управления «по возмущению» система кровообращения была бы неустойчивой, так как все местные контуры не были бы связаны в единое целое и каждое местное расширение сосудов приводило бы к падению артериального давления.

Регуляция частоты сердечных сокращений

Поскольку минутный объем сердца является производным частоты сердечных сокращений, следует рассмотреть факторы регуляции последней.

На частоту сердечных сокращений существенное влияние оказывает дыхание. Это влияние осуществляется блуждающим нервом. По данным Клайнса (Clynes, 1963), передаточная функция «дыхание — вагусный эффект» выглядит следующим образом:

$$\frac{S^2}{(1 + T_1 S)(1 + T_2 S)}, \text{ где } 1 < \frac{T_1}{T_2} < 4;$$

$T_{1,2}$ — постоянные времени продолжительности первой и второй фазы дыхательного рефлекса; S — оператор Лапласа. Величина передаточной функции позволяет определить частоту сердцебиения по частоте дыхания.

В схеме регуляции частоты сердечных сокращений различают две управляющие системы. В первой управляющей системе основную роль играют изменения тонуса блуждающего парасимпатического нерва, приводящие к изменению величины порогового потен-

циала и крутизны деполяризации клеток синусного узла, задающего ритм сердечных сокращений. Второй контур управления ритмом сердечных сокращений обеспечивает поступление управляющих сигналов из спинного мозга по нерву симпатической системы.

Экстракардиальные воздействия на сердце осуществляются гуморальным и нервным путем. Эффективность гуморального канала ниже, чем нервного, однако надежность его функционирования выше благодаря более совершенному кодированию информации.

Система управления кровообращением, обусловленная симпатическим и блуждающим нервом, является более поздним приобретением, чем система гуморальных регуляций. Иннервация обеспечивает быстрые оперативные реакции на различные внешние воздействия короткой продолжительности. Команды, поступающие по нервным путям, обычно носят предварительный характер, подготавливая почву для наилучшего восприятия основной исполнительной команды, поступающей по гуморальным путям. Такое дублирование команд (наличие предварительной и исполнительной команды), очевидно, лежит в основе высокой надежности системы управления кровообращением, как и другими физиологическими функциями (В. В. Парин, Р. М. Баевский, 1966).

Регуляция артериального давления

Одним из основных регулируемых параметров системы кровообращения является артериальное давление. Стабилизация нормальной величины артериального давления (14 665—17 332 Па — максимальное систолическое давление; 8666—11 332 Па — минимальное диастолическое давление) обеспечивается рефлексами с барорецепторов, расположенных преимущественно в области дуги аорты, области каротидных синусов, устья полых вен. Эти барорецепторы афферентными нервными волокнами соединяются с сосудодвигательными нервными центрами продолговатого мозга, поддерживающими артериальное давление в пределах нормы. Любое отклонение величины артериального давления от нормы через аортальные и синокаротидные барорецепторы вызывает компенсаторные рефлексы, которые восстанавливают исходную величину артериального давления (Neumans, 1960).

Подожжение о саморегуляции артериального давления оспаривается В. М. Хакутиным (1964, 1967), который считает ведущим фактором в управлении системой кровообращения поиск и поддержание оптимального режима работы сердца. Одним из доводов, приводимых автором, является известный факт сохранения повышенного артериального давления при слабом раздражении тканевых рецепторов в течение всего времени раздражения.

Очевидно, существует такой оптимальный режим сокращений сердца и величины периферического сопротивления, при котором сердце выбрасывает определенный объем крови при минимальной работе. По-видимому, регуляция кровяного давления заключается в поиске и обеспечении этого оптимального режима работы сердца.

При выполнении физической работы, когда увеличивается объем выталкиваемой в сосуды крови и артериальное давление повышается до «гипертонического» уровня, механизм центральной регуляции продолжает поддерживать оптимальный режим работы органов кровообращения, но показатели оптимальности изменяются.

Регулирующими сигналами в замкнутой многоконтурной системе управления и стабилизации артериального давления могут быть гемодинамические сдвиги, возникающие в результате колебания частоты сердечных сокращений. Система, осуществляющая гомеостаз артериального давления, состоит из двух подсистем, одна из которых контролирует величину артериального давления посредством действия парасимпатической нервной системы, на противоположные сосудистого русла, вторая подсистема поддерживает артериальное давление в заданных пределах, варьируя минутный объем путем изменения интенсивности тонического влияния блуждающего нерва на синусовый узел.

Кровоток в работающих мышцах возрастает при малых частотах раздражения пропорционально частоте циклов возбуждения. Освобождаемые при возбуждении клеток сосудорасширяющие вещества, передавая артериолам сигналы об уровне увеличения обмена, осуществляют управляющее воздействие на регулируемый параметр, т. е. приводят просвет артериол в соответствие с уровнем обмена веществ. Второй ступенью регулирования является рефлекторное сужение сосудов органов, соединенных с функционирующим. Благодаря этому артериальное давление может не изменяться, несмотря на расширение сосудов в отдельных участках тела. Тканевые рецепторы находятся в определенном возбужденном состоянии даже в недействительных органах. Сигналы от этих рецепторов, поступая в сосудодвигательный центр, вызывают возникновение центростремительной импульсации к сосудам, поддерживая сосуды всего тела в состоянии некоторой степени сужения.

В понятие авторегуляции кровообращения включается способность каждой ткани регулировать кровоток в соответствии со своими потребностями. Наличие местной обратной связи контролирует степень расширения сосудов в данной области. Большинство тканей автоматически увеличивает свой кровоток, когда концентрация O_2 в них падает. Таким образом, основным возмущением, на которое реагирует механизм обратной связи, является уровень содержания O_2 и CO_2 в крови (Guyton A. O., 1965).

Реакция расширения мельчайших кровеносных сосудов осуществляется исключительно локальным механизмом при участии медиаторов, в первую очередь гистамина, который является важным фактором, обеспечивающим микроциркуляторный гомеостаз.

Моделирование деятельности сердечно-сосудистой системы

За последнее время предложено много моделей деятельности сердца и сосудов. В них учитывается информация, поступающая от

рецепторов сердца и управляющие сигналы, поступающие по холинэргическим и адренэргическим каналам (Mostov A. O., 1972). Предлагается использовать эту информацию для управления работой искусственного водителя ритма, применяемого при нарушениях сердечной деятельности. Модель мышцы сердца состоит из соединенных последовательно сократительного и упругого элементов, параллельно к которым присоединяется еще один упругий элемент (Good A. O., 1972). Расчет режима работы проводится с помощью модифицированного уравнения Хилла, отличающегося наличием добавочного члена.

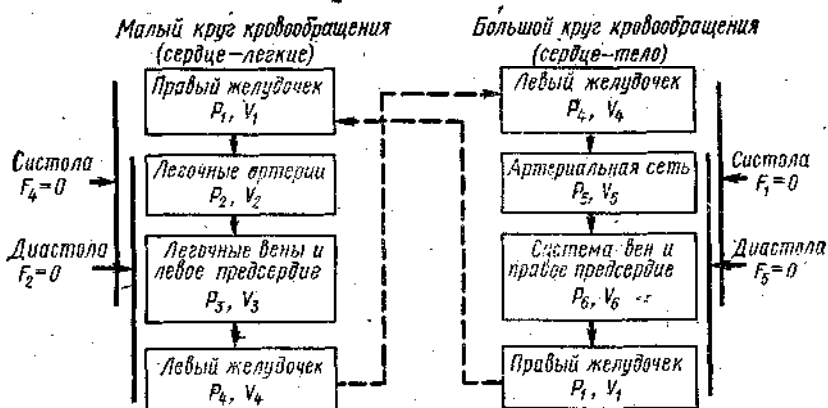
В электронной модели системы кровообращения, предложенной Эккерманом (1970), аналогом левого желудочка является генератор прямоугольного напряжения. Длительность прямоугольного импульса соответствует времени изгнания крови из полости сердца, а частота импульсов частоте сердечных сокращений. Аортальный клапан имитируется диодом, инерция тока крови в аорте и артериях — индуктивностями, сопротивление току крови в сосудах (артериолах и капиллярах) — активными сопротивлениями, эластичность артериальной части сосудистой системы — соответствующими конденсаторами. С помощью аналоговой вычислительной машины на модели вычислена зависимость величины систолического объема от частоты сердечных сокращений.

В работе Б. Л. Палец и Б. Т. Агапова (1974) исследованы статические характеристики модели кровообращения человека при физической работе. Модель состоит из двух основных частей — управляемой, включающей сердце и сосудистую систему, и управляющей, состоящей из сердечного (СЦ) и сосудодвигательного (СДЦ) центров; СЦ и СДЦ получают управляющие воздействия от внешних вегетативных центров (ВВЦ) и дыхательного центра (ДЦ). Влияние последнего учитывается лишь при значительных физических нагрузках. Механизм нервной регуляции основан на принципе слежения за величиной среднего артериального давления по принципу отрицательной обратной связи. Управляющая часть модели (СЦ и СДЦ) получает информацию о величине артериального давления из барорецепторов аортальной и синокаротидной зоны. В регулируемой системе оценка величины давления проводится в соответствии с «установкой», сформированной под влиянием ВВЦ, СЦ и СДЦ. В регулирующих центрах предусматриваются антагонистические отношения между симпатическим и блуждающим нервами (T_v и T_s). Управляемая часть модели включает восемь последовательно соединенных участков: правый желудочек, два легочных участка, левый желудочек и 4 сосудистых участка. Управляющие воздействия центров (T_v , T_s , $T_{сдц}$) приводят к соответствующим изменениям управляемых параметров сердечно-сосудистой системы — частоты сокращения сердца, насосного коэффициента сердца, сопротивления артерий и капилляров, объемов циркулируемой крови и т. д. Величина управляемых параметров в модели определяется уравнением:

$$F = a_1 T_s + a_2 T_v + a_3 T_{сдц} + F_0,$$

где a_1, a_2, a_3 — коэффициенты, определяющие веса симпатической и парасимпатической активности; F_0 — частота автоматических сокращений сердца. Описанная авторами модель удовлетворительно отражает регуляцию основных показателей гемодинамики человека при физической работе.

Динамические свойства системы кровообращения можно описать дифференциальными уравнениями, которые решаются на аналоговых машинах. Сердце и система кровеносных сосудов разбиваются на шесть отделов: 1) правый желудочек, 2) легочные артерии, 3) легочные вены и левое предсердие, 4) левый желудочек, 5) аорта и артериальная сеть, 6) система вен большого круга кровообращения и правое предсердие. В модели основной интерес представляют соотношения между давлением крови, ее объемом в каждом отделе и величиной тока крови — объемной скоростью кровотока (см. схему).



Соотношение между давлением и объемом крови
(по Ledly, 1968)

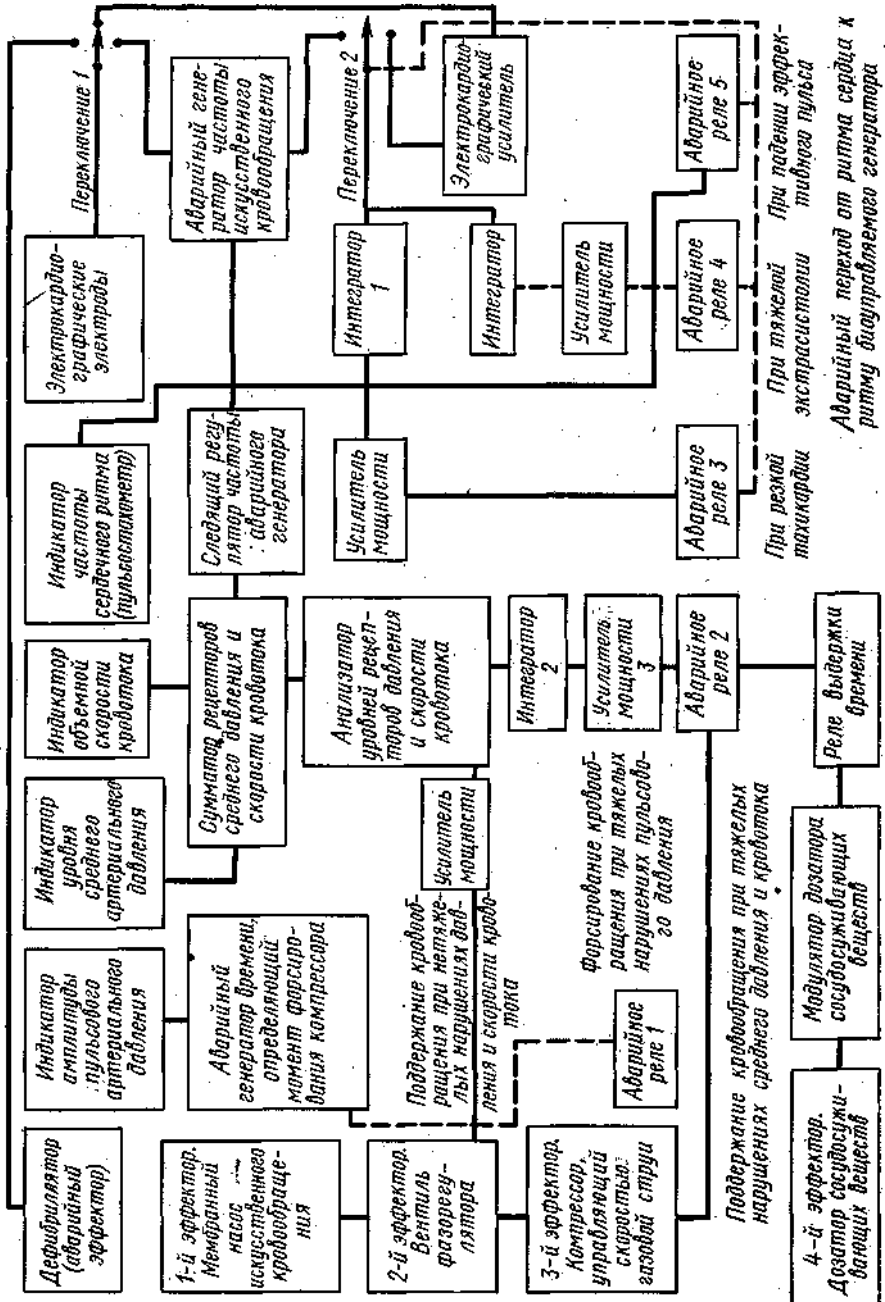
При составлении уравнений учитывается различное состояние желудочков в разные фазы сердечного цикла: во время систолы они опорожняются, а во время диастолы — наполняются. Это показано на схеме, где желудочки изображены дважды: один раз в систоле, второй раз в диастоле, где они описываются уже другими уравнениями. Конечные значения параметров P_1 и V_1 после диастолы являются начальными значениями для систолы, и наоборот, конечные значения P_1 и V_1 после систолы являются начальными условиями для диастолы. Полная схема модели описывается 22 уравнениями. Другая разновидность аналоговой модели сердечно-сосудистой системы состоит из последовательности 10 блоков. Переменными системы уравнений, характеризующих эти блоки, а также входными и выходными величинами различных блоков служат давление, объем протекающей крови и ее расход в тканях.

Математические модели эндокринной регуляции сердечно-сосудистой системы описаны в работе С. И. Бажана и др. (1973). Авторами рассмотрена двухъярусная модель эндокринной системы, где верхний ярус — распределение крови в системе кровообращения, нижний ярус — распределение крови в отдельных органах. В качестве управляющих рассмотрены только гуморальные сигналы. Описаны ренин-альдостероновая и глюкокортикоидная подсистемы эндокринной системы, приведены структурно-функциональные схемы и основные характеристики системы кровообращения. В модели каждый орган представлен в виде определенного бассейна, через который проходит труба. Предполагается, что обмен веществ между таким бассейном и плазмой крови, протекающей по трубе, происходит по закону Фика. Скорость разрушения гормона ренина пропорциональна его концентрации. Модель кровообращения была запрограммирована на ЭВМ М-220. Исследования на модели показывают, что важнейшим органом инактивации ренина является печень, что в самой крови отсутствуют ферменты, инактивирующие ренин.

Управление искусственным кровообращением

Блок-схема управления искусственным кровообращением (см. схему) рассчитана на запуск от R -зубца электрокардиограммы. В основе блок-схемы устройства лежит компрессор с фазовым регулятором. Главными рецепторами в системе регулирования являются рецепторы, воспринимающие изменения среднего артериального давления и скорости кровотока. Эффекторными управляющими воздействиями служат сосудодвигательные препараты, изменения объема и ритма работы перфузионного устройства. Электрические импульсы сердца с электродов поступают на вход электрокардиографического усилителя. Усиленное напряжение R -зубца через переключатель 2 поступает на вход двух интеграторов (плюсового и минусового). Далее сигнал поступает на каскад согласования, а с него — в две цепи. В случае, когда возникает критически учащенный ритм сердца, срабатывает аварийное реле 3 и с помощью переключателя 2 выделится выход генератора. В противном случае сигнал поступает на вход анализатора уровней рецепторов среднего артериального давления и скорости кровотока, представляющего собой триггер Шмидта с одним устойчивым состоянием. Уровень смещения входной цепи анализатора определяется напряжением, поступающим с сумматора сигналов рецепторов среднего артериального давления и скорости кровотока. При снижении среднего артериального давления и скорости кровотока до величины, когда пульсовой толчок перестает нарастать за счет малой дозы всасывания, срабатывает интегратор (+И2) и через согласующий каскад-усилитель мощности запускает аварийное реле 2. Последний переключает цепь мотора компрессора на более высокое напряжение, что приводит к повышению уровня среднего артериального давления и скорости кровотока настолько, что уменьшает импульс, вырабатываемый анализатором уровня, и автоматически отключает

РЕЦЕПТОРЫ



При резкой тахикардии
 При тяжелой экстрасистолии
 При падении эфректора тибного пульса

Аварийный переход от ритма сердца к ритму диалитруемого генератора

3 Ф Ф Е К Т О Р Ы

реле 2 и восстанавливает предыдущий режим. В случае, когда повышенное давление компрессора не приводит к повышению среднего артериального давления и скорости кровотока, через некоторое время, определяемое настройкой реле времени, подключается механизм дозатора вещества, поддерживающего сосудистый тонус, например, адреналина, который вводит его разовую порцию в кровь.

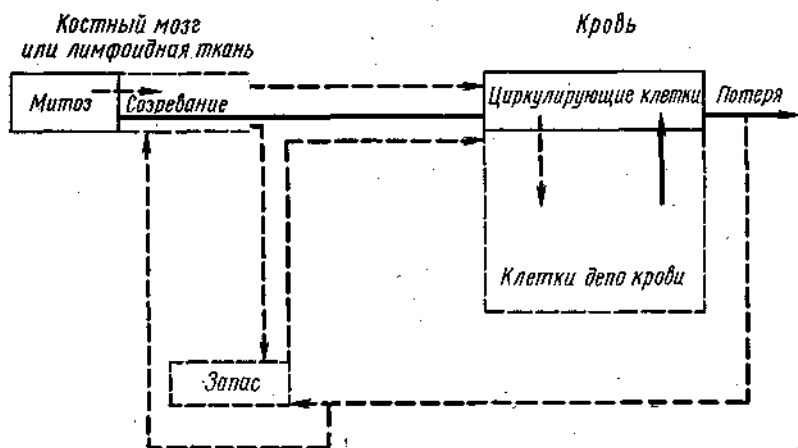
Процессы регуляции в системе крови

В крови циркулирует значительное число эритроцитов, лейкоцитов и кровяных пластинок. У здорового человека концентрация каждого из этих видов клеточных элементов устанавливается и поддерживается на определенном уровне благодаря сложным гомеостатическим механизмам с множеством прямых и обратных связей между органами и системами, имеющими отношение к функции кроветворения.

Виды гемостатов

В норме у человека в 1 мм³ крови содержится 4,0—4,5 млн. эритроцитов, 6—8 тыс. лейкоцитов и 150—200 тыс. кровяных пластинок.

Ниже представлена схематическая модель производства, распределения и кинетики кровяных элементов: сплошными линиями



Схематическое представление производства и распределение кровяных элементов (по Boggs, 1966)

показаны составные части и пути, которые являются общими для всех кровяных клеток, пунктирные линии указывают элементы, не являющиеся обязательными в схеме регуляции всех кровяных клеток.

Блок-схема управления искусственным кровообращением (по А. Н. Медеяновскому, И. К. Табаровскому, 1967)

Гомеостатическая регуляция включает в себя механизмы динамического уравнивания деструкции, разрушения клеток и их новообразования. Регулирующая информация в цепях обратной связи может передаваться клеточными и неклеточными (гуморальными) механизмами. Многие элементы на приведенной схеме могут быть разделены на множественные подразделения, так что теоретическое число цепей обратной связи для данной системы кровяных клеток зависит от сложности кинетической модели этой системы элементов. Новообразование кровяных клеток обеспечивается механизмом митоза.

Ходжсоном (Hodgson, 1968) исследован механизм, связывающий pO_2 в почках и эритропоэз. Известно, что почки являются органом, который раньше других обнаруживает потребность организма в усилении эритропоэза. При снижении pO_2 начинается усиленная выработка эритропоэтина. Парциальное давление кислорода в почках зависит от содержания O_2 в крови и от скорости кровотока, а эти показатели регулируются вегетативной нервной системой, активация которой вызывается гипоксией и рефлекторным расширением тканевых сосудов. Процесс эритропоэза зависит от взаимоотношений между продолжительностью жизни эритроцитов и числом эритроцитов с нормальным содержанием в них гемоглобина.

В работе К. К. Дионесова (1973) некоторые общие принципы теории систем иллюстрируются на примере системы транспорта кислорода кровью. Уровень кислорода в периферических тканях организма рассматривается как одна из существенных переменных, контролируемых двумя путями: 1) изменением скорости кровотока и 2) изменением скорости эритропоэза. Система регуляции уровня кислорода в периферических тканях изменением скорости эритропоэза (эритрон) — типичная система авторегуляции компенсационного типа. Основными чертами этой системы являются регуляция по величине и скорости отклонения регулируемой величины, существенная линейность при малых возмущениях, мультипараметрический характер регуляции.

В структурной организации системы регуляции крови различают клеточный гемостат (т. е. гемостат эритроцитов, лейкоцитов и лимфоцитов, регулирующий количество морфологических элементов крови) и плазмогемостат, регулирующий состав плазмы. Последний включает в себя и иммунногемостат — регуляцию содержания антител в крови.

В схеме гемостата можно выделить регулирующую управляющую часть (нейрогормональные центры и гуморальные гомеостатические цепи) и регулируемую, управляемую часть (костный мозг, лимфатическая, ретикулоэндотелиальная ткань, циркулирующие периферические клеточные и плазменные компоненты, капилляры, селезенка, печень).

Эритроцитарный гемостат представляет собой замкнутый контур управления, сводящийся к следующей схеме: падение тканевого кислорода (командный сигнал) → гипоксемическая кровь → про-

изводство эритропоэтинов → стимуляция красного костного мозга → увеличение производства красных кровяных элементов, их созревание и поступление в общее кровеносное русло → увеличение транспорта кислорода эритроцитами → увеличение тканевого кислорода.

Ретикуло-лимфатический клеточный и гуморальный иммуногемостат представляет собой замкнутый контур: падение уровня образования антител или введение антигена (командный сигнал) → распознающая система рибосом ДНК \rightleftharpoons РНК в ретикулоэндотелиальной клетке → предшественники плазмocyта и лимфоцита → протеиновый синтез → увеличение содержания антител в периферической крови.

Понятие об эритроэне

Представление о нервном и гуморальном механизмах регуляции кроветворения привело к развитию понятия эритроэна, как физиологической системы элементов красных кровяных телец — эритроцитов (Б. П. Альбертинский и др., 1969). Термином «эритроэн» обозначается совокупность эритроцитов, функционирующих в кровяном русле, органы, осуществляющие продукцию эритроцитов и их разрушение вместе с комплексом соответствующих управляющих нервных и гуморальных механизмов. Эти механизмы обеспечивают стационарное состояние эритроэна при внешних и внутренних возмущениях системы путем стабилизации отношения между разрушением и новообразованием эритроцитов.

Возмущающие воздействия увеличивают мощность эритропоэза в 10 раз и более. В обеспечении эритроцитарного равновесия важную роль играют афферентные тонизирующие и регулирующие импульсы, поступающие в центральную нервную систему с интерорецепторов ряда внутренних органов и сердечно-сосудистой системы. Показано, что функция интерорецептивных афферентных систем в эритроэне реализуется помимо нервных структур также с участием специфических гуморальных посредников (гемопоэтинов — стимуляторов, гемопоэтинов — ингибиторов).

На модели системы эритропоэза исследовалось влияние различных параметров (дыхательного объема, объема крови и плазмы) на реакцию системы регуляции эритроцитов при гипоксии организмов (Mylrea, Abrecht, 1973). Модель описывает ответ системы эритропоэза на ступенчатое уменьшение pO_2 во вдыхаемом воздухе, хорошо соответствующий результатам, полученным в экспериментах на животных. Постулируется, что скорость эритропоэза контролируется гормоном — эритропоэтином, который освобождается из почки в ответ на уменьшение напряжения кислорода. Исследован динамический ответ эритропоэтической системы на ступенчатое падение pO_2 во вдыхаемом воздухе.

Количество освобождаемого эритропоэтина находится в экспоненциальной связи с концентрацией оксигемоглобина в крови:

$$R(t) = K_1 e^{-K_2 \text{ангбо}(t - T_1)},$$

где $R(t)$ — скорость выделения эритропоэтина за время t ; $HbO(t-T_1)$ — концентрация оксигемоглобина за время $t-T_1$; K_1 и K_2 — константы.

Эритропоэтическая система регуляции сводится к следующему: в почках выделяется гормон — эритропоэтин в количестве, зависящем от напряжения кислорода в тканях. Эритропоэтин, поступая с кровью в костный мозг, стимулирует здесь производство эритроцитов. Увеличение количества эритроцитов приводит к увеличению количества кислорода, освобождаемого из оксигемоглобина в единицу времени.

Схема обратных связей в эритроэне достаточно сложна. Количество разрушенных и вновь образованных эритроцитов регулируется тканевыми рецепторами селезенки, реагирующими на изменение концентрации специфических метаболитов. Гемопоэтины — стимуляторы и гемопоэтины — ингибиторы помимо прямого воздействия на исполнительные органы эритроэна оказывают также воздействие на клетки гипоталамуса, координирующие работу центров кроворазрушения и кроветворения. На процессы кроветворения в красном костном мозгу оказывают влияние и гормоны гипофиза, коры надпочечников и т. д. (В. Н. Черниговский, А. А. Ярошевский, 1953).

Кинетика эритроцитов (поступление эритроцитов из резерва, из кровяного русла в депо крови и т. д.) также определяется наличием двойного контроля; нервного и гуморального.

Эритропоэз и кровообращение могут изменяться или параллельно друг другу, совместно компенсируя гипоксию, или в противоположном направлении, уравновешивая друг друга. Существенную роль в такой регуляции играют синокаротидная и аортальная рефлексогенные зоны, а также гломерулярный аппарат почек, имеющий отношение к регуляции артериального давления и эритропоэза.

Регуляция в системе органов дыхания

Управление дыхательной функцией подчинено задаче обеспечения постоянства газового баланса крови. Поэтому такая регуляторная система может рассматриваться как хемотростическая. Основная функция дыхательной системы — обеспечить концентрацию дыхательных газов (кислорода и углекислого газа) на уровне, определяемом метаболизмом и кислотно-щелочным балансом в организме.

Изменения в химическом составе вдыхаемого воздуха или в метаболизме тканей организма вызывают соответствующие изменения в управляемой системе: pO_2 , pCO_2 , $[H^+]$ в артериальной крови и H^+ в цереброспинальной жидкости. Отклонения в управляемых переменных от исходных (стабилизированных) значений улавливаются центральными и периферическими хеморецепторами и передаются регулятору — дыхательному центру мозга, где вырабатываются командные импульсные потоки, приводящие к соответствующим изменениям в вентиляции, в величине систолического объема и в картине перераспределения крови в организме.

Дыхательный хемостат

Дыхательный хемостат представляет собой систему регуляций, предназначенную для поддержания постоянства напряжения углекислого газа ($p\text{CO}_2$), концентраций водородных ионов (H^+) и напряжения кислорода ($p\text{O}_2$) в артериальной крови при наличии некоторых возмущений. Характер изменения вентиляции легких при изменении содержания CO_2 и O_2 в крови свидетельствует о существовании обратной связи в системе управления. Известно, что если напряжение углекислого газа в крови при физической нагрузке или при вдыхании воздуха с высокой концентрацией CO_2 поднимается выше «нормального» уровня, то частота дыхания (вентиляция) возрастает и в результате этой гипервентиляции напряжение CO_2 в крови вновь понижается. Наоборот, если при гипервентиляции напряжение CO_2 в крови падает ниже нормального уровня, то это приводит к замедлению дыхания, вследствие чего напряжение CO_2 в крови вновь повышается. В схеме дыхательного хемостата, по Ф. Гродинзу (1966), рассматриваются три регулируемые величины: концентрация O_2 , CO_2 и H^+ . В нем имеется два блока: управляющая и управляемые системы (см. схему).

Блок-схема дыхательного хемостата (по Ф. Гродинзу, 1966)



На вход управляющей системы поступают три командных сигнала. За выходной сигнал принимается альвеолярная вентиляция \dot{V}_A . Этот управляющий сигнал поступает на вход управляемой системы (легочной и тканевой резервуары), имеющей три выхода — три управляемые переменные: напряжение кислорода ($p\text{O}_2$), углекислого газа ($p\text{CO}_2$) и концентрация водородных ионов (H^+) в артериальной крови.

Показатели химического состава артериальной крови поступают на вход управляющей системы в качестве сигналов обратной связи. Возмущающими сигналами могут стать повышение содержания CO_2 или недостаток O_2 во вдыхаемом воздухе.

Управляющая система начинается хеморецепторами, расположенными в различных частях организма. Нервные импульсы поступают в дыхательный центр по афферентным центростремительным путям. В дыхательном центре формируются командные сигналы, поступающие к эффекторам — дыхательным мышцам. В результате

этого возникают изменения в альвеолярной вентиляции. В управляемой системе также участвуют несколько процессов и подсистем: процесс диффузии газов в легких, перенос газов кровью и газообмен в тканях.

Для облегчения математического исследования дыхательного гемостата вводится ряд упрощающих предложений.

1. Легочный и тканевый резервуары имеют постоянные объемы K_A и K_T соответственно.

2. Углекислый газ поступает в легкие с вдыхаемым воздухом со скоростью $\dot{V}_A F$, где \dot{V}_A — скорость вентиляции и F — концентрация CO_2 во вдыхаемом воздухе. Кроме того, CO_2 поступает в легочный резервуар с венозной кровью со скоростью q_3 .

3. Углекислый газ удаляется из легких с выдыхаемым воздухом (со скоростью q_1) и с артериальной кровью (со скоростью q_2).

4. Углекислый газ поступает в тканевый резервуар, образуясь в процессе обмена (со скоростью M), а также с артериальной кровью (со скоростью q_2). Углекислый газ удаляется из тканевого резервуара венозной кровью со скоростью q_3 .

Обозначим через θ_A , θ_T концентрации CO_2 в легочном и тканевом резервуарах. Тогда скорость концентрации CO_2 в легких и тканях можно записать в следующем виде:

$$\frac{d\theta_A}{dt} = \frac{1}{K_A} (\dot{V}_A F + q_3 - q_1 - q_2);$$

$$\frac{d\theta_T}{dt} = \frac{1}{K_T} (M + q_2 - q_3).$$

Соотношения, выражающие q_1 , q_2 и q_3 через θ_A и θ_T и различные другие параметры, можно найти из условий равновесия для потоков CO_2 : $\theta_A \dot{V}_A = q_1$, $\theta_T C = q_3$, где C — минутный объем сердца, $q_2 = CR\theta_A + CS$ (R и S — постоянные, связанные с характеристиками процесса поглощения CO_2). После подстановки значений система уравнений объекта управления принимает следующий вид (Р. Розен, 1969):

$$\left(\frac{K_A K_T}{C \dot{V}_A} \right) \frac{d^2 \theta_A}{dt^2} + \left(\frac{K_A + K_T R}{\dot{V}_A} + \frac{K_T}{C} \right) \frac{d\theta_A}{dt} + \theta_A = F + \left(\frac{K_T}{C} \right) \frac{dF}{dt} + \frac{M}{\dot{V}_A};$$

$$\left(\frac{K_A K_T}{C \dot{V}_A} \right) \frac{d^2 \theta_T}{dt^2} + \left(\frac{K_A + K_T R}{\dot{V}_A} + \frac{K_T}{C} \right) \frac{d\theta_T}{dt} + \theta_T = RF + \left(\frac{RM}{\dot{V}_A} + \frac{M}{C} + S \right).$$

При конкретном выборе формы F (в виде ступенчатой функции или единичного импульса) можно решить эти уравнения и получить передаточную функцию для изолированного объекта управления.

Система управления дыханием является самоадаптирующейся системой, которая непрерывно максимизирует некоторый показатель при постоянном воздействии внешних возмущений. Выделяется три контура управления: 1) химическое управление, которое обеспечивает минимальный уровень вентиляции кислорода и углекислого газа при любой заданной интенсивности метаболических

обменных процессов; 2) мышечное управление, которое поддерживает минимальный средний расход энергии в дыхательной мускулатуре при любом уровне вентиляции; 3) управление воздухоносными путями, которое сводит к минимуму затраты энергии на вентиляцию так называемого «мертвого пространства» (часть воздухоносных путей, которая не принимает участия в газообмене). Полная система управления дыханием согласует работу этих трех подсистем таким образом, чтобы обеспечить минимальный расход энергии на дыхание и равенство вентиляционного и метаболического газообмена.

Модели дыхательного хемостата на аналоговых вычислительных машинах

Дифференциальное уравнение в динамической модели управляемой системы дыхательного хемостата, входным сигналом которого является концентрация углекислого газа в тканях, представляет собой линейное уравнение второго порядка. При замыкании цепи обратной связи появляется нелинейность. Для решения нелинейных дифференциальных уравнений целесообразно использование аналоговых вычислительных устройств.

Т. А. Багдасаровой и Д. В. Деминым (1969) на аналоговой машине МН-12 воспроизведена модель дыхательного хемостата Ф. Гродинца. Модель модифицирована с целью изучения динамики функций при ступенчатом и линейном изменении легочной вентиляции. Алгоритм построен на следующих предположениях: pO_2 постоянен и равен единице, постоянен поток крови, омывающей дыхательный центр и другие ткани, представленные в виде однородного резервуара, кривые поглощения CO_2 в артериальной и венозной крови и в тканях одинаковы, pCO_2 в выдыхаемом и альвеолярном воздухе и в артериальной крови одинаково, pCO_2 в тканях и в венозной крови тождественно. Динамические параметры модели представлены легочной вентиляцией, напряжением CO_2 в выдыхаемом воздухе, напряжением CO_2 в альвеолярном воздухе и артериальной крови, напряжением CO_2 в тканях и венозной крови, скоростью образования CO_2 в тканях. Статическими параметрами модели являются эквивалентные объемы легочного и тканевого резервуаров, минутный объем, напряжение O_2 в выдыхаемом воздухе, нормальная концентрация CO_2 в тканях, параметры уравнений, описывающих контур обратной связи по напряжению CO_2 .

Функциональное назначение модели заключается в поддержании напряжения CO_2 в тканях на заданном уровне, который определяется внешними по отношению к модели факторами. Благодаря контуру обратной связи легочная вентиляция приводится в соответствие с чувствительностью дыхательного центра к напряжению CO_2 в артериальной крови. Авторами сделана попытка в дополнение к контуру обратной связи по напряжению CO_2 ввести замыкание по контуру обратной связи, по напряжению O_2 в артериальной крови.

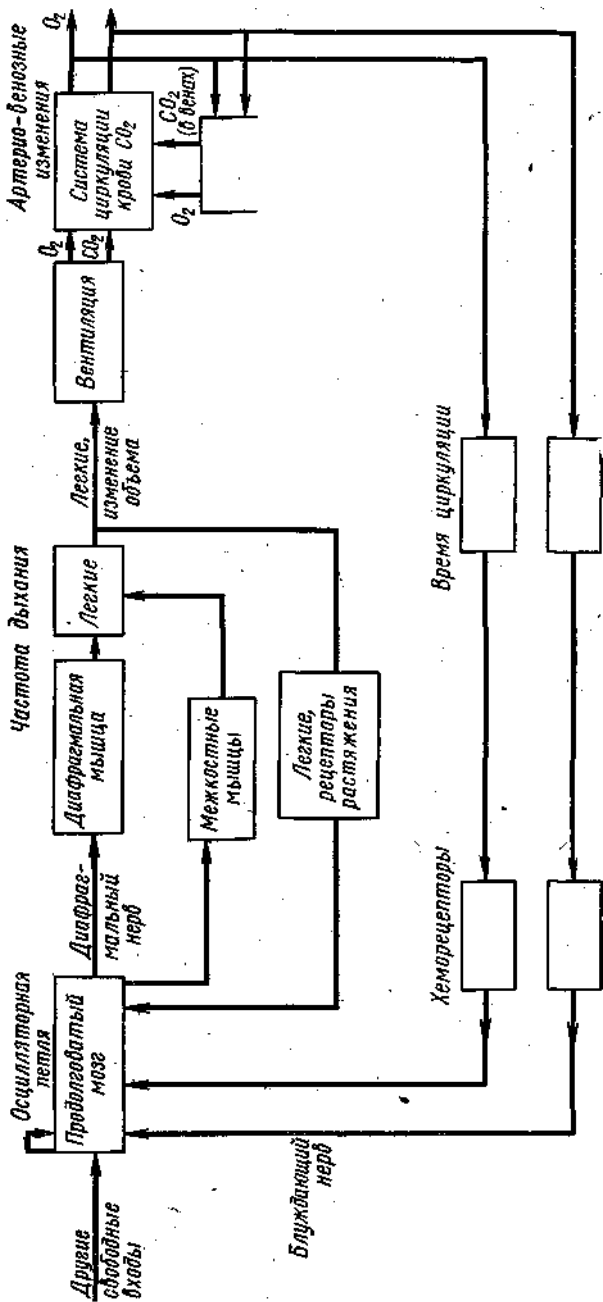
Нервная регуляция дыхательных движений

Ритмичность дыхательных движений обуславливается особенностями функционирования нервных клеток дыхательного центра. Дыхательный центр — совокупность клеток центральной нервной системы, обеспечивающих координированную ритмическую деятельность дыхательных мышц в соответствии с изменяющимися условиями внешней и внутренней сред организма. В дыхательном центре существуют две системы дыхательных нейронов; инспираторные и экспираторные, находящиеся в антагонистических отношениях. Возбуждение инспираторных нейронов тормозит экспираторные, и наоборот, возбуждение экспираторных нейронов тормозит инспираторные (Burns, Salmoiraghi, 1960).

Автоматическая спонтанная активность клеток дыхательного центра регулируется нервными импульсами, поступающими от рецепторов легких, рефлексогенных зон сосудов, дыхательных мышц, от клеток коры головного мозга, а также гуморальными воздействиями. Регуляция дыхания осуществляется в соответствии с принципом обратной связи. В регуляции деятельности дыхательного центра большую роль играет напряжение углекислого газа в крови. Углекислый газ действует на клетки дыхательного центра как непосредственно, так и через систему хеморецепторов рефлексогенных зон, стимулируя деятельность инспираторных нейронов. В рефлекторной саморегуляции ведущую роль играет импульсация, возникающая в легких при вдохе и способствующая прекращению акта вдоха и стимулирующая выдох. При акте выдоха афферентная центробежная импульсация из легких способствует прекращению выдоха и стимулированию вдоха. Ведущая роль хеморецепторов синокаротидной зоны в поддержании равновесия напряжения углекислого газа и кислорода путем регуляции активности нейронов дыхательного центра показана.

Для удержания кислородно-щелочного баланса в организме и постоянства напряжения кислорода и углекислого газа в крови вентиляция газов в легких регулируется при помощи различных стимулов, действующих в разных участках тела. Эти стимулы оказывают прямое или опосредованное действие на дыхательный центр в продолговатом мозгу. *Генерация управляющих нервных импульсов в структурах дыхательного центра, направляемых к соответствующим мышцам, возникает не только под влиянием химического окружения центральных дыхательных нейронов, но в значительной степени рефлекторным путем.* В последнем случае основная афферентация берет начало в рецепторах растяжения легких, в хеморецепторах дуги аорты и синокаротидных зон. Другие афферентные сигналы, поступающие в дыхательный центр, включают защитные рефлексы — кашель, чихание и т. д.

Структурная основа нервной регуляции дыхательной системы, некоторые физиологические механизмы ее хорошо видны на приведенной схеме.



Упрощенная схема дыхательной системы
(по Horgan, Lange, 1963)

Математические модели регуляции дыхания

Современные модели регуляции дыхания позволяют предсказать динамику существенных параметров вентиляции при изменении условий внешней или внутренней сред организма. Моделирование дыхательной системы предусматривает учет экспериментально полученных данных о физиологических механизмах, лежащих в основе реализации принципа отрицательной обратной связи. В основе большинства хемостатических моделей лежит сравнительно хорошо изученная химическая регуляция. Обычно различают 2 типа моделей регуляции дыхания. В первом типе моделей исходят из следующих принципов. Изменение концентрации CO_2 и O_2 во вдыхаемом воздухе или изменения метаболизма в тканях приводят к отклонению регулируемых переменных (артериальной H^+ , pO_2 , pCO_2 и H^+ цереброспинальной жидкости) от их эталонных значений. Рассогласование регулируемой величины от эталонной воспринимается периферическими и центральными хеморецепторами, здесь возникает сигнал, который передается к регулятору (дыхательному центру). Дыхательный центр вырабатывает сигнал, меняющий вентиляцию легких (одновременно с работой сердца), чтобы устранить возникшие рассогласования. Во втором типе моделей ведущим принципом является также изменение вентиляции, имеющее целью удержать в новых изменившихся условиях средний расход энергии на осуществление дыхания на минимальном уровне. Модели этого типа используют последние концепции теории регулирования, в частности теории полуадаптивных многоуровневых управляющих систем. Модели состоят из 3 взаимодействующих петель обратной связи, регулирующих химический состав артериальной крови, активность дыхательной мускулатуры, диаметр воздухоносных путей. Недостатком этого типа моделей является игнорирование роли центральных хеморецепторов и отсутствие информации о реакции модели на изменение CO_2 и O_2 во вдыхаемом воздухе.

Для описания зависимости между параметрами дыхательной системы Ращевски (Rashevsky, 1962) использовал дифференциальные уравнения. Процесс диффузии кислорода из полости легочной альвеолы в кровеносные капилляры описывается следующим уравнением:

$$V \frac{de}{dt} = -Sh(e - cb),$$

где V — объем альвеолы; de/dt — изменение концентрации O_2 в альвеоле в процессе диффузии; S — поверхность альвеолы; e — концентрация O_2 в альвеолярном воздухе; h — коэффициент проницаемости альвеолярного эпителия и стенок капилляров для O_2 ; cb — концентрация O_2 в крови.

Предложена математическая модель для описания связи между давлением и величиной воздушного потока в легких при условии постоянства легочного объема (Stevens, 1973). Показано, что в фазе вдоха основными параметрами воздушного потока являются сопротивление воздухоносного тракта и альвеолярное давление. В фа-

зе выдоха существенным становится упругость, эластичность легочной ткани.

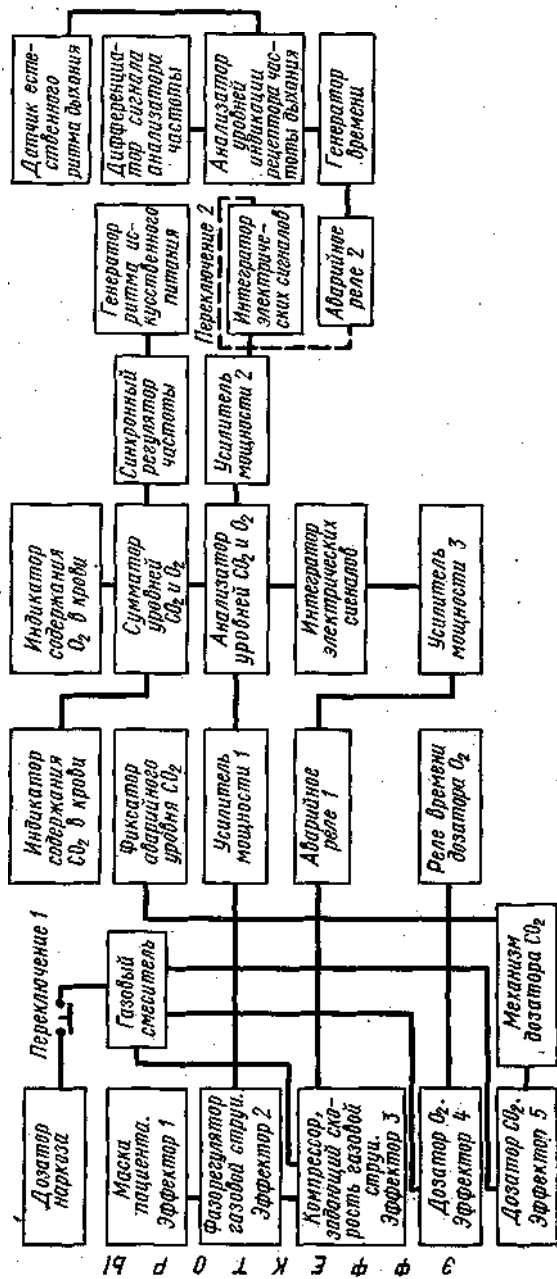
В описанной Ф. Гродинзом с сотрудниками (1966) математической модели системы управления дыханием основные соотношения баланса транспорта газа и газообмена в системе легкие — кровь — ткань выражены в виде системы дифференциальных уравнений, содержащих ряд зависимых временных задержек. В модели дана функция регуляции, определяющая зависимость вентиляции легких от концентрации ионов водорода в спинномозговой жидкости и концентрации их и pO_2 в артериальной крови, притекающей к хеморецепторам каротидной рефлексогенной зоны. Авторами составлена стандартная программа для моделирования при помощи цифровой вычислительной машины реакции динамических систем при различных условиях функционирования: вдыхание CO_2 , гипоксия на уровне моря, гипоксия на высоте, метаболические нарушения кислотно-щелочного равновесия. Было показано хорошее соответствие результатов моделирования динамического и устойчивого поведения системы с экспериментально полученными характеристиками.

В моделях регуляции дыхания важная роль отводится хеморецепторной системе, состоящей из синокаротидной и аортальной периферических чувствительных зон, омываемых артериальной кровью, и центральной мозговой чувствительной зоны, омываемой спинномозговой жидкостью. Каждой из этих зон приписывается примерно линейная динамика. Периферические чувствительные зоны модели воспринимают изменения концентрации CO_2 и O_2 в артериальной крови. Центральные чувствительные зоны реагируют только на концентрацию CO_2 в спинномозговой жидкости. Модель применима для изучения регуляции дыхания как в переходном режиме, так и в устойчивом состоянии при соблюдении ряда условий, включая ступенчатое изменение концентрации CO_2 и O_2 в окружающем воздухе, изменение различных параметров внутренней среды организма.

Предложена динамическая модель при изучении связи сердечно-сосудистой и дыхательной систем (Gasuhiro, Vincent, 1972). Модель включает в себя три контура управления — дыхательный, сердечный и контур управления периферическим сопротивлением. Полная модель состоит из 120 дифференциальных уравнений, решаемых на ЭВМ. С помощью этих уравнений было проведено моделирование регулярности дыхания при ослаблении силы сокращения сердца или при вводе химических препаратов, действующих на дыхательную систему. Моделируется взаимодействие между механическими подсистемами дыхания (легкими, грудной клеткой, мышцами живота).

Проблема управления искусственным дыханием

В основе блок-схемы устройства автоматического управления искусственным дыханием лежит компрессор с фазовым регулятором газовой струи. Основными рецепторами в системе регулирова-



Блок-схема искусственного дыхания
 (по А. Н. Медеяновскому, И. К. Табаровскому, 1967)

ния являются рецепторы уровней содержания в крови кислорода и углекислоты. Рецептором, регулирующим частоту, является дыхательный датчик. При нарушении дыхательной функции система анализатора уровня дыхательных сокращений вместе с аварийным генератором времени, анализирующим временной интервал между двумя дыхательными сокращениями и аварийным самоудерживающим реле 2, обеспечивает переброс переключателя ПК 2 на режим запуска от генератора. В комплект эффекторов в схеме входят маска пациента, фазорегулятор дыхания, амплитудный регулятор вдоха и выдоха, дозатор O_2 и дозатор CO_2 . В схеме предусмотрена также возможность подключения наркотозного эффектора.

Первый форсированный режим осуществляется от рецепторов CO_2 и O_2 аналогично схеме искусственного кровообращения по каналу компрессора, а второй — посредством дозатора кислорода этой же группой исполнительно-передающих элементов с добавлением реле времени. Самостоятельным каналом от рецептора CO_2 идет линия управления дозатором углекислого газа. Фиксатор аварийного уровня содержания CO_2 в крови, управляемый от рецептора CO_2 , при снижении содержания его в крови ниже допустимой нормы, включает механизм, который подключая в свою очередь дозатор CO_2 на определенное время на вход газового смесителя, определяет разовую дозу введения CO_2 в газовую смесь.

Некоторые особенности поведения дыхательного центра в условиях самоуправяемого искусственного дыхания изучены в работе В. А. Полянцева (1969). В опытах автора животное подключалось к аппарату искусственного дыхания, управляемого электрическими импульсами диафрагмального нерва. В системе управляемым параметром была длительность вдоха. На основе исследования автор предлагает следующую схему управления дыхательной функцией: в составе, задающего аппарата функциональной дыхательной системы имеется акцептор действия — аппарат для оценки результата действия, который представляет собой функциональное объединение модели должного результата и модели реально достигнутого результата. Обе модели связаны между собой через сравнивающее устройство. Сигнал рассогласования, возникающий при сравнении модели реального результата с моделью должного результата, служит командой для органов дыхания.

Описана система управления дыхательным аппаратом с гидросилителем (Zutia Kiiti a. o., 1969). Аппарат для искусственного дыхания с ограничиваемым давлением, управляемым гидросилителем, был успешно испытан на собаках и здоровых людях.

Регуляция в системе органов пищеварения

Процессы жизнедеятельности в организме, связанные с расходом энергии и разрушением клеток тканей, требуют постоянного пополнения энергетического и пластического материала. Усвоению пищевых веществ предшествует сложная обработка их в результате процессов пищеварения, представляющих собой начальный этап

обмена веществ. В результате процессов пищеварения принятые пищевые продукты теряют свою видовую специфичность, обеспечивая синтез соответствующих данному организму белков, жиров и углеводов из составных элементов.

Простейшей формой пищеварения является внутриклеточная ферментативная обработка пищи. У простейших питательные вещества захватываются клеткой и подвергаются химической переработке в специальных полостях — пищеварительных вакуолях. В организме высших животных и человека механическая и химическая обработка пищи происходит в полости пищеварительного тракта. Различают три звена в процессе такой обработки пищи: полостное пищеварение, мембранное пищеварение, всасывание продуктов распада (А. М. Уголев, 1967).

Отличительной особенностью регуляторных механизмов в процессе пищеварения является их последовательное дублирование. В различных участках пищеварительного канала происходит амилитическое (расщепление углеводов), протеолитическое (распад белков) и липолитическое (расщепление жиров) пищеварение. Для каждого типа пищеварения служат два и более различных органа. Так, расщепление, распад углеводов происходит в ротовой полости (благодаря амилитическому ферменту секрета слюнных желез), в 12-перстной кишке (под действием амилазы поджелудочного сока), в тонком кишечнике (под действием амилитического фермента кишечного сока). Распад белков осуществляется в желудке (под действием пепсина — фермента желудочного сока в присутствии соляной кислоты), 12-перстной кишке (под действием трипсина поджелудочного сока, активируемого другим ферментом — энтерокиназой, содержащейся в кишечном соке), в тонком кишечнике (под действием протеолитического фермента кишечного сока). Жиры расщепляются в желудке под действием липазы — заброшенного сюда поджелудочного сока, в 12-перстной кишке — липазой поджелудочного сока, в тонком кишечнике — под действием липазы кишечного сока.

В результате последовательного действия указанных ферментных систем различных отделов пищеварительного тракта в тонком кишечнике наступает окончательный распад пищевых продуктов на составные элементы (моносахариды, аминокислоты, глицерин и жирные кислоты), которые в растворенном виде всасываются в кровеносные капилляры (продукты распада жиров).

Наиболее четко механизм рефлекторной регуляции выделения соков проявляется в слюноотделении. При еде пищи импульсы, возникающие в рецепторах ротовой полости, поступают по системе афферентных центростремительных нервных волокон в продолговатый мозг, здесь происходит переключение на эфферентные волокна, идущие к слюнным железам (рис. 35).

Более сложный характер рефлекторной во взаимодействии с гуморальной регуляцией сокоотделения наблюдается в полости желудка. Различают три фазы желудочного сокоотделения: сложнорефлекторная фаза (выделение сока на запах, вид пищи, на

раздражение рецепторов ротовой полости); желудочная фаза (отделение сока на химическое и механическое раздражение слизистой оболочки желудка) и кишечная фаза. Для каждого пищевого вещества имеется своя, типичная картина сокоотделения. Так, быстрый подъем кривой сокоотделения при еде хлеба и мяса объясняется рефлекторным раздражением при жевании этих веществ. Плато на кривой сокоотделения при еде мяса обусловлено сильным химическим раздражением составом мяса (экстрактивные вещества). Так как хлеб содержит лишь растительный белок и беден химическими раздражителями, то при еде хлеба кривая сокоотделения круто падает. Однако распад растительных белков протекает медленно, поэтому сокоотделение продолжается значительное время. Медленный подъем кривой желудочного сокоотделения на молоко обусловлен, с одной стороны, слабым рефлекторным раздражением при питье, а с другой — тормозящим действием жира на желудочное сокоотделение.

Б. А. Князевым (1973) разработана модель желудочной секреции, дающая представление о динамике секреторного процесса. Установлено, что секреторный процесс является функцией времени и графически представляет собой нарастающую экспоненту, переходящую в плато. Показано, что математическая модель может дать достаточно точную оценку процесса желудочной секреции. Количество и состав поджелудочного сока регулируется в зависимости от вида принимаемых пищевых веществ. Так как основным стимулирующим секрецию поджелудочного сока веществом является секретин, в свою очередь образование которого зависит от количества желудочного сока, то кривые сокоотделения поджелудочной железы представляют собой копии кривых желудочного сокоотделения, только сдвинутые по времени.

Другим фактором рефлекторной саморегуляции органов пищеварения, направленной на создание оптимальных условий расщепления пищевых продуктов, служит рН среды. Изменения реакции раствора являются важнейшим механизмом регуляции активности пищеварительных ферментов. Эта зависимость выражается одновершинной кривой, максимум которой соответствует оптимальной

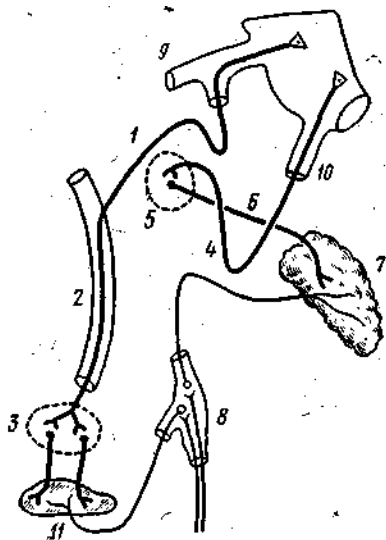


Рис. 35. Схема эfferентной иннервации слюнных желез:

1 — Chorda tympani, 2 — язычный нерв, 3 — подчелюстная ганглия, 4 — яacobсонов нерв, 5 — gangl. opticum, 6 — п. auriculotemporalis, 7 — околоушная железа, 8 — шейный симпатический узел, 9, 10 — лицевой и языкоглоточный нервы, 11 — подчелюстная железа

для данного фермента реакции рН. Так, например, активность пепсина желудочного сока имеет максимум при $\text{pH}=2$, при $\text{pH}=3$ она резко падает, а при $\text{pH}=4$ активность ее падает почти до 0. Реакция среды в любом участке пищеварительной трубки имеет значения, при которых активность ферментов соответствующих пищеварительных соков достигает максимальной величины. Следовательно, регуляция постоянства среды в полости пищеварительной трубки направлена на поддержание оптимальных условий действия ферментов, образуемых в пищеварительных железах. Регуляция эта осуществляется как рефлекторным, так и гуморальным путем.

Основной целью регуляции сокоотделения является обеспечение оптимальных условий для обработки пищеварительными соками и продвижения содержимого пищеварительного тракта.

Так, в результате пептических процессов в желудке при $\text{pH}=4-5$ происходит сравнительно небольшое отщепление от крупных белковых молекул аминокислот и пептидов, которые способствуют стимуляции секреции желудочного сока, а переходя в 12-перстную кишку, вызывают секрецию панкреатических ферментов, в частности панкреозимина. Только в конечной стадии желудочного пищеварения, когда pH понижается до $1-2$, пепсин вызывает более глубокое расщепление белковых веществ в желудке. Таким образом, основное значение пепсина и соляной кислоты заключается не в обеспечении самого по себе гидролиза белковых веществ, а в создании предпосылок для развертывания всего конвейера пищеварительных процессов в желудочно-кишечном тракте (Buchs, 1974).

Регуляция обмена веществ

Процесс обмена веществ в организме складывается из многих тысяч координированных химических реакций, протекающих в клетках.

Обмен веществ представляет собой единство двух процессов: ассимиляции и диссимиляции. Ассимиляция сопровождается усилением диссимиляторных процессов, которые в свою очередь готовят почву для ассимиляторных. Процессы ассимиляции и диссимиляции неотделимо связаны, однако не всегда имеет место количественное равенство этих двух процессов. Например, в период роста организма наблюдается значительная интенсивность обоих процессов при относительном преобладании процессов ассимиляции. Это свидетельствует о том, что процессы регуляции обмена веществ в организме в ряде случаев определяются не целями локального гомеостаза, а интересами всего организма как целого.

Управление обменом углеводов

Углеводы в организме являются основным источником энергии. Управляющим стимулом, приводящим в действие механизмы регулирования содержания сахара в крови, является концентрация его

в плазме (содержание сахара в крови в норме — 80—120 мг/%). Поддержание постоянства содержания сахара в крови является не конечной целью регулирования, а средством для достижения основной цели — снабжения клеток организма сахаром в соответствии с потребностями (Н. Drischel, 1973). В системе регулирования содержания сахара в крови отклонение от заданного значения регулируемого параметра влияет на величину этого параметра, т. е. проявляется в месте измерения через промежуток времени, которым, хотя он и мал, нельзя пренебречь; наличие сахарочувствительных рецепторов не доказано, но оно вытекает из логической необходимости.

Ниже приведена схема регулирующих воздействий, принимающих участие в регуляции содержания сахара в крови.

Влияние высших центров регуляции углеводного обмена в гипоталамусе осуществляется главным образом через симпатическую нервную систему. От центра регуляции углеводного обмена в промежуточном мозге нервные пути проходят в виде нервов симпатической системы к мозговому веществу надпочечников, а также в виде парасимпатических нервов к поджелудочной железе, способствуя выделению гормонов. Адреналин, образуясь при возбуждении симпатической нервной системы, действует на печень и мышцу и вызывает мобилизацию гликогена.

Таким образом, нервные сигналы преобразуются в гормональные. На остальном участке пути — до регулирующих органов, изменяющих содержание сахара в крови — управляющие сигналы передаются, насколько известно в настоящее время, исключительно гуморальным путем.

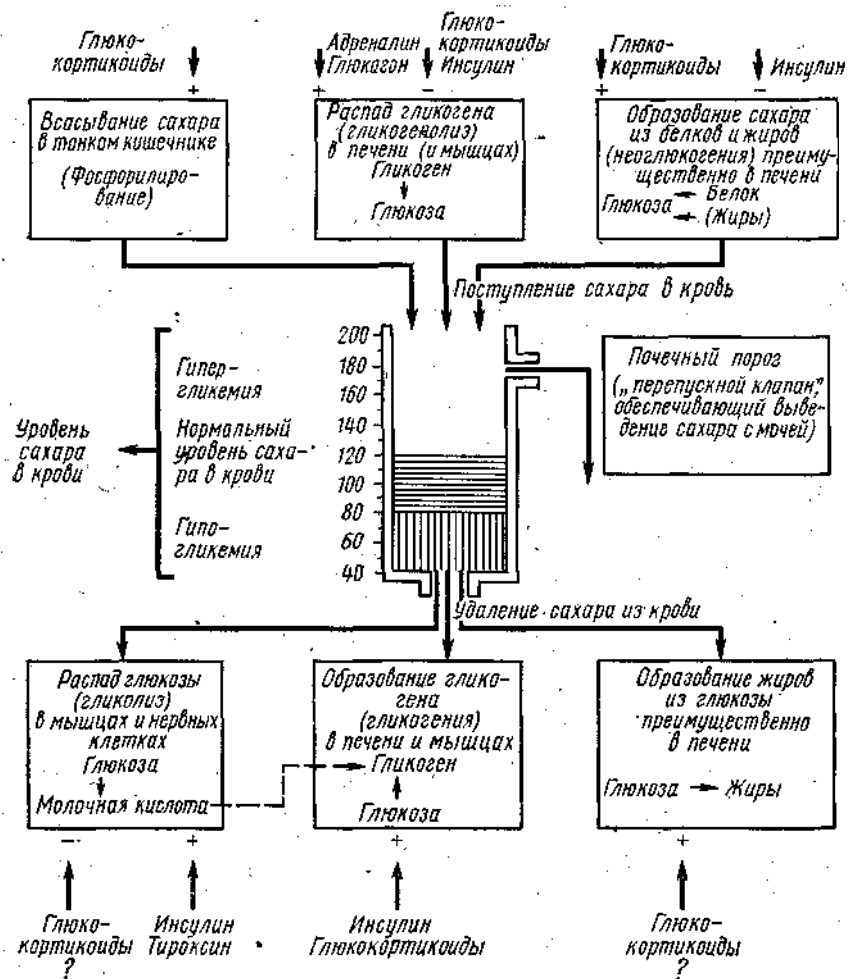
В поджелудочной железе гормоны, участвующие в регуляции углеводного обмена, выделяются клетками островков Лангерганса. Одни клетки при этом выделяют инсулин (уменьшающий содержание сахара в крови), другие клетки секретируют глюкагон (повышающий содержание сахара в крови). В мозговом веществе надпочечников выделяется адреналин — гормон, вызывающий повышение содержания сахара в крови (антагонист инсулина). Гормоны коры надпочечников — глюкокортикоиды — обычно действуют обратнo эффекту инсулина. Гормон щитовидной железы — тироксин — повышает интенсивность углеводного обмена.

Регулирующими органами служат: 1) печень — депо углеводов, 2) мышцы как главные потребители, 3) почки как пропускной клапан избыточного количества сахара и 4) все клетки организма.

Увеличение поступления сахара в кровь обусловлено: 1) всасыванием глюкозы в кишечнике, 2) гликогенолизом — распадом гликогена, 3) образованием сахара из белков и жиров. К уменьшению содержания сахара в крови приводит: 1) распад глюкозы, гликолиз в ткани, 2) образование гликогена из глюкозы, 3) образование жиров из глюкозы.

Регулирование углеводов представляет собой многоконтурную систему. Для системы возмущающими действиями могут служить повышенное всасывание сахара в кишечнике после приема богатой

углеводами пищи, внутривенное вливание глюкозы, интенсивная мышечная деятельность, связанная с повышенным потреблением сахара тканями организма. Управляющие воздействия вводятся на входе регулятора и вызывают его перестройку на новое заданное



Регулирующие воздействия в системе регуляции уровня содержания сахара в крови (по Г. Дришелю, 1960)

значение регулируемой величины, поддержание которого должно обеспечиваться регулированием. Управляющими воздействиями в системе служат и сигналы, передаваемые центральной нервной системой, прежде всего корой больших полушарий, изменяющие настройку центра регуляции сахара в промежуточном мозге и гипоталамусе.

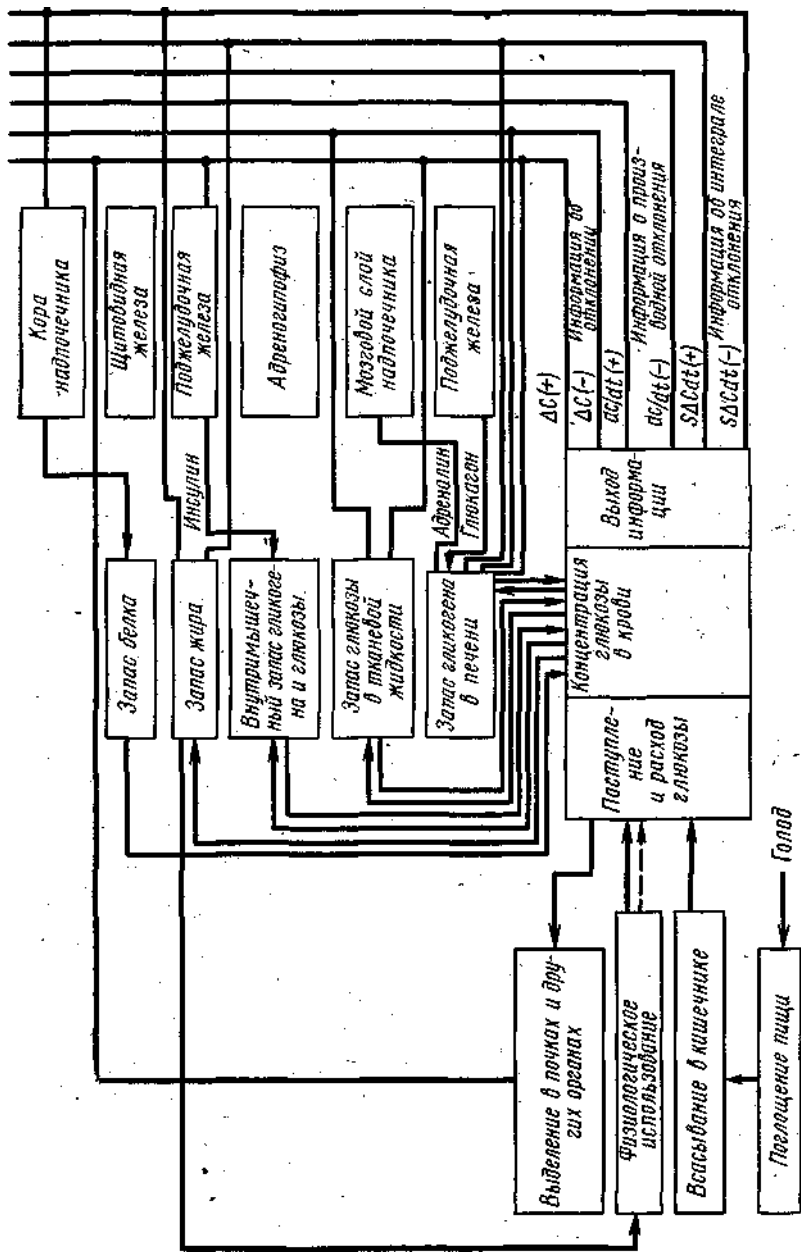


Схема регулирования обмена глюкозы
(по С. Гольдману, 1964)

В эндокринном механизме регуляции одному гормону, снижающему содержание сахара в крови (инсулину), противостоят несколько гормонов, выделяемых различными железами внутренней секреции и вызывающих повышение содержания сахара в крови. Это можно считать одним из механизмов обеспечения надежности функционирования организма, лучше приспособленного к повышению содержания сахара в крови. Организм легко переносит временное повышение содержания сахара в крови, в то же время реагирует переходом в коматозное состояние при весьма кратковременном его снижении.

Углеводный гомеостаз описывается с помощью дифференциальных уравнений, которые решает аналоговая машина. Например, уравнениями пятого порядка были получены соотношения между концентрацией инсулина и потреблением глюкозы тканями, хорошо соответствующие экспериментальным результатам (Cassirari a. o., 1973).

Способность к поддержанию постоянства основных параметров биологической системы основана на трех видах регулирования: по отклонению, по производной, по интегралу (см. схему). При этом величина концентрации глюкозы является основной стационарной величиной. Увеличение или уменьшение концентрации передается по соответствующим каналам $(+)\Delta C$ и $(-)\Delta C$. При понижении концентрации информация по каналу $dc/dt(-)$ передается в мозговой слой надпочечников, который выделяет гормон — адреналин. Впечени запасы гликогена превращаются в глюкозу, которая поступает в кровь. Предполагается, что информация $dc/dt(+)$ поступает в поджелудочную железу, стимулируя выделение инсулина. С. Гольдман предполагает, что информация об интеграле ошибки $\int \Delta C dt(+)$ и $\int \Delta C dt(-)$ попадает в органы — депо вещества. Действие первого стимулирует образование, действие второго — мобилизацию вещества из депо.

Управление обменом белков, жиров и неорганических веществ

Белки, или протеины, в живом организме выполняют двоякую функцию: пластическую и энергетическую. Пластическая роль белков обуславливается тем, что они используются для образования различных клеточных структур; энергетическое значение белков состоит в том, что они доставляют организму энергию, освобождающуюся при их расщеплении и используемую в процессах жизнедеятельности. О количестве поступивших в организм и разрушенных в нем белков можно судить по величине азотистого баланса. Показателем нарушения обмена белка в организме служит положительный азотистый баланс (преобладание синтеза над распадом) или отрицательный азотистый баланс (преобладание в организме процессов разрушения белка).

В регуляции белкового обмена принимают участие как нервные, так и гуморальные влияния: гипоталамическая область мозга стимулирует образование и выделение в кровь гормонов щитовидной железы — тироксина и трийодтиронина, а также соматотропного гормона передней доли гипофиза.

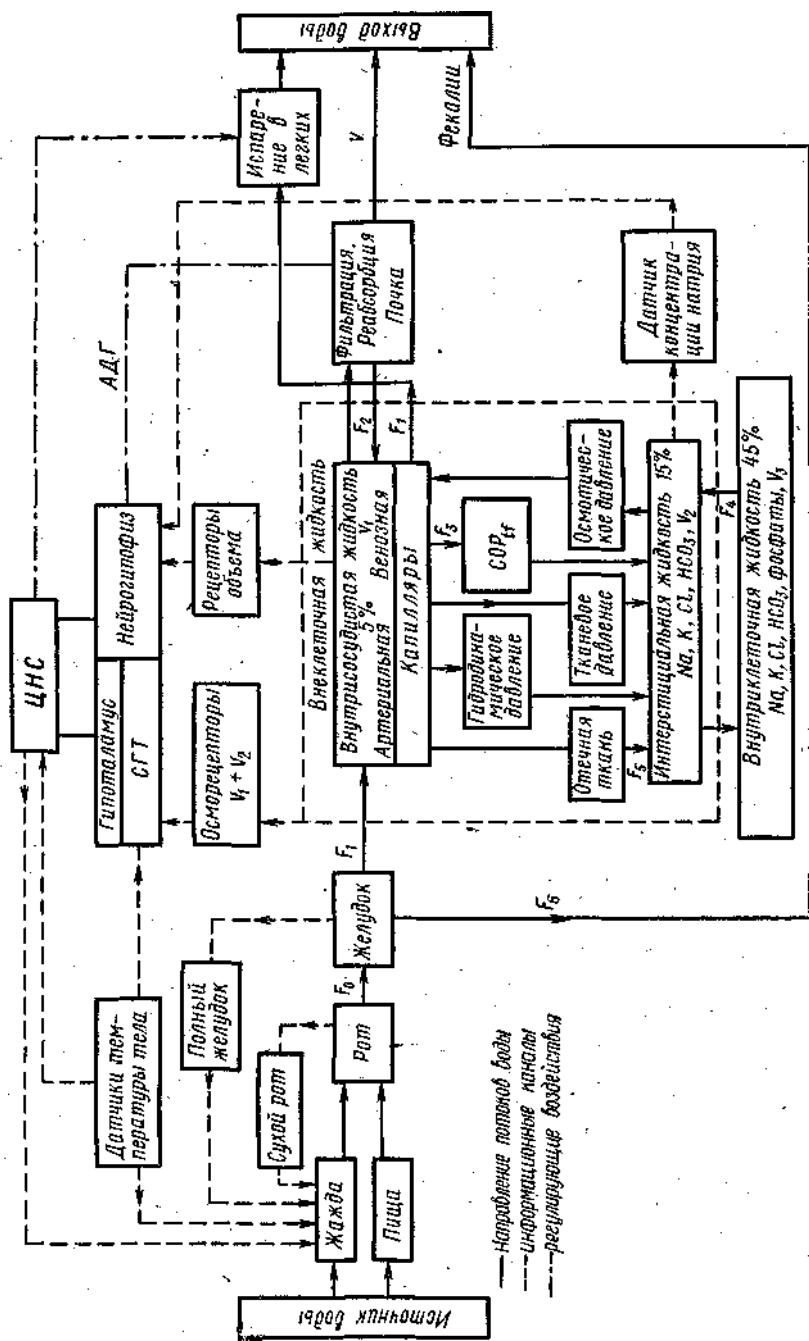
Физиологическая роль липидов в организме объясняется тем, что они входят в состав клеточных структур и необходимы для новообразования клеток (пластическое значение липидов), а также их высокой энергетической ценностью.

Влияние нервной системы (гипоталамуса) на жировой обмен может осуществляться путем изменения секреции гипофиза, щитовидной, поджелудочной и половых желез.

Одним из необходимых условий постоянства внутренней среды организма является сохранение постоянства осмотического давления крови и тканевой жидкости, что определяется концентрацией минеральных солей. Неорганические вещества принимают участие и в регуляции кислотно-щелочного равновесия, а также в сохранении относительного постоянства реакции среды, рН крови и тканей. Каждая из минеральных солей играет определенную роль в организме, но известные в литературе физиологические данные не дают еще возможности представить полную схему регуляции обмена этих солей.

Описана модель регуляции обмена железа в клетке (Crichton). В основу модели положен факт существования двух отдельных метаболических путей для депонирования и мобилизации ионов железа. Депонирование железа в форме ферритина катализируется в присутствии кислорода апоферритином, лишенным железа, а мобилизация его осуществляется ферриредуктазой, которая может быть связана с мембраной. В модели постулируется, что ион железа, поступающий в клетку с трансферрином, восстанавливается на мембране и проходит в клетку, где окисляется до Fe^{3+} с последующим образованием ферритина. Ионы железа высвобождаются из ферритина растворимой ферриредуктазой в виде Fe^{2+} . Такая внутриклеточная мобилизация железа может служить источником железа для синтеза гема и негеминных железосодержащих ферментов. Таким образом железо на своем пути к гему должно пройти через ферритин. Однако, если потребности в железе велики, входящий в клетку Fe^{2+} может прямо использоваться для синтеза гема, минуя стадию ферритина. Эта модель регуляции метаболизма железа применяется для объяснения регуляции железа в эритроцитах, клетках селезенки, печени и слизистой оболочки кишечника. Железо ферритина используется в клетке для синтеза всех железосодержащих белков, таких, как гемоглобин и др.

Математический анализ системы регуляции уровня Са в плазме крови. Отклонения концентраций кальция, кальцитонина и паратгормона от соответствующих устоявшихся значений могут быть описаны системой линейных уравнений (Powell, 1972). Решение этих уравнений показывает, что паратгормон усиливает накопление Са в плазме, а кальцитонин — удаление Са из плазмы. В свою



Информационная схема системы водной регуляции (по С. А. Корсону и др., 1970)

очередь Са стимулирует приток в плазму кальцитонина и удаление из нее паратгормона.

Вода в процессах регуляции вегетативных функций организма играет чрезвычайно важную роль как необходимый компонент всех живых клеток и тканей (структурированная вода цитоплазмы) и как среда для окислительно-восстановительных реакций, происходящих в тканях. При обычной температуре и влажности внешней среды суточный водный баланс взрослого человека составляет в среднем 2,2—2,8 л.

Выражением потребности в воде, которое определяет количество выпиваемой воды, является жажда. Регуляция выделения воды и солей из организма осуществляется путем нервных и гуморальных влияний на почки и потовые железы. На водный обмен значительное влияние оказывают гормон задней доли гипофиза — вазопрессин и гормоны коры надпочечников (минералкортикоиды). Вазопрессин понижает выделение воды почками, а минералкортикоиды вызывают задержку натрия в организме, увеличивая тем самым количество тканевой внеклеточной жидкости, одновременно повышая выделение калия из организма. Нервный центр регуляции водного обмена располагается в промежуточном мозгу — гипоталамусе. Здесь имеются специальные осморцепторные нервные клетки, чувствительные к изменению концентрации электролитов. Возбуждение этих клеток рефлекторно приводит к восстановлению исходного содержания воды в организме.

В системе водной регуляции выделяются три главных отдела, содержащих жидкость: внутрисосудистый, внутриклеточный и интерстициальный (см. схему).

Терморегуляция

Биохимические реакции, лежащие в основе метаболизма, очень чувствительны к температуре; даже при умеренном понижении температуры скорость основных биохимических процессов может упасть ниже уровня, необходимого для жизнедеятельности организма. Вместе с тем значительные колебания температуры могут нарушить согласование основных звеньев метаболизма. Поэтому возникновение гомойотермности было большим достижением в приспособительной эволюции животных.

Баланс тепла в организме

У пойкилотермных (или холоднокровных — амфибии, рептилии и др.) температура тела изменяется с изменением внешней температуры, т. е. у них имеет место пассивная система терморегуляции. У гомойотермных (или теплокровных) животных в процессе эволюции выработалась активная система терморегуляции, обеспечивающая большую независимость процессов метаболизма организма от изменений температурных условий внешней среды. Высшие животные, в том числе и человек, обладают способностью поддерживать

температуру тела в строго определенных пределах независимо от изменений внешней среды.

Постоянство температуры тела (изотермия) обуславливается процессами регулирования как теплопродукции в организме, так и теплоотдачи. *Регуляция теплопродукции заключается в управлении окислительными экзотермическими реакциями в различных органах и мышцах. Механизм теплоотдачи состоит из ряда отдельных процессов: изменения величины поверхности тела, изменения кровотока в сосудах кожи, соответствующих изменений в дыхании, потоотделении, изменения положения волосяного покрова тела и т. д.*

Регулируемым параметром терморегуляции является температура внутренних частей тела, составляющая у людей в среднем 37° С. Поверхностные части тела (кожа, конечности) имеют более или менее переменную температуру.

Регулирующими воздействиями являются изменения теплопродукции и теплоотдачи. В теплопродукции — это изменения в процессах окисления в мышцах при произвольных движениях (дрожь) и произвольных движениях, изменения процессов окисления во внутренних органах. Минимальная теплопродукция за сутки при полном мышечном покое в условиях основного обмена составляет 1600—1800 Дж.

Механизм терморегуляции у млекопитающих в значительной мере зависит от сосудистых приспособительных реакций. При высокой температуре окружающей среды теплоотдача осуществляется в основном путем испарения пота с поверхности тела, а у некоторых животных (например, у собаки) — испарением воды изо рта, с языка, с поверхности дыхательных путей при учащенном дыхании. Количество выделенного тепла зависит от количества испарившейся воды, которое, в свою очередь является функцией объема воздуха, проходящего через дыхательную систему. Изменения интенсивности кровотока в сосудах кожи и связанные с этим изменения теплопроводности поверхностных тканей организма представляют собой важнейшие регулирующие воздействия в системе терморегуляции.

Сохранение тепла в организме обеспечивается сужением поверхностных кровеносных сосудов и сокращением волосяных мышц кожи. Интенсивность метаболизма и связанная с ним температура возрастают за счет мышечной работы. Показана возможность количественного описания дрожания как функции двух переменных: температуры шейного отдела спинного мозга и температуры поверхности тела.

Общая блок-схема системы терморегуляции

Система регулирования температуры (см. схему) обеспечивает постоянство температуры внутренних участков тела при термических воздействиях.

Если температура крови повышается, то после переработки соответствующей афферентной импульсации от терморцепторов в центрах терморегуляции возникает ряд команд, имеющих целью

скомпенсировать влияние возмущающего сигнала. В результате этих команд, поступающих по системе вегетативных нервов, происходит расширение кожных кровеносных сосудов, усиление потоотделения и снижение теплопродукции. При понижении температуры крови возникают команды противоположного содержания: сосуды суживаются, теплоотдача снижается, вместе с тем усиливается теплопродукция. При охлаждении организма снаружи возбуждаются

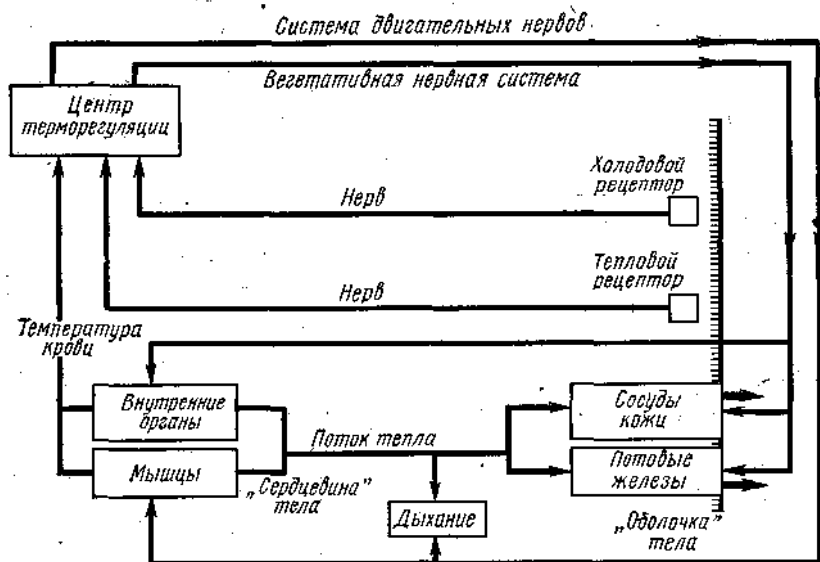


Схема системы регулирования температуры
(по Г. Хензелю, 1960)

терморепторы кожи — холодные рецепторы, результатом чего является сужение кровеносных сосудов и одновременное увеличение теплопродукции за счет увеличения напряжения мышц. При внешнем нагревании тела с помощью тепловых рецепторов кожи рефлекторно наступает расширение кровеносных сосудов и усиление потоотделения. Расположение терморепторов на наружном кожном покрове обеспечивает введение в регулятор предупредительного «сигнала по возмущению». В результате механизм регуляции приводится в действие до начала изменения температуры тела (Drischel, 1973). При этом внезапное охлаждение приводит часто к повышению температуры вместо ожидаемого эффекта охлаждения тела организма.

Повышение температуры тела во время мышечной деятельности при различного рода заболеваниях не означает, что система терморегуляции вышла из строя в результате превышения допустимого диапазона величин термических возмущений; оно отражает перестройку системы регуляции на поддержание повышенного заданного

значения параметра (Г. Хензель, 1960). В начале заболевания воспалительного характера возникают симптомы, соответствующие в нормальном состоянии организма понижению температуры окружающей среды. В результате наступает усиление теплообразования и уменьшение теплоотдачи, температура тела повышается, нарушается тепловой баланс.

Паралич центра терморегуляции имеет место при искусственной гипотермии, применяемой в медицине для искусственного понижения температуры тела ниже нормы. Отличие этого явления от со-

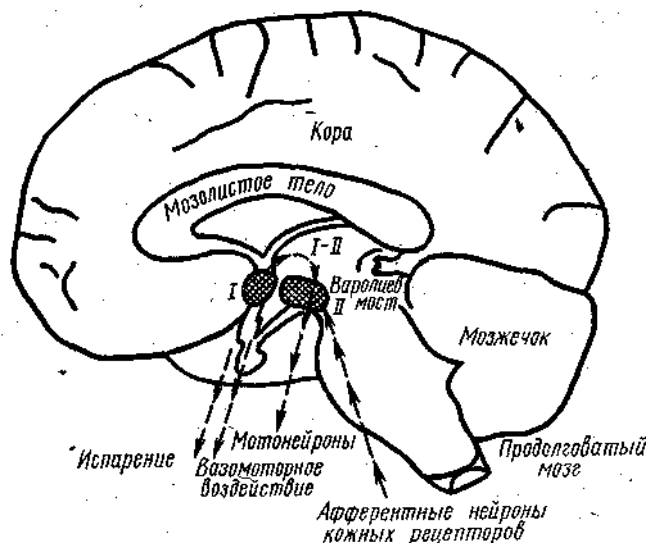


Рис. 36. Схема терморегуляционной функции гипоталамуса: I и II — передний и задний отделы гипоталамуса (по Benzinger a. o., 1961)

стояния зимней спячки заключается в том, что у животных, впадающих в состояние зимней спячки, система терморегуляции не прекращает своего функционирования, а перестраивается на поддержание очень низкого заданного значения температуры.

Регуляция температуры тела осуществляется главным образом вегетативной нервной системой. Рефлекторная дуга терморегуляции обеспечивает центростремительную аfferентную импульсацию от термочувствительных рецепторных образований на поверхности кожи, соответствующую переработку сигналов в центрах терморегуляции, локализованных в промежуточном мозгу и эfferентную импульсацию к мышцам, сосудам, потовым железам и др.

Функцию центрального регулятора в системе терморегуляции выполняет гипоталамус с двумя различными центрами: центром теплообразования и центром теплоотдачи, локализованными соответственно в задней и передней областях гипоталамуса.

Гипоталамус осуществляет непосредственную нервную регуляцию функций потовых желез, т. е. его выходной сигнал (сигнал

ошибки) регулирует интенсивность потоотделения. В центре теплоотдачи используется информация от внутренних терморцепторов, здесь же и генерируются сигналы, управляющие теплоотдачей (рис. 36). Основным механизмом увеличения теплоотдачи является потоотделение. Увеличение теплоотдачи наступает и при расширении сосудов, которое приводит к повышению температуры кожи, а также увеличивается приток жидкости, необходимый для испарения. Центр теплообразования генерирует соответствующие сигналы, управляющие обменом в мышцах, используя информацию, полученную от поверхностных кожных и внутренних центральных терморцепторов.

Зоны теплового баланса и математическая модель их взаимодействия

В системе терморегуляции, по Дж. Милсуму (1968), различают три зоны объекта управления. Первую зону образует внутренняя область или сердцевина тела, охватывающая все тело, кроме скелетных мышц и кожи. На эту зону приходится большая часть основного обмена, большая часть тепла, рассеиваемого телом в окружающую среду. Величина основного обмена регулируется эндокринной системой и в определенной степени может служить исполнительным устройством в системе терморегуляции. Скелетная мускулатура образует вторую зону. Роль скелетной мускулатуры в терморегуляции связана с произвольными сокращениями ее (мышечная дрожь). Сокращения мышц при дрожи не координированы (в случае обычных сокращений функция мышц-антагонистов всегда координирована), поэтому вся расходуемая в этом случае энергия преобразуется в тепло, механическая работа при этом не совершается. Тонические сокращения скелетных мышц, а также характерная для них неэффективность преобразования химической энергии в механическую обуславливают наличие постоянного основного обмена и в этой зоне.

В работе мышц проявляется экономное использование природой отдельных элементов тела: мышцы выполняют две функции. Во-первых, мышцы — исполнительные устройства системы регуляции, управляющей позой и движениями тела в пространстве, во-вторых, они служат исполнительным устройством в системе терморегуляции.

Третьей зоной служит кожа, образующая внешний покров для внутренних областей тела и скелетных мышц. В системе терморегуляции кожа играет роль теплоизолятора, хотя ее теплоизоляционные свойства очень непостоянны. Они находятся в прямой зависимости от вазомоторных реакций, которые вызывают уменьшение притока крови к поверхности тела (сужение сосудов) каждый раз, когда надо уменьшить теплоотдачу, и усиление притока (расширения сосудов) в случае необходимости повышения теплоотдачи. Последнее осуществляется также при помощи потоотделения через поры кожи. Если температура кожи выше температуры окружаю-

щей среды, то помимо испарения кожа теряет тепло посредством конвекции и излучения. Следует заметить, что если температура внешней среды выше температуры кожи, все другие механизмы теплообмена, кроме испарения, приводят лишь к повышению температуры тела.

Используя первый закон термодинамики и полагая, что тело не производит никакой полезной внешней работы, Дж. Милсум (1968) приводит следующие уравнения теплового баланса для каждой из перечисленных выше зон объекта управления:

$$\text{для «сердцевины» тела: } m_c c_c \frac{d\theta_c}{dt} = M_b - F_r - q_{cm} - q_{cs};$$

$$\text{для мышц: } m_m c_m \frac{d\theta_m}{dt} = M_m + M_x + q_{cm} - q_{ms};$$

$$\text{для кожи: } m_s c_s \frac{d\theta_s}{dt} = -(F_c + F_e + F_{rad}) + q_{cs} + q_{ms},$$

где

$$q_{cm} = \frac{K A_{cm}}{L_{cm}} (\theta_c - \theta_m); \quad q_{ms} = \frac{K A_{ms}}{L_{ms}} (\theta_m - \theta_s); \quad q_{cs} = \frac{K_v A_{cs}}{L_{cs}} (\theta_c - \theta_s);$$

m — масса в кг; c — удельная теплоемкость в Дж/кг; K — коэффициент теплопроводности в Дж/см²/ч/град; A — эффективная площадь поверхности теплопроводности между зонами или площадь конвекции в см²; L — эффективная толщина зоны в см; M_m — интенсивность обмена при мышечной дрожи в Дж/ч; M_b — интенсивность основного обмена в Дж/ч; M_x — интенсивность обмена при физической нагрузке в Дж/ч; θ_c — температура «сердцевины» тела; θ_m — температура мышцы; θ_s — температура кожи; F_c — скорость теплоотдачи с поверхности кожи за счет конвекции в Дж/ч; F_e — скорость теплоотдачи с поверхности кожи за счет испарения в Дж/ч; F_r — скорость теплоотдачи за счет дыхания и выделения в Дж/ч; F_{rad} — скорость теплоотдачи с поверхности кожи за счет излучения в Дж/ч. Индексы c , m и s указывают на принадлежность соответствующего параметра к «сердцевине», мышцам и коже соответственно, а v — относится к вазомоторным реакциям.

Описаны переходные процессы в системе теплообмена человека на математической модели, реализованной в виде программы ЭЦВМ-АЛГОЛ-БЭСМ-6 (И. И. Ермакова, 1973). Модель основана на уравнении теплового баланса для некоторого объема цилиндрической формы. Математическое описание модели представлено системой дифференциальных уравнений. В модели системы терморегуляции человека тело делится на 6 сегментов, каждый из которых состоит из 4 слоев. Приведены характеристики каждого слоя в отношении скорости метаболизма, производства тепла, теплоемкости и т. д.

На модели, которая учитывает различия теплообмена во внутренней области тела, имеющей относительную температуру, наружной области, имеющей температуру окружающей среды, и промежуточной области показано, что система кровообращения может

поддерживать данную температуру внутренней области тела только в определенном диапазоне колебаний температуры внешней среды. Эти результаты, полученные на модели, совпадают с экспериментальными данными (Kawashito, Jamomoto, 1972).

В математической модели, различающей регулируемую систему, представленную телом, и регулирующую, представленную нервной системой, были изучены некоторые закономерности их взаимоотношений (Stolwijk, Pierce, 1972).

Глава пятая

Регуляция движения

Движение лежит в основе жизнедеятельности организма. Подчеркивая важнейшее значение двигательных актов в жизни человека, значение нервной их регуляции, И. М. Сеченов (1863) писал: «Все бесконечное разнообразие внешних проявлений мозговой деятельности сводится окончательно к одному лишь явлению — мышечному движению...». И. П. Павлов (1927) считал движение «главнейшим проявлением высшей нервной деятельности животного, т. е. видимой реакцией на внешний мир».

Развитие двигательной функции в мире живых существ

Прежде чем рассматривать механизмы управлений в сложноорганизованных локомоторных актах, обеспечиваемых мышечной деятельностью у высших животных, необходимо хотя бы вкратце остановиться на развитии процессов регуляции в эволюции двигательной активности организма, так как в мышечной системе, пожалуй, как в никакой другой наблюдается оптимальное соотношение древних, примитивных (но более автоматизированных) и новых совершенных (но требующих дополнительной системы нервной регуляции) форм управления.

Двигательный акт у млекопитающих является производным длительного исторического развития структурно-функциональных комплексов в соответствии с усложняющимися условиями внешней среды. Однако даже у наиболее высокоорганизованных животных сохраняются примитивные формы движения, которые осуществляются более низкими уровнями — амебодным и мерцательным движением. Эти внутриклеточные уровни активности направлены на обеспечение жизни клетки, но у многоклеточных подчиняются закономерностям жизнедеятельности целостного организма.

Регуляция амебодной и мерцательной форм движения

Одним из свойств живой протоплазмы является сократимость, способность совершать движения, как одно из наиболее четких проявлений целесообразной саморегуляции в мире живых организмов.

Различают два типа движения: *движение протоплазмы внутри клетки* и *движение клетки по отношению к среде*.

Среди движений первого типа, по определению Н. Камия (1962), можно выделить колебательное — наименее упорядоченное, хотя и наиболее широко распространенное, циркуляционное, ротационное (вращательное), фонтанирующее и направленное (в определенную сторону). Каждое из этих движений (в отдельности или в определенной комбинации) встречается в протоплазме клеток различных организмов, как одна из форм саморегуляции ее динамической структуры, и обеспечивает ряд дифференцированных внутриклеточных реакций на раздражение внешней среды.

Второй тип движения обеспечивает активное изменение пространственного положения клетки относительно внешней среды. Различают четыре различные формы такого движения: амебoidное, ресничное, жгутиковое и мышечное. Наиболее простой формой механической работы является амебoidное движение. Хотя такое передвижение, естественно, происходит крайне медленно (средняя скорость составляет примерно 0,5—4,6 мк/с), оно лежит в основе различных приспособительных реакций примитивных живых организмов или специализированных клеток внутренней среды у млекопитающих. В основе амебoidного движения лежат вызываемые раздражающим фактором изменения обмена веществ, приводящие к местному изменению коллоидно-дисперсного состояния протоплазмы, к обратимому превращению геля в золь. Движущийся конец амобы разжижается, а сокращение геля «хвостовой части» этой клетки приводит к выпячиванию псевдоподии. В регуляции амебoidного движения значительная роль принадлежит химическому составу окружающей среды. Ионы кальция стимулируют, а ионы калия подавляют амебoidное движение. Дальнейшее совершенствование двигательной функции в историческом развитии мира живых существ обеспечивается формированием специальных морфологических структур с волокнистыми структурами — органелл движения — жгутиков и ресничек. Движения, совершаемые жгутиком или ресничкой, упорядочены. Реснички и жгутики выполняют разнообразные функции: загоняют органические частицы в органы пищеварения, вызывают движение воды в органах водного дыхания, осуществляют передвижения животного и т. д.

В простом случае мерцательного движения (маятниковые движения) реснички колеблются взад и вперед в одной плоскости, не меняя своей формы и лишь изгибаясь у своего основания. Более сложную форму представляет вращательное движение, а также свойственное более длинным жгутикам — ундулирующее движение, при котором по длине жгута проходят одновременно несколько колебательных волн (рис. 37), движение при помощи гребного удара и т. д.

Хотя абсолютная величина скорости перемещения, вызываемого ресничками, невелика (например, у парамеции 3 мм/с), но относительно размеров тела инфузории она весьма высока. При этом максимальная скорость движения (как и остановки движения) до-

стигается у этих животных весьма быстро. Величина остаточного пробега клетки вычисляется по формуле

$$S = \frac{mv^2}{W},$$

где m — масса носителя реснички; W — сопротивление при скорости движения v .

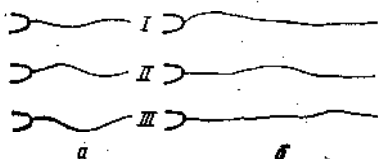


Рис. 37. Волнообразное движение жгутика (по А. П. Шмагиной, 1948):

a — последовательные положения «стационарной» волны и b — бегущей волны; I—III — последовательные стадии процесса движения

Ритмичность сокращений ресничек определяется процессом, состоящим из двух этапов, — возбуждения, происходящего внутри реснички, и следующего за ним проведения механического изменения — движения (рис. 38). Частота ударов определяется частотой

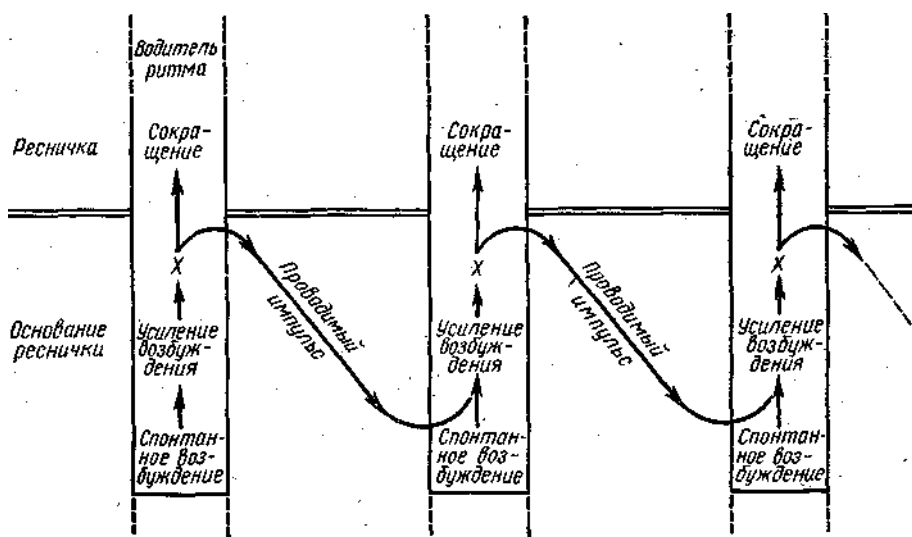


Рис. 38. Предполагаемый механизм ритмического движения ресничек (по Sleight, 1957)

сокращений и возбуждений одной реснички, играющей роль «водителя ритма». Возникающие импульсы распространяются на соседнюю ресничку и т. д.

Если рассматривать ресничку как жидкое тело, стремящееся благодаря поверхностному натяжению к максимальному уменьше-

нию поверхности (принятию формы шара), можно принять следующую формулу для определения ее поверхностного натяжения:

$$p = \frac{\sigma \cdot 1,85(n-1)}{gR},$$

где n — отношение радиуса шара к радиусу цилиндра; p — давление, необходимое для деформации; σ — постоянная поверхностного натяжения; g — постоянная силы тяжести.

Хотя в механизме мерцательного, а тем более амебoidного движения трудно различать структурные звенья механизма его регуляции, факты адаптивного поведения одноклеточных живых организмов являются достаточным основанием для утверждения наличия примитивного контроля движения уже на этой стадии развития живых существ.

Автоматическое движение ресничек одноклеточных и низших многоклеточных регулируется путем прямого воздействия внешней среды на реснитчатый аппарат. Автоматическая природа мерцательного движения сама по себе не может служить основанием для отрицания нервных влияний на него. Реснитчатые клетки ряда беспозвоночных способны менять интенсивность автоматического движения под влиянием притекающих нервных импульсов, причем эти импульсы носят исключительно задерживающий, тормозящий характер. Нервная регуляция у позвоночных животных представляет собой дальнейший прогресс в процессе регуляции движений; здесь наблюдаются не только тормозящий, но и ускоряющий, возбуждающий эффект (А. П. Шмагина, 1948).

Мышечное движение

Наиболее совершенной формой движения является сокращение мышечной ткани. Локомоторная функция организма обеспечивается своеобразными двигателями — мышцами. Подчеркивая своеобразие мышц как хемомеханических двигателей, В. С. Гурфинкель, С. В. Фомин (1973) отмечают следующие их особенности. Во-первых, *мышца с функциональной точки зрения представляет собой набор большого числа параллельно (но не синхронно) работающих двигателей*, несколько различающихся по своим механическим характеристикам. Во-вторых, *мышца — это двигатель, в котором сократительная часть соединена последовательно с упругим элементом*. Другая отличительная особенность мышцы — это выраженная нелинейность ее характеристик. В протоплазме мышечного волокна скелетной мускулатуры располагаются продольные волокнистые структуры — миофибриллы, представляющие структурную основу мышечного сокращения.

Последовательность процессов, лежащих в основе саморегуляции одиночного мышечного сокращения, имеет следующий вид. Возмущающий сигнал, поступающий к мышце, воспринимается диском Z или зоной соединений дисков A и I при помощи поперечно ориентированной системы саркоплазматической сети. Вслед за этим

происходит высвобождение ионов кальция, активация миофибрилл под действием АТФ, фиксация ионов кальция элементами саркоплазматической сети и выделение фактора расслабления, тормозящего действия АТФ-азы на миофибриллы.

Одна из форм механической саморегуляции силы сокращения в зависимости от исходного растяжения хорошо проявилась в опытах, которые обнаружили гиперболическую зависимость изменения скорости изотонического сокращения скелетной мышцы при различной нагрузке.

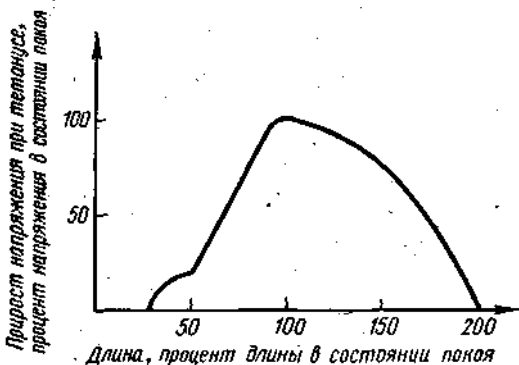


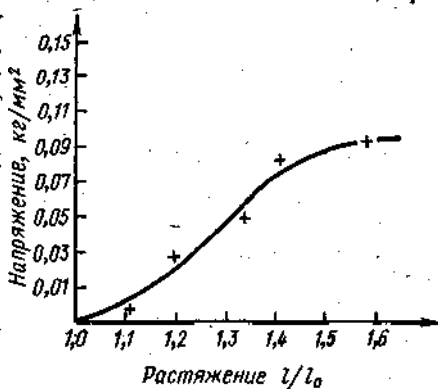
Рис. 39. Зависимость между напряжением и длиной раздражаемого изолированного мышечного волокна (по Ramsey, Street, 1940)

мерно до момента, когда достигается длина, соответствующая покоящейся мышце. При дальнейшем растяжении напряжение падает почти линейно, пока длина мышцы не достигает величины, примерно вдвое превышающей длину мышцы в состоянии покоя. Кривая зависимости между напряжением и удлинением имеет S-образную форму (рис. 40).

Скорость укорочения мышцы можно описать следующим уравнением:

$$\frac{dx}{dt} = B(X_T - X),$$

Рис. 40. Зависимость напряжения от удлинения для покоящейся мышцы (по Weber, 1935)



где $\frac{dx}{dt}$ — скорость укорочения в момент наблюдения; X_T — полное укорочение мышцы; X — укорочение мышцы в данный момент.

Постоянная B определяет начальную скорость процесса. Одним из главных факторов, определяющих величину B , является нагрузка, приложенная к мышце (величина B уменьшается с ростом нагрузки).

Свойства сократительного механизма мышечной ткани обеспечивают возможность функционирования мышечных органов как систем с существенной нелинейностью в широком динамическом диапазоне (от минимального до оптимального режима). Выход на данный режим функционирования может служить еще одним рабочим механизмом саморегуляции мышечной деятельности, направленной на формирование двигательного акта, в то же время обеспечивая возврат к исходному состоянию при устранении возмущающего сигнала.

Сокращение сердечной мышцы является ярким примером нелинейности в биологических системах регуляции, оно подчиняется закону «все или ничего»: пороговые и надпороговые раздражения вызывают полное сокращение одинаковой амплитуды. Сила сокращения сердца зависит от степени растяжения его волокон, т. е. от степени кровенаполнения сердца (закон Старлинга). Такая реакция носит приспособительный характер и имеет важное значение для поддержания полноценного кровоснабжения. Так, переполненное кровью сердце растягивается, но благодаря усиливающимся сокращениям вся кровь выталкивается из него.

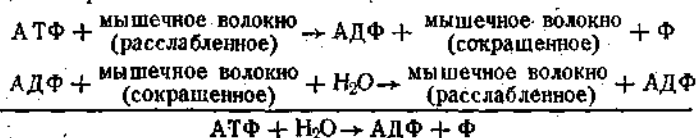
Биоэнергетика мышечного сокращения

Биоэнергетика мышечного сокращения характеризует химические основы процессов автоматического управления в мышечной системе. Она указывает на наличие замкнутых цепей саморегуляции химических реакций, обеспечивающих как аккумуляцию, так и распад энергетического материала в мышечных клетках.

Сократительные элементы мышцы — миофибриллы работают по принципу хемодинамической машины, в которой химическая энергия переходит в механическую, минуя тепловую. Этим объясняется высокий коэффициент полезного действия работы мышцы (35—50%).

В работе мышцы противоположные процессы расщепления и восстановления протекают все время и в каждый отрезок времени как единый неразрывный процесс. Эти биохимические процессы цикличны. Например, при сокращении мышцы аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) расщепляется до аденозиндифосфорной кислоты (АДФ), последняя снова превращается в АТФ благодаря гликолизу или за счет распада креатинфосфата. Установлено, что в мышце $\frac{3}{4}$ фосфорной кислоты связано с креатином в виде креатинфосфорной кислоты. В процессе деятельности это вещество распадается на креатин и фосфорную кислоту и сейчас же после сокращения восстанавливается частью анаэробно, частью — аэробно.

Механохимические превращения в мышце можно изобразить следующим образом:



Непосредственным источником энергии мышечного сокращения является, по-видимому, распад АТФ с образованием АДФ, при котором происходит освобождение энергии одной макроэргической фосфатной связи, АДФ вновь превращается в АТФ в результате гликолиза, при котором глюкоза распадается до пирувата, и окисления пирувата CO_2 и H_2O в цикле Кребса.

При одиночном сокращении теплообразование можно разделить на две части: 1) теплоту активации, постоянную по величине, и 2) теплоту укорочения, равную примерно 350 г·см на 1 см² поперечного сечения и 1 см укорочения мышцы. Общее количество тепла Q описывается следующим соотношением:

$$Q = A + ax,$$

где A — теплота активации; a — постоянная, не зависящая от нагрузки; x — величина укорочения мышцы.

Начальная теплота одиночного сокращения соответствует освобождаемой мышцей механической энергии. Так как последняя не всегда полностью используется для производства работы, то более точной мерой потенциальной энергии может служить напряжение, развиваемое ею при изометрическом сокращении. Если обозначить это напряжение через S_0 , длину покоящейся мышцы через l_0 , то начальная теплота мышцы H_i пропорциональна произведению $S_0 l_0$. Изометрический коэффициент, представляющий отношение этих величин, является величиной постоянной:

$$K_{mH} = \frac{S_0 l_0}{H_i}$$

Изометрический коэффициент сохраняет постоянную величину независимо от силы раздражения, температуры, наличия или отсутствия кислорода. Следовательно, для развития одинакового напряжения мышца при всех условиях должна давать постоянную начальную теплоту.

Таким образом, *биоэнергетика мышцы основана на серии сопряженных круговых процессов: 1) распад АТФ и ее обратный синтез, 2) распад и синтез АДФ, 3) распад и ресинтез креатинфосфорной кислоты, 4) гликолитический процесс и ресинтез гликогена.*

Система регуляции двигательными актами

Локомоторный акт представляет собой сложную многоуровневую координацию: он складывается из четырех элементов: из фазных движений конечностей, статического тонуса, рефлекса положения и рефлексов равновесия. Типичными локомоторными актами являются ходьба, бег, прыжки, плавание, полет, ползание и т. д.

Некоторые общие принципы локомоций

Большинство животных и человек передвигаются при помощи конечностей. Движение конечности складывается из двух основных

фаз: сгибания и разгибания. В каждом локомоторном акте эти фазы протекают характерным образом.

Статический тонус как обязательный элемент локомоторного акта обеспечивается замкнутым контуром управления с цепями обратной связи, в котором значительная роль принадлежит системе миотатических рефлексов растяжения. Так, при стоянии все мышцы, противодействующие силе тяжести, более или менее растянуты. Если орган подвергается усиленному действию силы тяжести, происходит растяжение его мышцы, в результате наступает миотатический рефлекс сокращения и удерживается выпрямленное положение органа.

Локомоция представляет собой сочетанное возникновение фазного рефлекса и экстензорного тонуса в результате их взаимодействия путем вторичных раздражений.

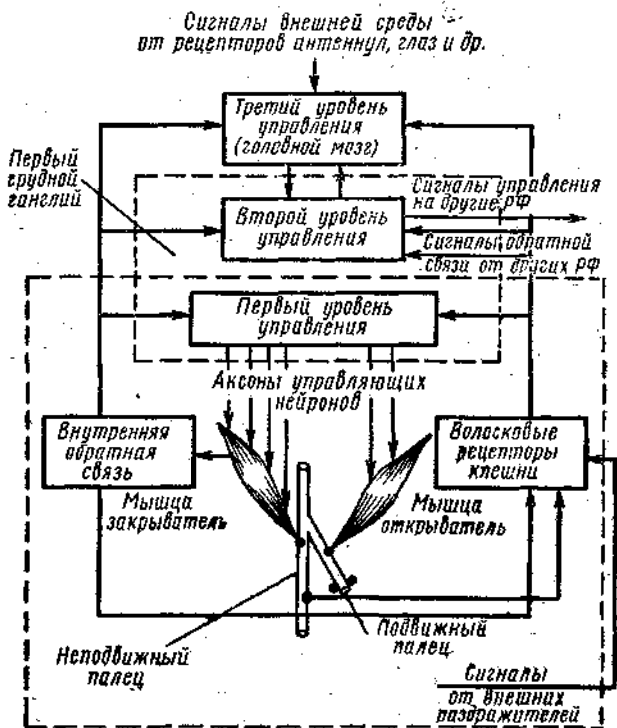
Управление движениями обусловлено совместной деятельностью всех уровней нервной системы. *Контроль движения требует наличия рецепторов, цепи обратной связи и эффекторного органа (мышцы).* В регуляции работы мышц конечностей участвуют три типа сенсорных рецепторов: 1) рецепторы самой мышцы, отвечающие на изменение ее длины; 2) рецепторы сухожилий, чувствительные к изменению напряжений; 3) рецепторы суставов, реагирующие на изменение положения конечностей. Наиболее важными представляются рецепторы первой группы, расположенные параллельно с мышечными волокнами. При растяжении мышцы они возбуждаются и передают в центральную нервную систему информацию о степени этого растяжения. В результате в центре возникают новые командные импульсы, возвращающиеся по эфферентному пути к мышце и вызывающие ее сокращение.

Мышца представляет собой структурный элемент локомоторной системы с множественными обратными связями. В нервной регуляции мышечной деятельности участвуют минимум три подсистемы. Первая подсистема определяет сократительную функцию мускулатуры. Она состоит из мотонейронов и мышц с расположенными в них проприорецепторами. Импульсная информация в ней распространяется от клеток передних рогов спинного мозга к мышцам и от мышечных рецепторов в обратном направлении через заднерешковую систему к спинномозговым центрам и вновь к мотонейронам. Вторая подсистема обеспечивает оптимальный уровень возбудимости проприорецепторов. Третья подсистема, состоящая из аксонных коллатералей мотонейронов и вставочных нейронов Реншоу, предназначена для саморегуляции мотонейронов.

Любое мышечное движение является результирующей многих кинетических моментов, часть которых регулируется сигналами, поступающими в движущийся орган из высших уровней центральной нервной системы, а часть инвариантна по отношению к ним.

Результатом работы нервной системы по управлению движениями является формирование в центральных нервных структурах соответствующих команд в виде определенного пространственно-временного распределения нервных импульсов, посылаемых к мыш-

пам. Однако этот процесс находится в тесной связи, а зачастую (класс произвольных движений) почти полностью зависит от афферентной проприоцептивной импульсации, исходящей из различных участков тела. При выработке системы команд, необходимых для реализации движения, несомненно, учитывается и разнообразная афферентация (как прямая, так и обратная), часть которой продолжает возникать и в ходе выполнения движения.



**Блок-схема физиологического регулятора,
обеспечивающего движение дактилоподита речного рака
(по В. С. Бурданову, Г. С. Кану, 1972)**

Вследствие неоднозначности функциональной связи между импульсом к движению и самим движением в процессе осуществления последнего нервной системе приходится постоянно решать ряд частных задач, связанных со сменой различных фаз движения и описываемых дифференциальными уравнениями.

С точки зрения системной организации биологического объекта минимальной структурно-функциональной единицей локомоции является физиологический регулятор, как правило, включающий в себя: 1) объект регулирования, 2) некоторое число исполнительных органов, определяющих состояние объекта регулирования и выходящую характеристику регулятора как целостной системы, 3) органов

обратной связи, 4) собственный управляющий афферентный вход, 5) центральное управляющее устройство, представленное ансамблем интернейронов и эфферентных нейронов, характеризующихся жестко детерминированной внутренней организацией. Структурная блок-схема такого физиологического регулятора приведена на схеме.

Объектом регулирования здесь является дактилоподит, а регулируемым параметром — функция от угла раскрытия клешни и усилия, развиваемого ею. Перемещение дактилоподита осуществляется мышцей открывателем и мышцей закрывателем. Первая из них управляется моторными нейронами, а вторая тремя моторными (быстрым, медленным и переходным) и одним тормозным нейронами.

Среди различных форм локомоторной деятельности особое место занимают такие целостные акты моторной координации организма, как сохранение позы, включающее в себя координацию активности большого числа мышечных групп. Исследования рабочих механизмов управления позной активностью (деятельности системы, обеспечивающей установку тела) свидетельствуют о том, что основная роль структур головного мозга в контуре управления локомоторными актами заключается в соответствующей функциональной перестройке системы взаимодействия мышц, а не в непосредственном управлении активностью отдельной мышцы или отдельных двигательных единиц. Такие взаимодействия между отдельными контурами (высших и низших уровней регуляции) являются универсальными в сложных иерархических системах регуляции функций живого организма.

Основные механизмы управления движениями

Кибернетическая схема структуры нервно-мышечной системы представлена на рис. 41. Мышца состоит из экстрафузальных сократительных волокон, организованных в двигательные единицы, каждая из которых возбуждается одним спинномозговым мотонейроном (α -мотонейроном). Мышечные волокна прикрепляются к соответствующей кости с помощью сухожилий, в которых располагаются сухожильные рецепторы Гольджи — механорецепторы или проприоцепторы, реагирующие на суммарное напряжение мышцы. Рецепторы Гольджи служат датчиками сигнала тормозной обратной связи. Проприоцептивную функцию выполняет мышечное веретено, состоящее из интрафузальных волокон с сократимыми полярными частями. Полярные части веретена сокращаются под действием эфферентных импульсов γ -мотонейронов. Сигналы первичных афферентов оказывают возбуждающее влияние на α -мотонейроны, образуя быстродействующую моносинаптическую рефлекторную дугу, тогда как рецепторы Гольджи оказывают дисинаптическое тормозное воздействие на эти же α -мотонейроны (см. схему).

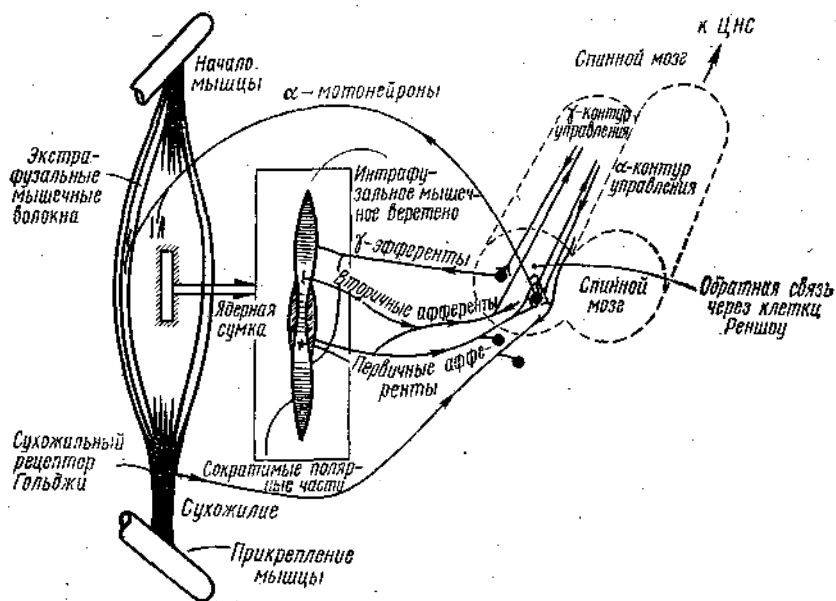
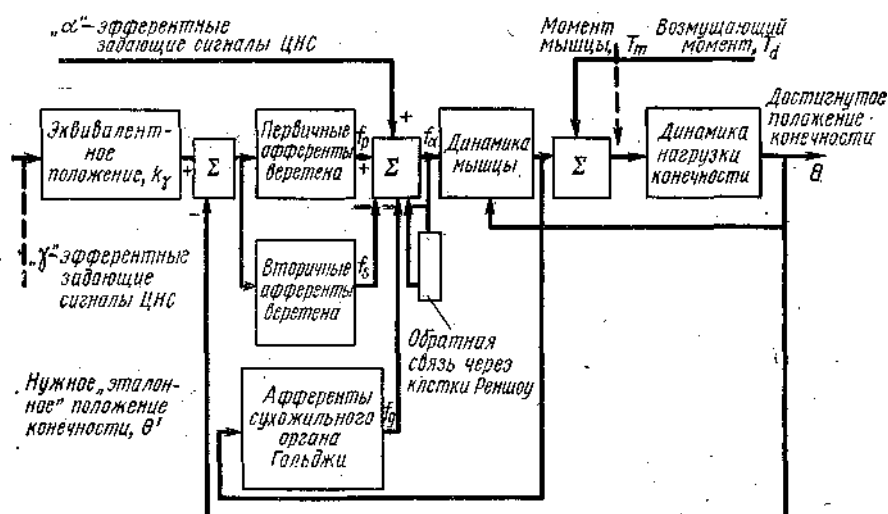


Рис. 41. Схематическая структура нервно-мышечной системы (по Дж. Милсуму, 1968)



Функциональная схема нервно-мышечной системы (по Дж. Милсуму, 1968)

Сигналы вторичных афферентов веретена распространяются более медленно и по полисинаптическим связям. Кроме того, в спинном мозгу имеются дополнительные местные контуры обратной связи, образуемые клетками Реншоу. Клетка Реншоу получает возбуждающее действие через возвратную коллатераль, ответвляющуюся от аксона α -мотонейрона, и в свою очередь оказывает воздействие на клетки α -мотонейронного пути данной мышцы. Эффект этой обратной связи — тормозной.

В замкнутых системах управления движения мышцы выполняют функцию основных исполнительных устройств, при этом они вместе с иннервирующими их нейронами образуют особые следящие системы. Выше приведена функциональная схема (где f — частота импульсации) нервно-мышечной системы. Задающим сигналом рассматриваемой системы может быть один из сигналов центральной нервной системы, поступающий по α - и γ -эфферентным путям, а тонкие γ -волокна, иннервирующие мышечные веретена, не вызывают сокращения мышцы, но оказывают постоянное тонизирующее влияние на мышечные веретена.

Основной замкнутый контур, определяющий работу системы, рефлекторную дугу, образуют первичные афферентные волокна веретен, α -мотонейроны и мышечные волокна. В системе имеются также и другие менее изученные замкнутые контуры, проходящие через более высокие уровни нервной системы.

В понятиях биомеханики *координация движений есть преодоление избыточных степеней свободы движущегося органа*, иными словами, превращение последнего в управляемую систему. В соответствии с этой задачей и формируются основные механизмы управления движениями. Число степеней свободы взаимной подвижности звеньев кинематической цепи есть не что иное, как необходимое и достаточное число независимых друг от друга координат, которые должны быть назначены для того, чтобы поза органа оказалась вполне определенной. Так, для определения положения плеча относительно лопатки необходимо и достаточно назначить три координаты: 1) сгибание — разгибание; 2) приведение — отведение; 3) продольная ротация.

В каждом кинематическом звене задача преодоления избыточных степеней свободы решается в основном по принципу сенсорных коррекций, осуществляемых совместно самыми различными системами афферентации и протекающих по типу рефлекторного кольца (рис. 42).

Последовательность элементов такого замкнутого рефлекторного кольца сводится к следующему: центральная нервная система → эффекторы → рецепторы → центральная нервная система или объект → рецепторы → центральная нервная система → эффекторы → объект. Координация движения сводится к особой группе физиологических механизмов, создающих взаимодействие между рецепторным и эффекторным процессами. Следовательно, в основе координации лежит замкнутая кольцевая система рефлекторной

деятельности. Механизмы сенсорных коррекций на базе рефлекторного кольца показаны на схеме, приведенной выше.

Почти при любом виде мышечной деятельности конечный процесс, определяющий, например, движение рукой, является «процессом управления». Структурная схема системы управления имеет при этом вид не замкнутого контура, а разомкнутой цепи. Процесс управления должен обеспечить некоторое определенное постоянное

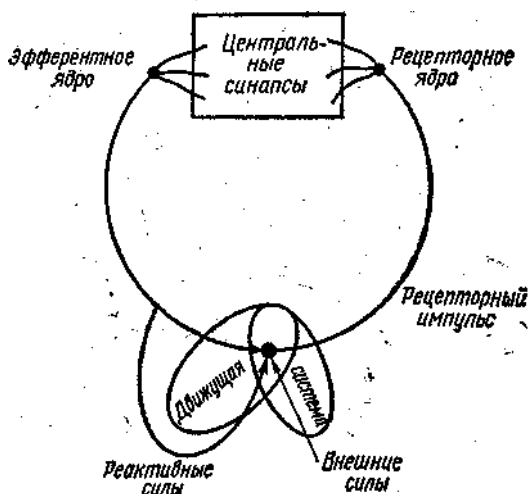


Рис. 42. Схема проприоцептивного рефлекторного кольца (по Н. А. Бернштейну, 1947)

соотношение между входной величиной (направлением на цель) и выходной величиной (движением руки), т. е. он должен быть «заранее программирован». Экспериментальное исследование типичного процесса ориентации проведено на человеке и насекомых (богомole) с использованием основных представлений теории регулирования и управления.

В каждом звене механизмов управления движениями исключительное значение имеют проприоцептивно-тактильные обратные связи. Часто двигательная реакция кон-

тролируется и экстероцептивным путем. Одним из примеров, демонстрирующих наличие обратных связей, может служить восприятие зрительных раздражений. Во время фиксации зрительного образа глаза непрерывно производят произвольные движения — тремор, дрейф и скачки. Вследствие этого изображения постоянно перемещаются на сетчатке глаза. При стабилизации изображения они быстро перестают быть видимыми.

Ни одно движение не обслуживается по всем его координационным деталям одним только ведущим уровнем управления. Процесс переключения технических компонентов движения в низовые фоновые уровни характеризует автоматизацию движения.

Уровни построения движений

В двигательном акте можно различать задачу движения и ее реализацию. Последняя зависит от возможностей, какими располагает организм — в первую очередь от биомеханического строения. Типовые локомоторные комплексы таких движений, как бег рысью или галопом у копытного животного, полет у птицы, бег у челове-

ка, вырабатываются в онтогенезе путем упражнений как видовые двигательные стереотипы.

Упражнение, известное как необходимый элемент точного и быстрого выполнения движения, представляет собой не повторение и не протерение движения, а его построение (Н. А. Бернштейн, 1947). В схеме конструкции движений различается несколько уровней построения, отличающихся как по структурному субстрату регуляции, так и особенностями физиологических ее механизмов. Это уровень палеокинетических регуляций (руброспинальный уровень центральной нервной системы), таламо-паллидарный уровень, пирамидно-стриарный уровень, высший кортикальный уровень символических координат (письма и речи).

Уровни построения движения можно разделить на ведущие (в которых преимущественно используется зрительная афферентация), обеспечивающие выполнение существенных сторон двигательного акта, и вспомогательные фоновые уровни построения, составляющие часть автоматизированных локомоторных актов.

В построении движения значение большого числа степеней свободы двигательного аппарата заключается в том, что это создает возможность для большего (вероятно, даже полностью неиспользуемого в течение жизни) разнообразия движений. В процессе формирования двигательного навыка происходит освобождение ведущего уровня построения от побочной работы: высшие этажи нервной системы передают текущие коррекции фоновым уровням построения движения (спинальным и руброспинальным уровням).

В филогенетическом ряду животных, начиная с птиц, стриатум возглавляет сложную нервно-двигательную систему, развивающуюся у позвоночных постепенно, этаж за этажом. Эти этажи управления движениями образуют экстрапирамидную двигательную систему. Для экстрапирамидной системы характерен многоуровневый, иерархический принцип регуляции (наличие спинального, руброспинального, стриопаллидарного контуров управления). На стадии млекопитающих возникает еще один мощный контур управления — пирамидная двигательная система. Если для двигательных реакций, осуществляемых экстрапирамидной системой, свойственны медленные тягучие движения, то пирамидная система, в структурном отношении образующая прямой путь от коры к двигательным клеткам спинного мозга, обеспечивает быстрые, точные, сильные движения.

При формировании сложных многоуровневых контуров управления двигательными актами природа шла по пути экономного использования отдельных элементов контура управления. Так, например, при переходе от паллидарного уровня к стриарному и стриарного к пирамидному более молодые этажи центральной нервной системы уже не вырабатывали для себя новые нервные пути к мышцам тела, а использовали те, которые уже имелись готовыми (общность эфферентного конечного звена всех контуров управления).

Произвольные движения и их автоматизация

Важнейшая функция скелетной мускулатуры — осуществление класса произвольных движений, лежащих в основе формирования двигательного навыка. И. М. Сеченов определил произвольные движения как «по своей сути отраженные», т. е. в принципе рефлексорные. И. П. Павлов видел функциональную основу произвольных движений у человека в том, что кинестетические клетки коры головного мозга образуют временные связи со всеми остальными клетками коры.

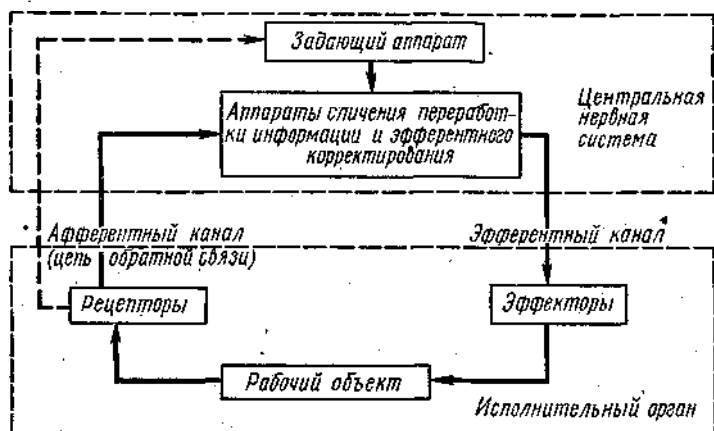
Высшая стадия двигательных навыков определяется как автоматизация движений, при которой движение совершается как бы помимо сознания. Автоматизация есть результат концентрации и стабилизации коркового возбуждения и в итоге — функциональное изолирование возбуждения в коре. *Автоматизированное движение — это хорошо упрочившаяся условнорефлекторная двигательная реакция.* Автоматические движения характеризуются большой прочностью, стабильностью, что связано с повышенной устойчивостью временных связей двигательного анализатора, «самоподкреплением проприоцептивными импульсами».

Процесс координации в контуре управления движениями происходит следующим образом. Произвольные сигналы, появившиеся на выходе — эфферентные импульсы, сдвигают звенья тела и этим возбуждают чувствительные окончания сенсорных аппаратов, в особенности проприорецепторы, приводя к генерации в последних импульсов. Эти афферентные сенсорные импульсы замыкаются в спинном мозгу и в различных структурах головного мозга переходят на эфферентные нейроны, вызывая в них новые импульсы, обеспечивая тем самым новое движение или корректируя уже начавшееся движение (см. схему). Это своеобразный процесс кольцевой (с обратной связью) рефлекторной связи есть самая характерная черта координации движения.

Как известно, правильные коррекции для класса произвольных движений не врожденны, они приобретаются на опыте при жизни. Так, у человека в первые недели жизни трудно отметить какие-либо попытки координированной деятельности (за исключением элементарных рефлексов сосания, глотания и т. п.). Затем постепенно начинают возникать координации поворачивания на живот и спину (2—3 месяца), хватания видимых предметов (4—6 месяцев), стояния и ходьбы (10—15 месяцев) и т. д. Класс произвольных движений развивается и совершенствуется в процессе эмбриогенеза в тесной связи с функциональной значимостью данного двигательного акта. В эмбриогенезе происходит избирательное созревание тех частей и структур органов, которые являются необходимыми для осуществления жизненно важной функции сразу же после рождения (П. К. Анохин, 1968).

Четкий пример динамики абсолютного значения порога отклонения для включения механизма коррекции в двигательном акте

приводится Н. А. Бернштейном (1968). Когда начинающий велосипедист уже умеет ездить и не падать, то еще долго след его велосипеда на земле дает весьма извилистую линию. Это показывает, что в его руках велосипед должен успеть накрениться довольно значительно, чтобы раздражения, вызванные креном, превзошли соответствующий порог чувствительности и вызвали коррекционные рефлексы. Наоборот, прямая линия движения умелого велосипедиста может указать на низкий порог и быстроту фиксации, осуществления коррекционных рефлексов.



Принципиальная блок-схема кольцевого управления и координации двигательного акта (по В. Д. Моисееву, 1960)

Поскольку координация движений представляет собой преодоление избыточных степеней свободы, то в биомеханическом отношении двигательный навык характеризуется тем, что чем меньше число степеней свободы работающего органа, тем проще задача системы управления. Отсюда становится понятным, почему организм, сталкиваясь впервые с незнакомой задачей, стремится уменьшить число степеней свободы в работающем органе. Эффективным решением проблемы представляются прочная фиксация суставов органа с одновременным напряжением всех мышц этих суставов, резко уменьшающая степени свободы подвижности органа. По мере обучения (или приспособления к окружающей среде) организм постепенно находит способы высвободить одну за другой закрепленные до этого степени свободы и устранить возникающие реактивные осложнения не заблаговременной фиксацией, а своевременными короткими активными (фазическими) импульсами, направленными против действия сбивающих реактивностей.

Процесс обучения двигательному навыку связан с автоматизацией движения или навыка. Противоположный автоматизации процесс обратного перевода коррекции в сферу сознательной деятель-

ности носит название деавтоматизации. Это явление характерно для целого ряда болезненных состояний центральной нервной системы, или при общем сильном утомлении, чрезмерной тренировке и т. д.

Организация двигательных синергий

При организации управления движениями важную роль играет использование таких особенностей двигательной задачи, которые могут упростить управление: уменьшить число управляемых эффекторных параметров и упростить переработку поступающей афферентации. Организованность в управлении движениями проявляется прежде всего в том, что для каждого двигательного акта можно выделить небольшое число ведущих эффекторных параметров и определить основную афферентацию, необходимую для реализации этого движения. Для того чтобы высшие уровни центральной нервной системы могли эффективно решать задачи организации двигательных актов, необходимо, чтобы число управляющих параметров было не слишком большим, а афферентация, требующая анализа, не слишком обширной. В обеспечении этой работы важную роль играют функциональные синергии (*совокупность однозначно функционирующих элементов кинематической цепи контура управления двигательным актом*). Число синергий невелико, однако их комбинации охватывают почти все многообразие произвольных движений. Естественно предположить, что *обучение движению состоит в выработке соответствующих синергий, уменьшающих число параметров, требующих независимого управления*. По-видимому, обучение новому движению и сводится к поиску и коррекции синергии или групп синергий, включая сюда и выделение ведущей афферентации.

В естественных движениях обычно происходит изменение углов в нескольких суставах. Следовательно, нервная система решает задачу управления механической системой со значительным числом степеней свободы. Координированность движения обеспечивается тем, что каждой типичной форме двигательной активности соответствует свое разбиение всех участвующих в движении суставов на небольшое число связанных групп, таких, что для управления каждого из них достаточно по одной степени свободы управляющей системы (В. С. Гурфинкель и др., 1965).

При регуляции, например, двигательных актов организму приходится координировать движение какого-либо органа, обладающего весьма большим количеством степеней свободы (возможности совершать различные движения), доходящим до величины трехзначного числа. Кроме того, и сами степени свободы имеют очень разнообразный характер, зависящий от строения суставов и состояния напряжения мышц.

При изучении бега собак в тредбане была установлена следующая картина управления движением. Во-первых, формируются системы управления отдельными конечностями, благодаря чему каж-

для конечность может совершать координированные шагательные движения. Во-вторых, организуется взаимосвязь между этими системами, благодаря чему устанавливается общий для всех конечностей ритм и соответствующие фазовые отношения. Эта система управления была названа локомоторной синергией.

Тактика локального поиска и тактика оврагов

Поскольку построение движений содержит две неразрывно связанные задачи — собственно управление (мышцами, проприоцепцией и т. д.) и отбор и использование необходимой для управления афферентации, его сравнивают с тактикой поиска экстремума в задачах автоматической оптимизации (И. М. Гельфанд, М. Л. Цетлин, 1962). Подчеркивая известный факт, что тактика проб и ошибок неэкономична, авторы считают более эффективным использование локальных тактик.

Эти тактики сводятся к тому, что фиксация какой-либо комбинации мышечных напряжений (КМН) сопровождается проверкой близких возможных КМН. Такая тактика дает возможность определить то направление характера КМН, которое позволит улучшить движение по ходу его построения. Эффективность простейших тактик ограничивается фактором необходимого времени, а также возможностью прекращения поиска, если в ее окрестности не находится лучшей КМН. В этих случаях авторы считают предпочтительным применение тактик нелокального поиска — тактики оврагов, более эффективного метода решения задачи.

При этом допускается, что переменные, характеризующие движения, можно разбить на две неравные группы. К первой группе относятся усилия тех мышц и изменения углов тех суставов, даже незначительные изменения которых могут сильно отклонить движение от искомого. Отбор нужных комбинаций здесь может производиться относительно быстро и просто. Переменные этой группы называются несущественными. Другую группу образуют те мышечные усилия и суставные углы, влияние которых на эффективность движения непосредственно проявляется меньше, чем для несущественных переменных.

Вначале производится случайный отбор какой-либо КМН-1 с последующим ее локальным улучшением (пока происходит относительно быстрое улучшение). Например, отбирается КМН-2. Затем выбираются такие случайные КМН-3, связанные как-то с КМН-1, но не лежащие в непосредственной от нее близости. Теперь локально улучшают ее до КМН-4. Выбор следующих КМН-5 уже производится не случайно, а путем экстраполяции в сторону лучшего результата по КМН-2 и КМН-4. Такую экстраполяцию называют шагом по оврагу. Локальное улучшение КМН-5 приведет к КМН-6. Затем этот процесс повторяется: выбирается КМН-7 по КМН-4 и КМН-6, а локальным ее улучшением получают КМН-8.

Таким образом, указанный нелокальный поиск состоит из экстраполяции улучшенных значений и последующего локального улучшения результатов экстраполяции. При этом поиск по несущественным параметрам осуществляется за счет локального улучшения, а по существенным — за счет шагов по оврагу. Следует заметить, что при использовании тактики оврагов время, затраченное на локальные улучшения, уменьшается по мере движения по оврагу за счет более точного выделения существенных параметров (адаптация), так что поиск становится все более и более быстрым. Связывая тактики и характеризующие их временные отрезки с различными уровнями построения движения, можно заключить, что низким уровням должны быть свойственны более простые тактики и существенно меньшие характеристические интервалы времени.

Регуляция позы человека

Важнейшая функция скелетной мускулатуры — осуществление произвольных движений может успешно реализоваться лишь на фоне другой не менее важной функции — сохранение равновесия с помощью тонуса мышц. В процессе эволюции основное направление развития животного мира сопровождалось все большим увеличением активного сопротивления организма действию сил тяжести. Постоянная работа, противодействующая силе земного притяжения и уравнивающая звенья рычагов конечностей, обусловлена тонусом скелетных мышц.

При нарушении вертикальной позы здорового человека ввиду непроизвольного разгибания стопы, вызванного электрическим раздражением, возникает билатеральный коррекционный рефлекс, представляющий собой компенсаторную реакцию передних групп мышц бедер и голеней. Считается, что этот рефлекс — врожденный или выработанный синергией, участвует в регуляции ортоградной позы.

Для разработки теорий управления движениями значительный интерес представляют исследования механизмов и принципов сохранения ортоградной позы человеком. Сохранение вертикального положения тела человеком является сложной задачей, связанной с управлением кинетической системой, образованной звеньями нижних конечностей и позвоночника, суммарная подвижность которых исчисляется многими десятками степеней свободы. Удобство объекта исследования заключается в том, что регуляция вертикальной позы может быть удовлетворительно описана всего лишь одним параметром $r(t)$ — отклонением от положения проекции общего центра тяжести на горизонтальную плоскость. Кривые изменения $r(t)$ называют стабิโลграммами (рис. 43).

Анализ стабิโลграммы показал, что сохранение равновесия характеризуется непрерывным колебанием общего центра тяжести. При анализе формы кривых $r(t)$ обращает на себя внимание то, что отклонения от положения равновесия, имеющие общую тен-

денцию к уменьшению, не являются монотонно убывающей функцией времени. Типичным является относительно быстрый и плавный подъем, сопровождающий медленный спуск, на котором хорошо заметны колебания сравнительно большой частоты. Предполагается, что быстрые подъемы соответствуют шагу оврага, а колебания относительно малой амплитуды и большой частоты — локальному улучшению равновесия.

В основе самонастраивающейся системы лежит некоторая система управления (система I), получающая информацию от действующего устройства и непосредственно управляющая его функционированием. Эта система должна иметь высокую чувствительность и малую инерционность. Первая система находится под постоянным контролем более высокой управляющей системы (система II). Вторая система получает информацию от первой и от ряда других источников и осуществляет непрерывный контроль деятельности системы I. В результате такого контроля система II активно вмешивается в функционирование системы I, регулируя ее параметры и режим функционирования, но не вмешиваясь непосредственно в функционирование действующего механизма. Система II должна осуществлять более разнообразные и ответственные функции, чем система I, но быстреедействие и чувствительность входящих в эту систему анализаторов могут быть меньшими, чем у системы I, так как основная (так сказать оперативная) работа по регулированию осуществляется системой I. Над системой II может располагаться система III, связанная с системой II, так же как система II связана с системой I, и т. д.

Эффекторным устройством системы регуляции позы является скелетно-мышечный аппарат. В систему I входят сегментарный аппарат спинного мозга, получающий афферентацию от мышечных рецепторов (проприоцепторов). Суставные рецепторы, зрительный анализатор и вестибулярный аппарат, по-видимому, входят в более высокую систему управления — систему II. Эта система более

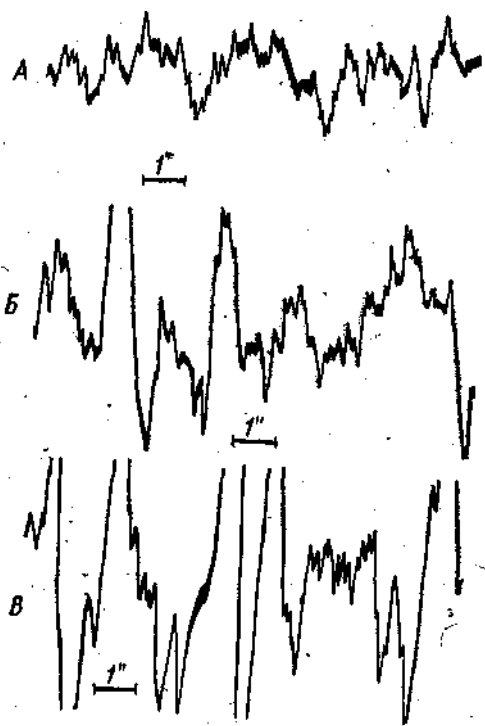


Рис. 43. Кривая стабиллограммы в удобной стойке (А) и при дополнительной нагрузке (Б и В) (по В. С. Гурфинкелю, 1956)

инертна и менее чувствительна, непосредственное участие в бы-
стротекущих реакциях равновесия она не принимает, осуществляя
главным образом регулирование параметров системы I.

Регуляция движений, фиксирующих изображение на сетчатке

Сложная нервно-мышечная система обеспечивает проекцию изо-
бражения движущегося объекта в центральную ямку сетчатки. Упрощенная анатомическая схема системы управления движения-
ми мышц глаза приведена на рис. 44. Исполнительным устройством
системы слежения в этом случае являются три пары наружных
мышц глаза. Аfferентная информация (сигналы обратной связи)
о состоянии мышц генерируется в рецепторах напряжения, распо-
ложенных в самих мышцах. Проводящие пути от этих рецепторов
идут в составе V черепно-мозгового нерва в соответствующее ме-
зенцефальческое ядро, откуда сигналы передаются на ядро глазо-
двигательного нерва, замыкая основной контур исследуемой си-
стемы.

Зрительный канал считается основным контуром обратной свя-
зи. Этот канал начинается в сетчатке и передает информацию об
окружающем пространстве. Зрительная информация поступает по
волокам зрительного нерва через хиазму, зрительный тракт и на-
ружное коленчатое тело в зрительную область коры головного
мозга, откуда опять-таки попадает в ядро глазо-двигательного
нерва.

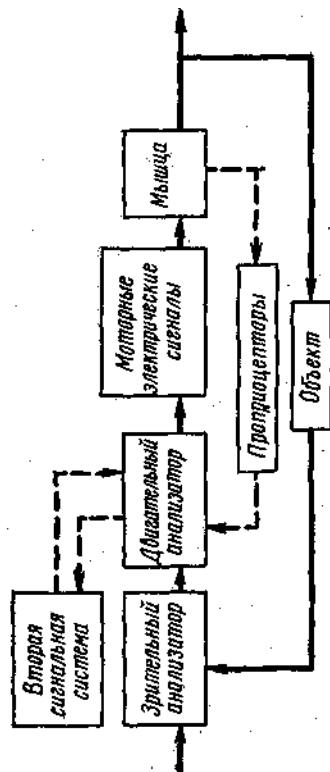
Вестибулярный контур управления получает информацию от
рецепторов полукружных каналов и от отолитового прибора. Эта
информация передается по вестибулярному нерву в вестибулярные
ядра, расположенные в стволе мозга, а оттуда через медиальный
продольный лучок в ядро газодвигательного нерва.

Зрительный, вестибулярный и проприоцептивный каналы об-
ратной связи служат основными источниками информации, перера-
батываемой в ядрах глазо-двигательного нерва в управляющие воз-
действия исполнительного устройства, которое регулирует положе-
ние глазного яблока в глазнице.

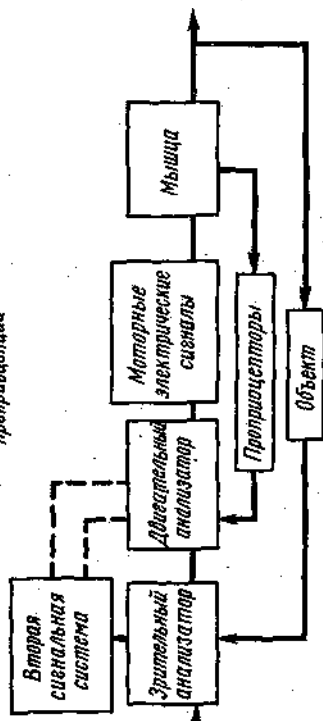
Для слежения глазо-двигательная система использует два типа
движений: главные и скачкообразные. Ведущим является главное
движение, а скачками корректируются рассогласования между
положением цели и направлением взгляда. Такой принцип работы
уменьшает продолжительность переходных режимов. При слеже-
нии за движущейся целью глазо-двигательная система осуществ-
ляет предсказание, что позволяет ей повышать точность слежения.

Структура двигательной регуляции при прослеживании сигналов

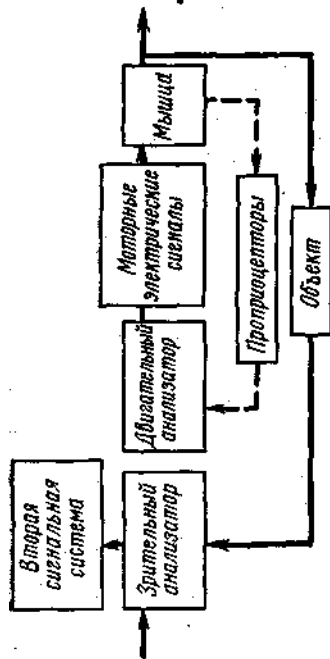
Характеризуя систему регуляции движения при прослеживании
сигналов, А. А. Гидиков (1964) описывает следующую схему по-
следовательности стадий управления. В первой стадии (см. схему)



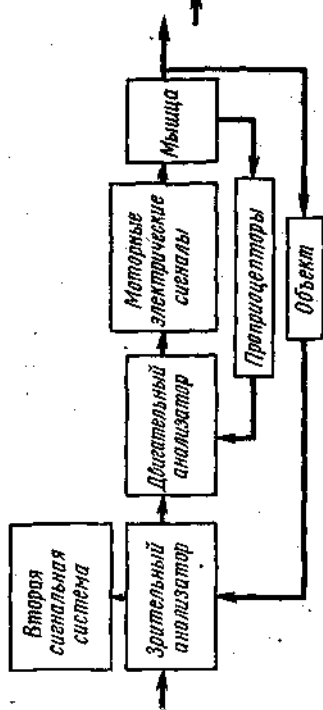
Регуляция во второй и третьей стадиях без участия проприоцепции



Регуляция в четвертой стадии



Регуляция в первой стадии



Регуляция во второй и третьей стадиях с участием проприоцепции

Схема двигательной регуляции на разных стадиях формирования реакций, отслеживающих сигналы движения (по А. А. Гидинову, 1964)

из окружающей среды поступают два сигнала: подаваемый сигнал (движение), связывающийся с реакцией посредством словесной инструкции и оказывающий влияние на скорость реакции по незамкнутой цепи, и сигналы-отклонения между подаваемым сигналом и результатом реакции, оказывающие влияние на скорость реакции по замкнутому коррекционному кругу. Оба сигнала проходят через вторую сигнальную систему. Во второй стадии устанавливается прямая связь между зрительным и двигательным анализаторами. Как зрительная, так и проприоцептивная сигнализация и в этой стадии могут достичь второй сигнальной системы.

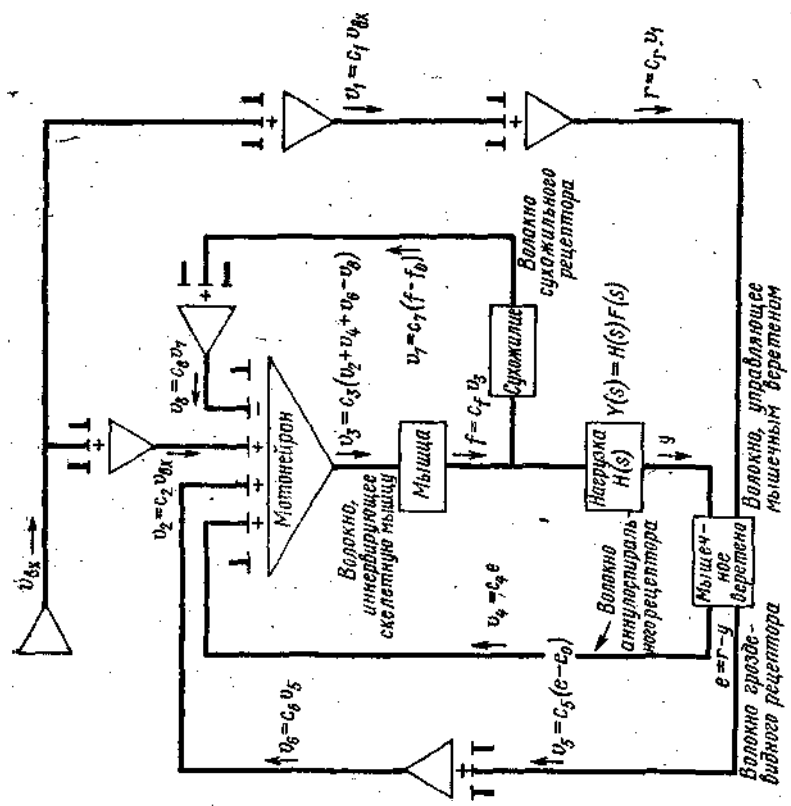
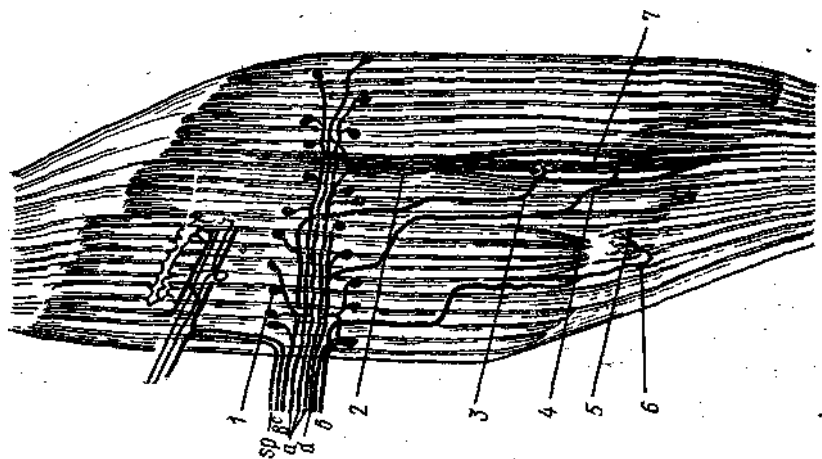
Та же схема характеризует реакцию в третьей стадии, но физиологическая сила подаваемого сигнала-движения становится равной единице. Четвертая стадия характеризует процесс регуляции во время установившегося процесса. Переход из третьей стадии в четвертую обратим. Это подтверждается опытами с многократной подачей искусственных отклонений во время четвертой стадии, что вызывает изменения типа реакции, приобретающей аналогичную форму, характерную для реакции в третьей стадии. Зрительные сигналы принимают участие в регуляции и в четвертой стадии, но лишь в начале и в конце реакции. Проприоцепция, возможно, играет роль сигнала при реализации отдельной двигательной реакции в некоторых случаях уже до начала разграничений в третьей стадии.

Таким образом, в процессе формирования двигательных реакций, прослеживающих сигналы движения, устанавливаются закономерные изменения взаимодействия второй сигнальной системы со зрительным и двигательным анализаторами. В первой стадии сигнал-отклонение переходит во вторую сигнальную систему, а затем уже вызывает коррекцию. Поэтому латентные периоды коррекций в этой стадии продолжительны — более одной секунды.

Начало второй стадии отмечается резким сокращением латентных периодов коррекций. В этой стадии в результате многократного совпадения возбуждения зрительного анализатора и возбуждения двигательного анализатора, переданного через вторую сигнальную систему и обеспечивающего необходимую коррекцию, возникает прямая условная связь между обоими анализаторами.

Третья стадия может быть самой различной продолжительности. Действие сигналов-отклонений остается таким же, но изменяется действие сигналов-совпадений. В четвертой стадии искусственное отклонение не дает коррекцию. Искусственное совпадение действует так же, как и в третьей стадии.

При рассмотрении такой структуры двигательной регуляции следует учесть и наличие локальных цепей обратной связи в скелетной мускулатуре, модели которых представлены на рис. 45. Получая информацию о степени натяжения мышцы, мотонейрон способен приводить мышечное сокращение в соответствие с требованиями изменяющихся условий внешней среды. Результат такого сравнения служит сигналом обратной связи $e=ry$, под влиянием



которого мотонейрон изменяет частоту своей импульсации. Мышца, кроме того, включена в две другие локальные цепи обратной связи. Одна из них вызывает увеличение частоты разрядов мотонейрона, если ошибка e велика, другая тормозит мотонейрон, когда напряжение превышает допустимую величину.

Входной сигнал системы $U_{вх}$ может возникнуть в чувствительных кожных окончаниях и, модифицируясь в двух вставочных нейронах, сначала становится равным $v = c_1 v_{вх}$, а затем превращается в сигнал $r = c_2 v$, идущий к интрафузальному мышечному волокну. При помощи коллатералей и вставочных нейронов входной сигнал $v_{вх}$ достигает мотонейрона в форме: $v_2 = c_2 v_{вх}$. Выходной сигнал мотонейрона $v_3 = c_3 (v_2 + v_4 + v_6 - v_8)$ возбуждает скелетную мышцу, сокращающуюся с силой $f = c_4 v_3$. Окончательное укорочение мышцы Y зависит и от характера приложенной к ней нагрузки. Выход аннулоспирального рецептора $v_4 = c_4 e$ пропорционален ошибке e . Этот сигнал подается опять на мотонейрон, замыкая тем самым петлю обратной связи.

Математическая модель сократительного элемента мышцы основана на данных о структуре мышечных волокон, полученных с помощью электронной микроскопии (Gott, 1973). Модель учитывает свойства актомиозиновых мостиков, вязкость, упругость сарколеммы и сухожилия. Уравнения модели решались с помощью ЭЦВМ. Модель воспроизводит скорость изменения, величину и длительность одиночного изометрического и изотонического сокращения. Результаты моделирования позволили получить аналитическое выражение для зависимости скорости изменения длины мышцы от величины нагрузки.

В качестве входного элемента аналоговой модели нервно-мышечной системы выступают управляющий сигнал и нагрузка, выходом является длина и сила сокращения мышцы (Wunsh, 1972). Математическая модель описана в виде системы нелинейных, дифференциальных уравнений.

Система искусственного управления движениями

В бионических исследованиях процессов регулирования в организме значительное место занимают вопросы проектирования и создания как механических протезов, выполняющих некоторые виды локомоторных актов, так и искусственных устройств, управляющих мышечными движениями. Широкую известность получила так называемая железная рука, управляемая потенциалами мышц, которая могла воспроизводить различные акты произвольных движений с силой, превосходящей мышечную (М. Г. Брейдо, В. С. Гурфинкель и др., 1959).

Рис. 45. Схема локальных обратных связей в скелетной мышце (по Deutsch, 1967). А — продольный разрез через группу мышечных волокон (по Р. Крид и др., 1932); Б — локальные цепи аннулоспирального, гроздевидного и сухожильного рецепторов:

1 — волокно мышечного нерва, 2 — нервное волокно интрафузального мышечного волокна, 3 — волокно аннулоспирального рецептора, 4 — волокно гроздевидного рецептора, 5 — сухожильный рецептор Гольджи, 6 — волокно сухожильного рецептора, 7 — веретено

В 1964 г. в СССР впервые был создан протез руки с обратной связью, из которого непрерывно поступали в центральную нервную систему сигналы о силе сжатия или разжатия кисти, о направлении движения руки и т. д., по которым производилась коррекция командных сигналов.

С целью создания протеза ноги, ампутированной выше колена, была изготовлена гидродинамическая модель коленного сустава, обеспечившая нормальную картину ходьбы. Гидравлический поток через специальные каналы или отверстия внутри модели был рассчитан так, что с ускорением ритма ходьбы сопротивление в коленном суставе повышается и таким образом уравнивается расход энергии. Конструкция предусматривает нормальную высоту подъема пятки и вытягивание ноги при ее отводе независимо от скорости ходьбы.

В других работах показаны преимущества гидравлических систем перед электромеханическими и пневматическими устройствами аналогичного назначения, в частности, они доставляют минимальные неудобства пациентам, поэтому могут быть использованы на более длительный период.

Идея биоэлектрического управления получила большое распространение в области создания устройств, имитирующих реальные импульсные команды эфферентных нервных путей. Например, разработана биоэлектрическая система воздействия на нервно-мышечную систему в условиях сохранения основного принципа работы пары мышц-антагонистов (А. Паленко, Г. Колесников, 1969). Система состоит из двух идентичных каналов, функционально связанных перекрестными обратными связями, благодаря которым она может работать в режиме самоуправления. Амплитуда стимулирующих импульсов на выходе одного канала регулируется пациентом путем произвольного изменения уровня биопотенциалов на входе второго канала. Стимулирующие электроды крепятся на коже соответственно проекции мышечных групп, обеспечивающих необходимое движение, а управляющие электроды второго канала — на мышце, сокращением которой пациент может самостоятельно управлять первым каналом. Другая система управления движениями человека с помощью многоканального электронного устройства использует биопотенциалы, регистрируемые от мышц донора во время двигательного акта, усиливаются и подаются для записи на магнитный носитель или на интегрирующее устройство, а затем применяются как стимулирующие. При соответствующем подборе амплитуды и длительности сигналов реципиент синхронно повторяет движения донора. В схеме предусмотрены: запись алгоритмов движения на магнитный носитель или выдача управляющих сигналов непосредственно от донора, минуя магнитный носитель.

Биоэлектрическое управление может использовать зрительную афферентацию. С этой целью разработана система регулирования движений глаза, которая поворачивает его таким образом, чтобы изображение рассматриваемого предмета попадало на центральную часть сетчатки, где разрешающая способность наиболее вы-

сокая. Система имеет общие и частные контуры регулирования с различным временем задержки (100—150 мс и 5—10 мс). Двум контурам регулирования соответствуют две формы движения глаза: медленное движение при слежении и быстрое установочное движение, необходимое при резкой смене рассматриваемых объектов. Аналогичного типа система управления движениями глаза имеет задачей следить за подвижной целью.

На принципе биоэлектрического управления разработана вспомогательная система для управления космическим кораблем в условиях действия поперечных перегрузок в 5—8 g. В этих условиях хотя сигналы обратной связи и поступают к оператору по зрительному анализатору, сами движения сильно затруднены. Поэтому возникает необходимость в коррекциях движений оператора, управляемых электромиографическими сигналами соответствующих мышц.

Основные характеристики электромиографических управляющих сигналов и блок-схемы биоэлектрических систем управления протезами двигательных органов даны Хорном (Horn, 1965).

Особый класс физических моделей двигательной активности составляют промышленные роботы. Основная цель таких устройств — воспроизведение и усиление двигательных функций рук и ног человека. Такие роботы получили название «усилителей механической мощности человека». В качестве примеров можно назвать роботы Хендимен и Хардимен фирмы «Дженерал электрик» в США, мобильный манипулятор «МАСКОТ» итальянской программы ядерных исследований, телеуправляемый подводный манипулятор РУМ, свободноплавающее устройство КУРВ Военно-Морского ведомства США, созданное для извлечения и вылавливания предметов из воды. Среди отечественных роботов к этому классу относятся «Универсал-50», выполняющий функции загрузки, выгрузки и передачи обрабатываемых на станках изделий весом до 50 кг, промышленный робот для сварочных работ, созданный Институтом электросварки им. А. Е. Патона и Горьковским автозаводом. Современный промышленный робот — это устройство с программным управлением, определяющим его поведение при строго фиксированных условиях. Поэтому достаточно небольших изменений внешних условий, чтобы исключить нормальную деятельность такого робота. Очевидно роботы должны обладать большими приспособительными возможностями и высокой функциональной надежностью. Для повышения «интеллектуального уровня» роботов необходимо, чтобы они могли непрерывно получать информацию извне, перерабатывать ее, принимать оптимальные решения и в соответствии с ними менять свою двигательную активность, т. е. необходимо снабдить их аналогами органов чувств (И. И. Артоболевский, А. Е. Кобринский, 1974).

Глава шестая

Гуморальный и нервный механизмы управления и связи в организме

Организм может существовать и действовать как единое целое лишь потому, что все его части гармонически взаимосвязаны множеством непрерывно и точно работающих гибких регуляторных механизмов, приводящих деятельность каждой части в динамическое соответствие с другими и приспособляющих поведение организма в целом к разнообразным условиям его жизни. Эти механизмы прогрессивно развивались от примитивного взаимовлияния обмена веществ клеток первичных колониальных сообществ до высоко развитой нервной системы высших животных.

По способу передачи информации регуляторные механизмы, действующие в организме, принято делить на *гуморальные*, в которых сигналы в виде химических веществ относительно медленно переносятся жидкостью внутренней среды ко всем частям организма, и *нервные*, в которых сигналы в виде физических процессов деполяризации мембран относительно быстро проводятся по длинным отросткам нервных клеток к строго определенным объектам. В соответствии со своими возможностями гуморальные механизмы управления используются преимущественно в сфере внутренней вегетативной жизни организма, а нервные механизмы обеспечивают в первую очередь срочные приспособительные реакции на внешние воздействия.

Однако деление механизмов передачи информации на гуморальные и нервные при более глубоком их изучении оказывается весьма условным, так как, с одной стороны, выработка гуморальных регуляторов, например гормонов в железах внутренней секреции, управляется нервными сигналами, а с другой стороны, передача нервных импульсов от нейрона к нейрону и на эффекторный орган осуществляется посредством химических агентов— медиаторов возбуждения.

Гуморальное управление

Гуморальный способ управления более древний, чем нервный. Он осуществлял взаимосвязь частей тела и все регуляции функций в организмах до возникновения и развития у них нервной системы. По своему происхождению специализированные гуморальные механизмы управления, действующие в организмах высших живот-

ных, генетически связаны с неспецифическими видами взаимодействия органов и тканей, которое происходило путем обмена веществ. Отсюда универсальный характер и широкий диапазон действия гуморальных агентов.

Эволюция гуморального управления и его отношение к нервному управлению

Регуляция посредством химических веществ, вырабатываемых клетками в процессе своей жизнедеятельности, по-видимому, берет свое начало от истоков организации живого. Ведь отличительная особенность биокibernетических систем состоит в их динамическом характере, непрерывном самовосстановлении постоянно разрушающегося органического субстрата. Здесь *командными сигналами для восстановительных ассимиляторных процессов являются, по обратной связи, химические продукты диссимиляторных процессов жизнедеятельности.* В дальнейшем контуры химической регуляции умножаются, они выходят за пределы метаболических циклов, связывают их комплексы между собой и образуют сложную иерархическую систему саморегуляции клеточного обмена веществ, рассмотренную в третьей главе. По мере усложнения многоклеточных организмов образуются новые, еще более сложные множественные контуры межклеточного и межтканевого химического взаимодействия, происходит специализация и увеличивается радиус действия гуморальных агентов и, наконец, формируется самостоятельный аппарат гуморального управления — эндокринная система. Однако самостоятельность эндокринных регуляций является весьма относительной, так как железы внутренней секреции находятся под контролем нервной системы и прямо или косвенно, в большей или меньшей степени связаны с нервными регуляциями.

Исходя из того, что гуморальное управление предшествовало появлению нервного, А. А. Ухтомский (1938) определил их отношения тем, что «древнейшая в филогенезе гуморально-метаболическая сигнализация отдельных органов по принципу «всем, всем» постепенно замещается сигнализацией по принципу «письмо с адресатом», причем на сцену выступает уже морфологически обеспеченная увязка между органами». Вместе с тем существует и другой взгляд на их взаимоотношения, основывающийся на фактах нейросекреторной активности многих нервных образований, управляющей метаморфозом насекомых, передающей влияния гипоталамуса на гипофиз, и распространяющей действие нервного импульса за пределы иннервируемой зоны ткани, а также на том обстоятельстве, что многие специализированные эндокринные органы появились в филогенезе позже нервной системы, а некоторые, как, например, клетки мозговой части надпочечников, представляют собой видоизмененные нейроны симпатического эфферентного пути. Это представление состоит в том, что железы внутренней секреции являются не самостоятельной системой регуляции, а лишь своеобразным приспособлением нервной системы, обеспечивающим

генерализацию и пролонгацию действия управляющих нервных сигналов.

Во всяком случае системы гуморального и нервного управления работают в тесной взаимосвязи и оказывают непрерывное влияние друг на друга. Примером может служить рефлекторно-эндокринный механизм овуляции у кролика после копуляции. На рис. 46 приведена последовательность нервных и эндокринных звеньев этого механизма. Примечательно, что уже через минуту после ко-

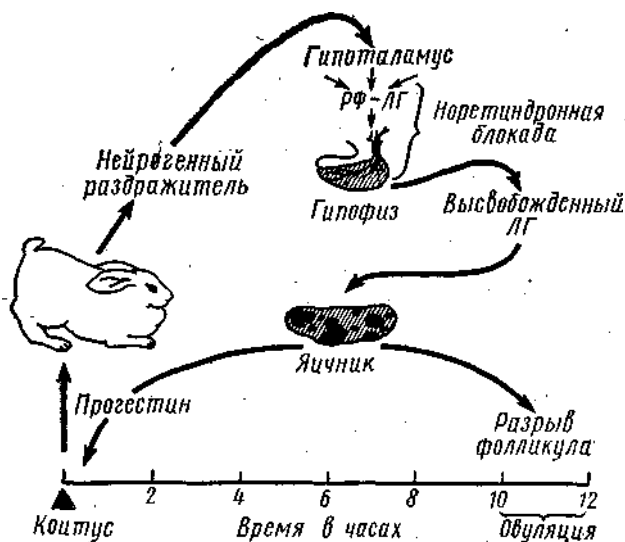


Рис. 46. Нейрогуморальный механизм овуляции у кролика (Hilliard, Sawyer, 1973) (пояснения в тексте)

туса из гипоталамуса по портальной вене в гипофиз начинает поступать релизинг — фактор лютеинизирующего гормона, активизируются гипофиз и яичник, содержание лютеинизирующего гормона в плазме начинает возрастать и спустя несколько часов наступает разрыв фолликула.

Помимо гормонов, вырабатываемых железами внутренней секреции, в организме действует много химических регуляторов, которые образуются в различных тканях и переносятся кровью и тканевой жидкостью. Такими химическими регуляторами являются вещества самой разнообразной природы. Некоторые из них вырабатываются в качестве специфических раздражителей, как, например, секретин, возбуждающий поджелудочное сокоотделение, другие являются неспецифическими продуктами метаболизма, как, например, углекислота, действующая на дыхательный центр, или мочевины, стимулирующая процессы мочеобразования. С помощью таких химических агентов осуществляется гуморальное управление многими вегетативными функциями организма (см. гл. 4).

Эндокринные регуляторы и виды регулирования

Для анализа эндокринной системы с позиций теории автоматического регулирования было предложено рассматривать как элементы, образующие систему, простейшие блоки передачи гормональной информации, названные «эндокрином» и «нейроэндокрином». Как показано на рис. 47, А, блок «эндокрином» состоит из

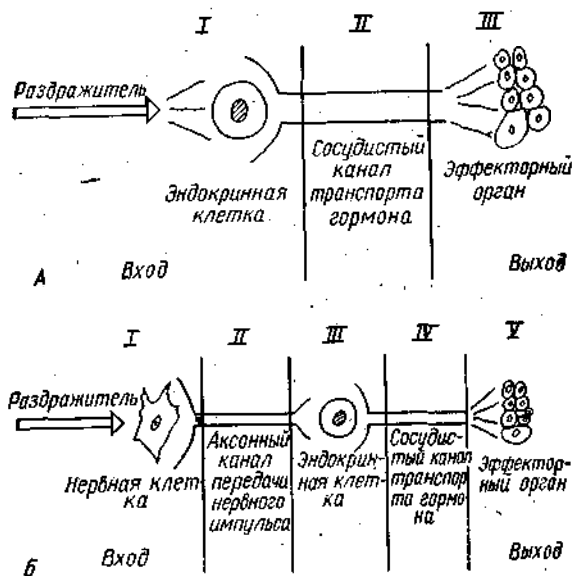


Рис. 47. Схема «эндокринона» (А) и «нейроэндокринона» (Б) как элементов эндокринной системы регуляции (по Milcu, 1968)

трех звеньев: I — эндокринные клетки, вырабатывающие химический агент в ответ на пришедший сигнал, II — канал передачи гормонов по сосудистому руслу и III — приемник команды в рабочем органе. В этом блоке управляющие сигналы перекодируются дважды: при раздражении внутрисекреторной клетки и при действии гормона на эффекторный орган. Блок «нейроэндокринона» состоит из пяти звеньев (рис. 46, б): I — нервные клетки, разряжающиеся импульсами в ответ на раздражение, II — канал передачи нервных импульсов по аксонам, III — эндокринные клетки, выделяющие гормоны при раздражении проходящими нервными импульсами, IV — канал химической передачи по крови и тканевой жидкости, V — приемник команды в рабочем органе. В таком блоке «нейроэндокринона» происходит многократное перекодирование управляющих сигналов: при раздражении нервной клетки, при передаче

возбуждения на клетку железы внутренней секреции и при стимуляции рабочего органа. Поэтому гормональные регуляторы, действующие в организме, в значительной мере являются нейроэндокринными.

Связь нервной системы с эндокринной осуществляется не только путем иннервации желез внутренней секреции, но и путем прямого образования и выделения инкретов некоторыми видами нервных клеток. Наиболее исследованы процессы такой нейросекреции в гипоталамических структурах головного мозга.

Как и в других биологических управляющих механизмах, в нейроэндокринных регуляторах используются все три вида регулирования: по абсолютной величине отклонения, по производной и по интегралу. В зависимости от свойств исследуемой функции выявляется ведущая роль того или иного вида регулирования и возможные каналы селективного управления деятельностью различных органов.

В качестве примера совместного действия различных видов регулирования можно привести систему управления концентрацией глюкозы в крови. В настоящее время накапливаются факты, свидетельствующие о том, что разный характер изменения «сахарного зеркала» может обуславливать компенсаторные реакции разного типа с вовлечением в деятельность различных желез внутренней секреции. Так, информация об отклонениях от нормы в сторону увеличения (+) или уменьшения (-) абсолютного значения концентрации глюкозы (ΔC) передается по иным каналам, чем информация о производной этого отклонения $\left(\frac{dC}{dt}\right)$ или его интеграле ($\int \Delta C dt$). Например, инсулиновый механизм приводится в действие преимущественно по сигналам возрастания абсолютного значения концентрации глюкозы и способствует усиленному аккумулярованию её в мышечных депо. Реакции выделения адреналина больше связаны с сигналами о динамике производной отклонения и приводят при снижении уровня содержания сахара в крови к усиленному расщеплению гликогена печени. Наконец, по сигналам об интеграле отклонения мобилизуются гормоны коры надпочечников, влияющие на обмен белков, связанный с образованием глюкозы, и активируются соответствующие механизмы жирового обмена.

Способы действия эндокринных регуляторов

Гуморальная регуляция может осуществляться различными способами воздействия на объект управления. Можно выделить четыре типа действия гормонов на органы и ткани организма (Я. Д. Киршенблат, 1965).

Метаболическое действие состоит в количественных и качественных изменениях обмена веществ. Селективность гормональной регуляции может достигать степени раздельного управления обменом различных ионов. Так, минералокортикоиды регулируют обмен натрия и калия, а гормон паращитовидных желез — обмен кальция. Вместе с тем многие гормоны оказывают одновременно

свое действие на различные метаболические циклы. Так, гормон щитовидной железы усиливает обмен белков, жиров и углеводов.

Морфогенетическое действие заключается в управлении процессами роста и развития, дифференциации тканей и органов и специального формообразования. Благодаря этому действию организм претерпевает на определенных стадиях своего развития морфологические изменения. Особенно глубокие перестройки, охватывающие всю организацию тела, происходят под действием гормонов у животных, проходящих развитие с метаморфозом. Так, под влиянием тироксина головастики превращаются в лягушек.

Кинетическое действие означает стимуляцию движений. Однако гормональные влияния являются пусковыми, главным образом, для гладкой мускулатуры и протоплазматических форм движения. Примерами могут служить сосудистые реакции на адреналин и перемещение пигментных зерен в меланофорных клетках кожи под влиянием гормона промежуточной доли гипофиза — интермедина.

Корригирующее влияние состоит в изменении уровня текущей деятельности органов и их систем. Это наиболее часто встречающееся действие гормонов, посредством которого осуществляются основные регуляции в вегетативной сфере. Сюда относится, например, повышение или снижение интенсивности протекания тех или иных метаболических циклов и обмена веществ в целом, учащение или замедление сердечного ритма, усиление или ослабление тонуса гладкомышечных органов и т. д.

Однако гормональные препараты, получаемые из эндокринных желез, как правило, имеют каждый довольно широкий спектр действия, осуществляемых одновременно по типу метаболических и корригирующих, к которым часто присоединяется и морфогенетическое. Например, половые гормоны усиливают синтез белков и распад жиров, изменяют минеральный обмен, оказывают тонизирующее влияние на многие функции нервной системы и вызывают перестройки тканей и органов, создающие половой диморфизм. Можно предполагать, что такое разностороннее действие есть результат выработки железой внутренней секреции не одного гормона, а нескольких обладающих разными свойствами. Вместе с тем некоторые синтетические аналоги гормонов, как, например, синтетические эстрогены, также проявляют одновременно и метаболическое, и морфогенетическое действие, хотя действующим агентом является одно вещество в химически чистом виде.

Контуры управления

По степени возрастания сложности обратных связей выделяются три вида эндокринных саморегуляций (Sinquette, Lefebvre, 1964).

Прямая регуляция путем влияния на продукцию гормонов через железистые клетки, которые их продуцируют. Примерами могут служить взаимоотношения ионов кальция и фосфора с паратгормоном и клетками парашитовидных желез или уровня со-

держания сахара в крови с инсулином и клетками островков Лангерганса поджелудочной железы.

Регуляция через «реактор» гипофиза, который своими тропными гормонами управляет эффекторными железами внутренней секреции. В этом случае воспринимающие элементы («детекторы») находятся не в регулируемой железе, а в гипофизе. Так, микроинъекции тироксина в гипофиз тормозят его продукцию щитовидной железой за счет уменьшения выделения тиреотропного гормона.

Регуляция через ионное равновесие тканевой среды, возможно, является наиболее тонкой. Именно таким путем изменяется уровень возбудимости реагирующих тканей и органов. Важную роль в этом играют эндокринные механизмы управления водно-солевым обменом. Обратные связи от осморцепторов, барорецепторов и разнообразных хеморецепторов образуют переплетающиеся контуры саморегуляции с многоуровневыми обратными связями.

Наиболее интересной особенностью эндокринной регуляции, с точки зрения организации управления, является исключительно тесная связь и непрерывное взаимодействие между отдельными железами внутренней секреции. Благодаря такой сложной взаимосвязи любой сдвиг в гормональной активности одной из желез немедленно вызывает «цепную реакцию» вовлечения в компенсаторные изменения всех других. Поэтому *каждая железа внутренней секреции функционирует не изолированно, а выступает как звено, включенное в систему эндокринного управления, которая действует как единое целое*. Взаимоотношения звеньев такой единой системы эндокринного управления во многом еще остаются недостаточно изученными, но уже сейчас эти связи оказываются настолько сложными, что некоторые исследователи считают невозможным анализировать их иначе, чем с помощью электронных вычислительных машин.

Ввиду чрезвычайной сложности взаимного влияния многочисленных звеньев разветвленной системы эндокринной регуляции и трудности их полного описания предпринимаются попытки обобщенного представления этих взаимосвязей, как типовых контуров управления с обратными связями (см. схему). Каждый контур рассматривается, как состоящий из элементарных блоков — эндокринона и нейроэндокринона, которые уже упоминались выше.

Нейрогландотропный контур образуется пусковым нервным механизмом стимуляции выделения тропных гормонов, активирующих деятельность ряда желез, гормоны которых действуют на эффекторные органы; в качестве примера показана схема одного из компонентов эмоциональной реакции. Возбуждение соответствующих гипоталамических центров ведет к инкреторной деятельности железистых клеток передней доли гипофиза. Выделенный ими аденокортикотропный гормон активирует кору надпочечников, клетки которой усиливают выработку своего специфического гормона — кортизона, действующего на эффекторные органы. На схеме не показаны одновременно выделяющиеся гипофизом другие тропные гормоны — тиреотропный и гонадотропные. Этот контур состо-

ит из следующих блоков: нейроэндокринона и, по крайней мере, трех эндокринов с обратными связями между ними. Последние образуются как химическими сигналами адренокортикотропного гормона и кортизона (a_2), так и нервной импульсацией по афферентным путям от рабочего органа (a_3).

В случае, когда железы внутренней секреции активируются непосредственно нервными сигналами без посредника в виде тропных

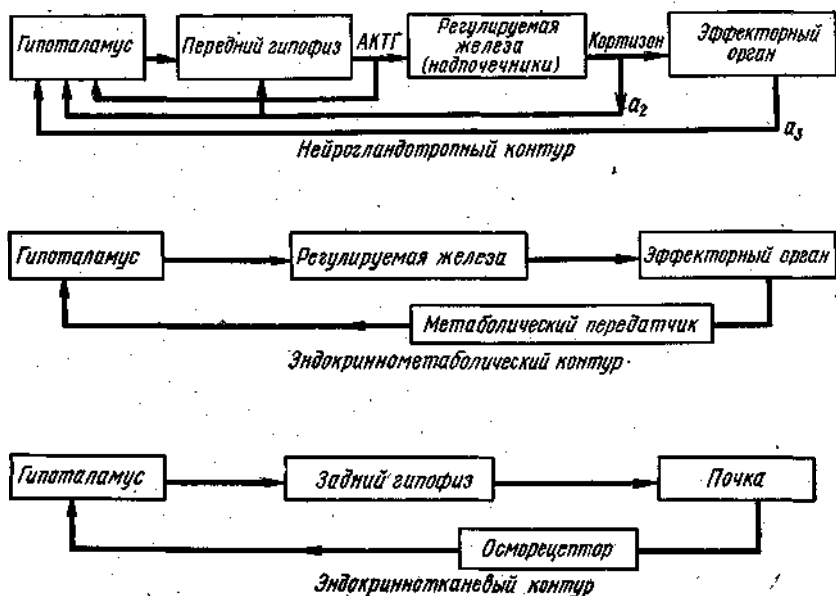


Схема основных контуров регулирования в эндокринной системе (по Milcu, 1968)

гормонов, регуляция может быть представлена в виде *эндокринно-метаболического контура*. Примером могут служить поджелудочная и околощитовидные железы, на деятельность которых по обратной связи влияют сами регулируемые метаболиты: кальций — околощитовидные железы и сахар — на островки Лангерганса.

Информация о результатах нейроэндокринного управления может поступать с периферии не только в виде химических сигналов, но и в форме импульсации по афферентным нервам от тканевых рецепторов. В таком случае образуется *эндокринно-тканевой контур* регуляции. На схеме показан гипоталамо-гипофизарный аппарат управления водно-солевым обменом. Изменения объема воды и концентрации в ней солей сигнализируются осморцепторами тканей в гипоталамические центры, которые приводят в действие инкреторные клетки задней доли гипофиза и выделяемые ими гормоны антидиуретический, вазопрессин и оксито-

цин, действуя на почки и другие органы, восстанавливают нарушенное равновесие.

Контуры гуморального управления включают в себя, как правило, сложную систему отрицательных и положительных обратных связей. Например, различают «длинные», «короткие» и «ультракороткие» эндокринные обратные связи, регулирующие выработку гипофизарных гонадотропинов (Martini, 1973).

«Длинные» обратные связи от желез — мишеней тропинов: отрицательные (эффекты кортикостероидов, эстрогена, прогестерона и тестостерона) и положительные (эффекты эстрогена и прогестерона); «короткие» обратные связи от переднего гипофиза: отрицательные (эффекты адренокортикотропного, лютеинизирующего и фолликулостимулирующего гормонов) и положительные (эффекты тиреотропного гормона); «ультракороткие» от релизинг — факторов, прямо влияющих на скорость образования гормона с отрицательной обратной связью (релизинг — фактор фолликулостимулирующего гормона).

Многоконтурное регулирование на примере гипофиза

О сложности взаимодействия многочисленных контуров эндокринной системы управления можно судить по тому, какие отношения были выявлены между тропной функцией гипофиза и функциями регулируемых им желез — мишеней действий тропинов. Так, удаление гонад и уменьшение концентрации половых гормонов в крови вызывает усиление выработки гонадотропных гормонов в гипофизе. Следовательно, половые гормоны тормозят образование тропных гормонов гипофиза, усиливающих деятельность половых желез.

При экспериментальном анализе путей влияния половых гормонов на гипофиз оказалось, что они осуществляются двояким образом — гуморальным механизмом через кровь и нервным механизмом через гипоталамус. Далее оказалось, что в гипоталамусе имеются нервные элементы, чувствительные и к тропным гормонам гипофиза, через которые действует «короткая» обратная связь саморегуляции их образования. Наконец, было установлено, что метаболиты органов и тканей, связанных с половым циклом, оказывают определенное влияние на работу половых желез и все уровни нейроэндокринного управления ими. О силе этого влияния говорит практическое использование гонадотропинов негипофизарного происхождения, например, выделяющихся с мочей при беременности. Если ко всему этому представить такое же количество комбинаций взаимного влияния, которое может возникнуть во множественных контурах регуляции тропных и основных гормонов при взаимодействии системы гонад, надпочечников и щитовидной железы, объединенных гипоталамо-гипофизарным управлением, то станет понятной чрезвычайная сложность складывающихся при этом отношений.

В очень упрощенном виде схема основных контуров системы гипоталамо-гипофизарной регуляции изображена на рис. 48. Первые звенья регуляторной системы локализованы в гипоталамических ядрах. Здесь конвергируют многочисленные потоки информации, поступающей из внешнего мира и внутренних органов. На схеме показана также роль «нагрузки» на эффекторные системы. Именно здесь складывается центральная координация приспособительных изменений вегетативных функций организма, осуществляемая главным образом симпатическими нервами, которые

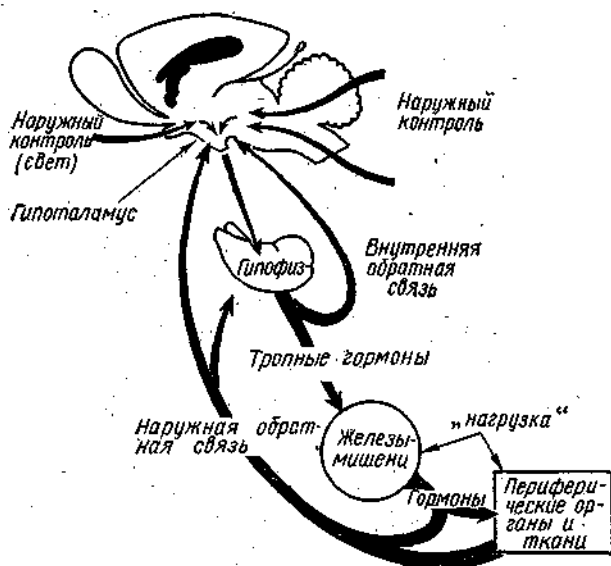


Рис. 48. Общая схема основных контуров гипоталамо-гипофизарной системы эндокринной регуляции (по И. А. Эскину, 1968)

Л. А. Орбели (1938) объединил в понятие адапционно-трофической деятельности. Здесь же наступают начальные этапы сдвига нейроэндокринного баланса, которые приводят к комплексу симптомов реакций стресса, тренировки и активации.

Взаимоотношение нервных и гуморальных звеньев в системах эндокринного регулирования может быть очень разным в зависимости от объекта управления и его значения в жизни организма. Так, медленное морфогенетическое действие гипофизарного гормона роста непрерывно осуществляется на протяжении многих лет без заметных вмешательств внешних факторов. Напротив, быстрая адапционно-трофическая мобилизация кровообращения, обмена, моторики и сенсорных функций осуществляется симпатoadреналовой системой по срочным нервным сигналам. Чрезвычайно ярко такая срочная перестройка системы эндокринной регуляции проявляется при смене эмоциональных состояний.

Соотношение нервных и гуморальных контуров управления

Одной из закономерностей соотношения нервных и гуморальных звеньев в механизме управления функциями организма является *преобладание роли нервных, если управляемая функция больше связана с раздражителями внешней для организма среды, и возрастание роли гуморальных по мере ослабления этих связей*. Очень наглядно такая зависимость проявляется на примере регуляции функции пищеварения.

ТАБЛИЦА 3

**Сравнительное участие нервного и гуморального факторов
в управлении деятельностью желез
в разных отделах пищеварительного тракта**

Пищеварительные железы	Факторы влияния							
	рефлекторные		гуморальные					
Слюнные железы	+	+	+	+	—			
Железы желудка	+	+	+		+	+		
Поджелудочная железа	+	+			+	+	+	+
Кишечные железы	+				+	+	+	

Как видно из данных табл. 3, значение рефлекторного механизма оказывается тем меньше, чем глубже находятся железы в пищеварительном тракте. Это и понятно, так как при этом уменьшается необходимость быстрого приспособления к воздействиям, исходящим из окружающей среды. Так, слюнные железы первые встречают поступающую извне в пищеварительный тракт пищу и должны немедленно в зависимости от количества и качества, сухости, твердости, органического состава и т. д. организовать ту или иную адекватную секреторную реакцию. По мере обработки в желудке и кишечнике пищевая масса гомогенизируется, требования к выработке пищеварительных соков для ее дальнейшего переваривания становятся все более однообразными и менее срочными. Поэтому роль рефлекторного механизма управления постепенно уменьшается и основным регулятором становится медленно, но длительно работающий гуморальный механизм. Тот факт, что денервация кишечной петли приводит к резкому возрастанию секреции желез, показывает, что нервное влияние, не вызывая деятельности управляемого органа, может состоять в подавлении гуморальных влияний на него.

Нейрогуморальная система регуляции процессов желудочного и кишечного пищеварения наглядно демонстрирует также некоторые принципы организации многозвеньевых комплексов управления, использующих нервные и химические сигналы (см. схему). Обонятельные, зрительные, вкусовые и другие рефлексы вызывают отделение «запального» желудочного сока. За счет сока начи-

Своеобразную форму приобретают отношения нервных и химических факторов в процессах регулирования функций организма при взаимодействии медиаторов с физиологически активными веществами эндогенного и экзогенного происхождения. Здесь складываются множественные нейрогуморальные контуры регулирования, образующие очень гибкую иерархическую систему управления, которая может обеспечить тонкие приспособительные реакции. Особое значение такие регуляторные механизмы приобретают при осуществлении целесообразного поведения в чрезвычайных условиях. Исследование этих механизмов с помощью фармакологических средств позволяет выявить некоторые особенности их организации и свойств (Н. И. Каркищенко, 1975). Так, широкое распространение холинэргических нейронов во всех областях мозга придает ацетилхолину роль пускового медиатора в случаях, требующих экстренной активации мозга, например, при агрессивно-оборонительных реакциях. Однако если пассивные реакции, связанные с эмоциями страха, холинэргичны, то начальные компоненты реакции ярости оказываются адренэргичными. Нейрохимическая специализация синаптического аппарата определяет и регуляторную роль эндогенных физиологически активных веществ. С этой точки зрения можно проследить последовательные звенья сложного механизма действия психотропных средств, в основном, как модуляторов медиаторных процессов, осуществляемых эндогенными моноаминами.

Эндокринная регуляция развития и деятельности нервной системы

Тесная связь гуморальных и нервных механизмов особенно наглядно проявляется при формировании последних в виде *гормональной регуляции процессов синтеза важнейших биохимических и структурных компонентов нервной ткани*. Например, обмен рибонуклеиновых соединений, имеющих большое значение для функциональной деятельности нейрона, находится под контролем таких гормонов, как тироксин, кортикостероиды. Фармакологическое подавление продукции тироксина в разном возрасте у крыс нарушало миелинизацию и обмен липидов мозга; нарушения затрагивали все исследованные звенья липидного обмена (табл. 4).

Общезвестно *регулирующее влияние желез внутренней секреции на нервные механизмы врожденных и приобретенных видов поведения*. Яркие примеры дает сезонное половое поведение животных и практика кастрации, когда агрессивный бык превращается в смиренного вола. Известно также значение эндокринных факторов для нормального течения процессов высшей нервной деятельности. За последнее время получены факты, раскрывающие некоторые механизмы действия гормональных регуляторов на деятельность нервных процессов. Особенно детально исследованы в этом отношении структуры ствола мозга, в частности лимбические и гипоталамические, в которых изучались изменения реакций отдельных

Влияние подавления функций щитовидной железы на массу мозга (г) и содержание в нем липидов (мг/г массы мозга) у крыс (по Tsujimura, Karigama, Hatotani, 1973)

Возраст	Подопытные животные	Масса мозга	Всего липидов	В том числе			
				фосфолипиды	холестерин	глицолипиды	сфингомиелин
10 дней	Контроль Гипотиреодные	1,17	19,96	14,51	4,17	0,50	0,24
		1,10	15,34	10,46	3,04	0,32	0,19
60 дней	Контроль Гипотиреодные	1,75	63,46	39,52	15,79	5,76	1,12
		1,54	45,69	31,81	9,92	4,29	0,87

нейронов под влиянием ряда гормонов (Terasawa, Sawjer, 1970; Kawakami, Kubo, 1971). В опытах на нейроэндокринных клетках виноградной улитки были выяснены рецептивные свойства возбудимой мембраны в условиях локальной ионофоретической аппликации различных нейроэндокринных передатчиков (Schadé, van Wilgenburg, 1973).

Исследования взаимосвязи гормональных и нервных регуляций функционального состояния тканей — мишеней показали, что периферические эндокринные системы оказывают по обратным связям корригирующее влияние как на центральную выработку тропных гормонов, так и на активность соответствующих нервных центров. Схема такого иерархического взаимодействия регуляторов разного уровня была построена на основании результатов изучения причин «гирсутизма», т. е. избыточной волосатости кожи у женщин. При этом оказалось, что андрогенные стероиды могут образовываться в коже и взаимодействовать по обратным связям с центральными эндокринными и нервными структурами.

Управление ростом и некоторые нарушения гуморальных регуляций

Гуморальным управлением особого рода является химическое взаимодействие тканей в процессе роста. Поразительный факт воспроизводства из одной-единственной оплодотворенной клетки всей сложности конструкции организма, в котором миллиарды клеток во всех деталях повторяют тончайшее строение множества органов, характерное для особей данного вида, представляет собой итог, можно сказать, ювелирной деятельности большого числа глобальных и локальных механизмов, очевидно, гуморальной природы. Современное учение об онтогенетическом формообразовании

исходит из понятия о специфическом химическом действии так называемых организаторов, которые индуцируют дифференцировку тканей в соответствующие органы. Хотя организаторы еще недостаточно изучены в химическом отношении, но исследования их свойств позволяют различать их действия по типу так называемой *ассимилятивной индукции, эвокации, или индивидуации*, а также оценивать чувствительность ткани к организатору в понятии компетенции (К. Уоддингтон, 1947).

Деятельность организаторов тесно связана с химической регуляцией, осуществляемой генетическим аппаратом клетки. Успехи биохимии позволили расшифровать код генетической информации, запись которой ведется определенной последовательностью нуклеотидов в цепочках дезоксирибонуклеиновой кислоты. Математический расчет показывает, что даже при наличии только четырех различных оснований нуклеотидов (аденин, цитозин, гуанин, тимин) таким четырехбуквенным алфавитом записывается весь план развития организма с его структурными и функциональными особенностями. Однако *внутриклеточный масштаб прямого действия генов выделяет их из категории механизмов гуморального управления в обычном его понимании.*

Вместе с тем за последнее время накапливаются факты, свидетельствующие о том, что генетический аппарат активно участвует и в управлении межклеточными отношениями. Очевидно, именно он формирует наследственно обусловленную «локализационную информацию», направляющую рост нервных клеток и их отростков так, что складываются нервные механизмы целесообразного действия (Р.Гейз, 1972). По-видимому, постоянное взаимодействие клеток посредством своих метаболитов, особенно макромолекул, способных нести значительный объем информации, дает основание полагать, что создание и поддержание структуры сложных многоклеточных систем может в значительной мере обеспечиваться такими взаимными влияниями, которые получили название — *кратерные связи* (Г. И. Косицкий, 1974).

Хотя системы гуморальной регуляции ввиду множественности химических сигналов и многоканальности линий связи обладают очень высокой надежностью, что проявляется в морфологической и функциональной стабильности организмов, но и в них могут происходить «сбои» и ошибки, анализ которых имеет важное практическое значение. Одним из таких случаев является проблема злокачественного роста тканей.

На примере соотношения деления клеток кожи в герментативном слое и их кератинизации в роговом разработана модель регуляции клеточного роста (см. схему). Так как образующийся при кератинизации клеток активный агент — хелон тормозит митозы в основном слое кожи, то он рассматривается как гуморальный канал отрицательной обратной связи.

Изучение поведения модели регуляции клеточного роста в разных ситуациях с помощью электронной вычислительной машины привело к заключению, что при определенной степени снижения

**Блок-схема модели контроля размножения
и дифференцировки клеток кожи**
(по Bjernes, Iverson, 1968)



чувствительности делящихся клеток к хелону должно наступить их безудержное размножение. Это снижение может произойти в результате травматизации, которая, как известно, часто предшествует возникновению рака кожи. Такой биок cyberнетический подход может с новой стороны осветить важнейшие вопросы происхождения и механизма развития злокачественных новообразований.

Другим практически важным случаем нарушения гуморальных регуляций является возможная избыточность действия регулирующего агента. Например, гормон альдостерон способствует задержанию почками натрия, когда он теряется при уменьшении объема циркулирующей крови. Однако если объем циркулирующей крови уменьшился в результате сердечной слабости, без потери организмом натрия, то усиленная выработка альдостерона приводит к избыточной задержке натрия, который выходит в тканевую жидкость и вызывает явление отека. Так как кровообращение этим еще более затрудняется и объем циркулирующей крови продолжает уменьшаться, то выработка альдостерона возрастает еще больше и возникший «порочный круг» ведет ко всем более тяжелым расстройствам.

Нервные механизмы передачи информации

В отличие от гуморальных механизмов генерализованного, но медленного действия, нервные механизмы управления передают быстро и точно по назначению необходимую для управления ин-

формацию. Эволюция нервных механизмов в значительной мере определялась совершенствованием способов передачи информации. Наиболее изученный вид информационных сигналов в форме нервных импульсов является одним из сравнительно простых способов передачи сообщений. Более сложные способы представления событий, особенно внешнего мира, по-видимому, связаны с возникновением специфических картин пространственно-временного распределения активности множества нервных элементов. Однако в настоящее время еще нет ясности в том, какие параметры нервных процессов и как используются в качестве кода на разных этапах и уровнях рефлекторной деятельности.

Нервные процессы как информационные сигналы

Передача информации в нервной системе происходит путем многократного преобразования сигналов от раздражения рецепторов и импульсации отдельных нейронов до дифференцированной активации синаптических полей и интегральных процессов формирования мозаик центрального возбуждения и торможения. Можно выделить четыре основных типа выполняемых при этом операций (Pegkel, Bullock, 1968): 1) референт — то, что кодируется нервным процессом; 2) трансформация — изоморфное преобразование информации из одного кода в другой; 3) передача сигналов по каналам связи разной сложности; 4) интерпретация — декодирование и реализация полученной информации. Рассмотрены также возможные способы использования различных нервных процессов в качестве информационных сигналов с учетом, кроме обычного дискретного импульсного способа кодирования сообщений, также непрерывных безимпульсных сигналов и мультиклеточных ансамблевых форм представления информации. Следующие параметры нервных процессов могут быть использованы в качестве кодовых элементов:

I. Безимпульсные явления:

A. Внутриклеточные факторы:

1. Рецепторный потенциал (его амплитуда). 2. Синаптический потенциал (его амплитуда). 3. Изменения в синаптической проводимости (амплитудные характеристики потенциала). 4. Изменения в синаптической проводимости (пространственное распределение). 5. Мембранный потенциал (пространственное и временное распределение). 6. Градуальный потенциал аксонных терминалей.

Б. Межклеточные факторы:

1. Освобождение медиатора. 2. Освобождение ионов калия. 3. Нейросекреция. 4. Электротоническое взаимодействие через внеклеточное пространство.

II. Импульсы в одиночных нейронах.

A. Представление информации идентичностью активных волокон:

Представление информации номером канала.

B. Коды, основанные на временных параметрах импульсов:

1. Наличие сигнала: а) разряд, б) фазовые изменения по отношению к стимулу. 2. Коды интервальных статистик: а) частота (взвешенное среднее значение), б) частота (мгновенное значение), в) частота (превышение над уровнем фона), г) частота (скорость изменения), д) частота разряда или отсутствие разряда в данном интервале, е) коэффициент вариации, ж) форма интервальной гистограммы. 3. Временной узор импульсов. 4. Число импульсов или длительность пачки. 5. Изменение скорости движения возбуждения в аксоне.

В. Коды, основанные на других свойствах активности:

1. Амплитудные изменения в аксоне; 2. Пространственная последовательность сигналов.

III. Ансамблевая активность.

А. Представление информации пространственным множеством элементов. Топографическое распределение активных волокон.

Б. Коды, основанные на пространственных отношениях между различными каналами:

1. Распределение латентных периодов. 2. Распределение фазовых отношений. 3. Вероятность разряда после стимула. 4. Форма гистограммы.

В. Представление информации сложной формой многоклеточной активности:

1. Форма вызванного потенциала. 2. Медленные изменения в ЭЭГ.

Однако из такого обширного перечня возможных средств кодирования информации в нервной системе только импульсные сигналы имеют разработанный математический аппарат количественных оценок ввиду их аналогии с техническими средствами связи. Вместе с тем есть основания полагать, что наиболее ответственные и специфичные для центральной нервной деятельности информационные процессы происходят на основе пространственно-позиционного кодирования путем распределения активности множества нейронов в сложных узорах ансамблевых мозаик (А. Б. Коган, О. Г. Чораян, 1972).

Срочные акты управления в организме осуществляются при помощи сигналов, быстро передаваемых во все его части нервными импульсами. *Нервные импульсы являются стандартными стабилизированными сигналами, из комбинации которых складывается разное содержание передаваемой информации.* Поэтому механизм их возникновения и распространения заслуживает специального рассмотрения в свете понятий биокibernетики. Постоянство параметров нервного импульса поддерживается системой его физико-химической автостабилизации. Являясь функциональным элементом акта управления, нервный импульс сам представляет собой интересный пример очень тонкой и точной саморегуляции.

Эволюция скорости нервного импульса

Предшественником нервного импульса была распространяющаяся по недифференцированной протоплазме медленная волна возбуждения, которой примитивный организм отвечал на раздражение. В борьбе за существование быстрота реакций становится одним из решающих факторов. Этим обуславливается эволюционное нарастание скорости проведения волны возбуждения — от сантиметров в секунду у кишечнополостных до более чем сотня метров в секунду у теплокровных.

Ускорение волны возбуждения достигалось главным образом за счет того, что ее движение, осуществляющееся ранее в виде распространения активного состояния всей массы протоплазмы, становится функцией специализированных, наиболее подвижных структур. Особое значение в качестве таких лабильных передаточных структур приобретают поляризованные мембраны. Их локальная активация малыми силами, вызывающая небольшие из-

менения проницаемости, ведет к быстрым сдвигам ионов, которые своими электрическими потенциалами могут активизировать соседние участки мембраны и обуславливать лавинообразное движение зоны возбуждения. Такой электрохимический подвижный механизм передачи информации все более эмансипируется от сравнительно медленных основных метаболических процессов нейроплазмы, за которыми, однако, остается роль его профического обеспечения. Чрезвычайного развития и высокого совершенства достигает этот механизм в аксонах нервных клеток, быстро проводящих импульсы возбуждения на расстояния, колоссальные по сравнению с размерами самих клеток.

Формализация и моделирование нервного импульса

Полупроницаемая клеточная мембрана состоит из двойного слоя липидных молекул, которые обращены неполярными группами друг к другу, а наружными полярными группами связаны со слоями белковых молекул. Электрическое сопротивление мембраны нервного волокна, измеренное на аксоне кальмара, имеет величину около 1000 Ом/см². Разность потенциалов наружной и внутренней поверхности мембраны вычисляется по формуле Нерста:

$$V_K = \frac{RT}{F} \ln \frac{K_n}{K_v},$$

где V_K — равновесный потенциал для ионов калия, R — газовая постоянная, T — абсолютная температура, F — число Фарадея, K_n — концентрация калия снаружи волокна, K_v — концентрация калия в аксоплазме. Полученная таким способом величина мембранного потенциала покоя — 75 мВ вполне удовлетворительно совпадает с фактической его величиной, измеренной в эксперименте.

Указанные выше характеристики нервного волокна являются исходными для понимания закономерностей и моделирования физико-химических процессов распространения активности по его возбудимой мембране. С мембранной теорией проведения нервного импульса можно детально ознакомиться по монографиям Ходжкина (1966) и Б. Ходорова (1969).

Согласно мембранной теории *нервный импульс проводится как волна перезарядки мембраны, связанная с фазными колебаниями ее проницаемости относительно ионов калия и натрия*. Электрохимические процессы, циклически возникающие на мембране нервного волокна при проведении импульса, можно представить в виде модели, показанной на рис. 49. Возбуждение какого-либо пункта волокна (A) резко увеличивает проницаемость этого участка мембраны, и она начинает пропускать внутрь ионы натрия. Заряд внутренней поверхности мембраны растет и вначале уравнивается наружный, а затем превышает его. Локальная деполяризация

мембраны сменяется ее поляризацией обратного знака. В результате здесь образуется разность потенциалов, которая имеет полярность, противоположную полярности окружающих участков волокна, находящихся в покое (*B*). Возникающий при этом ток ведет к новой локальной деполяризации и возникновению условий для такой же активизации следующих и следующих участков мембраны на всем протяжении нервного волокна.

При ничтожной энергетической «стоимости» первого импульса каждый из них связан с колоссальной перестройкой ионных потоков. Некоторое представление о происходящей при этом их грандиозной реорганизации дает показатель возрастания энтропий распределения ионов Na^+ и K^+ в миллионы бит информации при расчете на 1 см^2 нервного волокна.

Механизм генерации тока действия приобретает свойства саморегуляции благодаря системе отрицательных обратных связей между поляризацией мембраны и изменениями ее избирательной проницаемости. Так, вызванный проникновением ионов натрия через активированный участок мембраны ток возбуждения, деполяризуя соседние участки и восстанавливая поляризацию исходного, обуславливает быструю смену высокой проницаемости к ионам натрия повышением проницаемости к ионам калия.

Исходя из накопленных сведений о природе и динамике проницаемости мембран и движении ионных потоков предложена обобщенная формула для вычисления значений тока действия нервного импульса (Hodgkin, Huxley, 1952).

$$i = c \frac{dV}{dt} + (V - V_K) g_K n^4 + (V - V_{\text{Na}}) g_{\text{Na}} m^3 h + (V - V_y) g_y,$$

где c — емкость мембраны на единицу площади, V — мембранный потенциал, V_K — калиевый компонент, V_{Na} — натриевый компонент, V_y — компонент других ионов, g_K — максимальная калиевая

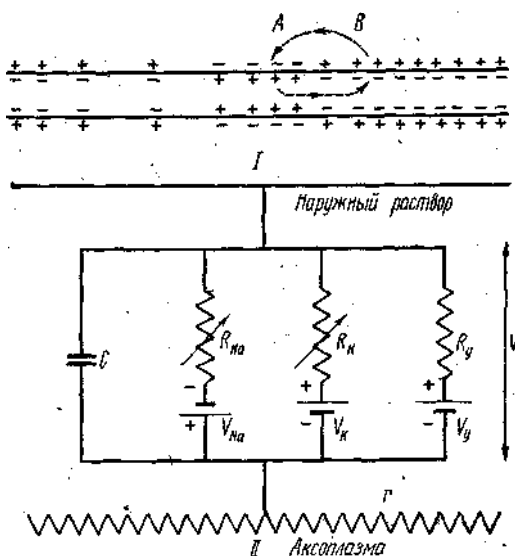


Рис. 49. Изменение поляризации мембраны нервного волокна при распространении импульса возбуждения (*I*) и эквивалентная электрохимическая схема элемента возбудимой мембраны нервного волокна (*II*): C — емкость мембраны, V — потенциалы и R — сопротивления, меняющихся при возбуждении ионных потоков Na , K и не меняющихся при возбуждении (y)

проводимость, g_{Na} — максимальная натриевая проводимость, g_{Ca} — проводимость других ионов, n — вероятность того, что из четырех заряженных частиц, необходимых для перехода через мембрану ионов калия, одна уже находится на месте (определяется по константам скорости их движения, зависящим от концентрации и мембранного потенциала), m — вероятность того, что из трех заряженных частиц, необходимых для перехода через мембрану ионов натрия, одна находится на месте, h — вероятность наличия на месте кальциевой частицы, блокирующей прохождение ионов натрия.

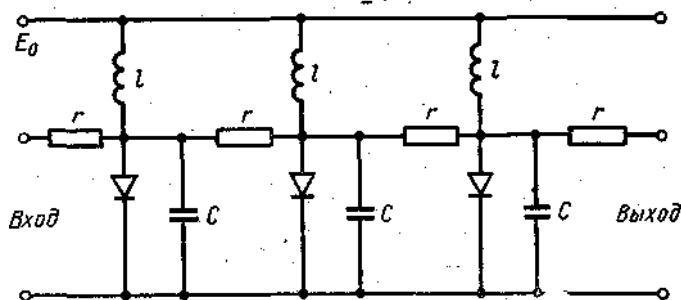


Рис. 50. Принципиальная схема нейристорной модели нервного волокна (по Nagumo а. о., 1962):

E_0 — мембранный потенциал, r — сопротивление связи с соседним участком мембраны, C — емкость и l — индуктивность мембраны

На основе этого уравнения с учетом условий ветвления токов в объемном проводнике можно рассчитать форму и скорость распространения потенциала возбуждения. Такой расчет, выполненный для нервного волокна кальмара, дал картину протекания потенциала действия, очень сходную с зарегистрированной в эксперименте. Использование вычислительных машин значительно расширило возможности подобных расчетов.

Для изучения функциональной зависимости свойств нервного импульса от параметров аксона широко используются его эквивалентные электрические модели. Так, схема, показанная на рис. 49, II, позволяет исследовать взаимосвязь генерируемых потенциалов с ионными потоками и физическими свойствами возбудимой мембраны волокна. Если моделировать механизм, создающий односторонность ионных потоков, через мембрану в виде детектирующих элементов, то такая модель, получившая название *нейристор*, хорошо воспроизводит закономерности проведения волны возбуждения.

Принципиальная схема нейристорной модели аксона представлена на рис. 50. Теоретический анализ динамики ее компонентов в системе аналитических уравнений показывает, что, с одной стороны, наличие асимптотического уровня амплитуды пороговых токов, возникающих в локальных источниках потенциалов, а с другой стороны, подавление подпороговых токов обуславливает свой-

ства бездекрементного распространения импульса с постоянной скоростью и последующим рефракторным периодом. Нейристорные элементы находят практическое применение в конструкциях некоторых информационно-управляющих систем.

Сальтаторное проведение и фактор безопасности

Все изложенные выше соображения и расчеты относятся к проведению нервного импульса по «голому» волокну, которое происходит непрерывно на всем его протяжении. Однако в очень длинных аксонах клеток нервной системы позвоночных животных возникает приспособление к ускорению проведения импульсов, которое делает этот процесс прерывистым, состоящим из взаимодействия участков волокна, находящихся на расстоянии друг от друга. Морфологической основой этого механизма является прерывистая электрическая изоляция малых (1—2 мм) отрезков нервного волокна своеобразными миелиновыми футлярами. Как известно, только в перерывах изоляции — перехватах Ранвье — ток действия может выйти и осуществить свое раздражающее действие в следующем перехвате. Таким образом, возбуждение как бы перескакивает по волокну от перехвата к перехвату каждый раз на расстояние около 1—2 мм, минуя все промежуточные точки волокна.

Механизм скачкообразного, или сальтаторного (от saltus — прыжок), распространения возбуждения (И. Тасаки, 1953) объясняет резкое возрастание скорости проведения импульсов в миелинизированных волокнах.

Оптимизация параметров механизма скачкообразного проведения импульсов происходила в эволюции нервной системы, по-видимому, на основе их саморегуляции через антагонистические влияния на скорость проведения факторов увеличения диаметра нервного волокна и связанного с этим изменения толщины миелиновой оболочки. Увеличение диаметра волокна, уменьшая сопротивление аксоплазмы, повышает скорость проведения импульсов, но сопутствующее ему относительное истончение миелиновой оболочки и в результате возрастание его электрической емкости действует противоположным образом. Оптимальные отношения этих характеристик теоретически определяются из свойств кабельного проведения величиной, аналогичной коэффициенту диффузии. Проведенные расчеты показали, что скорость проведения должна быть наиболее высокой при отношении внутреннего диаметра миелиновой оболочки к наружному 0,6, а с поправкой на емкость перехватов Ранвье — 0,7. Действительно, именно такие оптимальные отношения и наблюдаются в миелинизированных А-волокнах млекопитающих.

Одним из факторов регуляции скорости проведения нервных импульсов является отношение тока, создаваемого возбужденным участком нервного волокна, к порогу раздражения находящегося перед ним невозбужденного участка, называемое фактором безопасности.

Посредством этого механизма может осуществляться избирательное регулирование проведения импульсов в нервных сетях, вплоть до блокирования одних путей и облегчения передачи по другим путям, что имеет особое значение в центральной нервной деятельности. Такие условия складываются, например, в дендритных разветвлениях нервных клеток, где высокое сопротивление тонких веточек обуславливает иной фактор безопасности их синаптического возбуждения, чем возбуждения толстых ветвей, а возникающие импульсы могут проходить в клетку или задерживаться в зависимости от геометрии дендритного дерева, резко снижающего фактор безопасности на разветвлениях. Отсюда делается важный вывод о том, что нервная клетка может работать не как простой сумматор, а с помощью соответствующей организации дендритного аппарата и распределения на нем синаптических входов в состоянии реализовывать сложные логические функции.

Кодирование информации в нервных импульсах

Задача расшифровки импульсного кода передачи информации по нервным путям усложняется тем, что физиологически значимые сообщения, например, от сетчатки глаза в мозг и команды, например, от двигательных центров к мышцам передаются с использованием пространственного распределения потоков импульсов, по множеству параллельных путей с опережением или отставанием, облегчением или блокированием на переключательных станциях и на входах управляемой системы. Все это чрезвычайно затрудняет «перевод» с языка нервных импульсов на понятия актов нервной деятельности.

Проблемы нервного кодирования детально рассмотрены в обзоре D. Perkel, T. Bullock (1968), монографиях Дж. Сомьена (1975), О. Г. Чораяна (1975).

Некоторые сведения были получены в отношении способов кодирования интенсивности воздействия. Так, на примере тактильных, зрительных и других рецепторов было показано, что *сила афферентного раздражения кодируется преимущественно частотой импульсного разряда* (Э. Эдриан, 1935). С другой стороны, *команды мышцам сокращаться с разной силой кодируются главным образом путем синхронного включения новых импульсных потоков по параллельным двигательным волокнам*.

Ведутся энергичные поиски того, как кодируется информация в потоках импульсов центральных нервных клеток. Так как импульсная передача информации в нервных центрах происходит на фоне непрерывных разрядов нейронов и имеет весьма переменный характер, то здесь используются методы статистического анализа. Наиболее простыми применяемыми показателями является *средняя частота следования импульсов или средняя величина длительности межимпульсных интервалов*. Однако эти показатели вряд ли несут достаточно существенную и тонкую физиологическую ин-

формацию, потому что даже реакции специфической деятельности первичных клеток, например в зрительной системе, нередко состоят лишь в изменении порядка следования импульсов при неизменной их средней частоте. Вместе с тем показатель средней частоты хорошо выражает функциональное состояние центральных нейронов и его изменения под влиянием разных воздействий (наркоз, фармакологические средства, поляризация и т. д.).

Более информативными, чем средняя частота, могут быть показатели динамики временного распределения импульсов. Один из таких показателей заключается в оценке формы кривой распределения межимпульсных интервалов разной длительности и был применен для анализа ответов нейронов слуховой системы. Другую характеристику организации следования импульсов дает показатель аутокорреляционной функции, который выявляет скрытую периодичность их разрядов. Весьма многогранным показателем является постстимульная гистограмма, усредняющая ответы на повторные стимулы в виде распределения плотности импульсов на последовательных отрезках времени после нанесения стимула.

Предлагаются также многие другие статистические параметры импульсных потоков, которые, возможно, используются в кодировании. Теоретические расчеты показали, что наиболее экономичный код могут составить короткие пачки высокочастотных импульсов (В. Раштон, 1963) при использовании в качестве алфавита кода не наличие или отсутствие импульса, а вариации межимпульсных интервалов. Существенное информационное значение временного распределения импульсов в пачке наглядно демонстрирует подпороговое или пороговое действие на центральный нейрон пачки из трех импульсов в зависимости от близости среднего импульса к предыдущему или последующему. Однако вопрос о том, какие из этих показателей несут физиологически существенную информацию и как она в них кодируется, остается в значительной мере открытым.

Новый подход к информационному значению импульсных потоков при их взаимосвязанном протекании в центральных нервных структурах открывается при изучении активности нейронных популяций мозга человека, регистрируемых через вживленные фокальные электроды во время речевого контакта с испытуемым (Н. П. Бехтерева, 1971). Применение техники автоматического разделения и анализа импульсных потоков отдельных нейронов, а также выделения их комплексов, специфических для различных понятий, выражавшихся речью, позволяет подойти к проблеме нейрофизиологического кода психических процессов.

Так, на рис. 51 показано, как при предъявлении родственных слов в глубинных структурах мозга возникают сходные пространственно-временные распределения импульсной активности нейронов, а обобщающее слово вызывает воспроизведение аналогичной мозаики нейронной активности с достаточно высокой степенью достоверности.

В результате этих исследований были выделены следующие основные этапы кодирования и декодирования словесных сигналов в многоуровневом нейрофизиологическом механизме анализа речи: 1. Дифференцирование частотных характеристик импульсных разрядов нейронов слухового анализатора и распознавание акустического образа слова и его элементов (фонемы, слоги). 2. Вклю-

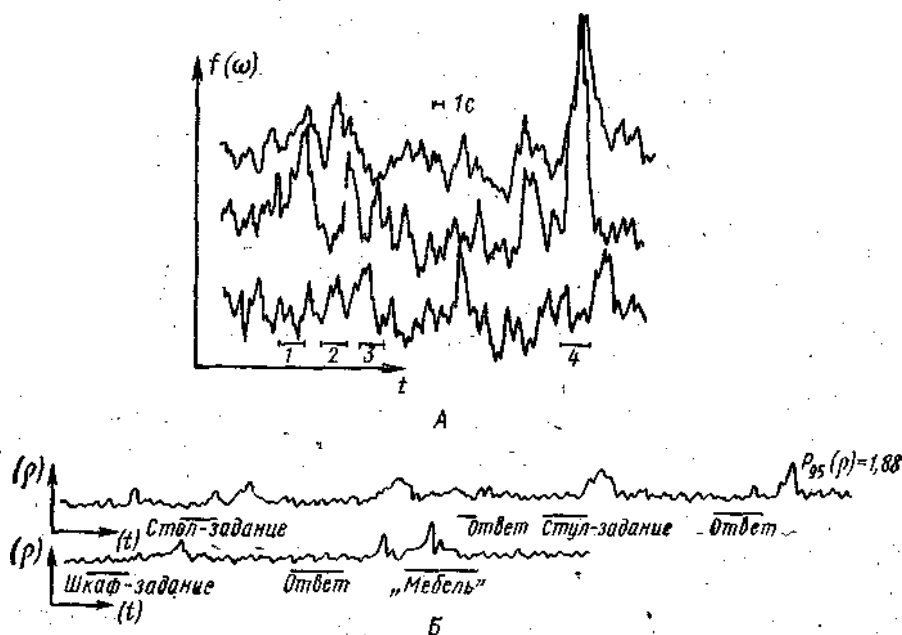


Рис. 51. Динамика микроструктурной организации нейронных популяций мозга человека при обобщении и его словесном выражении (по Н. П. Бехтеревой, П. В. Бундзену, 1975):

А — изменения функции текущей частоты трех нейронных популяций при предъявлении слов: «стол» (1), «стул» (2), «шкаф» (3) и ответе испытуемого «мебель» (4); Б — результаты селекции пространственно-временных характеристик организации нейронных ансамблей, специфичной для обобщающего слова «мебель»; по ось ординат — степень сходства текущей ансамблевой организации нейронов со специфической формой

чение в процесс анализа вторичных форм нервного кода, представляющего собой изображение словесного сигнала, подлежащего воспроизведению. 3. Формирование композиционного кода комплексов нейрональной активности, сохраняющих свою специфику как при восприятии, так и при воспроизведении слов, отражая связь процессов обработки информации и управления в центрах речи. 4. Семантико-синтаксический уровень определения смысла слов и его выражения в узорах микроструктур активности нейронных комплексов, формирование которых зависит от процессов логической обработки словесного сигнала и состояния ассоциативных связей.

Информационные характеристики потоков нервных импульсов

Если принять упрощенное, но широко распространённое представление, что нервные импульсы передают информацию двоичным кодом (наличие импульса — отсутствие импульса), то за данный отрезок времени количество передаваемой информации будет тем больше, чем выше частота импульсации.

Количественные характеристики информационных свойств импульсных потоков определяют по энтропийным показателям вероятности очередного события (приход нервного импульса), которые вычисляются по формулам К. Шеннона (1948), приведенным в главе «Некоторые основные понятия кибернетики». С учетом специфики механизмов нервной деятельности предлагались различные модификации классического энтропийного способа оценки передачи информации.

Применительно к условиям передачи сообщений потоками нервных импульсов за сообщение принимается класс межимпульсных интервалов на их гистограмме. При этом формула К. Шеннона для измерения количества информации используется следующим образом:

$$H = - \sum_{i=1}^n P_i \log_2 P_i \text{ бит},$$

где n — число классов межимпульсных интервалов в анализируемой гистограмме, P — вероятность появления i -го класса среди всех других.

Для некоторых специальных случаев оценки скорости передачи информации предлагались соответствующие формулы. Например, при экспоненциальном распределении межимпульсных интервалов, рассматривая нервное волокно как канал связи с шумом, Фербер (Färber, 1968) предложил вычислять поток информации по формуле

$$F = \frac{1}{I_i} \log_2 \left(1 + \frac{1}{\sqrt{\pi e}} \sqrt{\frac{I_i}{I_0}} \right) \text{ бит/с},$$

где I_i — период анализа импульсного потока, I_0 — минимальный межимпульсный интервал, π , e — константы.

Для оценки резервной возможности нервного проводника импульсов форсировать в случае необходимости процессы передачи информации его пропускная способность вычисляется на основании оценки плотности расположения импульсов в потоке (Барлоу, 1964) по формуле

$$C = -R \left[\frac{M}{R} \log_2 \frac{M}{R} + \left(1 - \frac{M}{R} \right) \log_2 \left(1 - \frac{M}{R} \right) \right] \text{ бит/с},$$

где R — число дискретных интервалов в секунду, M — среднее число импульсов в секунду.

При соблюдении условий экспоненциальности распределения межимпульсных интервалов пропускная способность нервного канала связи может быть определена по формуле

$$C = \frac{1}{\bar{I}} \log_2 \frac{\bar{I} - \bar{I}_0}{\sqrt{2 \frac{\pi}{e} \cdot \sigma}} \text{ бит/с,}$$

где \bar{I} — средний межимпульсный интервал, σ — стандартное отклонение (остальные обозначения см. предыдущую формулу).

Передаваемая по каналу связи информация далеко не всегда заполняет его и приближается к пропускной способности. Степень недониспользования информационной емкости канала характеризует его *избыточность*, которая вычисляется по формуле

$$D = 1 - \frac{H}{C}.$$

О надежности передачи информации импульсным кодом можно судить по вероятности того, что из n импульсов, поступивших на вход канала связи, m импульсов достигнет его выхода. Исходя из этого *надежность* канала связи составляет

$$P_{n, m} = 1 - \sum_{k=0}^{m-1} P_n.$$

Другим критерием надежности передачи информации импульсными потоками может служить величина, обратная возможности искажения сообщений:

$$S = -\log P_0 = \log \frac{1}{P_0},$$

где P_0 — вероятность ошибки, вычисляемая из совпадений и расхождений в заданные кванты времени импульсов, прошедших канал связи.

Информационный анализ динамики импульсных потоков в нервной системе позволяет глубже понять закономерности и свойства механизмов нервного управления и связи в организме (Perkel Bullock, 1968; А. Б. Коган, О. Г. Чораян, 1972; Л. Н. Серавин, 1973; О. Г. Чораян, 1975). В частности, было показано, что надежность передачи сообщений в афферентной системе обеспечивается избыточностью импульсных потоков. Найдено, что пропускная способность каналов связи по ходу рефлекторной передачи сигналов уменьшается, что, с одной стороны, обуславливает экономичность передачи информации, а с другой стороны, свидетельствует об особенностях этой передачи в ансамблевой организации экраных структур мозга.

Однако все перечисленные характеристики информационных процессов дают представление лишь о суммарном количестве сигналов, проходящих по нервным каналам связи, хотя совершенно

ясно, что среди них есть сигналы, более и менее важные для процессов управления. За последнее время наметились некоторые подходы к тому, чтобы характеризовать импульсные потоки также и ценностью передаваемой ими информации (А. В. Стулов, 1973; А. Б. Коган, О. Г. Чораян, 1975), которая вычисляется по формуле

$$a = n \cdot Q_c$$

где n — число классов символов; $Q_c = \sum_{i=1}^n P_i Q$, а $P_i Q$ — вероятность Q -символов в сообщении.

Аналогичные исследования на системном уровне являются одним из подходов к разработке теории семантической информации.

Механизмы памяти

Так как биокibernетическая система ведет борьбу с энтропией в условиях меняющейся среды, то существенным требованием становится и накопление резерва информации, которая в известном смысле представляет собой преобразованную неэнтропию. Поэтому в организме возникают и развиваются специальные механизмы сбора и хранения информации, позволяющей формировать новые виды приспособительного поведения. Деятельность этих механизмов называют памятью. Таким образом, в понятие памяти входит совокупность процессов фиксации, хранения и последующего считывания информации, получаемой организмом на протяжении его жизни.

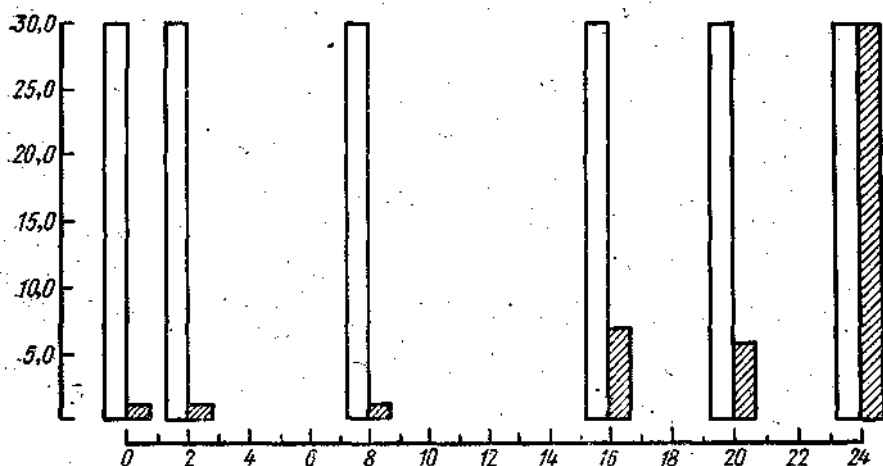
Использование ранее полученной информации в процессах целесообразного саморегулирования присуще любой биологической системе. Каждая клетка сохраняет какие-то следы испытанных воздействий и прошлой деятельности. Однако такая пассивная и диффузная «клеточная память» не имеет самостоятельного значения в поведении организма, а служит лишь источником сигналов, используемых специализированным органом переработки информации — нервной системой. В рамках последней и находится материальный субстрат памяти.

Разделение краткосрочной и долгосрочной памяти

Еще в конце прошлого века врачебные наблюдения выявили факты, свидетельствующие о наличии в нервной системе человека, по крайней мере, двух разных видов носителей памяти. Так, некоторые формы заболеваний мозга в результате алкоголизма приводят к невозможности запомнить события, происшедшие во время болезни, при полной сохранности в памяти всего того, что было раньше (С. С. Корсаков, 1890). Это могло означать, что болезнь вывела из строя аппарат запоминания информации, но оставляла intactным аппарат длительного ее хранения.

Возможность разделить процессы закрепления и хранения информации подтвердились в опытах на животных. Например, у крыс

вырабатывали условные рефлексы и спустя разное время после этого подвергали мозг сильнейшему раздражению, приводящему к судорожным припадкам. Если такое потрясение происходило менее чем через час после процедуры выработки условного рефлекса, то последний исчезал, но если проходило больше часа, то никакие судорожные припадки не могли его уничтожить. Отсюда можно было предположить, что образование временной связи условного рефлекса, представляющего собой одну из форм памяти, осуществляется механизмом, который повреждается судорожным припад-



Фиг. 52. Влияние эфирного наркоза на образование рефлекса избегания у мышей в зависимости от времени, прошедшего после однократного выхода на «токовую» платформу до наркотизации (по Abt a. o., 1961):

по оси абсцисс — время в минутах от сочетания выхода на платформу с ударом тока до наркотизации эфиром, по оси ординат — задержка выхода на платформу в секундах, белые столбики — без наркотизации, заштрихованные — после наркотизации в разные сроки

ком, а хранение образовавшейся временной связи осуществляется другим механизмом, на который судорожный припадок не действует. На этом основании считают, что *имеется два вида памяти — краткосрочная и долгосрочная, которые реализуются разными физико-химическими механизмами.*

Механизмы краткосрочной и долгосрочной памяти можно разделить при помощи разнообразных воздействий. Так, первый нарушается при сохранности второго действием гипоксических состояний, гипотермии, наркотических веществ, различных фармакологических средств (рис. 52). Избирательное нарушение механизма долговременной памяти при сохранении краткосрочной вызывается, например, воздействием проникающей радиации в раннем онтогенезе, введением актомицина-2703, циклогексимида и других фармакологических средств.

Неспецифическое действие факторов, применяемых для разделения двух видов памяти, затрудняет выяснение их физико-хими-

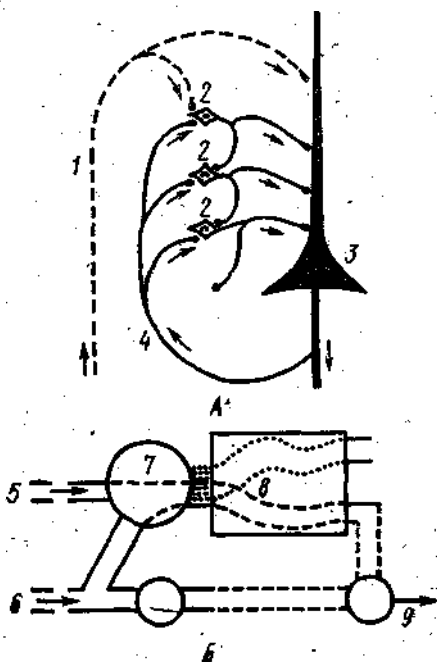
ческой природы. Вместе с тем оказалось, что многие воздействия на краткосрочную память влияли и на долгосрочную, в частности улучшение состояния первой способствовало укреплению второй, и наоборот. Например, временное угнетение корковых функций путем аппликации хлористого калия нарушало процессы реверберации возбуждения, которые считают ответственными за краткосрочную память, но приводило и к ухудшению долгосрочной памяти. Поэтому все полученные таким путем факты не исключают возможности того, что речь идет не о двух самостоятельных параллельно действующих механизмах, а о двух стадиях одного и того же медленно консолидирующегося процесса, начальные звенья которого более лабильны, чем конечные.

Возможный реверберационный механизм краткосрочной памяти

В настоящее время наиболее распространен взгляд, что краткосрочная, или как ее также называют, оперативная память, реализуется замкнутыми динамическими системами непрерывной циркуляции нервных импульсов по петлям обратной связи нейронных сетей (рис. 53). Такой взгляд был обоснован рядом морфологических и физио-

Рис. 53. Реверберационные самовозбуждающие цепи нейронов, по которым проходит непрерывная циркуляция импульсов (А) (по Lorento de No, 1934) и схема образования временной связи путем пластической перестройки синаптического аппарата, которая направляет сигналы в нейронных сетях по каналам, создающим иную конфигурацию центрального возбуждения и выход на другие эффекты (В) (по Eccles, 1953):

1 — афферентное волокно, приносящее импульсы к корковым нейронам, 2 — вставочные нейроны, 3 — пирамидная клетка проекционной зоны, 4 — возвратная коллатераль от аксона пирамидной клетки (стрелки показывают направление движения импульсов), 5 — афференты условного и 6 — безусловного раздражения, 7 — «центр конвергенции», 8 — нейронные сети центральных нервных структур, 9 — условная реакция



логических данных. Возбужденные нервные круги могут отражать внешние события, информация о которых кодируется по частотным, амплитудным, пространственным и другим параметрам круговых потоков нервных импульсов.

В пользу динамической реверберационной концепции краткосрочной памяти свидетельствует и то обстоятельство, что все опи-

саные выше избирательно нарушающие ее воздействия, как, например, электрошок или наркоз, имеют общее свойство прерывать циркуляцию импульсов по нервным кругам. Однако информационная емкость такого вида памяти должна быть весьма ограниченной, так как представление каждого отдельного события осуществляется некоторым множеством нервных клеток. Исходя из морфофизиологических особенностей межнейронного взаимодействия можно ожидать, что такие множества имеют значительные размеры и трудно рассчитывать на формирование и существование большого их числа одновременно. Не исключено, что с этим связаны конкурентные отношения одновременных восприятий и известные психологические феномены «узости внимания».

Однако долговременная память не может быть обеспечена как кратковременная память, непрерывной циркуляцией импульсов по замкнутым системам нейронов по трем обстоятельствам, каждое из которых исключает эту возможность. Во-первых, воздействия, заведомо прерывающие такую циркуляцию, как электрошок и наркоз, не действуют на долговременную память; во-вторых, число событий, хранящихся в памяти, далеко превышает число возможных ревербераторных групп нейронов мозга и, наконец, в-третьих, должно быть принято во внимание, что даже в естественных условиях повседневной жизни мозг испытывает разнообразные генерализованные состояния, изменяющие динамику всех нервных процессов, как, например, сон.

Возможные синаптические механизмы долгосрочной памяти

Так как долговременная память в отличие от кратковременной имеет характер в большей мере стационарного состояния, чем динамического процесса, то поиски ее субстрата направились на звенья нервного аппарата, стойкие изменения состояния которых могут влиять на переработку информации.

Таким основным звеном, где происходит управление сигналами, в частности их перекодирование в виде трансформации нервных импульсов, является прежде всего синаптический аппарат.

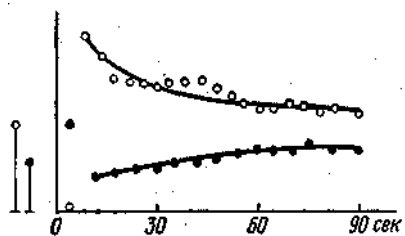
Дж. Экклс (1953, 1966) выдвинул представление об эффективности синаптических связей. В ряде работ с сотрудниками он показал, что при неиспользовании синапсов их способность к передаче возбуждения снижается. С другой стороны, усиленное их использование повышает эффективность синаптической передачи. Обращается внимание на то, что синаптическая щель имеет ничтожные размеры порядка 20 нм и соизмерима с макромолекулами образующих ее мембран. Поэтому мицеллярные и молекулярные процессы на мембранах могут существенно влиять на проведение нервных импульсов. «Открытие» даже одного синапса ввиду громадной разветвленности обратных связей создает многочисленные дополнительные потоки импульсов, способствующие протеканию

других синапсов, и в результате возрастает эффективность всей синаптической системы. Однако некоторые факты дают основания предполагать, что многократное использование синапса понижает его проходимость (Б. Берис, 1969).

Пройодимость синапсов для нервного импульса может изменяться в результате физико-химических процессов, обуславливающих стойкий сдвиг уровня поляризации мембран. Это относится как к пресинаптической, так и постсинаптической мембране. Прямое доказательство значения уровня поляризации для эффектив-

Рис. 54. Посттетанические изменения реакций мотонейронов спинного мозга на раздражение нормальных (белые кружки) и начинающих дегенерировать (черные кружки) волокон задних корешков (по П. Г. Костюку, 1960):

по оси ординат — величина реакции, по оси абсцисс — время после конца тетанизации; слева показаны величины реакций на одиночные раздражения до тетанизации



ности синапсов дали опыты с созданием в коре мозга при помощи постоянного тока доминантного очага (В. С. Русинов, 1953, 1972).

Другой возможный субклеточный механизм изменения проходимости синапса может состоять в перестройке аппарата синтеза и секреции медиаторов нервного возбуждения. Так, найдено, что при усиленном поступлении импульсов к синапсу стойко увеличивается количество везикул, содержащих медиаторное вещество, в то время как в бездействующих синапсах их размеры уменьшаются. Анализ влияния малых доз антихолинэстеразных веществ, холинолитиков и холиномиметиков на условные рефлексy позволил заключить, что памятный след реализуется в виде повышенной чувствительности постсинаптической мембраны к ацетилхолину. Установлена связь биохимических проявлений функциональной активности синапсомембран, в частности активности ферментов, регулирующих образование и разрушение медиаторов, с явлениями памяти (П. А. Коветиани, 1972).

Стойкое облегчение проведения через синапсы может быть связано с некоторыми изменениями общего обмена веществ в нейроплазме. В пользу такого представления говорят, в частности, результаты анализа природы, посттетанической потенциации (П. Г. Костюк, 1960). При этом оказалось, что раздражение пресинаптических волокон, отделенных от сомы клеток перерезкой заднего корешка спинного мозга, т. е. лишенных нормальной трофики, продолжает вызывать в течение до двух суток моносинаптические реакции, но синапсы полностью теряют способность к посттетанической потенциации (рис. 54).

Старые гипотезы о «прорастании» дополнительных синапсов по типу нейробиотаксиса (Sajal, 1911) получили новый смысл в свете

данных о связи функции с ростовыми процессами в нервной ткани. Особый интерес в этом отношении привлекают синаптические выросты корковых нейронов, так называемые шипики, меняющие свою форму в зависимости от функционального состояния. При образовании условных рефлексов в нейронах коры мозга происходит интенсификация структурно-функциональной активности синаптического аппарата, в частности массовое развитие мембранных комплексов шипиков, которые рассматриваются как возможный субстрат для записи энграмм памяти (А. А. Манина, 1972).

Эффективность или неэффективность синапсов может зависеть не только от их свойств, но и от того, достигают ли их импульсы по пресинаптическим волокнам. *Повышение «фактора безопасности»* последних за счет образования на их тонких веточках миелиновых оболочек в результате активности глиальных клеток также рассматривается как механизм установления новых центральных связей (А. И. Ройтбак, 1969).

На многих нейронах коры мозга можно видеть, как эфферентное волокно многократно контактирует с нервной клеткой, образуя последовательные ряды синапсов. Это послужило основанием для предположения, что информация, передаваемая различной последовательностью импульсов в пресинаптическом потоке, может кодироваться и фиксироваться *пространственным распределением постсинаптических очагов возбуждения* (Н. А. Аладжалова, 1966).

Разработана физическая модель памяти как *рисунка мозаики состояний хемо- и электрорецептивных элементов* сомато-дендритной мембраны нейрона (А. Н. Радченко, 1974).

Возможные метаболические механизмы долгосрочной памяти

Другим звеном нервного аппарата, состояние которого может оказывать стойкое влияние на течение информационных процессов, является сома нейрона. Даже если считать, что процессы генерации и проведения импульсов разыгрываются на мембранных структурах, то *трофическая регуляция состояния мембран* делает нейроплазму весьма вероятным источником стойкого изменения характера нервной деятельности.

Эту точку зрения развивает в конвергентной теории процессов памяти П. К. Анохин (1968), который пишет: «Истинное замыкание условнорефлекторной связи — это в конечном итоге всегда тонкий, протоплазматический процесс».

Существуют разные взгляды на возможные физико-химические механизмы фиксирования в нейроплазме поступающей информации и ее последующего считывания.

Высказывались предположения, что долгосрочная память реализуется трофическими процессами, затрагивающими *синтез медиаторов*, которые лишь после формирования везикул в соме транспортируются к месту своего использования для передачи возбуж-

дения в синапсах. Следы памяти связывали с *перераспределением ионных регуляторов уровня возбудимости*, в частности кальция, перенос которого сопровождается разрушением ацетилхолина холинэстеразой или аммония, который освобождается дезаминированием мембранных белков при возбуждении и активирует синтез белка на рибосомах. Причину стойких изменений характера деятельности нейронов усматривали в *перестройке ферментных систем*, например, координированных сдвигах уровня их активности, или *выработке специфических веществ* долгосрочных хранителей информации о различных событиях, вызывающих различные акты поведения.

Сравнительно более обоснованы и получили более широкое распространение взгляды на белок, как *вероятный материальный носитель следов памяти*. В пользу таких взглядов указывает особое положение макромолекул белков в системе метаболических обратных связей, поддерживающих неравновесное состояние биокрибернетической системы на заданном уровне саморегуляции. По поводу возможного механизма осуществления информационной роли белка высказывались разные мнения от аналогии с реакциями иммунитета (Szillard, 1964), до представления об изменении его химических свойств (И. С. Бериташвили, 1974). Однако динамический характер белкового субстрата, находящегося в процессе непрерывного самообновления, накладывает серьезные ограничения на его использование в качестве хранителя информации. Фактическую иллюстрацию этого дали опыты, показавшие влияние задержки синтеза белка на память. Так, если мышам после выработки условного рефлекса ввести пуромидин, подавляющий белковый синтез, то приобретенный навык быстро теряется. Вместе с тем введение пуромидина спустя неделю после выработки рефлекса уже не имело такого действия. Отсюда можно сделать заключение, что за это время белок передал полученную информацию другому, более стабильному субстрату.

Таким субстратом могут быть прежде всего рибонуклеиновые матрицы, по которым происходит воспроизведение белковых соединений с заданными свойствами. Эти и другие соображения обусловили очень большой интерес и внимание к изучению роли рибонуклеиновых соединений в явлениях памяти.

Гипотезы о роли рибонуклеиновых соединений в явлениях памяти

С точки зрения теории информации молекула рибонуклеиновой кислоты (РНК) является чрезвычайно удобным и экономичным носителем памяти. Если различные состояния молекул РНК нервной клетки создаются перестановками и комбинациями нуклеотидных элементов, то число таких различных состояний достигает значения, которое в переводе на единицы информации составит 10^{15} — 10^{20} бит. Такая информационная емкость вполне объясняет громадный объем человеческой памяти.

Х. Хиден (Hyden, 1959) выдвинул гипотезу о следующем механизме «записи» информации в молекулах РНК. Поступающие в нейрон потоки нервных импульсов изменяют распределение активности ионов вдоль полинуклеотидных цепочек. В зависимости от порядка следования импульсов это распределение принимает различный вид, отражающий специфику импульсных потоков разного информационного значения. *Изменившееся под влиянием нервных импульсов распределение ионов вызывает перемещение нуклеотидных элементов цепочки, что ведет к изменению матрич-*

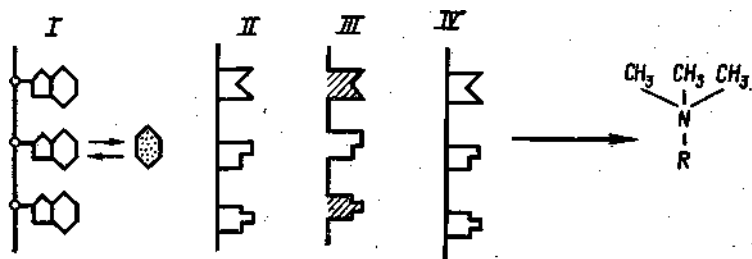


Рис. 55. Схема основных этапов перестройки нуклеотидного состава рибонуклеиновой кислоты и синтеза специфических белков:

I — специализация полинуклеотидной цепочки; *II* — формирование матрицы и синтез специфических белков, *III* — активация специфических белков, *IV* — выделение медиаторов

ных свойств молекулы РНК. «Считывание» записанной таким образом информации происходит при поступлении в нейрон разнообразных импульсных потоков. При этом синтезированные на реконструированной матрице специфические белки обеспечивают преимущественные реакции образования медиаторных веществ именно на такие порядки следования импульсов, которые формировали сложившееся распределение нуклеотидных элементов в молекуле РНК (рис. 55).

В опытах с обучением крыс добираться к пище, балансируя на проволочном мостике, было показано, что при этом действительно наступают перестройки нуклеотидных цепочек в молекулах РНК нервных клеток ядра Дейтерса (табл. 5).

В РНК ядер нервных клеток у крыс после обучения возрастает содержание аденина и снижается содержание урацила (табл. 6). Что это изменение нуклеотидного состава вызвано именно обучением, т. е. связано с явлениями памяти, следует из того факта, что эквивалентное простое вестибулярное раздражение, вызывающее общие количественные сдвиги РНК в нейронах ядра Дейтерса, не изменяет ее нуклеотидный состав. Эти опыты также показали, что наибольшее участие в фиксировании информации принимает РНК клеточного ядра. Нуклеотидный же состав цитоплазматической РНК не претерпевает при обучении существенных изменений.

Если исходить из гипотезы Хидена, то можно предположить что глиальные клетки, принимающие участие в трофическом обеспе-

Процентное содержание нуклеотидов в РНК ядра
и цитоплазмы нервных клеток ядра Дейтерса
при выработке двигательного навыка у крыс (по Hyden, Egyhazi, 1962)

Нуклеотидный состав	Контроль		Вестибулярное раздражение		Обучение	
	ядро (7 крыс)	цитоплазма (5 крыс)	ядро (5 крыс)	цитоплазма (7 крыс)	ядро (7 крыс)	цитоплазма (5 крыс)
Аденин	21,4±0,44	20,5±0,54	21,3±0,69	—	24,1±0,39	20,9±0,19
Гуанин	26,2±0,45	33,7±0,33	25,7±0,46	—	26,7±0,87	34,0±0,32
Цитозин	31,9±0,77	27,4±0,34	31,3±0,88	—	31,0±0,95	26,8±0,21
Урацил	20,5±0,10	18,4±0,26	21,7±0,45	—	18,2±1,11	18,3±0,13

ТАБЛИЦА 6

Процентное содержание нуклеотидов в РНК глиальных клеток
ядра Дейтерса при выработке двигательного навыка у крыс
(по Hyden, Egyhazi, 1962)

Нуклеотидный состав	Контроль (5 крыс)	Вестибулярное раздражение (4 крысы)	Обучение (6 крыс)
Аденин	25,3±0,16	25,1±0,37	28,3±0,45
Гуанин	29,0±0,24	28,6±0,50	28,8±0,31
Цитозин	26,5±0,43	27,4±0,22	24,3±0,36
Урацил	19,2±0,27	18,9±0,20	18,6±0,21

чении функций нейрона, включаются и в метаболический цикл кодирования поступающих сигналов путем изменения нуклеотидного состава синтезирующей РНК.

В табл. 6 приведены результаты анализа клеток глии, окружающих нейроны ядра Дейтерса, нуклеотидный состав которых был приведен в табл. 5. Из сравнения данных этих таблиц видно, что в клетках глии имеют место такие же изменения нуклеотидного состава, в частности, увеличение процентного содержания аденина, при обучении животного, как и в нейронах, с которыми они соприкасаются.

Слабое место гипотезы о хранении информации в «перенуклеотидированных» молекулах РНК состоит в том, что они сравнительно недолговечны. Время существования таких молекул не превышает 12 мин, а долговременная память простирается на десятки лет. Эти и другие соображения привели к тому, что Хиден (1967) в сущности отказался от гипотезы о «нуклеотидной» записи информации в РНК. Поиски субстрата памяти обратились в сторону бо-

лее долговечных компонентов молекулярной организации нервной клетки.

Таким весьма долговечным компонентом, сохраняющим свою структурную и функциональную стабильность практически на протяжении всей жизни, является хромосомный аппарат клетки и его носитель генетической информации — дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК). В настоящее время все больше исследователей склоняются к тому, что в формировании долговременной памяти участвует ДНК ядра нервной клетки (В. Л. Рыжков, 1966; Machlus, Gasto, 1969; Е. Н. Соколов, 1969; Тушмалова, 1973). При этом рассмотренные выше физико-химические механизмы записи и считывания информации путем многократного ее перекодирования с участием импульсных потоков, ионных сдвигов, активности медиаторов, преобразований РНК, изменений белков и т. д. дополняются новыми звеньями. Открытая недавно возможность передачи информации в «обратном» порядке от РНК к ДНК подтверждает реальность участия ДНК в фиксации памятных следов событий индивидуальной жизни.

Особая роль нуклеиновых соединений в хранении информации, получаемой нервными клетками, подтверждается многими фактами нейрофизиологии и нейрохимии. Вместе с тем было обнаружено, что наиболее резкие сдвиги в динамике нуклеопротеидов клеток коры мозга животных, у которых вырабатывались условные рефлексы, происходили в период сочетаний и первых проявлений условного рефлекса. По мере его укрепления и в период дальнейшей практики рефлекса нуклеиновый обмен постепенно возвращался к исходному уровню (А. Б. Коган, 1966). Это дает основание полагать, что усиленный синтез информационной РНК свойствен лишь переходному режиму системы памяти и является одним из проявлений своеобразной «работы запоминания». Когда же информация зафиксирована, то наступает устойчивое состояние системы, при котором резко снижается расход веществ и энергии.

ТАБЛИЦА 7

Относительная активность синтеза протеина
в разных структурах мозга крыс
при переделке пищевого двигательного навыка (по Hyden, 1973)

Структуры мозга	Контрольная группа	Дни переобучения		
		4	6	8
Кора больших полушарий	$1,40 \pm 0,15$	$0,40 \pm 0,01$	$0,51 \pm 0,02$	$0,53 \pm 0,02$
Дорзомедиальное ядро таламуса	$0,95 \pm 0,15$	$0,28 \pm 0,01$	$0,35 \pm 0,02$	$0,39 \pm 0,03$
Мамиллярные тела	$0,87 \pm 0,09$	$0,39 \pm 0,02$	$0,48 \pm 0,04$	$0,43 \pm 0,04$
Зубчатое ядро	$0,81 \pm 0,03$	$0,39 \pm 0,02$	$0,34 \pm 0,01$	$0,41 \pm 0,03$
Ретикулярная формация	$0,90 \pm 0,03$	$0,32 \pm 0,01$	$0,36 \pm 0,03$	$0,52 \pm 0,03$
Гиппокамп	$0,75 \pm 0,06$	$0,69 \pm 0,04$	$0,38 \pm 0,03$	$0,47 \pm 0,03$

Такая динамика метаболических сдвигов в нервной ткани при обучении проявилась и в изменениях относительной активности синтеза белка по показателям включения изотопов (табл. 7).

Как видно из данных таблицы, наибольшие сдвиги имели место в первые дни переобучения, а по мере стабилизации нового двигательного навыка наступало постепенное восстановление. Обращают на себя внимание особенности метаболизма клеток гиппокампа, которые Нуден рассматривает как проявление его ведущей роли в механизмах формирования долгосрочной памяти.

Эксперименты с «переносом памяти»

В качестве доказательства существенной роли РНК в передаче получаемой извне информации приводят эксперименты с так называемым переносом памяти. При исследовании образования двигательных условных рефлексов у плоских червей было обнаружено, что некоторые результаты обучения могут передаваться при поедании обученных особей (Mc Coppell a. o., 1963). Дальнейшие эксперименты привели к заключению, что экстракт РНК, полученный из «обученных особей», ускоряет выработку таких условных рефлексов интактными особями, которым он вводился (табл. 8).

ТАБЛИЦА 8

Число условных реакций у планарий, получивших экстракт РНК от «обученных» и «необученных» особей (по Zelman a. o., 1963)

Подопытные планарии	Происхождение инъецированной РНК	
	от «обученных» особей	от «необученных» особей
Индивидуальные результаты	19	16
	14	12
	19	6
	14	3
	15	16
	9	13
	21	14
	20	16
	21	18
Среднее число условных движений	16,9	12,7

Аналогичные опыты проведены и на позвоночных животных. Например, экстракт РНК, извлеченный из мозга крыс с выработанными условными рефлексами, облегчал образование таких же рефлексов у крыс, получавших его во время их выработки. Предпри-

нимались попытки найти активное начало этих экстрактов путем разделения их фракций. Так, из мозга мышей, обученных избеганию темноты, был выделен полипептид, инъекция которого вызывала у контрольных животных соответствующее поведение (Ungar, 1970). Названный по своему действию скотофобином этот полипептид вызывал избегание темноты и у других животных. Прово-

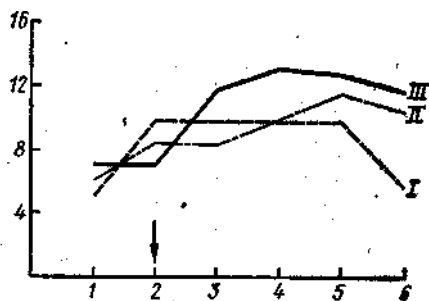


Рис. 56. Число сочетаний (по оси ординат), потребовавшихся для образования основных звеньев цепи условных реакций (1, 3, 5 — по оси абсцисс) и связи между условным раздражителем и движением (2, 4, 6 — по оси абсцисс) у крыс, получавших инъекции экстракта мозга от контрольных (I) и обученных (II) животных и инъекции физиологического раствора (III); стрелка — начало инъекции (по Л. Г. Вороницу и др., 1967)

длись опыты с выделением полипептидов, связанных с пищевым, оборонительным и другими видами поведения (Wied, 1973). Однако результаты и трактовки всех этих экспериментов подвергаются сомнению как в отношении их специфичности, так и фактической достоверности (рис. 56). Вопрос о возможности «переноса памяти» остается дискуссионным.

Память, распределенная в нервных сетях

Затруднения, возникающие перед гипотезами «молекулярного кодирования» приобретаемого опыта, все более склоняют исследователей к мысли о том, что механизмы памяти не сводятся к химизму отдельных нервных клеток, а отражают интегративную деятельность обширных нейронных популяций в центральных нервных структурах. Представление о «распределенной» памяти опирается на физиологические исследования, показавшие участие многих образований мозга в замыкании временной связи условного рефлекса.

Само понятие о замыкании временной связи существенно изменилось от аналогии с «включением звена», соединяющего ранее разомкнутую цепь до «временного нервного состояния» системы корково-подкорковых отношений (Л. Г. Воронин, 1970). По-видимому, один из ведущих механизмов формирования такого функционального состояния центральных нервных структур связан с согласованием ритмической деятельности нейронных элементов, входящих в эти структуры (М. Н. Ливанов, 1972). Так как нейроны, образующие цепочки возбуждения в коре мозга, имеют разные периоды циклов активности, то в зависимости от своей временной структуры сигнальные потоки импульсов будут распределяться именно по тем цепочкам возбуждения, которые формировались в условиях действия этих сигнальных раздражений. Таким образом,

новые связи событий запечатлеваются в нервной системе в виде специфических пространственно-временных распределений гетеролабильности нейронов, участвующих в реакциях на действующие раздражители (М. Н. Ливанов, 1975). Сравнение нейронной организации ответов на условный стимул, когда он вызывал или не вызывал условный рефлекс, показало, что стимул был эффективным лишь тогда, когда возникающая мозаика активности нейронных ансамблей имела определенные пространственно-временные характеристики, т. е. для извлечения из распределенной памяти запомненной информации нужно создать сигнальный рисунок аналогичного распределения активности, который подходил бы к структуре памятных следов, «как ключ к замку» (А. Б. Коган, 1975).

Для объяснения свойств распределенной памяти за последнее время стали обращаться к используемым в физике принципам интерференционного запечатления и воспроизведения зрительного образа, получившим название голографии. В очень «мелкозернистом» физическом носителе «памятных следов» с учетом длины волн света такой способ хранения информации обеспечивает фантастическую емкость миллиардов бит в одном кубическом сантиметре. В биологических объектах, в частности нервных механизмах, условия совершенно иные и пока еще неясно, в каком виде эти принципы могут быть здесь реализованы. Однако предпринимаются попытки применить их к пониманию того, как в отдельных своих частях расчлененное изображение может нести в себе основные черты целого образа (van Heerden, 1968; Ю. А. Воронов, 1972; К. Прибрам и др., 1973).

В запоминающей нервной сети различные рисунки активности с участием одних и тех же нейронов могут возникать лишь при условии селективного возрастания проводимости одних синапсов при снижении проводимости других и отсутствии изменений в третьих. С этой точки зрения запоминается не «паттерн импульсов», а «паттерн синапсов» (Е. Н. Соколов, 1969). При этом избирательное активирование части входных синапсов нейрона может обеспечиваться локальными стойкими изменениями постсинаптических структур типа ферментативной адаптации. На рис. 57 приведена функциональная схема таких субклеточных процессов, лежащих в основе синаптических избирательных реакций нейрона. Принимая, что медиаторы действуют на электроневозбудимую хеморецептивную мембрану химическим путем аналогично веществам, вызывающим у клеток приспособительные изменения их ферментной активности, предполагается, что эти изменения кодируются системой активированных оперонов молекулы ДНК. По этому коду в возбужденной нервной клетке через РНК происходит селективный синтез специфических белков, изменяющих чувствительность хеморецептивной постсинаптической мембраны.

Высказывались предположения, что синтез специфических мембранных и плазматических белков синапсом может вызываться ионными сдвигами, наступающими при возбуждении. Однако ока-

залось, что активация синтеза РНК и белков в нейроне наступает лишь после его возбуждения, когда восстанавливается ионный состав покоя. Поэтому более вероятно, что процессы синтеза активируются дерепрессором, который освобождается на внутренней поверхности хеморецептивной мембраны под действием медиатора. Синтезируемые белки входят в состав синаптических структур и мембран, а также ферментов, обеспечивающих медиаторные функции (К. А. Кафиани, 1970).

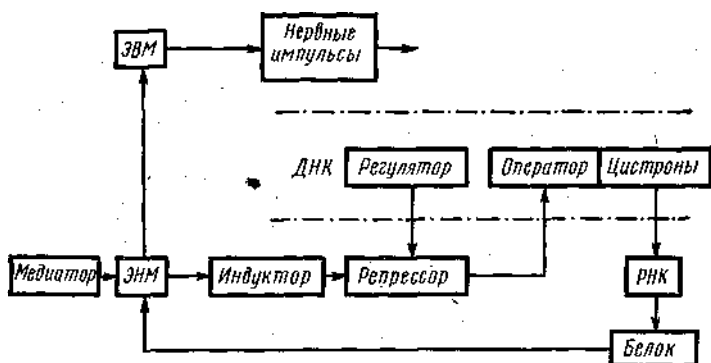


Рис. 57. Схема механизма долговременной памяти, образующего синаптически избирательные реакции нейрона (по Е. Н. Соколову, 1969): пунктиром выделен отдельный оперон. ЗВМ — электровозбудимая и ЭНМ — электроневозбудимая мембрана

Исходя из современного состояния нейрохимии памяти внутриклеточные регуляции, обеспечивающие избирательное распределение синаптической проводимости нейрона, были представлены в виде замкнутых цепей прямых и обратных связей (рис. 58).

Подводя итоги многолетних исследований биохимических механизмов памяти, П. А. Кометиани (1974) приходит к заключению, что в ее основе лежат изменения не макромолекул субклеточных образований или отдельных нервных клеток, а пространственно-функциональных взаимоотношений нейронных ансамблей. Так как энграмма памяти записывается в виде динамического процесса в ансамблях нейронов, то ее расшифровка требует изучения молекулярного механизма, определяющего объединение нейронов в такие функциональные ансамбли. С этой точки зрения энграммы памяти представляют собой разнообразные «узоры» сложных распределений химизма нервных клеток, отражающих картины памятных следов. О связи этих метаболических «узоров» с формированием потоков нервных импульсов свидетельствуют работы лаборатории М. Н. Ливанова, в которых было показано, что введение рибонуклеазы, разрушая условный рефлекс, дезорганизует импульсные ответы нейронов зрительной коры мозга кролика. Тем самым намечаются пути изучения функционального значения хи-

зования этих знаний при разработке наиболее совершенных запоминающих устройств в технике. Обзор исследований в этой области дан в монографии Л. П. Крайзера, С. А. Матюхина и С. Г. Майоркина (1971).

Математическое моделирование «образной» памяти привело В. В. Чавчанидзе (1974) к представлению о полях нейронов, как нейронно-глиальных ассоциациях, в вероятностной структуре которых кодируются запоминающиеся события. Проблемам памяти посвящен ряд монографий (Е. John, 1967; Е. Н. Соколов, 1969; А. Deutsch, 1973; И. С. Бериташвили, 1974) и сборники: «Клеточные механизмы памяти» (1973), «Физиологические механизмы памяти» (1973), «Механизмы модуляции памяти» (1976).

Нейронная организация центральных нервных механизмов управления и связи

Так как широко используемые в кибернетических схемах нервные сети из формальных нейронов, в сущности, моделируют не связи реальных нервных клеток, а основные акты логической деятельности мозга как целого, то не следует искать аналогий между ними и гистологическими картинами цитоархитектоники мозговых структур. Они служат только задаче наглядной формализации логических свойств процессов управления и лишь в очень малой степени могут помочь в решении задачи вскрытия структурных и функциональных отношений между образующими этот механизм нервными клетками. Возможные подходы к этой трудной, но исключительно важной, можно сказать, центральной задаче нейрофизиологии и нейрокибернетики будут освещены в данном разделе.

Функциональная организация нейрона

Прежде чем рассматривать сложные и во многом еще неясные вопросы о реальной нейронной организации различных механизмов нервного управления, полезно ознакомиться с основными характеристиками работы живого нейрона. Здесь следует подчеркнуть, что *хотя реальный нейрон является клеточным элементом в системе нервного механизма, но вместе с тем сам он представляет собой достаточно сложную систему, существование и деятельность которой поддерживаются определенной внутриклеточной организацией.* Изучение нейрона как системы относится к проблемам субклеточного уровня саморегулирования. Здесь мы будем рассматривать нейроны, главным образом, как элементы, совокупность которых образует информационно-управляющие нервные механизмы.

Остановимся на некоторых сведениях, наиболее существенных для понимания работы нейрона и свойств межнейронного взаимодействия (о строении и свойствах нервной клетки см.: Дж. Эклс, 1959, 1966, сб. «Живая клетка», 1962; Х. Хиден, 1963; П. Г. Кос-

тук, А. И. Шаповалов, 1964; А. А. Манина, 1966; Robertson, 1959; Akert, 1974; Н. Н. Боголепов, 1975).

Большинство нервных клеток мозга позвоночных имеют сходный план конструкции. *Каждый нейрон представляет собой интегрирующую ячейку, со многими входами и одним выходом.* Нейрон интегрирует приходящие возбуждающие и тормозящие сигналы, взаимодействие которых определяется сложными пространственными, силовыми и временными отношениями на возбудимой мембране, в основном его дендритного дерева и перикариона.

Суммарный эффект такого непрерывно происходящего взаимодействия определяет в каждый данный момент степень поляризации мембраны. Перманентные колебания уровня мембранного потенциала лишь меняют текущее состояние возбудимости нейрона, но не вызывают выходных сигналов до тех пор, пока не будет достигнуто критическое значение деполяризации мембраны в наиболее чувствительном ее участке. Таким участком у многих клеток, в частности у мотонейронов, является область отхождения аксона (аксонный холмик), которую поэтому и обозначают как триггерную зону. Важное свойство триггерной зоны нейрона состоит в пороговом характере ее включения. Лишь превышение определенного уровня деполяризации мембраны в триггерной зоне приводит к разряду нейрона с выходом нервных импульсов по аксону.

Непрерывно происходящая возбуждающая синаптическая бомбардировка приближает текущий уровень поляризации мембраны к пороговому значению деполяризации триггерной зоны. Противоположное действие оказывает тормозящая синаптическая бомбардировка. Динамика этих показателей в связи с физиологическими понятиями о возбудимости нервной клетки представлена на рис. 59. Особый интерес для понимания нейронной организации представляет синаптический аппарат, при помощи которого осуществляется возбуждающее или тормозное влияние на нейрон, а следовательно, определяется характер передачи сигналов от одних нервных клеток к другим.

Синапсы являются множественными входами, своего рода рецептивными участками, через которые раздражительный аппарат нейрона — его возбудимая мембрана — подвергается воздействиям на одних участках повышающим, а на других — понижающим ее поляризованность. Множество таких гиперполяризационных и деполяризационных очагов, распределенных по поверхности нейрона, создает динамическую мозаику возбуждающих и тормозных влияний, и конечный результат зависит от численности тех и других синапсов, их относительного расположения, сравнительной интенсивности импульсных потоков, дисперсии их активности во времени, а также многих других факторов.

Если ко всему этому учесть, что нейрон реагирует на испытываемые им воздействия приспособительными изменениями адаптации и аккомодации, то динамика его функционального состояния оказывается еще более сложной. Уже такое краткое описание функций синаптического аппарата показывает, что складывающиеся

при его деятельности условия передачи сигналов и влияния одних нейронов на другие обуславливаются весьма большим числом факторов и могут создавать чрезвычайное разнообразие форм межнейронного взаимодействия. Поэтому распространенные представления о работе нейрона в двоичном коде соответственно двум возможным его состояниям активности и неактивности являются упрощением действительности.

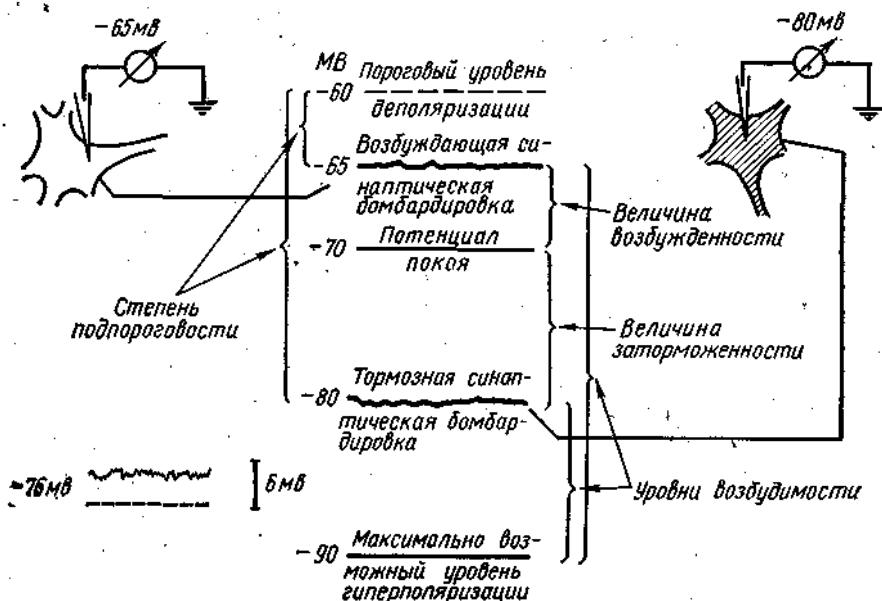


Рис. 59. Связь уровня поляризации мембраны с функциональным состоянием нейрона (по Г. А. Вартаняну, 1966)

Синапсы имеют весьма разнообразное строение и локализацию. У беспозвоночных животных они располагаются исключительно на отростках нервных клеток, преимущественно в сети их конечных разветвлений, а перикарион остается свободным. У позвоночных животных синаптический аппарат распространяется и на тело нервной клетки. По тому, между какими частями нейронов образованы синаптические контакты, они обозначаются как аксо-дендритные, аксо-соматические и аксо-аксональные.

Имеются указания на различное функциональное значение активации аксо-дендритных и аксо-соматических синапсов. Так, в отношении пирамидных нейронов коры развивается взгляд, согласно которому активация синапсов клеточных тел ведет к возбуждению нейронов, в то время как активация синапсов апикальных дендритов обуславливает электротоническое торможение импульсного разряда. Аксо-аксональные синапсы считаются ответственными за такую своеобразную форму межнейронного взаимодействия, как пресинаптическое торможение. Особое место занимают благодаря

своей структурной специализации и многочисленности так называемые шипики, плотно усеивающие поверхность некоторых дендритов. Высказываются предположения о связи шипикового аппарата с явлениями памяти.

Исходя из декрементности распространения местных постсинаптических потенциалов полагают, что чем дальше расположены синапсы от сомы на разветвлениях дендритного дерева, тем менее они эффективны. Однако увеличение площади дендритов по мере их разветвления допускает размещение большего числа синапсов, а возрастание фактора безопасности передачи сигналов по мере

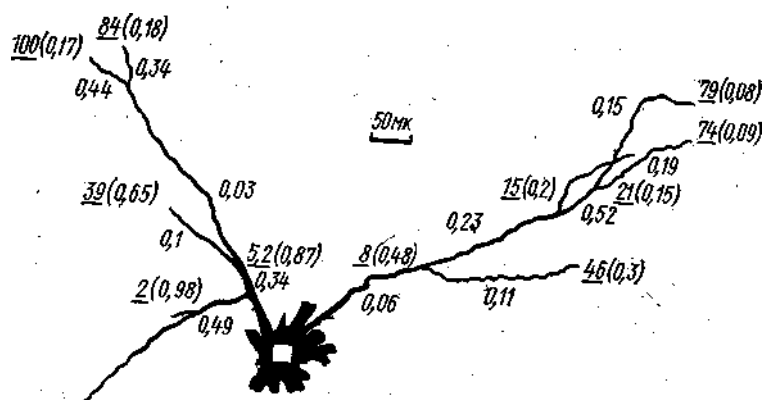


Рис. 60. Распределение электрических свойств тела и дендритов мотонейрона кошки (по Б. И. Аршавскому, М. Б. Беркинблиту и др., 1966):

цифры у середины дендритов — электрогенное затухание потенциала по направлению к телу нейрона; подчеркнутые цифры у узлов ветвлений и на концах дендритов — входные сопротивления в мегахмах, эквивалентные постсинаптическим потенциалам, вызываемым одинаковыми пресинаптическими воздействиями; цифры в скобках — изменения потенциала в теле нейрона, вызываемые синапсами, расположенными на этих участках дендритов

утопления дендритных веточек при одном и том же пресинаптическом воздействии приводит к тому, что локальная эффективность синапсов увеличивается по мере их удаления от сомы. На рис. 60 показана такая зависимость синаптического воздействия от геометрии их расположения на дендритах.

Основная масса синапсов образована концевыми утолщениями аксонных веточек, оканчивающихся на соответствующих частях другого нейрона, но имеются также касательные синапсы, образующиеся проходящими мимо них тонкими аксонными волокнами. Было предположено, что концевые синапсы, генетически более старые, выполняют основные рабочие функции прямой передачи сигналов по цепям нейронов, а позже сформировавшиеся касательные синапсы осуществляют косвенное влияние одних нейронных цепей на другие, изменяя их возбудимость и другие параметры функционального состояния в соответствии с задачей организации того или иного рефлекторного акта.

Синапсы, усенвающие нервную клетку, поражают своей многочисленностью. Например, пирамидная клетка коры больших полушарий мозга имеет несколько десятков тысяч синаптических контактов. При этом приходящее в кору афферентное волокно контактирует с 5000 корковых клеток. В свою очередь каждая корковая клетка оказывается связанной с тысячами других клеток, импульсы которых служат для нее входным сигналом. Такая множественность межнейрональных связей создает морфологические основы для взаимодействия практически каждого нейрона со всеми его окружающими.

Чрезвычайно важен также для понимания нейрональной организации вопрос о топографическом распределении и сравнительных свойствах возбуждающих и тормозящих синапсов. На основании сопоставления морфологических и функциональных данных предполагается, что для возбуждающих синапсов характерна более широкая синаптическая щель и утолщенная сплошная постсинаптическая мембрана, а для тормозных — узкая щель и локусы активных постсинаптических участков. Однако вопрос о различении возбуждающих и тормозных синапсов во многом остается неясным. Вместе с тем именно изучение функциональной архитектуры синаптических полей и свойств их взаимодействия может раскрыть основные закономерности деятельности нейрона по интеграции множества поступающих к нему сигналов.

Помимо синаптических межнейронных взаимодействий путем посылки импульсных потоков по аксонам, передающим сигналы на дальние расстояния, в центральной нервной системе, по-видимому, имеют место и внесинаптические формы взаимодействия нейронов путем электротонического влияния полей потенциала одних клеток на другие, или с участием глиальных клеток. О возможных механизмах электротонического взаимодействия и его функциональном значении в процессах центральной нервной деятельности высказываются различные предположения, которые основываются на многочисленных фактах. Накапливаются факты и об участии глии в организации взаимодействия нейронов. Однако трудности точного количественного учета эффектов внесинаптических межнейронных связей и обусловленный этим недостаток исходных данных для их формализации, вероятно, были причиной того, что такой вид взаимодействия нейронов обычно не принимается во внимание при разработке основных положений теории нервных сетей.

Модели нейронов

При моделировании нейрона как элемента нейронных сетей прежде всего воспроизводятся его описанные выше основные свойства: 1) интеграции входных сигналов, 2) их нелинейного преобразования в возбуждение триггерной зоны и 3) генерации в последней выходных импульсов. Рассматриваемые как самостоятельные, эти функции реализуются тремя отдельными блоками: сумматор; пороговое устройство и генератор импульсов.

Имеется очень большое количество разнообразных моделей нейронов, где эти блоки представлены различными схемами, многие из которых усложняются для воспроизведения дополнительных свойств, как, например, рефрактерности, адаптации, обучения и применяются под названием нейросторов, адалинов, нейромимов, артронов, пластических нейронов и т. п. Их описание можно найти в соответствующих руководствах (Ф. Джордж, 1963; Ю. Г. Антомонов и др., 1966; А. Н. Радченко, 1968; В. И. Кий, Г. Ф. Колесников, 1969; С. Дейч, 1970; Н. В. Позин, 1970; Л. П. Крайзмер, С. Г. Майоркин, 1974). По способу технической реализации моделей нейронов, создаваемых для бионических целей, они могут быть сведены в группы, показанные на схеме. Однако для эвристических целей изучения свойств живого нейрона все больше пользуются модельным исследованием динамики его параметров в разных условиях на аналоговых и цифровых электронных вычислительных машинах.

Классификация физических моделей нейрона

(по Ю. Г. Антомонову и др., 1966)



Для построения физических моделей нейронов используют довольно сложные электронные схемы, в которых для воспроизведения импульсного разряда чаще всего применяется принцип ждущего мультивибратора. Примером может служить электронный аналог нервной клетки и синаптического аппарата его аксона. В представленной на рис. 61 модели нейрона с генерацией импульсов по принципу мультивибратора на электронных лампах по входам могут приходить возбуждающие (деполяризующие) или тормозящие (гиперполяризующие) импульсы от других клеток. Результирующий потенциал на сетке лампы V_{2g} при этом будет равен

$$V_{2g} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N v_n$$

где V_n — потенциал на n -входе. Исходное напряжение на движке потенциометра подбирается так, чтобы лампы V_3 и V_4 не генерировали. Если алгебраическая сумма входных потенциалов отрицательна, то диод V_1 блокирует сетку лампы V_2 , а если их сумма положительна и превышает порог, то V_3 и V_4 начинают генерировать, как самовозбуждающийся мультивибратор с частотой:

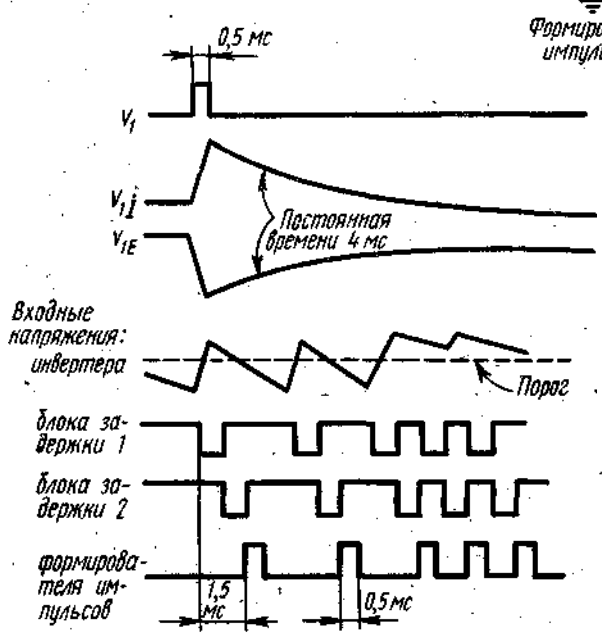
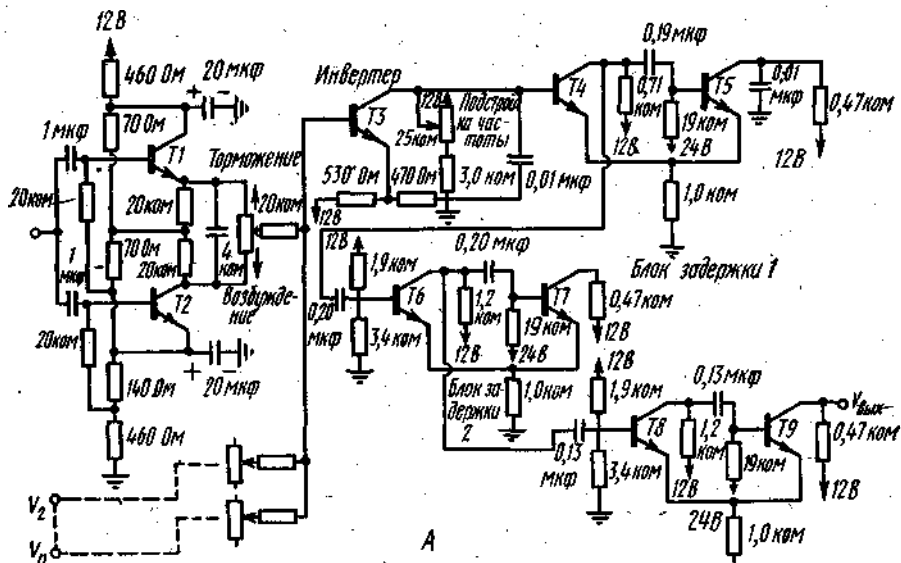
$$f = KV_{2g} = \frac{K}{N} \sum_1^N V_n.$$

Фоновая активность воспроизводится подачей постоянного потенциала смещения. Положительная обратная связь с анода V_4 на сетку V_3 обеспечивает линейную характеристику. С помощью диодов V_5 , V_6 и потенциометра устанавливаются и поддерживаются характеристики импульсов, показанные на рисунке (длительность импульса 0,001 с, амплитуда 100 В).

Вторая часть рис. 61 представляет собой схему модели синапса. Время проведения по аксону моделируется линией задержки (А). Ёмкость C_{SF} заряжается импульсами мультивибратора в межимпульсные интервалы и разряжается с постоянной времени $C_{SF}R_{SF}$, воспроизводя возбуждающий постсинаптический потенциал. Схема дает возможность устанавливать различные характеристики этого потенциала и воспроизводить свойства его протекания в возбудимой мембране нейрона, как зависимость временной суммации от частоты импульсов и т. д. Множественные выходы N_F представляют постсинаптические локусы следующего нейрона, иннервируемого терминалями аксона. Аналогичный блок, с подачей отрицательных импульсов от V_{12} воспроизводит генерацию тормозных постсинаптических потенциалов. Множественные выходы N_i представляют тормозные постсинаптические локусы.

Модель позволяет воспроизводить и исследовать многие свойства информационной деятельности нейрона, его ответов на различные входные воздействия, перекодирования сигналов при синаптической передаче и т. д. Для моделирования свойств адаптации входные сигналы подаются через цепочку $C_A R_A$, величины которых подбираются так, чтобы частота импульсации уменьшалась экспоненциально с заданной постоянной времени T_A .

На рис. 62, А представлена модель нейрона с генерацией импульсов по принципу мультивибратора на транзисторах. В отсутствие входных импульсов транзисторы Т1 (формирователь экспоненциальных тормозных импульсов) и Т2 (формирователь экспоненциальных возбудительных импульсов) заперты. Инвертор Т3 запускает первый и второй блоки задержки, состоящие из попеременно запирающихся транзисторов Т4 и Т5 и Т6—Т7, которые генерируют импульсы с заданной частотой. Блок Т8—Т9 формирует выходные импульсы по их параметрам. На рис. 62, Б показаны преобразования генерируемых моделью потенциалов. При использовании этой модели нейрона в обучающейся нейронной сети выбор между тормозным V_{1I} («наказание») и возбуждающим V_{1E} («поощрение»)



Б

Рис. 62. Принципиальная схема (А) и преобразование потенциалов (Б) в модели нейрона на блоках из ждущих мультивибраторов (по С. Дейчу, 1970) (пояснения в тексте)

осуществляется путем автоматического управления потенциометром, обозначенным на схеме 20 кОм.

В моделях, использующих для генерации импульсов схему блокинг-генератора, также можно выделить три основные части: подготавливающий узел, генератор и формирователь выходных импульсов. Электрическая схема одной из таких моделей приводится на рис. 63. Модель выполнена на транзисторах и значения ее деталей указаны на схеме. Подготавливающий узел представляет собой сумматор возбуждающих и тормозящих сигналов. Их вели-

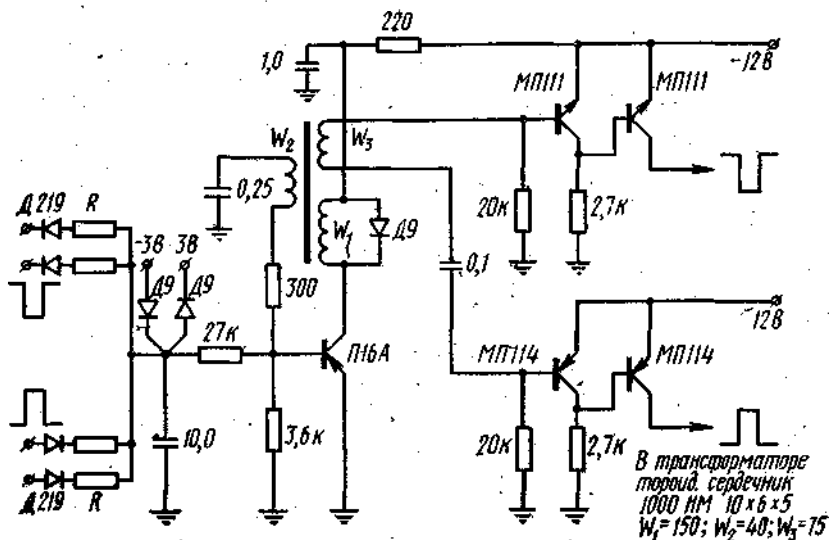


Рис. 63. Схема модели нейрона с генерацией импульсов по принципу блокинг-генератора (по Н. В. Позину, 1970) (пояснения в тексте)

чины определяются сопротивлениями R . Блокинг-генератор работает в широком диапазоне частот от нуля до 1000 Гц. Предел возрастания частоты ставится ограничением потенциала на накопительной емкости, включенной на входе блокинг-генератора. В зависимости от сопротивления могут быть воспроизведены разные характеристики «вход — выход». Формирователь выходных импульсов связан с блокинг-генератором через трансформатор. Он состоит из двух ключей, которые приводятся в действие потенциалами разной полярности, показанными на схеме. При указанных на схеме величинах сопротивлений и емкостей и других рабочих элементов выходные импульсы приближаются по форме к прямоугольным и имеют длительность 0,5 мс с амплитудой 10 В.

Для воспроизведения генерации импульсов в некоторых моделях нейронов используются релаксационные генераторы импульсных напряжений. Примером модели такого рода может служить схема, приведенная на рис. 64. Здесь сумматор выполнен в виде трансформаторного устройства T_c в котором входные ячейки сдви-

где x_i — входной сигнал, y — выходной сигнал, w_{ij} — вес соответствующего входа, n — число входов, h — порог возбуждения выходной части нейрона, ψ — функция преобразования, которая в случае линейности определяет выходной сигнал как алгебраическую сумму входных.

Взаимодействие входных сигналов в синаптическом поле нейрона может быть представлено в виде математической модели аддитивных процессов, где сумматором является его возбудимая мембрана (Blomfeld, 1974). При этом учитываются особенности распределения возбуждающих и тормозящих синапсов на соме и дендритах. Было показано, что нервная клетка выполняет свои логические операции путем арифметических действий.

Основные сведения о формализации процессов возбуждения и генерации импульсов в нейроне, а также математическом моделировании функций преобразования сигналов в его структурах можно получить в соответствующих обзорах (Б. И. Ходоров, 1969; Ю. Г. Антомонов, 1974).

Эволюция организации нервных сетей

Морфологическую основу нервных механизмов, из которых складывается деятельность информационно-управляющих систем мозга, составляют популяции нервных клеток различного типа, соединенных в сложные разветвленные сети. С их классификацией, особенностями строения и ветвления отростков можно познакомиться по специальным монографиям (Lorente de No, 1947; Г. И. Поляков, 1973).

Как уже неоднократно подчеркивалось выше, модели нервных сетей в виде той или иной схемы соединения формальных нейронов являются лишь символическим представлением взаимосвязи логических операций, которые, на самом деле, выполняются каждая сложным нервным механизмом. Структура последних несравненно более сложна и понять принципы их организации помогает история развития нервной системы.

Так как нервная система формировалась, приспособляясь к главной задаче управления движениями, то основные формы ее нейронной организации — диффузную, узловую и трубчатую — можно связать с эволюцией моторики (А. Ф. Самойлов, 1946; Е. К. Сепп, 1949). Так, моторика кишечнополостных, в которой участвует все тело, определила *диффузную* организацию нервных клеток, рассеянных по всему телу животного. У более высокоорганизованных беспозвоночных со специализированными органами движения происходит локальная централизация нервного управления в пределах каждого сегмента тела и образуется *ганглионарная* нервная система. Наконец, у позвоночных интеграция сложных локомоторных актов, связанная с чрезвычайно тесным межсегментарным взаимодействием, выражается непрерывностью *трубчатой* организации центральных нейронов.

Хотя решающим конечным актом управления поведением организма является движение, но предшествующая ему аналитическая обработка сигналов, поступающих из внешнего мира, составляет все возрастающую в процессе эволюции часть нервной деятельности. В связи с этим на надсегментарном уровне наряду с нервными центрами в виде ядерных скоплений нейронов, образующих последовательные цепи проведения сигналов, возникают экранные структуры центрального анализа, в которых афферентные сигналы

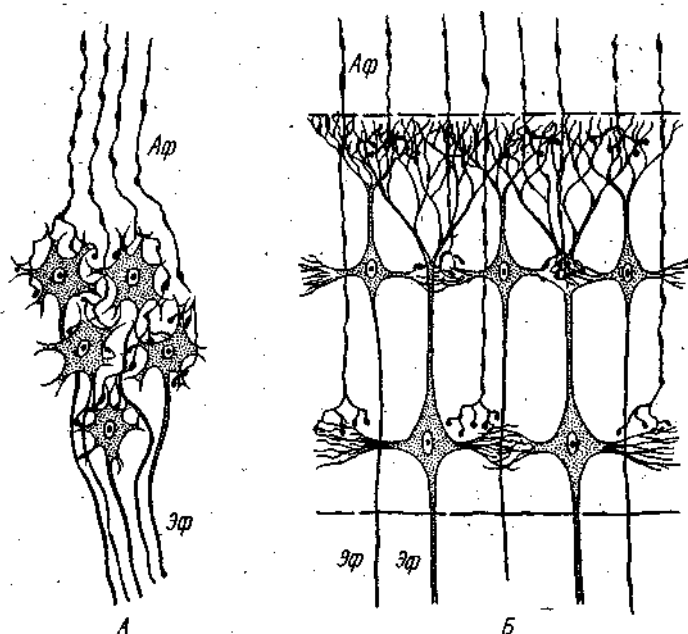


Рис. 65. Схема ядерного (А) и экранного (Б) центров (по А. А. Заварзину, 1950); Аф — афферентные, Эф — эфферентные волокна

проецируются на поля нейронов с множественными параллельными связями (рис. 65). По мере развития нервной системы ее анализаторные механизмы занимают все больше места в структурах мозга и в высших отделах составляют преобладающую массу нервной ткани. Соответственно преобразуется и нейронная организация разных уровней нервной системы.

На рис. 66 схематически показаны три основные ступени усложнения нейронной организации центральной нервной системы позвоночного. Первая ступень образуется элементарными рефлекторными механизмами простых координаций типа спинномозговых, обеспечивающих стандартные защитные, локомоторные и т. п. реакции путем передачи сигналов по сравнительно простым фиксированным межнейрональным связям. Вторая ступень возникает в результате развития анализаторов, позволяющих более тонко диффе-

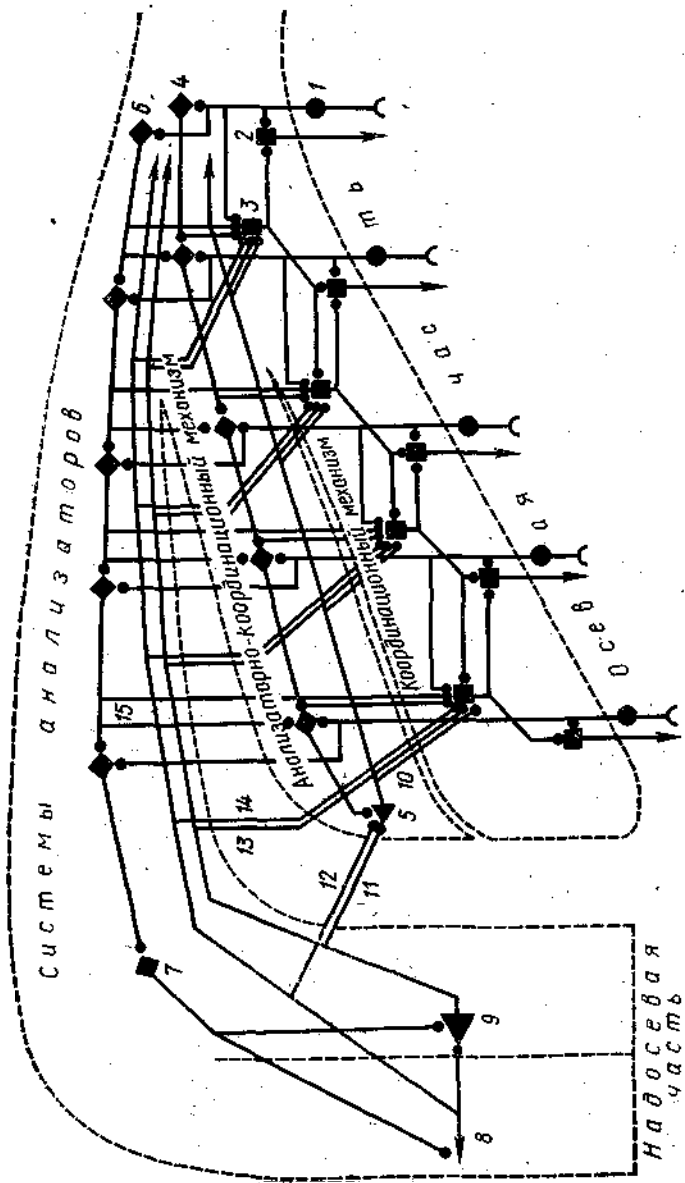


Рис. 66. Принципиальная схема нервной системы позвоночного (по Г. И. Полякову, 1964):

1 — афферентные и 2 — эффекторные нейроны, 3 — специфические переключающие нейроны, кодирующие взаимодействие между эффекторными нейронами, 4 — переключающие нейроны, образующие анализаторно-координационный механизм, 5 — нейроны наиболее организованых разделов анализаторно-координационного механизма (кора переднего лобного мозга, мозжечок), 6 — нейроны долевой части центральной нервной системы (зрительный бугор и коллатеральные тела), 7 — нейроны наиболее сложно организованых центральных импульсов от нейронов анализаторно-координационного механизма, 8 — нейроны наиболее высокоорганизованых концевых анализаторов к анализаторно-координационному механизму, 9, 10 — пути от нейронов анализаторно-координационного механизма, 11, 12 — пути от анализаторно-координационного механизма, 13, 14 — то же, к нейронам анализаторно-координационного и координационного механизмов (сетчатая формация) механизмов

ренцировать и усложнять реакции на комплексы раздражений, из которых и состоят все природные воздействия. Такие *анализаторно-координационные* механизмы, располагающиеся главным образом на уровне ствола головного мозга, характеризуются богатством связей между нейронами и множественностью путей, по которым конвергируют сигналы от разных анализаторов.

Наконец, третьей, высшей ступенью является сложившийся в результате дальнейшего развития анализаторного аппарата *аналитико-синтетический механизм*, располагающийся в коре и ближайшей подкорке. В этих мозговых концах анализаторов, осуществляющих индивидуальную текущую оценку и переоценку биологического значения сигналов, нейрональная организация приобретает свойства пластичности и способности к изменению эффективности подкрепляемых и неподкрепляемых связей. Особенности нейронной организации именно этого уровня представляют громадный интерес и являются ключом к пониманию свойств исключительной многофункциональности, обширной памяти, высокой надежности и других замечательных качеств информационно-управляющего аппарата мозга, которые так важны с точки зрения задач бионики. Поэтому мы сосредоточим внимание при дальнейшем изложении на нейронной организации высших анализаторных систем мозга.

Нейронная организация проекционных структур анализаторов

Характерной морфологической особенностью нейронной организации анализаторных центров является их экранное строение. Эволюционное усложнение экранных структур идет как по линии дифференциации нервных клеток, так и по линии умножения числа экранных слоев, например, от сравнительно простой зрительной части крыши среднего мозга амфибий до многослойной зрительной коры больших полушарий головного мозга млекопитающих. *В наиболее развитом виде нейронная организация высшего аналитико-синтетического уровня представлена в многослойных экранных структурах коры головного мозга.* Для различных проекционных полей характерны определенные распределения нейронов — цитоархитектонические поля. С общими вопросами физиологических механизмов обработки информации в проекционных структурах анализаторов можно ознакомиться по соответствующим статьям в сборнике «Физиология сенсорных систем» (1971, 1972).

Центральный вопрос нейронной организации высших анализаторных механизмов состоит в том, как афферентные нейроны образуют сложнейшие функциональные мозаики, в которых осуществляется кодирование и обработка информации, поступающей от рецепторов.

Для изучения такой организации важное значение имеет понятие рецептивного поля. На простом примере кожного анализатора Э. Эдриан (1935) определил рецептивное поле как зону кожной поверхности, иннервируемую одним афферентным волокном. Иссле-

дования реакций корковых нейронов на раздражения, захватывающие различные участки поля рецепторов, показали, что на каждый нейрон поступают импульсы от определенной группы рецепторов. Характер, размеры и конфигурация их рецептивных полей описаны в обзорах, по которым можно судить об их особенностях в двигательном (А. С. Батуев, 1970), зрительном (И. А. Шевелев, 1971), слуховом (Г. В. Гершуни, 1972) и других анализаторах. Эти различия отражают особенности их организации и свойств центральных нейронов как сумматоров сигналов, поступающих от предыдущих уровней афферентных путей. На разных этапах пути афферентных сигналов рецептивные поля изменяются, наряду с простыми формируются сложные рецептивные поля, охватывающие большую территорию и большее разнообразие признаков стимула (Hubel, Wiesel, 1965). Наиболее широкие рецептивные поля оказались для корковых нейронов неанестезированных животных. При этом были выявлены изменения характеристик рецептивных полей, свидетельствующие об осуществлении более простых видов анализа на более ранних уровнях афферентации. Благодаря такому предварительному анализу происходит «фильтрация деталей» и на высшие уровни проекционных полей пропускается лишь наиболее содержательная обобщенная информация.

На основании физиологических и морфологических фактов о свойствах и связях корковых нейронов 17-го поля была предложена гипотетическая модель организации простого зрительного рецептивного поля (В. Д. Глезер и др., 1969). В этой модели пирамидная клетка пятого слоя активируется через аксодендритические синапсы на уровне третьего и четвертого слоев специфическими афферентами от коленчатых тел. По другим афферентам активируются звездчатые клетки четвертого слоя, которые через аксоматические синапсы пирамидных клеток тормозят их. В зависимости от распределения реакций клеток коленчатых тел, дающих аксоны к пирамидным или к тормозящим их звездчатым клеткам, формируются рецептивные поля.

Взаимодействие рецептивных полей

Особого внимания, как существенный механизм анализа заслуживает *организация перекрытий рецептивных зон*, связанная со специализацией соответствующих нейронов. Так, например, нейроны соматосенсорной коры с ограниченными и распространенными рецептивными полями отличаются и другими своими свойствами, например характером импульсации. Рецептивные поля могут изменять свои размеры в зависимости от взаимодействия возбуждающих и тормозных влияний, обуславливающих результирующую реакцию нейрона. Такая вариабельность перекрывающихся полей позволяет проводить пространственное различие действующих раздражителей (Р. Гранит, 1957). Благодаря перекрытию рецептивных полей обеспечивается надежность восприятия (Дж. Сомсен, 1975).

Другой существенный фактор функциональной организации нейронов анализаторных структур состоит в явлении так называемого *бокового торможения*. В наиболее яркой и четкой форме тормозного влияния каждого нейрона на соседние оно было показано на примере нейронного аппарата фасеточного глаза мечехвоста *Limulus polyphemus* (Hartline, Ratliff, 1958). Как показано на рис. 67, импульсация нейрона, возбуждаемого при действии света на фоторе-

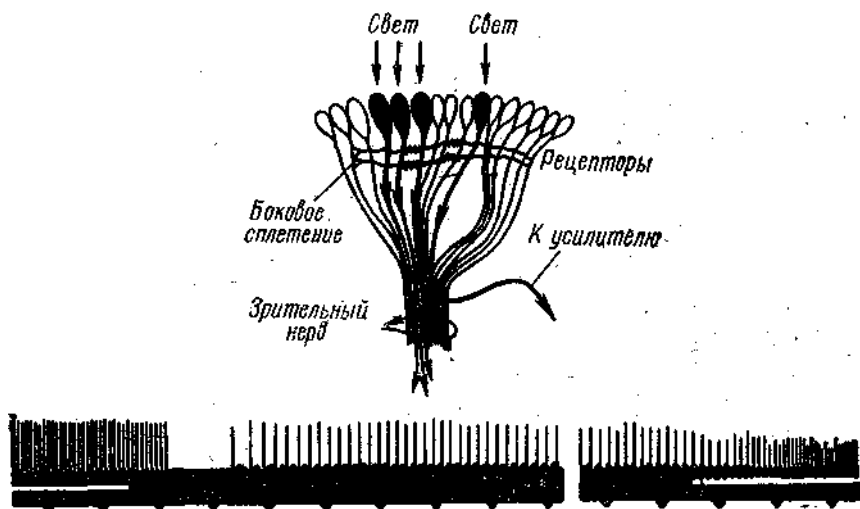


Рис. 67. Боковое торможение в сетчатке глаза мечехвоста (по Ф. Ратлиффу, 1964). Потенциалы действия в одиночном волокне зрительного нерва записывались при непрерывном освещении одного омматидия. Внизу — отметка времени 0,2 с; участок зачервления белой полосы между записью потенциалов и отметкой времени обозначает освещение соседних омматидиев.

цепторные клетки данного омматидия, тормозится при световом раздражении соседних омматидиев. Это взаимодействие нейронов осуществляется разветвленной сетью их боковых сплетений.

Исходя из того, что каждый активный нейрон испытывает тормозные влияния со стороны других активных нейронов, была построена система линейных уравнений, позволившая определить эффект такого взаимодействия по формуле:

$$r_p = l_p - \sum_{j=1}^n k_{p,j} (r_j - r_{p,j}),$$

где r_p — частота разряда p -нейрона при одновременном возбуждении n -нейронов, l_p — частота разряда p -нейрона, когда возбуждается только он один, $k_{p,j}$ — коэффициент тормозного действия j -нейрона на p -нейрон, зависящий от расстояния между ними (обычно $k_{p,j} \leq 0,2$), r_j — частота разрядов j -нейрона, когда возбуждается

только он один, $r_{p,j}$ — пороговая частота разрядов j -нейрона для его тормозного действия на другие нейроны.

Механизм бокового торможения позволяет передавать информацию об изображении, выделяя наиболее четко его контуры. Аналогичные расчеты тормозного взаимодействия нейронов были сделаны для кортиева органа слухового анализатора. При этом распределение активности нейронов в рецептивном поле рассматривается как суперпозиция «нервных единиц», каждая из которых имеет зону торможения вокруг возбужденного центра.

Принципы организации локальных рецептивных полей, их взаимодействия в перекрытиях и отношений по типу бокового торможения лежат в основе функциональной организации нейронов проекционных структур и определяют формирование их мозаик, в которых кодируется и обрабатывается сенсорная информация.

Детекторные нейроны

Изучение реакций ганглиозных клеток сетчатки глаза наглядно показало, что уже на уровне этой «части мозга, выдвинутой на периферию», происходит не простая проекция от точки к точке изображения; передаваемого на более высокие проекционные уровни, а извлечение из первичных сигналов некоторой информации о существенных чертах изображения. Такая информация об исходных характеристиках действующих стимулов кодируется в пространственном, временном и силовом распределении активности нейронов взаимодействующих рецептивных полей. Если раньше рецептивное поле понималось как гомогенная область, из которой вызывается разряд афферентного нейрона, то в дальнейшем оно стало рассматриваться как гетерогенная функциональная структура с возбуждательным центром и тормозной периферией, в которой происходит выделение признаков раздражителя, их детектирование.

Дж. Леттвин, Г. Матурана и др. (1963) в работе, которую они назвали «Что сообщает глаз лягушки мозгу лягушки», выделили четыре вида признаков изображения, которые выделяют так называемые детекторные нейроны при конвергенции на них сигналов от различно организованных рецептивных полей. Первый вид — *детектирование длительного контраста* осуществляется нейронами, которые разряжаются, когда получают сигналы о разделении рецептивного поля на части, различно освещенные. Второй вид — *детектирование выпуклых краев* происходит при прохождении через рецептивные поля мелких объектов или выступов на больших. Третий вид — *детектирование движущихся краев* выполняется нейронами, возбуждающимися только при смещениях границы темной и освещенной части рецептивного поля. Наконец, четвертый вид — *детектирование затемнения поля* производится нейронами, которые разряжаются, когда рецепторные поля большого размера затемняются.

На рис. 68 представлена модель процессов детектирования, осуществляемого на разном уровне взаимодействия сенсорных ней-

ронов. Нейроны первого уровня (*I*) измеряют в частотном коде своих разрядов степень освещенности соответствующих участков рецептивных полей. Распределение их сигналов в первом слое нейронов второго ряда (*II а*) по принципу бокового торможения позволяет последним оценивать степень неравенства уровней возбуж-

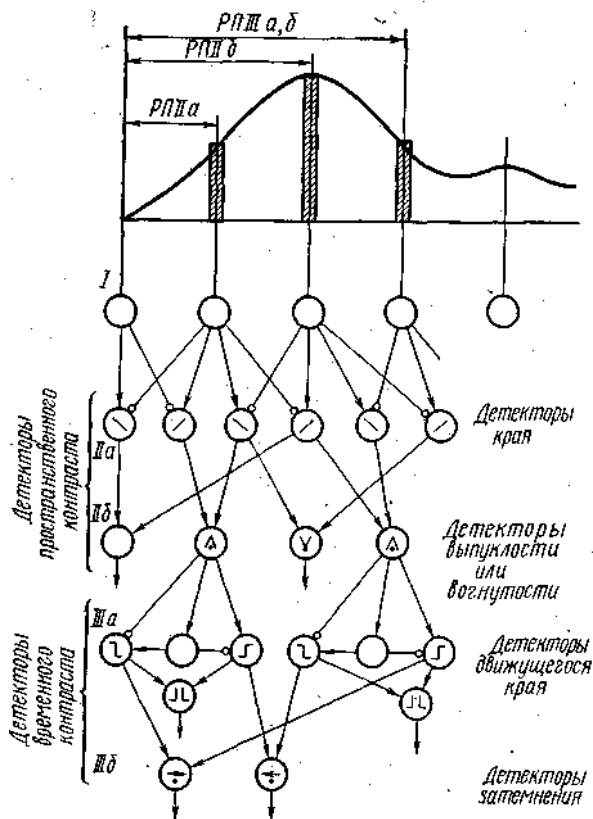


Рис. 68. Схема взаимодействия детекторных нейронов глаза лягушки (по Hershner, Kelley, 1964):

$РП а$, $РП б$, $РП а, б$ — рецептивные поля для нейронов соответствующего уровня

дения в рецептивных полях, т. е. распознать края изображения. Конвергенция импульсов от таких детекторов края (длительного контраста) на нейронах второго ряда (*II б*) делает последних индикаторами локальных максимумов и минимумов освещенности в больших рецептивных полях, т. е. детекторами выпуклости или вогнутости, необходимыми для распознавания контуров рассматриваемого предмета. Совместная деятельность нейронов обоих слоев второго ряда осуществляет более детальный пространственный анализ изображения. В основе анализа его временных характеристик лежит деятельность нейронов, оценивающих во времени перемеще-

ния локальных максимумов и минимумов в поле зрения. Такие нейроны первого слоя третьего ряда (III а), являясь детекторами движущегося края, имеют рецептивные поля втрое больше, чем детекторы длительного контраста, так как определяют последовательность их активации и дезактивации на смежных участках. Наконец, нейроны второго слоя третьего ряда (III б) имеют рецептивные поля, также перекрывающиеся три поля детекторов контраста, но сдвинутые на одно их поле относительно полей детекторов движущегося края. Они распознают только ведущие границы распределения возбуждения нейронов первого слоя третьего ряда и являются детекторами общего затемнения поля зрения.

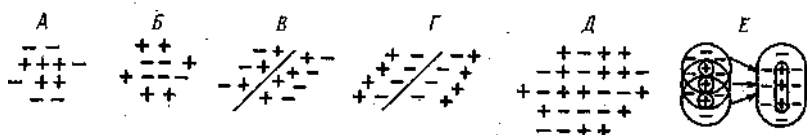


Рис. 69. Рецептивные поля разных детекторных нейронов (с изменениями по De Valois, 1966; Brooks, Jung, 1973):

«+» — пункт вызова возбуждательной реакции, «-» — пункт вызова тормозной реакции; А — концентрическое неориентированное поле «он» возбуждательного нейрона, Б — то же, для «off» возбуждательного нейрона, В — простое поле детектора светлой полосы со специфической ориентацией оси, Г — то же, для темной полосы, Д — пример сложного поля детектора комплексного признака формы, Е — образование рецептивного поля нейрона — детектора специфической ориентации оси путем интерференции ряда концентрических неориентированных полей

Многослойная конструкция системы детекторных нейронов обеспечивает последовательное выделение все более сложных признаков образа. Это находит отражение в различной структуре их рецептивных полей (рис. 69). Хотя нейроны-детекторы были впервые обнаружены и наиболее детально изучены на примере зрительной системы, но детекторная функция выявляется как общее свойство нервных механизмов всех других исследованных анализаторов.

Принято говорить, что данный нейрон детектирует такой-то признак предмета, но нет никаких оснований полагать, что он это делает в одиночку. Наоборот, все сведения о принципах структурно-функциональной организации нервных механизмов, открытии рецептивных полей и других проявлений совместной деятельности клеточных популяций в реализации даже самых элементарных функций указывает на то, что детектирование есть функция не одного нейрона, а группы нейронов. Например, при мультимикроэлектродной регистрации ответов нескольких нейронов зрительной доли мозга лягушки на движение объекта в поле зрения выявлялись функциональная мозаика таких групп, перестраивающаяся при изменении характера зрительного раздражения (А. Б. Коган и др., 1973).

Некоторые общие свойства нейронных механизмов обработки сенсорной информации

Зрительный анализатор лягушки наглядно демонстрирует, что *нейронная организация процессов кодирования и передача сенсорной информации определяются экологическими факторами*. Так, нетрудно заметить, что детекторы контраста дают контурное изображение окружающих их предметов, необходимое для общей ориентировки животного,

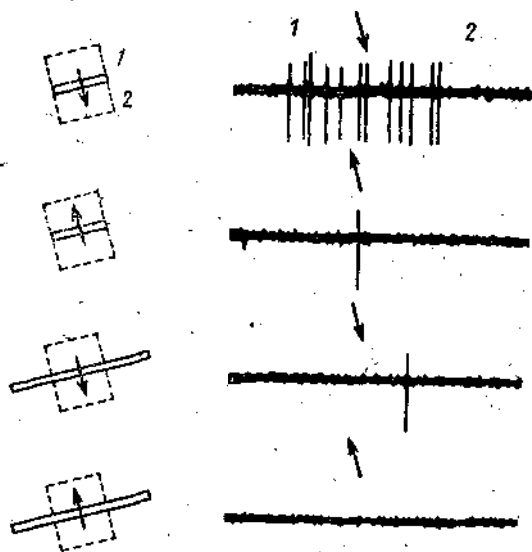


Рис. 70. Реакции нейрона в 19-ом поле мозга кошки на движения вверх и вниз в поле зрения короткой и длинной полоски (по Hubel, Wiesel, 1965):

стрелки показывают направление движения от отметки 1 до отметки 2 и соответствующие моменты на записи импульсной активности

детекторы выпуклых краев лучше всего выявляют округлые предметы, напоминающие насекомых, являющихся пищей лягушки, детекторы движущихся краев говорят об изменении обстановки, а детекторы затемнения поля сигнализируют о надвигающихся крупных телах, которые могут нести опасность.

Множественная обработка на промежуточных уровнях анализа обеспечивает *сосредоточение работы нервных сетей более высокого уровня на более сложных актах анализа*. Найдены наряду с простыми детекторами локального освещения детекторы таких функций, как выделение по-

лоски определенной длины, движущейся только в одном направлении, что связано с детальной оценкой формы видимых предметов и их положения в поле зрения (рис. 70). По-видимому, аналогично организован нейронный механизм индикации цвета. Выделены нейроны, осуществляющие детектирование таких признаков, как скорость движения объекта и периодичность его появления в поле зрения вплоть до избирательного реагирования только на определенную частоту предьявления (Е. Н. Соколов, 1968). Высказывалось даже предположение, что целостные восприятия различных картин окружающего мира осуществляются специализированными сенсорными нервными клетками высших уровней анализа, которые были названы гностическими нейронами (Ю. Конорски, 1970).

Как известно, восприятие всегда активно в том смысле, что выделяет из всей массы непрерывно поступающих раздражителей лишь те, которые имеют в данных условиях более существенное значение. Такая «*фильтрация информации*», своего рода цензура сенсорных сигналов, осуществляется системой тормозящих и усиливающих влияний кортикальной природы. Наиболее исследованы механизмы таких влияний на уровне переключательных ядер соматических и слуховых афферентных путей (Hagbarth, Kerr, 1954; Galambos, 1956; Дж. Сомьен, 1975).

На некоторых уровнях обработки потоков афферентных сигналов происходит *угнетение реагирования при монотонном однообразии стимула*. Подобное «привыкание» не связано с утомлением, так как изменение характеристик стимула немедленно восстанавливает реакцию. Благодаря такому механизму выделения новизны сигналы, теряющие информативность, постепенно оттесняются на задний план и в конце концов совершенно устраняются. Возможно, что при этом происходит их подавление более актуальной информацией (Е. Н. Соколов, 1974).

Усложнение детекторных функций сопровождается возрастанием сложности их нейрональной организации. Было найдено, что реагирующие на включение света (*on-реакция*) так называемые *B-нейроны* и реагирующие на выключение света (*off-реакция*) *D-нейроны* представляют собой совмещенные в каждом рецептивном поле антагонистические системы, находящиеся в реципрокных отношениях. Возбужденный при включении света *B-нейрон* тормозит *D-нейрон*, а возбужденный выключением света *D-нейрон* тормозит *B-нейрон*. Вместе с тем по принципу бокового торможения при каждом своем возбуждении как *B-*, так и *D-нейроны* тормозят нейроны своего типа в соседних рецептивных полях. Этот механизм реципрокного торможения антагонистических нейронов данного рецептивного поля при боковом торможении синергических нейронов окружающих рецептивных полей создает изменчивую мозаику нейронной активности, в которой кодируются существенные качества зрительного раздражения. Еще более сложные взаимоотношения возникают при действии зрительных раздражителей разного цвета. Оказалось, что нейроны, избирательно реагирующие на световые волны различной длины, могут находиться в антагонистических отношениях. При этом в пределах только одной группы нейронов с красно-зеленым антагонизмом можно выделить четыре подгруппы (см. схему). На примере слуховой системы W. Keidel (1974) показал, что в пространственно-временных параметрах сложных мозаик нейронной активности кодируются и декодируются не только количественные, но и качественные, смысловые характеристики передаваемой информации.

Изложенные сведения о нейронном механизме переработки сенсорной информации позволяют установить связь между показателями взаимодействия нейронов и некоторыми психологическими феноменами зрительного восприятия. Так, были проанализированы восприятие яркости, слияние мельканий, изменение критической

Разновидности нейронов, различающих красный и зеленый цвета
(по Дж. Сомьену, 1975)

	(1)		(2)
Красный	<i>on</i> -центр,	Красный	<i>off</i> -центр,
зеленая	<i>off</i> -периферия	зеленая	<i>on</i> -периферия
Центр	Периферия	Центр	Периферия
<i>on</i> : красный +	зеленый —	<i>on</i> : красный —	зеленый +
зеленый (—)	красный 0	зеленый (+)	красный 0
<i>off</i> : красный —	зеленый (+)	<i>off</i> : красный +	зеленый (—)
зеленый +	красный 0	зеленый —	красный 0
	(3)		(4)
Зеленый	<i>on</i> -центр,	Зеленый	<i>off</i> -центр,
красная	<i>off</i> -периферия	красная	<i>on</i> -периферия
Центр	Периферия	Центр	Периферия
<i>on</i> : зеленый +	красный (—)	<i>on</i> : зеленый —	красный (+)
красный —	зеленый 0	красный +	зеленый 0
<i>off</i> : зеленый —	красный +	<i>off</i> : зеленый +	красный —
красный +	зеленый 0	красный —	зеленый 0

частоты слияния в зависимости от интенсивности света и при ориентировочной реакции, зависимость восприятия яркости мелькающего света от частоты мельканий, явления световой адаптации, возникновение последовательных образов, явления одновременного контраста, особенности бинокулярного зрения в виду суммации яркости и конкуренции различных раздражений, наносимых на идентичные участки сетчатки.

Статистичность нейронных сетей

Один из подходов к пониманию того, как обеспечивается гибкая и надежная реализация сложных аналитических функций в условиях нестабильности параметров нейронов и беспредельного разнообразия комбинаций стимулов, состоит в принятии принципа статистичности нервных механизмов. Предположение о вероятностном характере участия элементов в реакциях системы было положено в основу ряда моделей мозга.

Наглядным выражением проявления статистичности в нейронных механизмах аналитической деятельности, отличающей их от более жестко детерминированных механизмов примитивных рефлексов, является вариабельность участия значительной части нейронов в осуществлении системной реакции.

На рис. 71, А представлены стереотипно возбуждательные или тормозные ответы нейрона ганглия улитки. Детерминизм рефлекса как системного акта в этом случае складывается из суммы однозначно детерминированных реакций его нейронных элементов. Иной характер имеют реакции многих нейронов коры мозга крысы (рис. 71, Б). На каждое очередное раздражение они оказываются несколько иными, хотя системная реакция, выраженная вызванным потенциалом на электрокортиграмме, остается относительно стабильной. В этом проявляется вероятностный характер участия определенной доли нейронов наряду с нейронами более жестко фик-

сированных функций в реализации актов центральной нервной деятельности.

Статистически организованные системы нередко противопоставляют жестко фиксированным, обозначая последние как детерминированные, что может создать впечатление о недетерминированности первых. На самом деле и те, и другие детерминированы, но разными способами, из которых *статистический способ, допускающий гибкое вероятностное участие взаимозаменяемых элементов,*

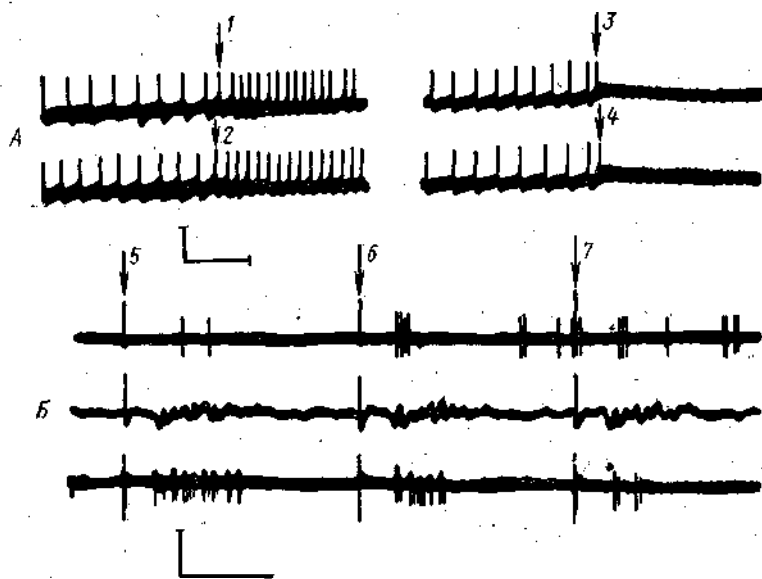


Рис. 71. Импульсная активность нейрона подглоточного ганглия виноградной улитки (А) и коры больших полушарий мозга крысы (Б) (по А. Б. Когану, 1969): 1, 2 — раздражения возбуждающей и 3, 4 — тормозящей конъюнктивы, 5, 6, 7 — транскаллозальные раздражения при одновременной регистрации активности двух нейронов (верхняя и нижняя записи) и электрокортикограммы (средняя запись); калибровка — 1 мВ, масштаб времени — 1 с

реализует более высокую форму детерминизма, свойственную поведению живых систем, и обуславливает их свойства пластичности и надежности функционирования. Вместе с тем стохастичность, предоставляя возможность взаимодействия нейронов в широком диапазоне активности, создает условия для завязывания множественных связей, лежащих в основе самоорганизации.

Рассматривая таким образом вероятностное участие нейронов в реакциях высших отделов мозга не как хаотические флуктуации, являющиеся помехой, «шумом» в передаче информации, а как средство повышения эффективности их деятельности, можно выявить некоторые закономерности в вариабельности нейрональных ответов на афферентные раздражения. Например, сравнивая ответы двух нейронов на последовательные световые стимулы (см. рис. 71), можно заметить, что в то время как ответы одного из них (верх-

няя запись) возрастают, ответы другого (нижняя запись) уменьшаются. Более длительное наблюдение обнаружило своеобразное чередование степени участия нейронов в системной реакции.

Элементарные нейронные ансамбли

Подчеркивая статистическое значение активности нейронов высших отделов мозга, У. Грей Уолтер (1962) сравнивал их поведение с поведением молекул в «нервном газе». Однако кинетическая теория газа исходит из однородности элементов системы; а нервные клетки разнородны как морфологически, так и функционально. В то же время наличие статистичности в их деятельности убедительно демонстрируется многими фактами. Попытка выйти из этого противоречия была сделана путем предположения, что *статистичность обуславливается наличием нейронов переменных реакций, которые, группируясь вокруг нейронов более стабильных ответов, образуют вместе с ними простейшие объединения нейронов (элементарные ансамбли), выступающие как функциональные единицы, из которых складываются более сложные подсистемы и системы* (А. Б. Коган, 1964). Рабочая организация и реорганизация таких совокупностей и создает динамическую мозаику активности в высших отделах мозга.

Гипотетические представления о нейронных ансамблях как ассоциациях клеток, выполняющих общие функции, развивались уже давно (А. А. Ухтомский, 1945). Морфологическим выражением группирования нейронов совместного действия могут быть «гнезда» гигантских пирамидных клеток (В. А. Бец, 1882) или проходящие через все слои коры «колонки» (Lorente de No, 1947).

Взаимодействие таких микроочагов возбуждения определяет течение основных нервных процессов в коре мозга, в основе которых лежит образование цепочек возбужденных нервных клеток (М. Н. Ливанов, 1965). Эти цепочки выявляются на основании анализа латентных периодов ответов. Пример такого выявления представлен на рис. 72. Разветвленные сети подобных цепочек, переплетающихся друг с другом и частично обрывающихся торможением, могут образовывать сложные мозаичные структуры корковых процессов. При возникновении условий, благоприятных для удлинения этих цепочек, они становятся механизмом распространения нервных процессов в коре мозга, т. е. нервным субстратом явлений корковой иррадиации.

В настоящее время накопилось много фактов, позволяющих выявлять реальные элементарные ансамбли нейронов в анализаторных структурах мозга и определять их конкретные пространственные и временные параметры (А. Б. Коган, 1969; О. Г. Чораян, 1969). *Основным признаком ансамблевой организации, по-видимому, следует считать локальный синергизм ответов групп нейронов с промежуточными зонами торможения и нереагирующих клеток, чем они отличаются от глобального синергизма реакций всей массы нейронов в нерваном центре ядерного строения.* Если в первом слу-

чае группы (ансамбли) синергично возбуждающихся нейронов, окруженные антагонистично, т. е. тормозно реагирующими, образуют поле сложной динамической мозаики, то во втором случае все входящие в состав данного ядра клетки работают синергично, образуя сплошное поле возбуждения. Критерием определения усредненных размеров и конфигурации ансамблей нейронов может служить статистика синергизма и антагонизма ответных реакций. Так, по результатам изучения вызванной активности нейронов зрительных долей мозга лягушки было найдено (О. Г. Чораян, 1969), что при диффузном засвете контрлатерального глаза синергично отвечает

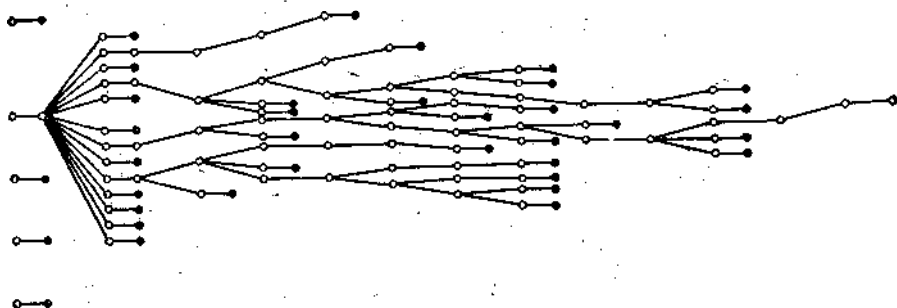


Рис. 72. Схема цепных реакций активации и торможения нейронов, образующих мозаичную структуру процесса центрального возбуждения (по М. Н. Ливанову, 1965);

белые кружки — возбужденные нейроны, черные — заторможенные; процесс идет в направлении слева направо; схема построена на основании 65 измерений латентных периодов ответов на электрокожное раздражение нейронов в сенсомоторной зоне коры мозга кролика

большинство нейронов на территории до 200 мк (табл. 9), что является указанием на средние размеры нейронного ансамбля в клеточной мозаике этого анализаторного поля.

ТАБЛИЦА 9

Зависимость взаимосвязи реакций нейронов зрительной доли мозга лягушки от расстояния между ними (по О. Г. Чораян, 1969)

Расстояние между нейронами, мк	Количество реагировавших нейронов	Распределение пар нейронов по виду взаимосвязи их реакций, %		
		синергическая	антагонистическая	другие виды взаимосвязи
Соседние	204	65	13	22
До 200 мк	344	62	15	23
От 200 до 500 мк	756	15	46	39
Более 500 мк	350	6	16	78

Ансамблевая организация нейронов ведет к возникновению ряда качественно новых свойств и форм центральной нервной деятельности. Например, коллективный способ реализации функций

обуславливает особо высокую надежность нервных механизмов мозга, взаимодействие конгломерата нервных клеток приводит к появлению новых видов реакций их популяции, параллелизм функционирования гетерогенных элементов ансамбля может служить механизмом фильтрации передаваемой информации.

Представление об ансамблевой организации позволяет совместить положение о статистической природе реакций нервных центров с гетерогенностью нервных клеток, образующих эти центры. Вместе с тем организации такого типа обладают специфическими свойствами приспособительной пластичности и живучести, которые в принципе отличают живые вероятностно-детерминированные системы от всех искусственных систем автоматического управления, построенных на основе однозначного детерминизма.

Динамические мозаики элементарных нейронных ансамблей

Элементарные нейронные ансамбли как функциональные единицы рабочих механизмов мозга играют роль своего рода «кирпичиков», из которых последовательно строятся все более сложные

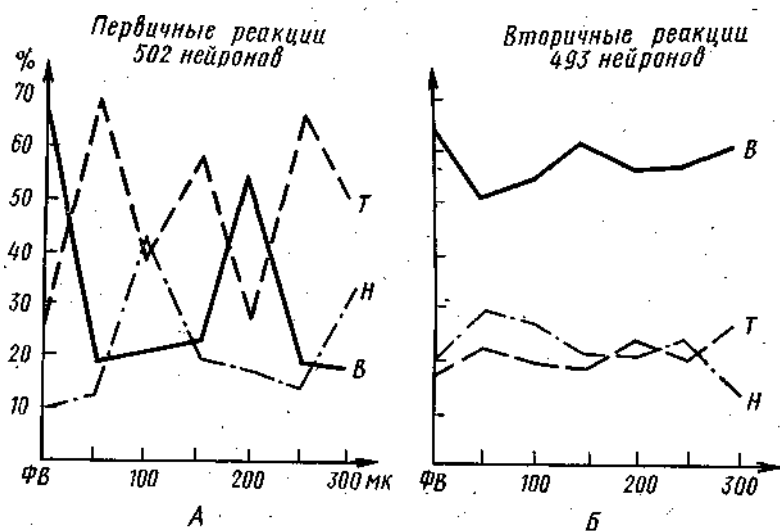


Рис. 73. Процентное распределение возбуждающихся (B), тормозящихся (T) и нереагирующих (H) нейронов зрительной коры мозга морской свинки в фокусе возбуждения (ФВ) и на разном удалении от него (по А. Б. Когану, 1974): графики построены по реакциям: А — фазы первичной активации (0—40 мс) и Б — фазы вторичной активации (200—800 мс)

блоки и конструкции многоэтажного здания нервной системы. По-видимому, следующий после элементарных ансамблей уровень организации нервных сетей состоит в формировании их мозаик. Так, в проекционных полях анализаторов объединяются нейронных ан-

самблей, возникающие под действием различных раздражителей, образуют динамические мозаики, отражающие специфику этих раздражителей. В пространственно-временной структуре таких мозаик нейронной активности кодируется поступающая информация.

Для количественного изучения пространственных, временных и информационных показателей реальных динамических мозаик элементарных нейронных ансамблей, возникающих в зрительной коре, применялась мультимикроэлектродная техника одновременной регистрации ответов нескольких нейронов в исследуемом корковом участке (Л. Н. Подладчикова, 1972). Рис. 73, А показывает, как реконструировалась усредненная структура мозаики по результатам такого учета характера ответов нейронов, находящихся на заданных расстояниях от общей точки отсчета. Здесь общей точкой отсчета являлся микроэлектродный трек с максимальным числом нейронов, отвечающих возбудительной реакцией (фокус возбуждения элементарного ансамбля нейронов). Если от этой точки отсчета строить с шагом 50 мк график процентного распределения возбуждающихся, тормозящихся и нереагирующих нейронов, то вырисовывается весьма закономерная тонкая структура как самих элементарных ансамблей, так и их мозаики. Группы возбужденных нейронов располагаются на расстоянии около 200 мк друг от друга, каждая из них окружена зоной тормозящихся, а между ними преобладают нереагирующие. Следует не забывать, что эти пространственные характеристики получены путем усреднения большого статистического материала и за ними скрывается чрезвычайное разнообразие конфигурации и размеров как отдельных нейронных ансамблей, так и их мозаик.

Динамичность такой функциональной мозаики нейрональной активности наглядно проявилась при попытках реконструировать ее не по первичным, а по вторичным ответам нейронов. Как видно из рис. 73, Б вторичная активация уже не имеет такой четко выраженной формы мозаики. После тормозной паузы она распадается и не восстанавливается. Поэтому можно предположить, что *короткоживущая рабочая мозаика реализует некоторые начальные этапы зрительного анализа.* Наступающая затем *тормозная пауза стирает эту корковую мозаику и тем самым готовит проекционное поле к восприятию нового образа.* Вторичное возбуждение возможно отражает последующие этапы зрительного анализа, которые могут быть связаны не столько с пространственным кодированием, сколько со следовыми, ассоциативными или даже репарационными процессами.

Ввиду методических трудностей прямого определения конфигурации ансамблевой мозаики предпринимаются поиски косвенных способов их выявления. Один из таких способов состоит в построении математической модели пространственного расположения нейронов разного типа реакций на основании статистики распределения различных комбинаций типов реагирования нейронов в парах при разном расстоянии между ними в паре (А. Б. Коган, Б. М. Владимирский и др., 1972).

На рис. 74 представлена двумерная реконструкция мозаики нейронной активности на участке зрительной коры мозга крысы общей площадью 1 мм². Этот участок разбит на 100 ячеек, каждая из которых примерно соответствует полю потенциала нейрона. Такая формальная картина топографии нейронной мозаики совпадает с полученной методами мультимикроэлектродного сканирования и выявляет с теми же пространственными характеристиками микроочаги возбуждения — элементарные нейронные ансамбли, из

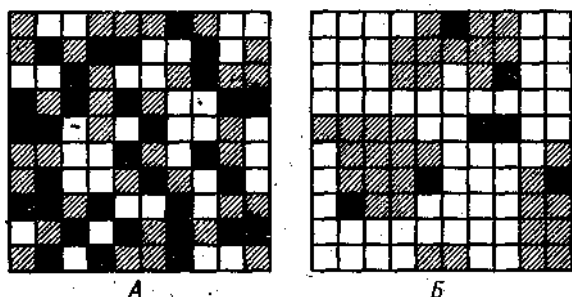


Рис. 74. Математическая модель мозаики реакций нейронов зрительной коры мозга крысы на световое раздражение в норме (А) и после эпилептического припадка (Б):

заштрихованные клетки — возбудительные реакции, черные — тормозные, белые — нет реакций

которых складывается мозаика. Функциональное значение рисунка этой мозаики наглядно проявляется в том, что судорожное состояние, вызванное прямым электрическим раздражением коры, резко изменяет ее конфигурацию. При этом возникает острый дефицит тормозных элементов, а микроочаги возбуждения сливаются в массивные, но редкие конгломераты на фоне обширных территорий нереагирующих нейронов.

Пространственные характеристики функциональных мозаик активности корковых нейронов обнаружили определенные корреляции с показателями морфологической организации коры. Например, среднестатистические размеры элементарных нейронных ансамблей в зрительной зоне коры мозга морской свинки (около 100 мк) оказались близкими к размерам группировок пирамидных клеток, выявленных на гистологических препаратах (С. А. Шибкова, 1974). По-видимому, рисунок мозаики отражает распределение афферентной активации этих группировок, в составе которых первично активируемые нейроны составляют более стабильную основу мозаики, а возбуждаемые вторично более переменные по своим связям и реакциям образуют основной материал пластических перестроек.

Модели нейронной организации аналитико-синтетических процессов в коре мозга

Чрезвычайная сложность строения высших отделов мозга затрудняет создание адекватных моделей их рабочих механизмов. Очевидно, поэтому большая часть моделей аналитической дея-

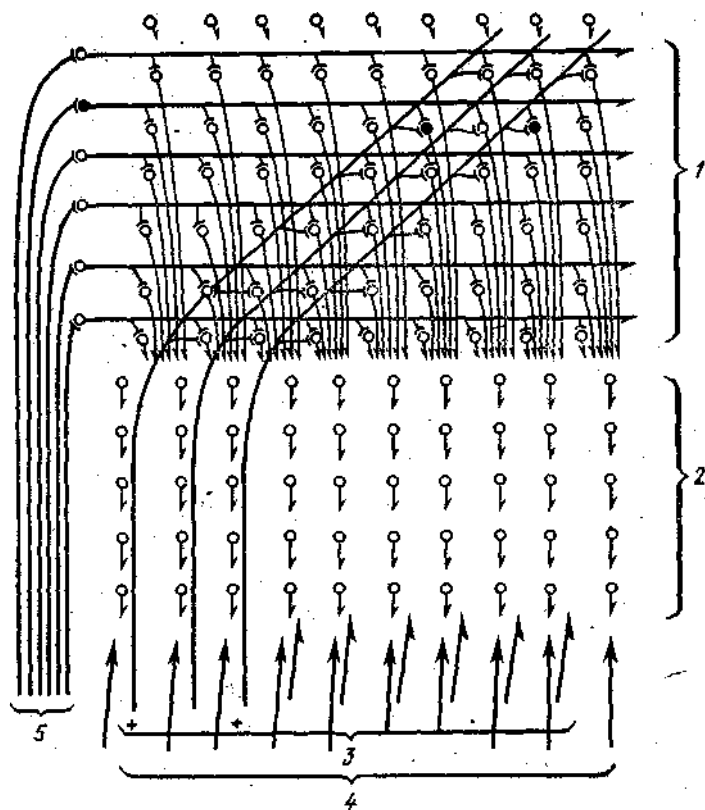


Рис. 75. Схема нейронного механизма слуховой области коры (по Pitts, Mc Culloch, 1947):

1 — преобразователь восходящих импульсов, 2 — сумматор импульсов, поступающих из преобразователя, 3 — специфические афферентные пути (крестиком отмечены несущие информацию в данный момент), 4 — ассоциативные пути, 5 — неспецифические афферентные пути, активация которых определяет уровень поступления специфических афферентных импульсов (обозначены зачерненными телами клеток)

тельности мозга строится на чисто логических основаниях, как абстрактные схемы, не приуроченные к его реальным нервным структурам. Такие модели будут рассмотрены позже в главе «Информационно-управляющая деятельность мозга».

Вместе с тем предпринимаются и предпринимаются попытки моделировать реальную нейронную организацию процессов коркового анализа в структурах, отражающих сведения о фактическом

расположении, связях и свойствах нервных клеток, образующих соответствующие анализаторные системы. Так, исходя из данных о цитоархитектонике извилины Гешля, ее афферентных путях и физиологических свойствах была разработана модель этого коркового отдела слухового анализатора (рис. 75).

Как видно на рисунке, поступающая из медиальных колленчатых тел по специфическим афферентным волокнам импульсация достигает по их коллатералям всех слоев коры, но может возбуждать лишь те нейроны, которые активируются в это время восходящими волокнами неспецифической системы. Так как разные волокна несут импульсацию от рецепторов различной модальности, то в каждый данный момент будет происходить преобразование импульсных последовательностей в мозаичное распределение возбужденных нейронов данного слоя. По нисходящим аксонам эти нейроны посылают импульсы к клеткам глубоких слоев коры, которые получают также импульсы по ассоциативным волокнам и выполняют функции сумматоров. Ритмические колебания возбудимости коры, связанные с последовательной активацией ее слоев, создают условия такого сканирования нейронных мозаик, при котором на выходе сумматора складываются пространственно-временные распределения возбуждения, позволяющие различать любые сочетания звуков.

Модель нейронной организации формирования временных связей в ассоциативных областях коры, представленная на рис. 76, воспроизводит существенные черты строения и свойств многослойной коры больших полушарий головного мозга.

Афферентные сигналы, прошедшие предварительную обработку в переключательных станциях, поступают через систему звездчатых нейронов ($II \dots IN$) в синаптическую сеть I слоя коры, где разветвляются дендриты вставочных пирамидных нейронов II слоя ($B11, B21, B31, B41, \dots, B1N, B2N, B3N, B4N$) и вставочных пирамидных нейронов V слоя ($P1 \dots PN$). Воспринимаемая информация кодируется в потоках импульсов, которые через вставочные ($P1 \dots PN$) и проекционные ($O1 \dots OM$) пирамидные нейроны формируют командные сигналы поведенческой реакции. Образование ассоциативных связей начинается с изменения весов возбудительных и тормозных влияний цепей звездчатых нейронов V слоя ($A1, B1, C1, D1, E1, H1, K1, \dots, AN, BN, CN, DN, EN, HN, KN$) на вставочные пирамидные нейроны. При этом ассоциированный образ поведения складывается на основе классификации его элементов. Такая классификация осуществляется звездчатыми нейронами IV слоя ($Z1 \dots ZN$ и $R1 \dots RN$), которые через вставочные пирамидные нейроны II слоя получают сигналы от системы мотивации поведения. В зависимости от активности так называемой старт-зоны (положительные эмоции) или стоп-зоны (отрицательные эмоции) эти сигналы передаются одной ($G1 \dots GN$) или другой ($B1 \dots BN$) системой промежуточных звездчатых нейронов. Окончательное формирование командных сигналов на уровне проекционных нейронов VI слоя ($O1 \dots QN$) ре-

гулируется системой звездчатых нейронов положительных (LF) и отрицательных (RF) обратных связей, которые обеспечивают детектирование максимального выхода.

Еще более детальная модель нейронной организации коркового механизма распознавания была разработана на примере обоня-

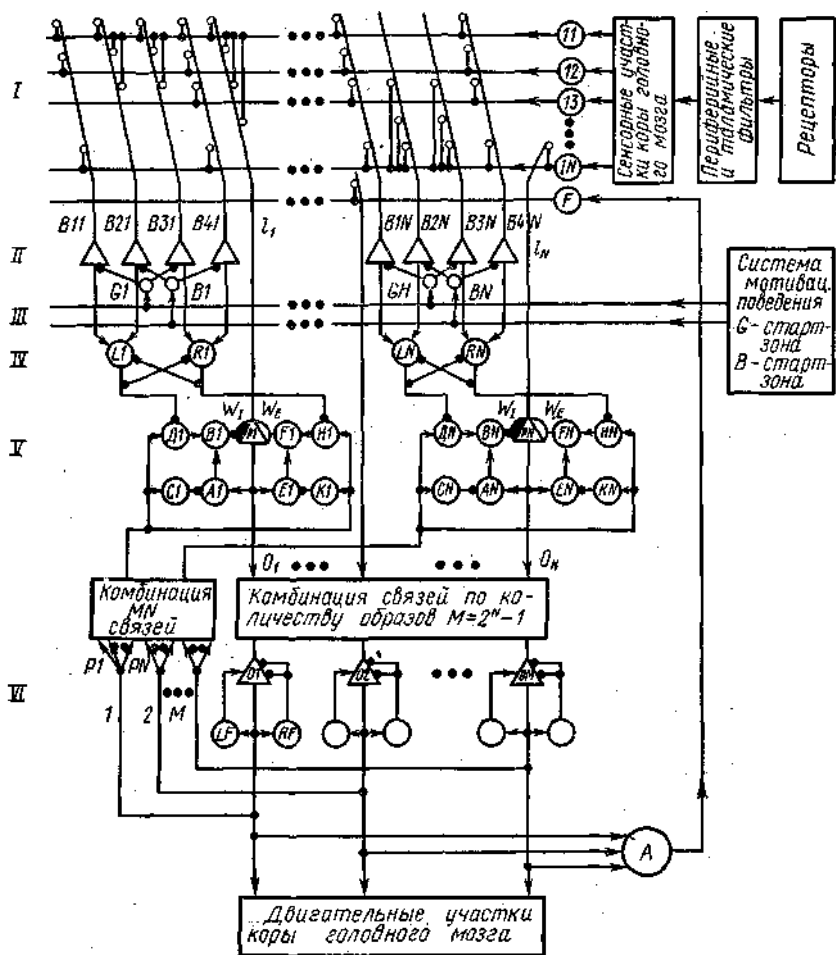


Рис. 76. Схема нейронного механизма ассоциативной коры (по Taylor, 1962) (пояснения в тексте)

тельного анализатора (рис. 77). Приходящие по афферентным волокнам сигналы будут максимально активировать соответствующий нейрон при определенном распределении возбуждающих и тормозящих синапсов и их весов. Каждый элементарный компонент запахового раздражителя активирует нейрон, детектирующий наличие данного компонента. Аксоны этих нейронов-детекторов

конвергируют на нейроне-сумматоре, который выделяет комплекс элементарных компонентов запаха. Например, химическое вещество в концентрации X_{10} распознается нейроном-сумматором X , когда для нейронов-детекторов, каждый из которых имеет 50 афферентных входов, выполняются следующие условия коэффициен-

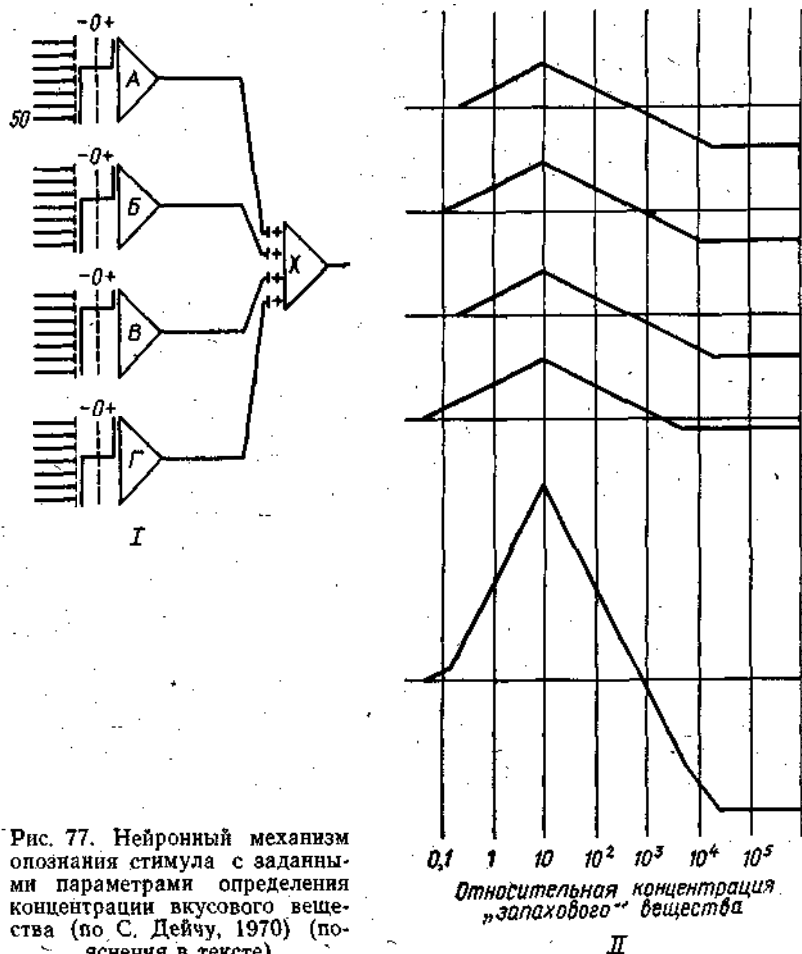


Рис. 77. Нейронный механизм опознания стимула с заданными параметрами определения концентрации вкусового вещества (по С. Дейчу, 1970) (по-яснения в тексте)

та перехода от возбуждающих волокон к тормозящим: нейрон А-17; нейрон Б-19, нейрон В-17, нейрон Г-23. Так как коэффициент перехода от возбуждающих волокон к тормозящим является по своей величине десятикратным логарифмом интенсивности сигнала о данном компоненте запаха, то распознавание запаха X_{10} складывается из детекции А-50, Б-73, В-47 и Г-200. Эти отношения представлены на рис. 77, I. На рис. 77, II показано, как оценки интенсивности афферентных сигналов, получаемых по рецепторам

нейронами-детекторами *A*, *B*, *B* и *Г* (верхние 4 кривые), складываются в нейроне-сумматоре (нижняя кривая), реализующем функцию выделения запаха X_{10} .

Рассмотренная модель анализа химических раздражителей может отражать деятельность как обонятельного, так и вкусового анализаторов. С учетом многослойного строения корковых проекционных полей их иерархическая организация изображена на рис. 78, который показывает связи дискриминаторных нейронов

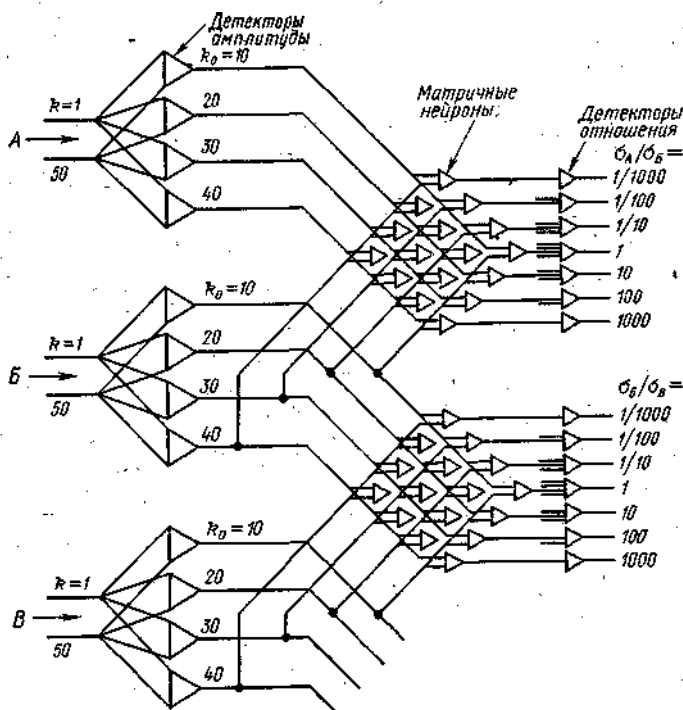


Рис. 78. Модель нейронного механизма распознавания химических веществ (вкус, запах) независимо от их концентрации (по С. Дейчу, 1970) (пояснения в тексте)

с клетками, которые осуществляют дальнейшие операции анализа. В соответствии с выполняемыми ими аналитическими функциями корковые нейроны делятся на три класса: дискриминаторы стимулов с заданными параметрами, нейроны, играющие роль ячеек матрицы, и нейроны, оценивающие отношения выявленных элементарных стимулов.

Нейроны-детекторы интенсивности афферентных сигналов, поступающих по 50 входам (*A*, *B*, *B*), характеризуются переходами от возбуждающих к тормозным волокнам (10, 20, 30, 40). Матричные нейроны каждого горизонтального ряда реагируют на определенные отношения интенсивностей стимулов σ_A/σ_B , инвариант-

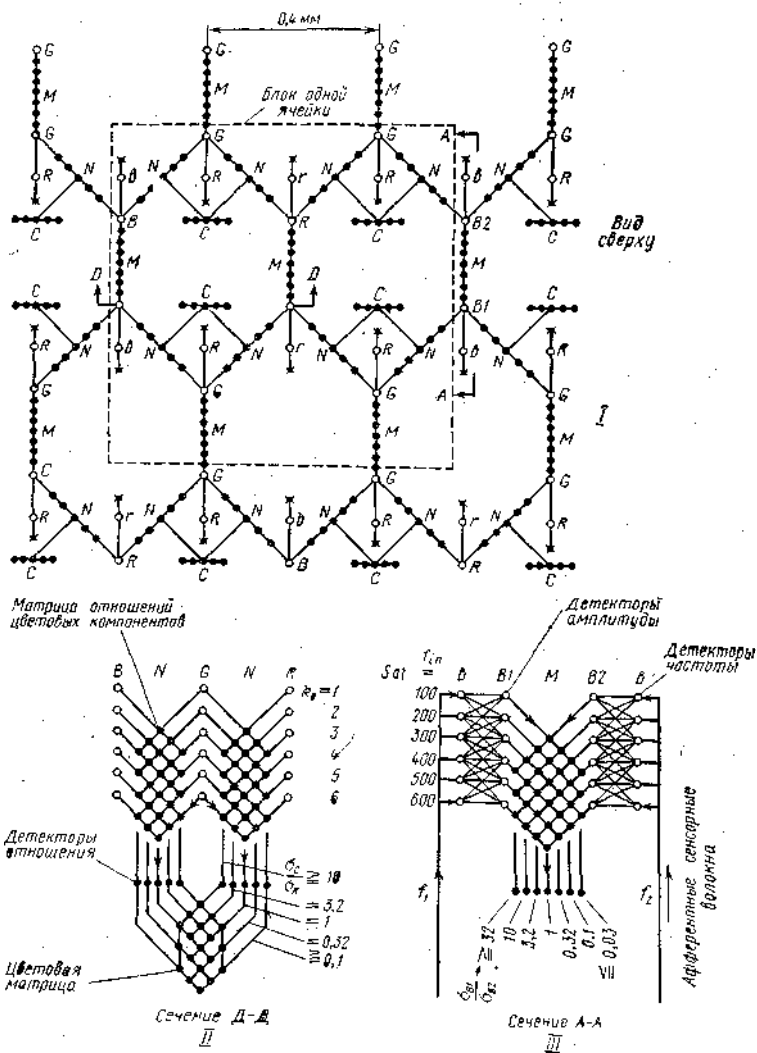


Рис. 79. Объемное представление в трех плоскостях модели нейронного механизма опознавания образов в зрительной коре (по С. Дейчу, 1970):

I — схема синтеза оценки формы и цвета опознаваемого образа; детекторы частоты (r , g или b) соединены с детекторами интенсивности (R , G или B) и их показания сравниваются в матрицах выделения границ (M) и матрицах цветовых компонентов (N), а последние попарно связываются дополнительными матрицами (C); *II* — видоизменение детекторно-матричной схемы применительно к цветовому зрению; B , G , R — колбочки, реагирующие соответственно на синий, зеленый и красный цвета; *III* — при допущении контактов каждого афферентного волокна с шестью нейронами, детектирующими различные значения интенсивности частоты сигналов; конвергенция показаний этих нейронов на семи столбцах матрицы выделения грани позволяет строить картину опознаваемого образа с разрешением по параметрам, указанным в рисунке

ные относительно концентрации запахового вещества. Детекторы отношения интегрируют показания матричных нейронов данного ряда и формируют выходные сигналы о характере химического стимула. В результате происходит опознание различных сенсорных «образов», в данном случае распознавание запахов.

Аналогичные модели нейронного механизма корковых отделов анализаторов построены с учетом их морфологии и физиологии для зрительной, слуховой и соматосенсорной систем. Так, на рис. 79 схематически показана нейрональная организация зрительной коры. Здесь также основными функциональными элементами являются нейроны-дискриминаторы, нейроны-ячейки матрицы и нейроны-интеграторы элементов образа. Однако особенности зрительного аппарата определили специфические нервноклеточные конструкции этой анализаторной системы. Например, кроме обычной матрицы взаимодействия нейронов-дискриминаторов сигналов от палочек, введена дополнительная матрица для сигналов от колбочек, обеспечивающая цветное видение.

Глава седьмая

Информационно-управляющая деятельность мозга

Коренное отличие животных от растений состоит в том, что их приспособительная эволюция пошла по пути развития органов активного передвижения как универсального средства добывания пищи и защиты своего существования. Этим объясняется возникновение у них такого своеобразного информационно-управляющего аппарата, специализировавшегося на быстром восприятии событий окружающего мира и срочной организации целесообразных ответных движений, каким явилась нервная система и ее высший отдел — головной мозг.

Эволюция рефлекторного управления

В процессе естественного отбора совершенствовались старые и возникали новые приспособления нервного аппарата мозга к адекватному реагированию на меняющиеся условия и воздействия внешней среды. В результате деятельность нервной системы становится ведущей в жизни животного организма, и она подчиняет себе все его функции.

Рефлекс и обратная связь

Элементарным актом управления, осуществляемого нервной системой, является *рефлекс* — *целесообразный ответ на раздражение, организуемый центральной нервной системой*. Представления о механизме рефлекса исторически складывались под влиянием идей, заимствованных из техники. Так, Рене Декарт (Descartes de Laune, 1639) в своей классической схеме рефлекса (рис. 80) изобразил его по типу конструкции механических автоматов той эпохи. Схема показывает, как обожженная нога отдергивается потому, что чувствительный нерв, натягиваясь, открывает заслонку мозгового желудочка, из которого некие жизненные духи по двигательным нервам, как трубкам, раздувают мышцы. В дальнейшем аналогии с техническими устройствами, действующими на основе механики и гидравлики, а затем электротехники и электроники, уступают место экспериментальному изучению и все более глубокому пониманию природы нервной сигнализации. Однако рефлекс в целом продолжает рассматриваться еще долгое время как жест-

ко детерминированный автомат, действующий по принципу реакций на возмущение. Это нашло свое выражение в понятии открытой рефлекторной дуги, заканчивающейся исполнительным органом.

Вместе с тем из самой сущности рефлекторной реакции как целесообразного ответного действия организма следует, что ее необходимо дополнить обратной связью между результатом ответного действия и формированием новых команд. Именно такая связь обеспечивает последовательную коррекцию действия, направляющую их на достижение цели. Она соединяет исполнительную часть рефлекса через новую воспринимающую с его центром и тем самым превращает открытую рефлекторную дугу в замкнутое кольцо реакций.

На эти особенности рефлекторных реакций обращал специальное внимание еще И. М. Сеченов (1863), который, например, указывал на значение мышечного чувства для контроля за рефлекторными движениями и его связи со зрительными восприятиями. Он называл «щупалами» движения глаз, при помощи которых человек следит за движущимися предметами.

Современные представления о рефлекторной деятельности с неизбежностью включают в себя принцип обратной связи. Особенно четко и демонстративно выступает роль обратных связей в саморегуляции функциональных систем (П. К. Анохин, 1935), в частности при осуществлении локомоторных актов и функциональной организации движений разной сложности (Н. А. Бернштейн, 1947).

Таким образом, углубление знаний о тонкой структуре рефлекса уже давно приводило физиологов к представлению о цикличности его конструкции, включающей в себя обратные связи, что совпадает с основными положениями современной кибернетики, как учения об общих законах деятельности систем целесообразного саморегулирования. Парадоксально, что такое учение возникло не в рамках биологических наук, издавна изучающих существование в природе системы с подобными свойствами, а в обла-



Рис. 80. Реакция организма на внешнее раздражение, происходящая с участием мозга, как отраженное действие (рефлекс по Р. Декарту, 1639)

сти математики и техники из потребностей последней в создании более совершенных искусственных средств автоматического управления и связи.

Блок-схема саморегулирующегося нервного механизма рефлекторного защитного движения



В соответствии с современными понятиями нейрофизиологии полная схема защитной реакции, изображенная Декартом, должна выглядеть так, как она представлена на приведенной схеме. Раздражение рецепторов вызывает по афферентным путям через нервный центр и по эфферентным путям ответные реакции исполнительного органа, осуществление которых корректируется обратной афферентацией и эффективность которых оценивается также с помощью контрольной рецепции. Это означает, что схема Декарта изображает лишь часть действующего при этом нервного механизма. Она дополняется проприоцептивной коррекцией, обеспечивающей точность защитного движения, и зрительном контролем за радикальностью устранения опасности ожога.

Уровни рефлекторного управления

Рефлекторное управление функциями организма как целого включает в себя нервные механизмы чрезвычайно разного уровня сложности. Классификация этих уровней, исходя из различной их морфофизиологической организации изображена на рис. 81. По этой классификации все врожденные реакции делятся на три уровня.

Низший уровень составляют сегментарные двигательные или вегетативные рефлексы, комплексы которых обозначаются как *ауто-регуляции*. Более сложные приспособительные реакции с их вегетативными компонентами обозначаются как *ауто-контроль*.

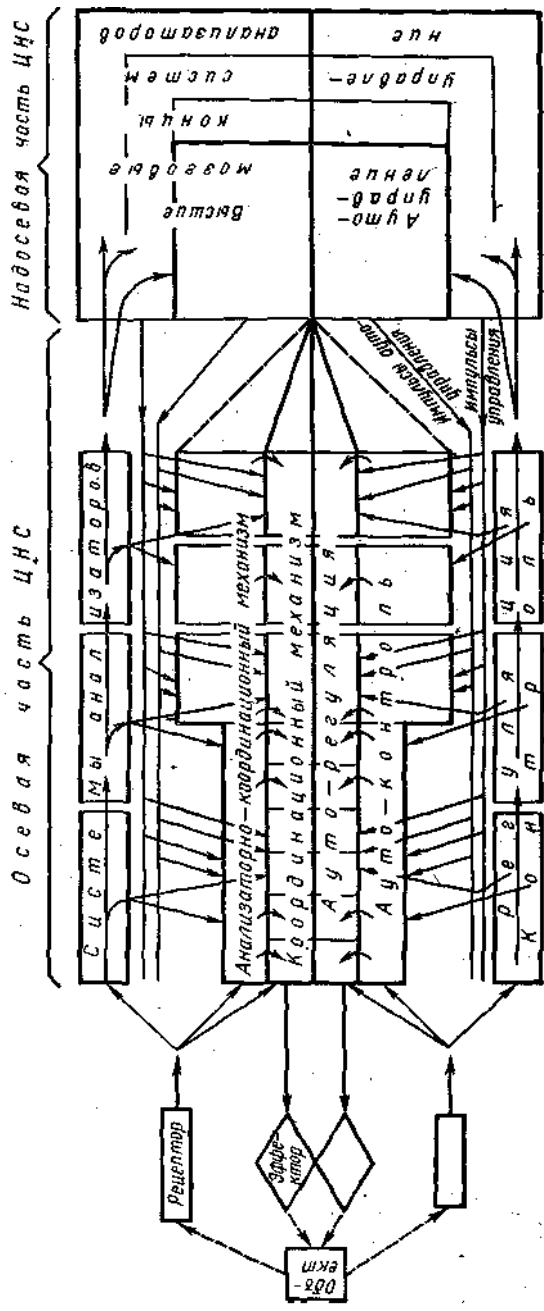


Рис. 81. Блок-схема общей организации и основных уровней первого управления в организме (по Г. И. Полякову, 1965)

Наиболее сложные врожденные формы поведения (инстинкты), реализуемые надсегментарным аппаратом, обозначаются как *ауто-управление*. Индивидуально приобретаемое поведение также состоит из регуляций, контроля и управления. В отличие от ауто-регуляций регуляцией обозначаются связи первых с общей ориентировкой организма в окружающем мире, которые осуществляются осевыми отделами систем анализаторов. Функции *контроля* состоят в индивидуально вырабатываемых сигнальных переключениях ауто-регулирующихся и ауто-контролирующихся систем организма из одного функционального состояния в другое.

Наконец, *управление*, осуществляемое целостной деятельностью надсегментарных высших отделов нервной системы, представляет собой высшую нервную (психическую) деятельность вплоть до самых сложных ее форм. В отличие от автоматического поведения по генетической программе ауто-управления самопрограммирующееся на основе индивидуального опыта управление создает свободное или произвольное поведение.

Представление об иерархии взаимосвязанных уровней регуляции, находящихся в определенном соподчинении, соответствует основным положениям кибернетической теории управления. Так, соподчинение алгоритмов является главным условием работы самоорганизующихся систем (Н. Винер, 1963), а приспособительное поведение организма — как функция многоярусной системы управления, эволюция которой осуществляется в основном путем отбора и развития новых ярусов управляющей системы (А. А. Ляпунов, 1963). Исходя из этих соображений для понимания эволюции рефлекторного управления чрезвычайно важно продолжать изучение и уточнение основных уровней управляющих механизмов и оценить биологическое значение и специфику каждого из них.

Взаимосвязанность деятельности механизмов нервной регуляции разных уровней чрезвычайно затрудняет их классификацию. Поэтому весьма условно исходя из современных сведений физиологии нервной системы и теории автоматического регулирования можно выделить шесть таких уровней: *элементарные безусловные рефлексы, координационные безусловные рефлексы, интегративные безусловные рефлексы, сложнейшие безусловные рефлексы, элементарные условные рефлексы и сложные формы высшей нервной (психической) деятельности, на базе которых развиваются принципиально новые механизмы второй сигнальной системы мозга человека.*

Элементарные безусловные рефлексы

Элементарные безусловные рефлексы — это простые ответные реакции, имеющие местное значение. Они вызываются, как правило, локальным действием контактных раздражителей и выражаются отдельными движениями скелетной мускулатуры или реакциями того или иного внутреннего органа. Роль обратных связей, преимущественно отрицательных в осуществлении и кор-

рекции таких элементарных рефлексов, еще невелика, и они реализуются по жестко детерминированной программе своих сегментарных центров. Отсюда крайняя степень их автоматизма и стереотипности.

В понятиях теории автоматического регулирования — это одноконтурные системы первого порядка с преобладанием регулирования по возмущению, регулирование по отклонению вносит лишь некоторые коррективы в ответные реакции. Уровень элементарных рефлексов соответствует ауторегуляциям по Г. И. Полякову (1965).

Классическим примером элементарного двигательного рефлекса обычно служит описанный выше рефлекс защитного движения, которым воспользовался еще Декарт.

Элементарный рефлекс осуществляется с участием очень ограниченного числа или даже отдельных сегментами нервной системы позвоночных и узлами нервной системы беспозвоночных животных. Он имеет один главный канал передачи информационных и командных сигналов по афферентному, центральному и эфферентному звеньям с петлями обратных связей. Роль элементарных рефлексов состоит в простейших приспособлениях организма к внешним воздействиям местного значения и в приспособительных изменениях работы отдельных внутренних органов. В жизни человека это невольные, часто неосознаваемые движения и обычно неощущаемые висцеральные реакции.

Координационные безусловные рефлексы

Координационные рефлексы — это акты согласованной деятельности в пределах локомоторных аппаратов или вегетативных функциональных объединений.

Они вызываются также контактными раздражителями, но последние в данном случае играют роль пусковых включающих ряд циклов, в которых действуют проприо- или интероцептивные раздражения. В рефлекторных ответах координационного типа участвуют, как правило, реципрокно взаимодействующие комплексы мышечных групп или внутренних органов. При этом резко возрастает по сравнению с элементарными рефлексами значение обратных связей, которые имеют не только

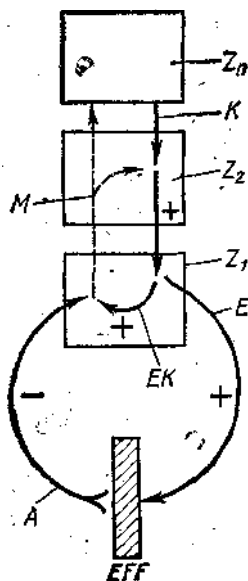


Рис. 82. Многоуровневый координационный механизм различения собственных движений от движений окружающих предметов (по Holst, Mittelstaedt, 1950): Z_n, Z_2, Z_1 — центры разного уровня, K — команда выполнения координированного движения, E — иннервация эффекторной мускулатуры, EFF — двигательный аппарат, A — проприоцептивная афференция, EK — дубликат командного сигнала эффекторам, M — информация о сравнении фактического перемещения с дубликатом командного сигнала

отрицательный, но и положительный характер. Поэтому рефлекторные ответы, хотя и весьма стереотипные, но допускают коррекцию в более широких пределах.

В понятиях теории автоматического регулирования это, по крайней мере, двухконтурные системы с комбинированным регу-

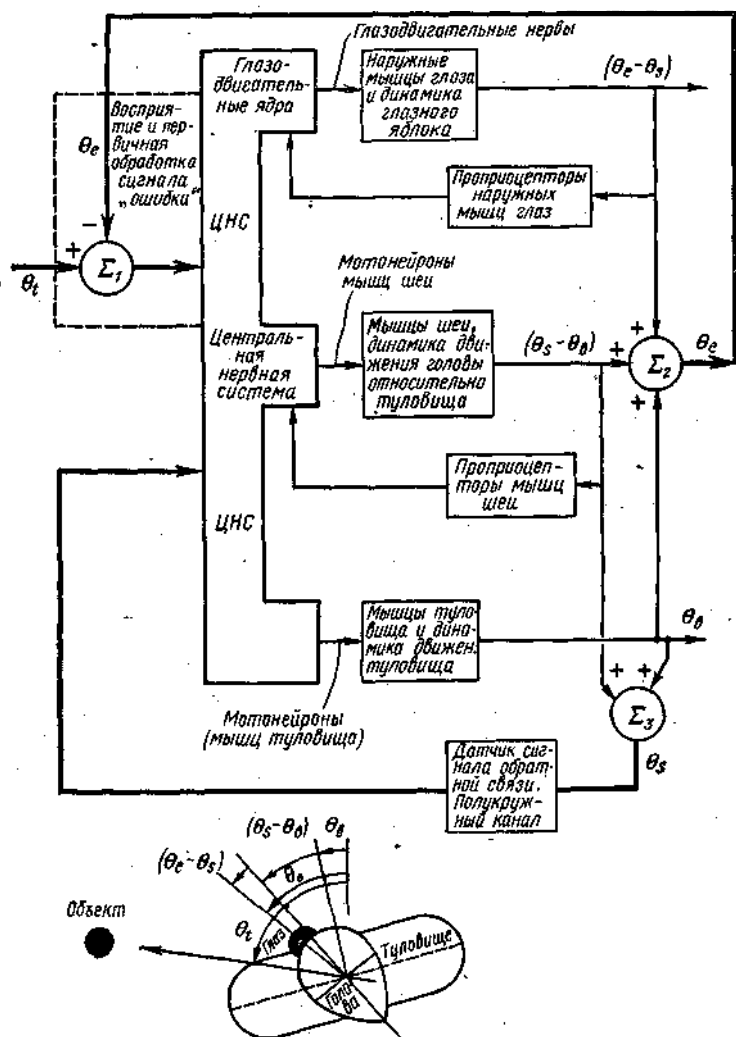


Рис. 83. Схема сложной системы координированных рефлексов зрительной фиксации (по Jones, Milsum, 1965):

обозначения углов в абсолютном пространстве: θ_e — положение объекта, θ_s — направление зрительной оси, θ_0 — разворот туловища, $\theta_s - \theta_0$ — поворот головы относительно туловища, $\theta_e - \theta_s$ — направление зрительной оси относительно глазницы, Σ — сумматоры пространственных углов

лированием, как по возмущению, так и по отклонению. Типичным простым координационным рефлексом является антагонистический, согласующий сокращения сгибательных и разгибательных мышц. В вегетативной сфере примером координационного рефлекса может служить прессорно-депрессорная регуляция уровня кровяного давления.

Особой формой координации является коррекция текущих реакций, например, вносятся поправки в двигательные акты в связи с кажущимися движениями окружающих предметов, из-за собственного перемещения. Здесь участвуют все уровни организации движений — от высших центров произвольного управления ими до исполнительных низших механизмов (рис. 82). На основании сравнения проприоцептивной информации о совершаемых движениях с системой заданных команд происходит коррекция сложного двигательного акта.

Координационные рефлексы осуществляются чаще всего совместной деятельностью нескольких сегментов спинного мозга или узлов нервной цепочки. При этом одновременно действует не менее двух параллельно включенных главных каналов передачи информации с отрицательными и положительными обратными связями и командных сигналов.

В зависимости от характера задачи координирования эти рефлексы могут достигнуть весьма значительной сложности. Примером может служить координация движений при фиксации взглядом рассматриваемого предмета (рис. 83). Здесь действует сложная система обратных связей по каналам зрительной, вестибулярной и проприоцептивных афферентаций. Сумматоры пространственных углов дают информацию, на основании которой координируется работа глазодвигательных мышц, мускулатуры шеи, туловища и конечностей.

Значение координационных рефлексов состоит в том, что с их помощью из локальных элементарных рефлексов формируются локомоторные акты или гомеостатические вегетативные реакции. Психология относит этот уровень управления к простым двигательным автоматизмам и автономной деятельности вегетативной части нервной системы в норме, остающейся под порогом сознания.

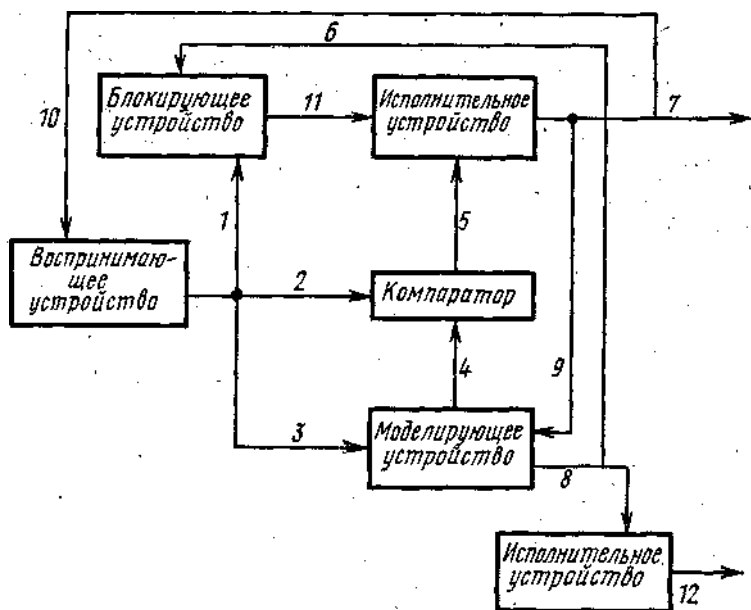
Интегративные безусловные рефлексы

Интегративные рефлексы представляют собой синтез координированных двигательных актов с их вегетативным обеспечением в комплексные реакции определенного биологического значения. Рефлексы такого рода вызываются раздражителями разного биологического значения (пищевыми, болевыми и т. д.) в отличие от элементарных и координационных рефлексов, для которых решающими были физические свойства и место приложения раздражителя. Ответная реакция всегда имеет целостный сомато-вегетативный характер и осуществляется по многим взаимосвязанным каналам управления с сильно развитыми проприоинтероцептивны-

ми обратными связями, обеспечивающими точные коррекции по ходу ее осуществления в соответствии с динамикой состояния организма. Поэтому такие рефлексы более пластичны и течение их оказывается более изменчивым, чем у рефлексов предыдущих уровней регуляции.

В понятиях теории автоматического регулирования — это *многоконтурные системы, работающие главным образом на поддержание постоянных значений основных регулируемых величин, т. е. системы стабилизации, обеспечивающие внутреннюю уравновешенность организма. Уровень интегративных рефлексов соответствует аутоконтролю по Г. И. Полякову (1965).*

Схема регулирования функций при приеме пищи
(по Tembrock, 1964)



1 — афферентные сигналы, которые могут подвергаться условному блокированию, 2 — путь к сравнивающему устройству, 3 — формирование модели стимула, 4 — экстраполированные сигналы, 5 — сигнал рассогласования, 6 — экстраполированные сигналы, блокирующие афферентацию, 7 — ориентировочная реакция, 8 — экстраполированные условные сигналы, 9 — обратная связь ориентировочной реакции с формированием модели стимула, 10 — обратная связь ориентировочной реакции с рецепторным аппаратом, 11 — сигналы пусковые для ориентировочной реакции, 12 — условная реакция на время

Примером интегративного рефлекса может служить акт еды. Несмотря на кажущуюся его простоту, здесь действует сложная система управления. На рис. 84 и схеме показаны основные меха-

ними регулирования соматических и вегетативных компонентов акта еды. Еще более сложно организован болевой интегративный рефлекс. В него входит целый комплекс координированных движений, направленных на уклонение от вредного воздействия, взаимосвязанные вегетативные реакции повышения кровяного давления, выхода сахара в кровь и др., обеспечивающие максимальную работоспособность и готовность к борьбе. При этом в действие вступают и гуморальные механизмы управления, в частности эндокринный аппарат адrenaловой системы.

Своеобразным видом интегративных рефлексов по-видимому, является ориентировочная реакция. Хотя она вызывается так называемыми индифферентными раздражителями, не имеющими определенного биологического значения, но сама реакция имеет совершенно определенный биологический смысл подготовки к восприятию и срочному анализу сигнала неизвестной природы, чтобы адекватно ответить на сигнализированное им воздействие.

В осуществлении интегративных рефлексов ведущими становятся надсегментарные механизмы. У беспозвоночных эти функции несут преимущественно структуры подглоточного ганглия, а у позвоночных — нижние отделы мозгового ствола, главным образом структуры продолговатого, среднего и отчасти промежуточного мозга, а также мозжечка. Здесь четко выступает трехъярусная система обратных связей, осуществляющих коррекцию элементарных, координационных и собственно-интегративных реакций.

Роль интегративных рефлексов в приспособительной деятельности организма исключительно велика. Они знаменуют переход

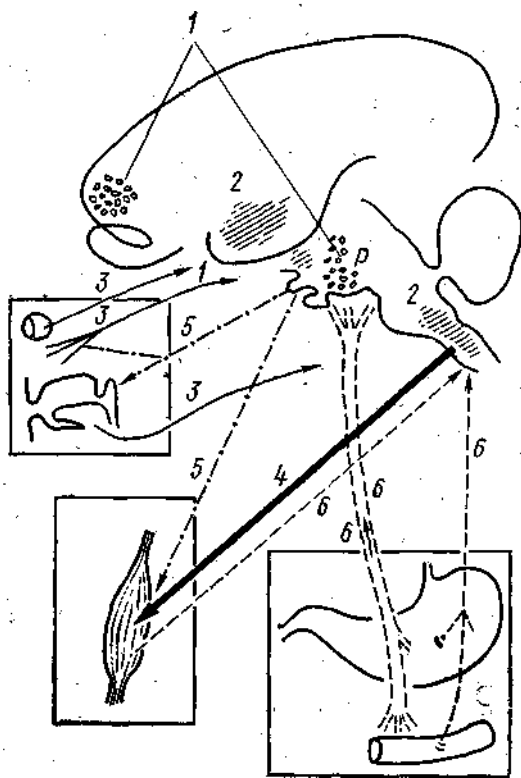


Рис. 84. Механизмы регулирования функций при приеме пищи (по Tembrock, 1964):

1 — регулирующие и 2 — координирующие отделы мозга, 3 — афферентные пути, 4 — эфферентный путь, ведущий к мышцам, 5 — пути, регулирующие центростремительные влияния, 6 — пути, регулирующие по типу обратной связи, P — центральный рецептор гипоталамуса

от локальных реакций к ответам организма как целого и представляют собой простейшие акты поведения. В психологическом аспекте интегративные рефлексы означают переход к качественно новой форме отражения воздействий на организм в виде сопровождения его ответных действий соответствующими эмоциями. Появление на этом уровне управления субъективного компонента объективно протекающих нервных процессов, по-видимому, явилось способом выразить в слитной целостной форме отношение организма как целого к испытываемым им воздействиям.

Сложнейшие безусловные рефлексы

Сложнейшие безусловные рефлексы организуются по генетической программе из интегративных рефлексов и составляют видовые стереотипы поведения. Они вызываются контактными и ди-

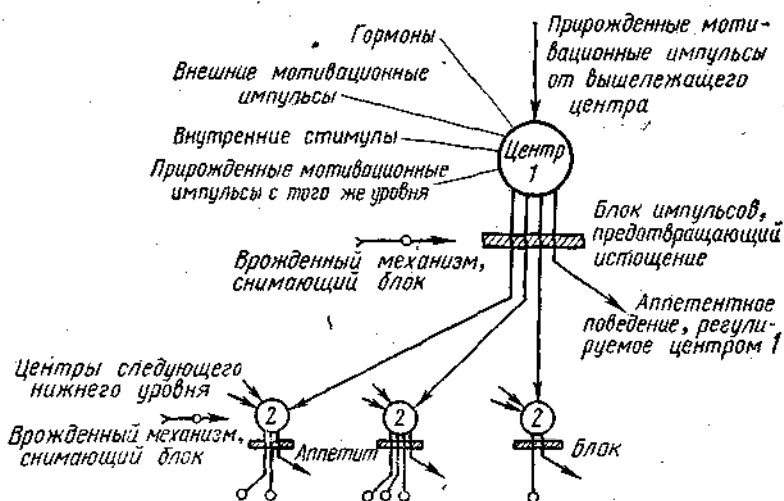


Рис. 85. Схема иерархической организации инстинктивного поведения (по Tinbergen, 1955)

стантными раздражителями, имеющими прямое или косвенное отношение к питанию, защите, размножению и другим биологическим потребностям в широком смысле этих понятий. Характерной чертой таких рефлексов является то, что они образуются последовательностью интегративных реакций, при которой завершение предыдущей стимулирует начало следующей.

Приспособительная изменчивость сложнейших безусловных рефлексов увеличивается наслоением условных рефлексов, приобретаемых в ранние этапы онтогенеза. Например, врожденная ре-

акция поднятия мордочки при затемнении, обеспечивающая захватывание соска вымени ягненок, наиболее ярко развивается на 1—3-й день жизни. Первое же кормление закрепляет ее, но если ягненок кормить из рожка, то эта инстинктивная реакция исчезает. Сформировавшееся таким образом поведение называют *инстинктивным*. Концепция этологии усматривает главные движущие силы инстинкта в эндогенных факторах. На рис. 85 показана иерархия уровней поведения, которые последовательно развязываются врожденными механизмами.

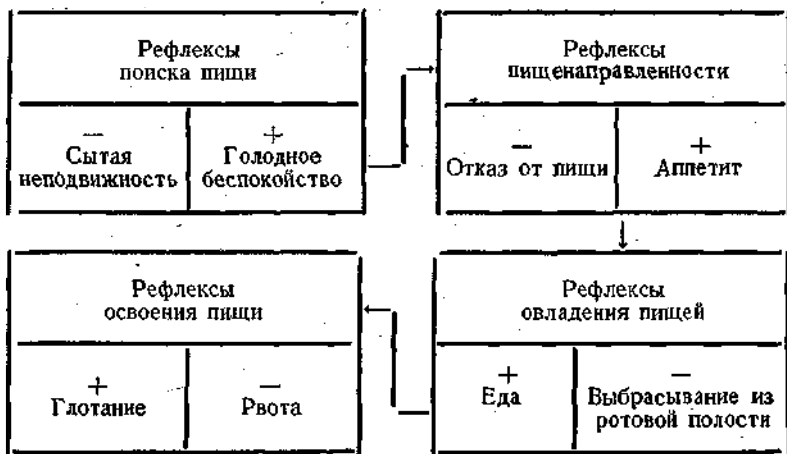
Учение И. П. Павлова (1927) о рефлекторной природе инстинкта позволяет анализировать инстинктивное поведение в связи со всеми обуславливающими его факторами. Систематизация сложнейших безусловных рефлексов была разработана Н. А. Рожанским (1957).

В понятиях теории автоматического регулирования инстинктивное поведение определяется как *многоконтурное иерархическое регулирование высокого порядка*, в котором особое значение приобретает состояние системы, направляющее стабилизирующую деятельность на уравнивание организма с внешней средой, появляются корригирующие временные связи с текущими событиями. Уровень инстинктивных реакций соответствует аутоуправлению по Г. И. Полякову (1965).

Наиболее яркие примеры инстинктивных реакций дает жизнь некоторых высших насекомых, так детально и красочно описанная Ж. Фабром (1906). Инстинктивные реакции составляют значительную часть сложного поведения и у позвоночных животных. Примером может служить функциональная структура сложного пищевого поведения.

Блок-схема последовательного вовлечения подсистемы рефлексов, образующих систему пищевого поведения.

(по Н. А. Рожанскому, 1957)



Не менее сложную структуру имеет оборонительная инстинктивная реакция, которая в зависимости от характера вредного воздействия и обстановки будет развиваться в пассивной или активной форме.

Центральные механизмы инстинктивных реакций располагаются в головных ганглиях, преимущественно надглоточных, нервной цепочки беспозвоночных животных. Центральные механизмы инстинктивных реакций реализуют свою деятельность через иерархическую систему соподчиненных центров интегративных, координационных и элементарных рефлексов. Этапная последовательность актов инстинктивного поведения ограничивает обратные связи от последующих этапов к уже пройденным, коррекция которых оказывается запоздалой. Отсюда жесткий детерминизм поведения по генетической программе, который дает немало примеров «слепоты инстинкта», при изменившейся обстановке.

Инстинктивные реакции олицетворяют собой исторический опыт вида. Субъективно он проявляется в психике человека в виде подсознательных влечений и желаний, в сложной игре эмоций и настроений. Нарастающие противоречия между «усредненной» программой видového поведения и разнообразием индивидуальных условий жизни привели к возникновению нового уровня нервного управления, обеспечивающего индивидуальное приспособление к меняющимся условиям жизни. Таким уровнем явились условные рефлексы, открытые и изученные И. П. Павловым (1903, 1927).

Элементарные условные рефлексы

Элементарные условные рефлексы состоят в вызывании интегративных рефлексов или инстинктивных реакций по сигналам ранее безразличных раздражителей, которые приобретают сигнальное значение в результате индивидуального опыта особи. Принципиальным отличием условнорефлекторного уровня управления от всех предыдущих является то, что он не существует заранее, а образуется в процессе индивидуальной жизни. Условный рефлекс — ярко выраженная самоорганизующаяся система.

Специфическая особенность обратных связей системы условного рефлекса заключается в том, что они устанавливаются от результатов действия к сигнальному значению условного раздражителя с положительным знаком через подкрепление и с отрицательным знаком — через неподкрепление. Действенность сигнала определяется степенью вероятности появления вслед за ним безусловного раздражителя. Все это делает условные рефлексы наиболее гибким, самоорганизующимся и самопрограммирующимся механизмом управления.

В понятиях теории автоматического управления — это система с самонастройкой программы. Элементарные условные рефлексы соответствуют уровням регуляции и контроля по Г. И. Полякову (1965).

Начиная с момента рождения и на протяжении всей жизни идет образование, видоизменение, угашение и восстановление бесчисленного множества разнообразнейших элементарных условных рефлексов. Однако это разнообразие зависит от широкого выбора сочетаний определенных категорий сигнальных раздражителей с также определенными категориями интегративных рефлексов и инстинктивных реакций, которые этими сигналами вызываются. Поэтому можно свести все неповторимое разнообразие индивидуальных условных рефлексов в группы, например, по признакам физической природы, физиологического механизма или биологического значения безусловных подкреплений (рис. 86).

Яркие примеры образования, например, пищевых и оборонительных условных рефлексов дают естественное развитие охотничьих навыков у хищников и воспитание домашних животных. Элементарные условные рефлексы образуются и у человека преимущественно в раннем возрасте. К ним относятся пищевые рефлексы поворота головки и сосательных движений на тактильно-проприоцептивные сигналы «позы кормлений», на зрительные сигналы вида матерей, оборонительные рефлексы на укладывание ручек, ножек при слишком тугом пеленании и т. д.

Условные рефлексы осуществляются высшими, филогенетически наиболее молодыми отделами нервной системы. Здесь, по-видимому, имеют существенное значение не только высокий уровень развития, но и молодость структуры с еще не зафиксированными связями. У позвоночных такие структуры сосредоточены преимущественно в головных ганглиях. Хотя вопрос об их топографии во многом еще не ясен, но имеются данные, позволяющие полагать, что здесь имеют место весьма разные его решения. Например, высказывались мнения, что у червей эти функции представлены во многих узлах нервной цепочки, а у высших насекомых находятся главным образом в так называемых грибовидных телах.

У позвоночных нервный механизм условных связей, по-видимому, образует сложную многоуровневую систему, расположенную преимущественно в структурах переднего мозга. О локализации отдельных звеньев этого механизма имеются различные мнения.

Первоначально И. П. Павлов полагал, что временные связи устанавливаются между соответствующей зоной коры и подкорковым центром безусловного рефлекса, на базе которого вырабатывался условный (рис. 87, I). Однако по мере накопления новых фактов, он пришел к мнению о наличии в коре представительств основных безусловных рефлексов и, следовательно, о замыкании временной связи в пределах коры (рис. 87, II). На основании фактов о нарушении безусловнорефлекторной деятельности при декортикации, подтверждающих корковое представительство безусловных рефлексов и сохранения при этом некоторых примитивных форм условных связей, Э. А. Астратян (1937) развивает представление о многоуровневом их замыкании (рис. 88). По П. К. Анохину, образование условного рефлекса происходит путем последовательного формирования циклических связей (рис. 89).

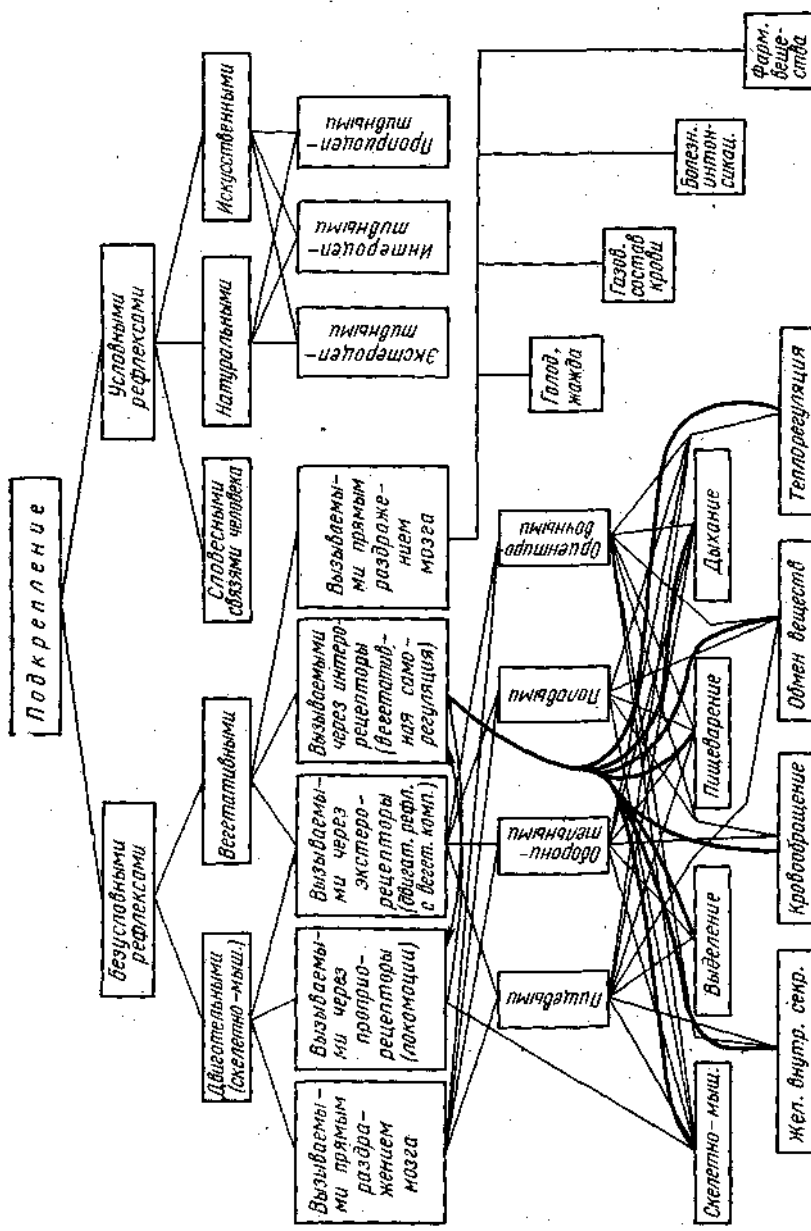


Рис. 86. Классификация условных рефлексов по виду подкреплений, на базе которых они выработаны (по А. Б. Когану, 1959)

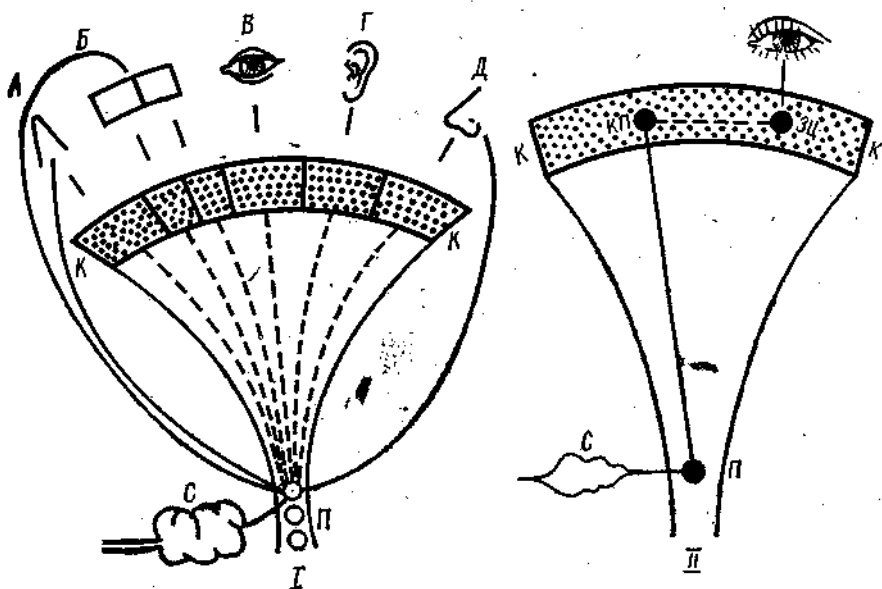


Рис. 87. Структура временной связи условного рефлекса по И. П. Павлову. I — первоначальное представление о «вертикальных» временных связях коры с подкорковыми центрами; II — более позднее представление о горизонтальных временных связях в пределах коры между участком сигнального анализатора и корковым представителем безусловного рефлекса:

A — язык, B — кожа, В — глаз, Г — ухо, Д — нос, К — кора, ЗЦ — зрительный центр, КП — корковое представление пищевого центра, П — пищевой центр, С — слюнная железа

Первый этап *афферентного синтеза* состоит в образовании интегральной картины условного стимула из многочисленных действующих в данный момент неспецифических и специфических афферентаций обстановочного и пускового значения. На втором этапе происходит формирование *акцентора действия* как динамической системы сенсорного отражения его результатов. Третий этап состоит в построении адекватного *эффекторного аппарата* осуществления целенаправленного поведения. Наконец, на четвертом этапе *обратная афферентация* замыкает контур этой саморегулирующейся биокibernетической си-

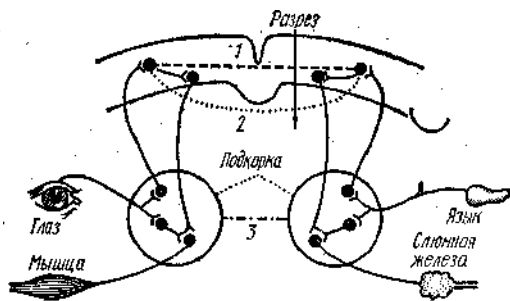


Рис. 88. Временная связь между зрительным и слюноотделительным безусловными рефлексам (по Э. А. Асратяну, 1937):

временная связь: 1 — через серое вещество коры, 2 — через ассоциативные пути белого вещества, 3 — через подкорковые центры

стемы. Л. Г. Воронин (1952) рассматривает образование условного рефлекса как формирование множественных прямых и обратных связей между корковыми подкорковыми центрами (рис. 90).

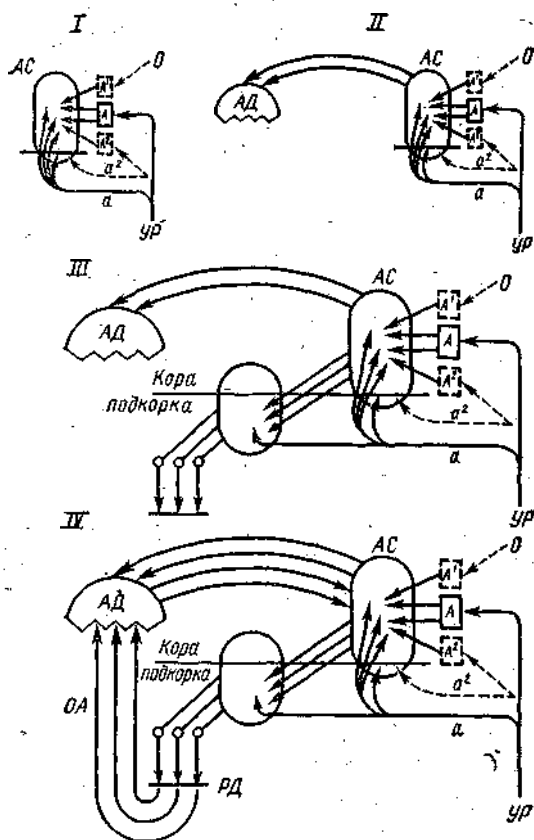


Рис. 89. Основные этапы самоорганизации условного рефлекса (по П. К. Анохину, 1961). I — афферентный синтез, II — образование акцептора действия; III — формирование эффекторного аппарата; IV — замыкание обратной афферентации:

УР — условные раздражители, α — неспецифические и α^2 — специфические афференты, O — раздражители обстановки, A, A^1, A^2 — анализаторы обстановочных и пусковых сигналов, AC — аппарат афферентного синтеза, AD — аппарат акцептора действия, PD — рефлекторное действие, OA — обратная афферентация

Механизм временной связи во многом еще недостаточно изучен. Во всяком случае он представляет собой систему, использующую одновременно много каналов передачи сигналов. Усложнение этой системы шло в соответствии с развитием нервных аппаратов центрального анализа в виде многослойных проекционных полей, образовавших ламинарные структуры коры больших полушарий. Многоканальность и взаимозаменяемость каналов механизма условных связей делает его исключительно надежным. Так, условные рефлексы сохранялись даже после удаления значительных участков корковых полей. Опыты с поочередным выключением всех возможных анатомических путей прохождения условного возбуждения от пункта возбуждения до пункта коры мозга, раздражение которого сделали условным, показали, что нет ни одного пути, исключение которого сделало бы осуществление условного рефлекса невозможным. Это обстоятельство, а также сохранение условных рефлексов после разрезов, проходящих на всю глубину

ну коры, привели к предположению, что замыкания условных связей могут быть, как показано на рис. 91, множественными локальными между афферентными и эфферентными корковыми элементами. Возможно, что таковы нейрофизиологические механизмы «распределенной» памяти (А. Б. Коган, 1961).

Возникновение условнорефлекторного управления означало скачок в приспособительной эволюции мира животных. Уже элементарные условные рефлексы дают возможность животному заблаговременно реагировать на приближающиеся жизненно важные для него события. В психологическом плане элементарные условные

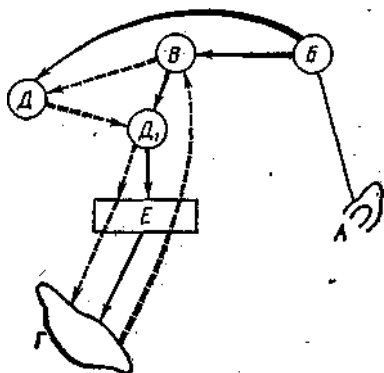


Рис. 90. Схема двучленного двигательного условного рефлекса (по Л. Г. Воронину, 1952):

А — слуховые рецепторы, Б, В — слуховая проекционная область коры, Г — мышцы, Д — пищевой центр, Д₁ — двигательные элементы коры, Е — подкорковые двигательные аппараты

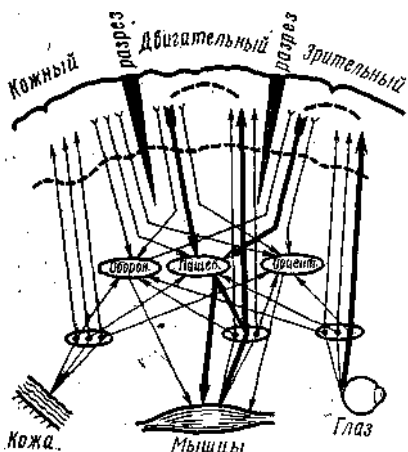


Рис. 91. Схема локализации множественно распределенных замыканий временной связи двигательного пищевого условного рефлекса на световой сигнал (по А. Б. Когану, 1961)

рефлексы кладут начало ассоциативному способу мышления. Однако на этом уровне содержанием ассоциаций являются примитивные чувства, переживания и влечения, связанные с основными инстинктами.

Сложные формы высшей нервной деятельности

Сложные формы высшей нервной (психической) деятельности возникают как интеграции элементарных условных рефлексов и используют аналитико-синтетические механизмы абстрагирования (отвлечения от безусловных подкреплений) сигналов. Это дает возможность более полного и целостного восприятия окружающего и более адекватного прогнозирования и программирования поведения. Простейшим примером такой интеграции элементарных условных рефлексов может служить образование в цепи двигательных реакций «функциональных комбинационных центров» (Л. Г. Воронин, 1965) (рис. 92).

Раздражители, вызывающие сложные формы нервной деятельности, как правило, имеют комплексный характер. Поведение животных в природе направляется сигналами разнообразных сочетаний многочисленных элементов обстановки. На этом уровне управления основным объектом ответных реакций становится не окружающая среда, а сам управляющий аппарат и выработка новых систем самопрограммирования часто не проявляется внешними реакциями, а принимает формы, которые И. М. Сеченов (1878) образно называл «рефлексы с оторванным концом» и которые, по-видимому, составляют основу механизмов мышления.

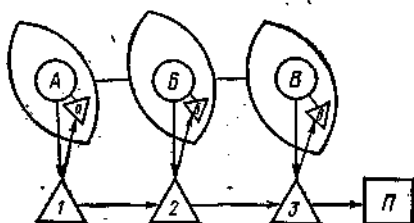


Рис. 92. Схема образования «функциональных комбинационных центров» на основе цепи условнорефлекторных движений (по Л. Г. Воронину, 1965):

А, Б, В — экстероцептивные условные раздражения, а, б, в — кинестетическая афферентация, 1, 2, 3 — двигательные акты, П — подкрепление; стрелки обозначают временные связи

Сложные формы высшей нервной деятельности осуществляются с участием своеобразной многоярусной системы положительных и отрицательных обратных связей между механизмами восприятия и принятия решений за счет сигналов согласования или рассогласования, сложившихся из прошлого опыта моделей внешнего мира и программ поведения с фактическим состоянием окружающей среды.

В понятиях теории автоматического управления сложные формы высшей нервной деятельности являются наиболее совершенными *самоадаптирующимися системами, которые осуществляют свою оптимизацию путем перестройки организации*, т. е. являются самоорганизующимися. Сложные формы высшей нервной деятельности соответствуют уровню управления по Г. И. Полякову (1965).

Примером сложной формы высшей нервной деятельности может служить динамический стереотип поведения. В простом виде он образуется, например, при выработке системы условных рефлексов, вызываемых в одинаковой последовательности определенными сигналами. Интеграция этих рефлексов в программу целостного поведения проявляется в том, что даже при замене одного ряда сигналов другим очередная условная реакция оказывается именно такой, какая обычно следовала за предыдущей (рис. 93).

Другой уже упоминаемой выше формой сложной организации поведения является образование цепи условных рефлексов, в которых осуществление предыдущего становится сигналом последующего, а весь их комплекс приобретает свойства целенаправленного поведенческого акта (Л. Г. Воронин, 1952).

Наиболее сложные формы высшей нервной деятельности связаны с синтетическими процессами, на основе которых возникают целостные субъективные образы внешнего мира, формируются це-

лениправленные программы поведения и развивается абстрактное мышление. Этот уровень высшего синтеза выделяется как психонервная деятельность (И. С. Беритов, 1948, 1969), в которой сигналом являются не элементарные потоки импульсов, несущие информацию о той или иной качественной или количественной характеристике предмета, а нервный процесс, продуцирующий его целостный субъективный образ. Одна из особенностей такой образной памяти состоит в том, что в ней запечатлеваются события даже после однократного их переживания. Например, собака запоминает

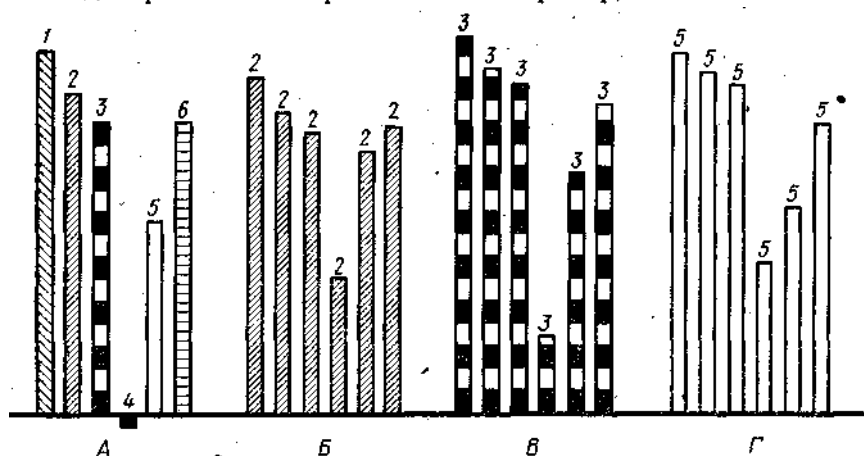


Рис. 93. Динамический стереотип последовательности условных реакций на систему раздражителей (по Э. А. Асратяну, 1953):

высота столбика — величина условного сложноразделительного рефлекса, выработанного на звонок (1), на колебания метронома с частотой 60 в 1 мин (2) и 120 в 1 мин (4), на шипение (3), на свет (5), на касалку (6); А — применение системы из разных условных раздражителей, В, В, Г — замена всех раздражителей повторением только одного из них

место, где ее однажды покормили, и сразу находит путь к нему.

Самой сложной формой высшей нервной (психической) деятельности, качественно отличающейся от всех ее форм у животных, является развивающаяся у человека из потребностей трубового общения система обмена понятиями при помощи речи, которую И. П. Павлов (1932) обозначил как «вторую сигнальную систему». При этом множественная дробность информационных сигналов о явлениях окружающего мира в результате их многоступенчатого отвлечения и слитного обобщения превращаются в идеальные субъективно-психические отражения, которые становятся основным материалом мыслительных операций человека (рис. 94). В отличие от элементарных условных рефлексов, имеющих эмоциональный фон примитивных инстинктивных влечений и переживаний, второсигнальная деятельность приобретает иную сенсорную окраску. Эффекты стимуляции корковых и глубинных структур мозга дали некоторые сведения об их субъективных характеристиках и возможном морфологическом субстрате. В последнее время наметились некоторые подходы к изучению нейрофизиологического кода актов

Формализация процессов обучения

Одна из главных задач, возникающих при изучении кибернетической саморегуляции, состоит в выяснении законов, по которым отклоняющие возмущения определяют принятие решений и по которым сигналы согласования или рассогласования поведения и цели формируют программу действий. Решение такого рода задач требует прежде всего точного количественного описания всех компонентов изучаемой системы. Лишь тогда оказывается возможным математическое представление их динамики в разных условиях, ее формализация и выведение законов, по которым система реализует свои функции.

Основными компонентами простейшей самопрограммирующейся условнорефлекторной системы являются факторы подкрепления, неподкрепления и условной реакции. Взаимосвязь их количественных показателей давно привлекала внимание исследователей в связи с изучением общих закономерностей обучения. Так, в результате обработки опытов по обучению крыс нахождению пути в лабиринте с учетом количественных оценок приобретения навыка (К. Лешли, 1929) была выведена формула (Thurstone, 1933):

$$u = \frac{\left(\frac{\sqrt{m}}{ak}\right) R}{R + \left(\frac{\sqrt{m}}{k}\right)},$$

где u — накопление ошибки; R — число упражнений; m — константа, зависящая от характера задания; k — константа, зависящая от обучаемого; a — коэффициент поправки. Однако эта математическая модель представила не столько закономерности формирования позитивной программы поведения, сколько программу проб и ошибок.

Другая формула была выведена на основании анализа большого материала экспериментов с обучением, проведенным как на животных, так и на людях:

$$H = M(1 - e^{-kN}),$$

где H — сила навыка; M — физиологический максимум силы навыка; N — число подкреплений; k , e — константы.

Полная математическая модель количественной взаимосвязи факторов подкрепления, неподкрепления и условной реакции была разработана в лаборатории И. П. Павлова математиком Н. А. Романовым (1935). Принимая величину слюноотделительного условного рефлекса в качестве показателя проточности временных связей и учитывая ее при различном абсолютном и относительном количестве подкреплений и неподкреплений, он формализовал эти отношения в следующем виде:

$$R_u^e = K \left(L \frac{M}{M+N} - \varepsilon \right),$$

где R_u^0 — величина условного рефлекса; M — количество подкреплений условного раздражителя безусловным; N — количество применений условного раздражителя без подкрепления; K , L , ε — константы, имеющие определенное значение для различных раздражителей, формы проведения опытов и индивидуальных особенностей животных. Необходимое условие состояло в том, что константа L должна быть больше, чем ε . Подставляя в выведенную формулу соответствующие численные значения показателей подкреплений и неподкреплений, можно было построить кривые угашения и восстановления условного рефлекса (рис. 95), которые дали хорошее совпадение с фактическими результатами соответствующих опытов.

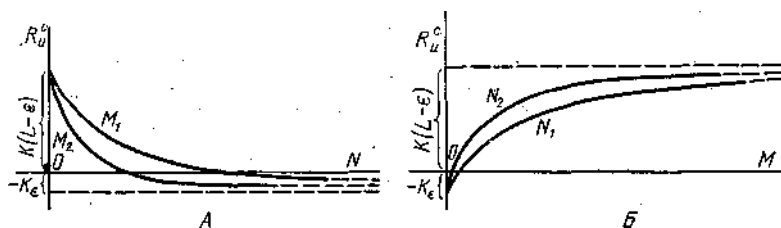


Рис. 95. Кривые угашения (А) и восстановления (Б) условного рефлекса, построенные по формуле Н. А. Романова (1935):

по оси ординат — величина рефлекса (R_u^0); $K(L - \varepsilon)$ — уровень упрочения, K — глубина угасательного торможения; на графике А по оси абсцисс — число применений условного раздражителя без подкреплений и две кривые с большим (M_1) и меньшим (M_2) числом предшествующих подкреплений; на графике Б по оси абсцисс — число сочетаний и две кривые с большим (N_1) или меньшим (N_2) числом предшествовавших неподкреплений

Эта математическая модель позволяла предсказывать результаты, к которым должны приводить разнообразные изменения режима выработки условного рефлекса. Так, если условный раздражитель всегда сопровождается безусловным подкреплением, т. е. при $N = 0$ отношение $\frac{M}{M + N}$ превращалось в единицу и величина R , достигнув максимума, становилась постоянной. Это означает консолидацию условных связей, завершение формирования новой программы поведения. Если же действие условного раздражителя перестает сопровождаться подкреплением, т. е. $M = 0$, то отношение $\frac{M}{M + N}$ в целом также принимает нулевое значение. Тогда величина R становится отрицательной. Это означает углубление внутреннего торможения, создающего препятствия к восстановлению угашенного рефлекса, и теперь при возобновлении подкреплений формирование новой программы поведения будет начинаться не от нулевого, а от некоторого отрицательного уровня, что выразится в увеличенном числе сочетаний, требующемся для выработки рефлекса.

Исходя из того, что обучение зависит от многих факторов, была разработана математическая модель, функциональная схема которой показана на рис. 96. При одновременном действии стимулов

S_1 и S_2 контур положительной обратной связи C усиливает реакцию R_1 , а реакция R_2 подавляется через контур отрицательной обратной связи C' . В то же время перекрестные тормозные связи a_1-b_2 и a_2-b_1 угнетают обе реакции, но в разной степени, так как отрицательная обратная связь на узел a_2 ослабляет торможение реакции R_1 через перекрестную связь a_2-b_1 . В результате проявление реакции R_1 по мере практики работы систем будет непрерывно возрастать. Ход формирования такой программы, рассчитанной теоретически, оказался очень близким к фактическим характеристикам процесса обучения.

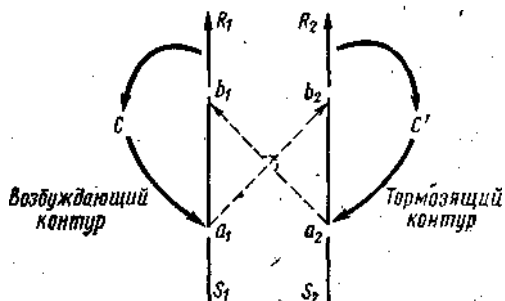


Рис. 96. Математическая модель выработки программы ответа на стимул S_2 реакцией R_1 (по Landahl, 1941):

S_1 и S_2 — стимулы, которые каждый в отдельности вызывают соответственные реакции R_1 и R_2 ; C и C' — контуры обратной связи, создающие положительные и отрицательные «подкрепления»; a_1-b_2 и a_2-b_1 — тормозные влияния

Для моделирования закономерностей условно-рефлекторного самопрограммирования поведения

с учетом динамики большого числа обуславливающих факторов все шире используются возможности быстродействующих электронных вычислительных машин. Одна из первых программ такого рода представляла разнообразие раздражителей среды в наборе случайных чисел. «Подкрепление» какой-либо из них моделировалось накоплением в ее ячейке дополнительных цифровых значений, а неподкрепление — их вычитанием. Образование условного рефлекса выражалось достижением определенной пороговой суммы.

Вероятностный характер условно-рефлекторного самопрограммирования нашел отражение во многих математических моделях. Так, ход выработки условной реакции был представлен в виде уравнения нелинейных преобразований вероятности ее появления (А. А. Ляпунов, Г. А. Шестопал, 1957), в форме программы поведения взаимодействующих вероятностного и детерминированного конечных автоматов (М. Л. Цетлин, 1969), стохастической системы неэргодичных марковских цепей (А. Рапопорт, 1966), или матрицы переходов от совпадений во времени возбуждений рецепторов сигнального и безусловного раздражителей до совпадения реакций их эффекторов (Da Fonseca, 1966).

Вероятностный характер самопрограммирования

В формуле зависимости условной реакции от подкрепления и неподкрепления центральное место занимает отношение $\frac{M}{M+N}$.

Этим она обнаруживает удивительное сходство с одной из основных формул теории вероятностей, по которой определяется вероятность появления одного из двух многократно наступающих событий (Б. В. Гнеденко, 1971). Такое сходство указывает на то, что *взаимосвязь факторов подкрепления, неподкрепления и условной реакции имеет не однозначный, а вероятностный характер.*

Действительно, в процессе обучения акты поведения подвергаются такому множеству влияний внутреннего и внешнего происхождения, значительная часть которых не поддается полному учету и является случайной, что точное предсказание исхода каждого из них становится невозможным.

О *статистическом характере процессов образования условных связей* убедительно свидетельствует то обстоятельство, что наиболее адекватные математические модели обучения оперируют показателями не абсолютного числа, а лишь вероятности появления реакций. Например, ход выработки у собак оборонительных условных рефлексов избегания ударов электрического тока (Solomon, Wynne, 1953) можно было выразить приближенной формулой математического ожидания:

$$V_{1,n} \cong \frac{1}{2} \left\{ (\lambda + \mu) + (\lambda - \mu) \frac{(\rho_0 - \mu) e^{\rho_0 n} + (\rho_0 + \lambda)}{(\rho_0 - \mu) e^{\rho_0 n} - (\rho_0 - \lambda)} \right\},$$

где λ — максимальная вероятность реакции; $\mu = \frac{1 - \alpha_2}{\alpha_1 - \alpha_2}$ — коэффициент (α_1 — максимальный, α_2 — минимальный) наклона кривой роста вероятности; $\rho = (1 - \alpha_2) - (\alpha_1 - \alpha_2)\lambda$; ρ_0 — исходная вероятность реакции; n — число сочетаний сигналов с подкреплением; e — основание натурального логарифма.

На рис. 97, А показан ход образования такого оборонительного условного рефлекса у собак, а также кривая, построенная по приведенной выше формуле: световой сигнал через 10 с сопровождался ударами электрического тока через пол камеры, которые можно было избежать, перепрыгивая через барьер в другое отделение камеры. Теоретический расчет весьма точно совпадает с фактическими результатами опыта. На рис. 97, Б представлены результаты наблюдений за ходом обучения ученика начальной школы.

Вероятностная природа закономерностей формирования условнорефлекторной программы поведения наглядно проявляется в опытах с нерегулярным подкреплением условного раздражителя. В опытах с выработкой двигательного условного рефлекса часть сигналов подкреплялась, а часть не подкреплялась, причем порядок их следования устанавливался различный в разных сериях экспериментов. Оказалось, что рефлекс вырабатывается тем лучше, чем выше вероятность подкрепления условного раздражителя безусловным. Количественный анализ экспериментальных данных показал, что успешность выработки условной реакции прямо пропорциональна логарифму вероятности подкрепления очередного сигнала и может быть связана с динамикой информационной энтропии (рис. 98).

При этом возрастание вероятности подкрепления ведет к уменьшению неопределенности ситуации, т. е. означает уменьшение ее энтропии.

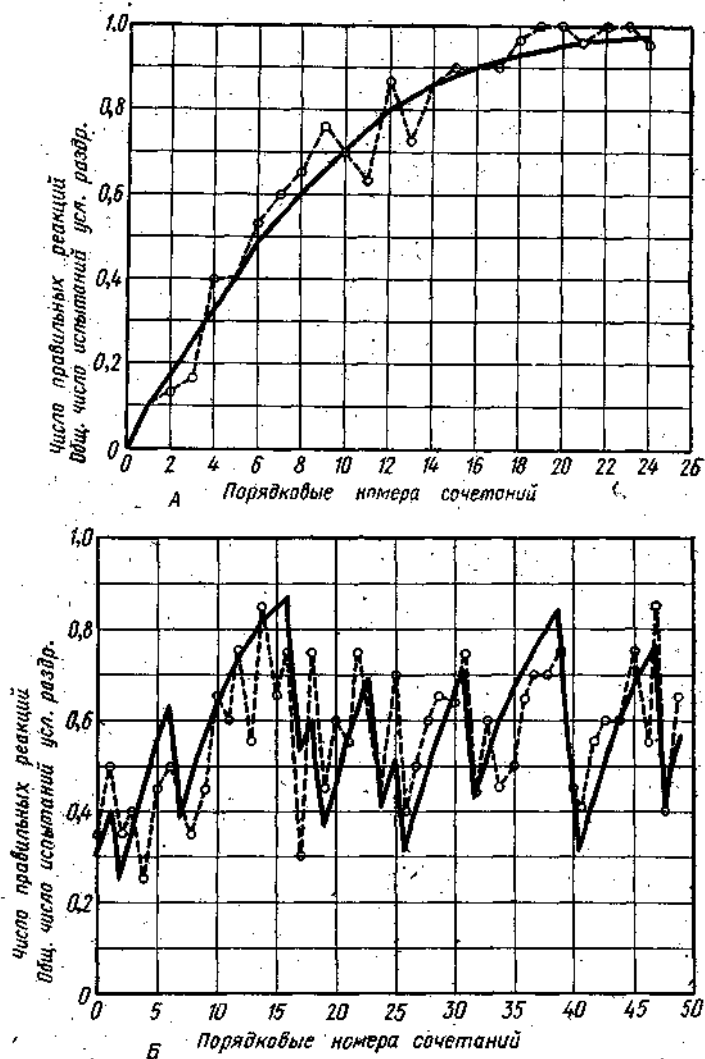


Рис. 97. Графическое сопоставление вычисленных на модели (непрерывная линия) и наблюдаемых в опыте (прерывистая линия) показателей обучения. А — эксперименты с животными (собаки); Б — эксперименты с людьми (ученики начальной школы) (по Р. Буш, Ф. Мостеллер, 1962)

Выработка условных рефлексов при вероятностном в определенных пределах подкреплении в случае экологической адекватности сигнальных раздражителей была не менее успешной, чем при регу-

лярном подкреплении, и такие рефлексы оказывались более устойчивыми к угашению, что по-видимому, зависит от более высокого уровня активации и адаптации к случаям отсутствия подкрепления. С этой точки зрения можно оценить мотивационную роль подкрепления в формировании целенаправленного поведения (Д. Н. Меницкий, В. В. Трубачев, 1974).

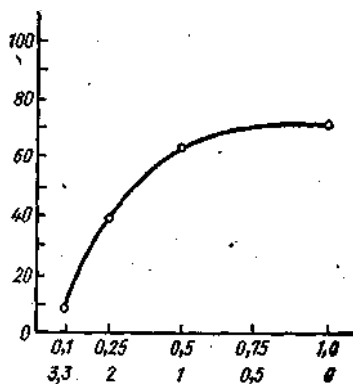


Рис. 98. Ход выработки условного оборонительного рефлекса у рыб при разной вероятности его подкрепления ударами электрического тока (по Д. Н. Меницкому, 1966):

по оси ординат — число предъявлений условного раздражителя, по оси абсцисс: верхние цифры — вероятность подкрепления, нижние — информационная неопределенность в битах

Принятие решений в условиях неопределенности

Не только выбор общего направления формирования программы поведения, но и ее коррекции в порядке уточнения обстановки происходят на основе вероятностных принципов. Здесь повседневно возникают ситуации, требующие принятия решений в условиях неопределенности, т. е. недостаточной информации. Чем больше степень этой неопределенности, тем меньше оснований для однозначного решения и тем более вероятностным оно становится. В таком случае *информационно-управляющая система мозга возмещает дефицит информации использованием более тонкого и сложного аппарата оценки вероятности того или иного события*. Однако такое усложнение, связанное с увеличением количества логических операций, требует большего времени для принятия решения. Поэтому *введение элементов неопределенности в условия осуществления любой реакции неизбежно удлиняет ее латентный период*. Это четко выявляется в опытах, где предупредительным сигналом служит отрывистый звук, после которого через интервал времени, колеблющийся от 0,5 до 5,0 с, подавался световой сигнал команды выполнения двигательной реакции нажатия на ключ. Оказалось, что скрытый период двигательной реакции находится в прямой линейной зависимости от количества требуемой информации, вычисляемая как логарифм среднеквадратичных отклонений интервалов времени между предупредительным и пусковым сигналами.

Неопределенность может быть внесена в условия принятия решения не только в отношении времени событий, но и в отношении их количества, при разном числе дифференцируемых сигналов. С увеличением их числа возрастала неопределенность ситуации и снижалась вероятность появления командного сигнала, что также требовало мобилизации более сложного аппарата вероятностной

логики и увеличивало время реакции (рис. 99). Эта зависимость описывается следующей формулой:

$$A = K \log_2(n + 1),$$

где A — время реакции с выбором; K — время простой реакции без выбора; n — количество дифференцируемых сигналов.

Неопределенность ситуации, в которой приходится корректировать программу поведения, может быть обусловлена не одним, а несколькими факторами. Например, ставилась задача нажатия одной из двух кнопок, чтобы получить звуковой сигнал, подключаемый в разной последовательности то к одной, то к другой кнопке. При этом возникала неопределенность в распределении истинных сигналов во времени и по их топографическому расположению (табл. 10).

Как видно из данных таблицы, чем больше разница вероятности подкрепления, тем больше процент правильных нажатий на «кнопку наибольшей вероятности» подкрепления и тем меньше число переходов от одной кнопки к другой. В этом проявляется как временная, так и пространственная стабилизация программы действий.

ТАБЛИЦА 10

Зависимость реакций нажатия кнопок от вероятностей их подкрепления
(по М. А. Алексеву, М. С. Залкинд, В. М. Кушнареву, 1962)

Вероятность подкрепления нажатия 1-й кнопки	0,8	0,8	0,6	0,6
Вероятность подкрепления нажатия 2-й кнопки	0,7	0,2	0,5	0,2
Число нажимов на 1-ю кнопку (в %)	10,0	72,5	64,0	73,0
Число переходов от одной кнопки к другой	145	121	126	103

Машина условных вероятностей

Образование и тем более специализация условных рефлексов связаны с тонким анализом явлений внешнего мира и их классификацией по сигнальному значению предвестников жизненно важных

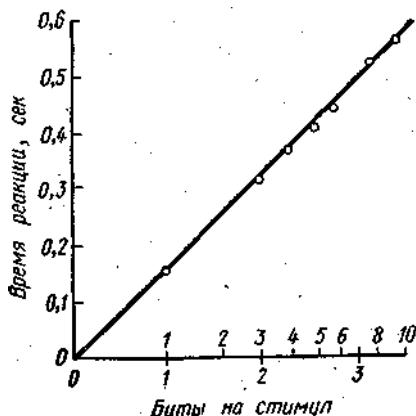


Рис. 99. Зависимость времени двигательной реакции человека от сложности решаемой задачи выбора между несколькими дифференцируемыми сигналами (по Ниск, 1952):

по оси абсцисс: цифры наверху — число дифференцируемых сигналов, внизу — информативность сигнала

событий: С этой точки зрения *условнорефлекторное самопрограммирование может рассматриваться как деятельность вероятностной классифицирующей системы.*

Модель такой классифицирующей системы разработал А. Аттли (1956). Он довел ее до физической реализации и построил аппарат, который назвал машиной условных вероятностей (рис. 100). Эта

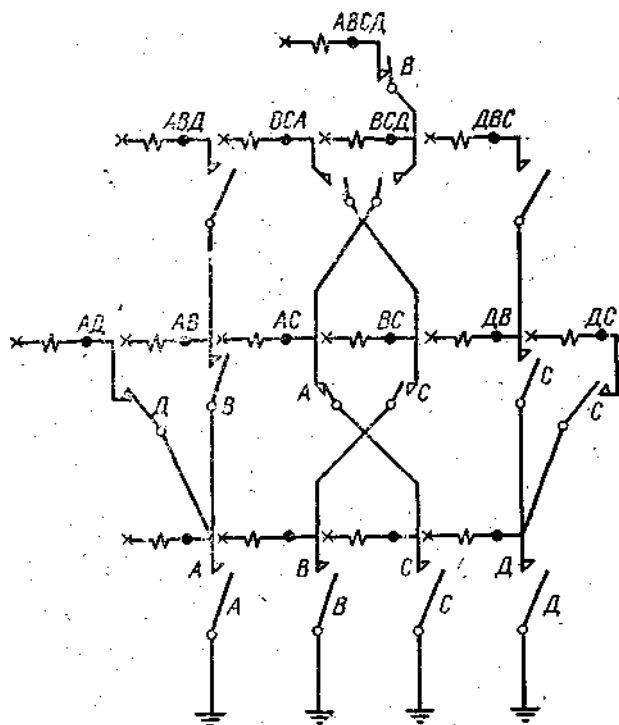


Рис. 100. Принципиальная схема машины условных вероятностей (по А. Аттли, 1956):

ABCD — входы, через которые в машину поступают различные комбинации сигналов; классифицирующая деятельность машины демонстрируется сочетаниями этих букв на соответствующих узлах машины

машина представляет собой систему переключений, при помощи которых любая комбинация входных сигналов может быть представлена в однозначное соответствие с состоянием машины. Машина осуществляет две основные операции: во-первых, исходя из соотношения включений теории множеств выявляет наличие общих элементов в двух сложных событиях и, во-вторых, исходя из теории вероятностей оценивает вероятность одного из этих событий в зависимости от статистики появления у него элементов, общих с другим событием. Такими событиями являются безусловная и условная реакции, а классифицируемыми элементами — сигнальные раздражители.

Машина работает в двоичном коде и оценивает соотношение появлений условного и безусловного раздражителей в значениях условных вероятностей, т. е. вероятности того, что условный раздражитель вызовет реакцию. Цифровое вычисление условных вероятностей производится автоматически устройством, выдающим результаты в значениях электрических величин. *Задавая различный порядок и последовательность подкреплений и неподкреплений с помощью машины условных вероятностей, можно предсказать ход формирования условнорефлекторной программы поведения.*

В табл. II приведены в качестве примера данные двух вариантов последовательности подкреплений и неподкреплений. В первом варианте из начальных двух предъявлений условного и двух — безусловного раздражителей лишь в одном случае они совпадали, т. е. условная вероятность реакции по сигналу K составляла $1/2$. Достаточно было в следующий раз им совпасть дважды и условная вероятность сразу возросла до $3/4$. Однако в дальнейшем чередование подкреплений и неподкреплений обуславливает нарастающее падение величины условной вероятности реакций, постепенно приближая ее к $1/2$, характерной для равенства числа подкрепленных и неподкрепленных сигналов. Во втором варианте двукратное отсутствие подкреплений сразу снижает условную вероятность от $1/2$ до $1/4$. Последующее чередование подкреплений и неподкреплений в данном случае, когда величина условной вероятности не менее $1/2$, увеличивает ее до $1/3$, а дальнейшие подкрепления выводят за уровень равновероятности и делают ожидание условной реакции более достоверным.

ТАБЛИЦА II

Динамика вероятности появления условных реакций при разной последовательности подкреплений и неподкреплений (по А. Аттли, 1956)

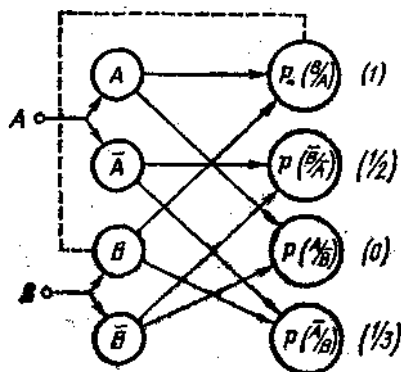
Варианты	Раздражители	Наличие (1) или отсутствие (0) раздражителя				
		0011	0011	0011	0011	0011
I	Условный (K)	0011	0011	0011	0011	0011
	Безусловный (У)	0101	0011	0101	0101	0101
	Условная вероятность (K/У)	1/2	3/4	4/6	5/8	6/10
II	Условный (K)	0011	0011	0011	0011	0011
	Безусловный (У)	0101	1100	0101	0011	0011
	Условная вероятность (K/У)	1/2	1/4	2/6	4/8	6/10

Несмотря на то, что машина Аттли в основном отражает вероятностный характер процессов условнорефлекторного управления, она не учитывает многие реальные особенности работы механизмов высшей нервной деятельности, в частности необходимость в таком

большом числе элементов, которые превышают действительное число нейронов в коре головного мозга (10^{10}), а также свойства изменчивости синаптической передачи сигналов.

Моделирование условно-вероятностных процессов обучения

На рис. 101 изображена упрощенная блок-схема двухходовой модели системы, которая вычисляет возможную вероятность появления события B , часто или редко сопровождающего события A по следующей формуле:



$$P\left(\frac{A}{B}\right) = 1 - P\left(\frac{\bar{A}}{B}\right).$$

В результате срабатывания классифицирующих блоков разные комбинации событий A и B вычислительные блоки определяют значение вероятности появления сопутствующего события B . В схеме пунктиром показана обратная связь, которая делает вероятность появления B после A тем больше, чем чаще они следовали одно за другим в предыдущих наблюдениях. В этом моделируются некоторые свойства протекания пути центральной нервной системы.

Рис. 101. Блок-схема двухходовой условно-вероятностной машины (по А. Аттли, 1956) (пояснения в тексте)

Конкретизируя свойства условно-вероятностной системы применительно к нервному механизму условного рефлекса, можно выразить процесс образования временной связи в динамике взаимодействия потоков нервных импульсов от рецепторов условного и безусловного раздражителей (рис. 102). Основная выполняемая при этом операция состоит в вычислении условной вероятности одновременного прохождения потоков импульсов в X_1 и X_2 . Вычисляемое таким образом отношение суммы импульсов в X_1 и X_2 к числу импульсов в $X_1 = \frac{S(X_1 X_2)}{S(X_1)}$ будет возрастать по мере повторения совпадений условного и безусловного раздражений. Элемент, производящий вычисление, управляет проводимостью C_{1-2} . Такое *асимптотическое нарастание условной вероятности одновременных потоков импульсов от входов условного и безусловного раздражителей выразится во все более закономерном вызывании реакций фактора по сигналам.*

На основании известных нейрофизиологических характеристик импульсных потоков, в частности явлений следового разряда, можно объяснить многие свойства выработки условных рефлексов. Так, на рис. 102 показаны отношения следовых разрядов, вызванных дей-

ствием условного X_1 и безусловного X_2 раздражителей, иллюстрирующие значение их последовательности для образования условного рефлекса. Если принять, что следовый разряд длится время большее, чем интервал T , в течение которого подсчитывается число импульсов, то отношение количества одновременных импульсов за интервал T в X_1 и X_2 к количеству импульсов в X_1 будет больше, чем их отношение к количеству импульсов в X_2 . А так как первое

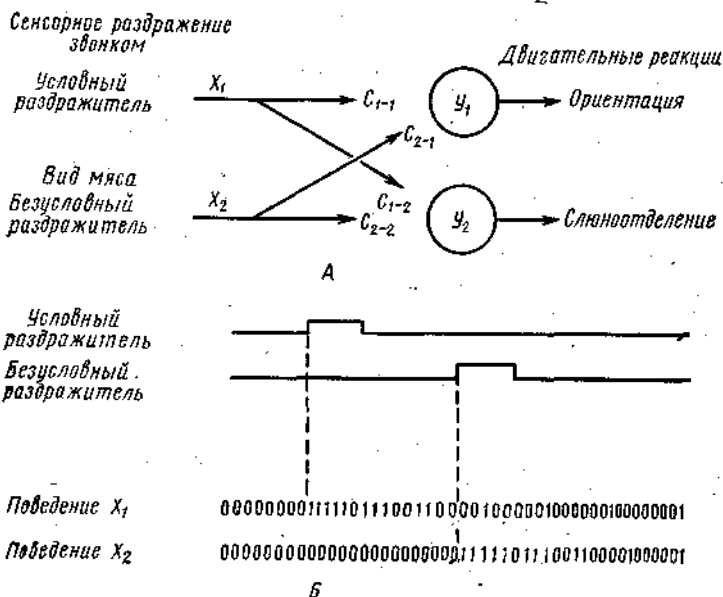


Рис. 102. Условно-вероятностная модель условного рефлекса (по Б. Бернсу 1969):

А — условные обозначения основных звеньев модели: X_1 , X_2 — частота импульсов в соответствующих афферентных путях, Y_1 , Y_2 — частота импульсов в соответствующих эффекторных элементах, C_{1-1} , C_{2-1} , C_{1-2} , C_{2-2} — вероятность того, что импульсы, в X вызовут приток импульсов в Y .

Б — подъем линии вверх на записях означает включение раздражителей; в поведении афферентов X_1 и X_2 представлено наличие или отсутствие импульса в очередных достаточно малых для этого квантах времени

отношение определяет проводимость C_{1-2} , а второе — проводимость C_{2-1} , то получают объяснение, почему именно тот раздражитель, который вступает в действие первым, становится сигнальным.

В наиболее общем виде условно-вероятностные закономерности образования временных связей могут быть выражены формулой

$$C_{x,y} \cong \frac{S_{t-T}^t(x_1)(x_2)}{S_{t-T}^t(x_1)}$$

где $C_{x,y}$ — вероятность вызова условной реакции; $S_{t-T}^t(x_1)(x_2)$ — интегральное число одновременных импульсов, накопленных за каждые T секунд в афферентных путях условного и безусловного

раздражителей; $S'_{1-T}(x_1)$ — общее число импульсов в афферентных путях только одного условного раздражителя.

Многие сведения нейрофизиологии о межнейронных взаимоотношениях и физиологии высшей нервной деятельности, о динамике условных реакций учтены в модели, названной машиной условных рефлексов (В. М. Глушков, 1964). В этой модели обучения *вероятность появления условной реакции является функцией отношения весов связи между нейронными элементами, образующими структуру условного рефлекса.*

Изменения весов связи происходят при каждом шаге обучения. При этом вес связи одного нейрона с другими отражает степень вероятности их совместного возбуждения.

Основные закономерности изменений весов связи (λ) элементов в машине условных рефлексов заданы следующими тремя соотношениями реакций двух элементов P и Q :

1) если на $(n+1)$ -м шаге обучения элемент P не возбужден, то

$$\lambda_{n+1}(P, Q) = \lambda_n(P, Q);$$

2) если на $(n+1)$ -м шаге обучения оба элемента P и Q возбуждены, то

$$\lambda_{n+1}(P, Q) = \lambda_n(P, Q) + \alpha [1 - \lambda_n(P, Q)];$$

3) если на $(n+1)$ -м шаге обучения элемент P возбужден, а элемент Q не возбужден, то

$$\lambda_{n+1}(P, Q) = \lambda_n(P, Q) = \beta \lambda_n(P, Q).$$

Во всех приведенных соотношениях α , β — положительные коэффициенты меньше единицы. Такая машина условных рефлексов отражает многие важные свойства реальных процессов высшей нервной деятельности.

На основании исследований, проведенных на модели стохастического анализатора с памятью, воспроизводящей характерные свойства процессов высшей нервной деятельности, развивается гипотеза о вероятностной структуре семантической информации (В. И. Медведев, А. А. Сагал, 1973).

Моделирование условно-вероятностных операций распознавания

Если поставить перед системой вычисления условных вероятностей задачу сопоставления разных событий или их свойств, то она может дать оценку ожидаемого риска ошибки их различения. Такие условно-вероятностные распознающие системы имеют ряд преимуществ по сравнению с самоорганизующимися структурами опознания типа перцептронов, которые будут описаны в дальнейшем в одноименном разделе «Логическая деятельность мозга».

На основе принципа условно-вероятностного распознавания разработан алгоритм оценки сходства или различия событий и их свойства на основе сравнения априорных и условных вероятностей

правильных или ошибочных распознаний. При этом в отличие от способа «проб и ошибок», когда правильное поведение вырабатывается лишь в результате ряда неудачных проб, становится возможным избежать последних. По-видимому, именно таким способом формируется программа поведения при обдумывании того, как следует вести себя с учетом возможно необратимых последствий того или иного поступка. Математическая оценка ожидаемого риска при

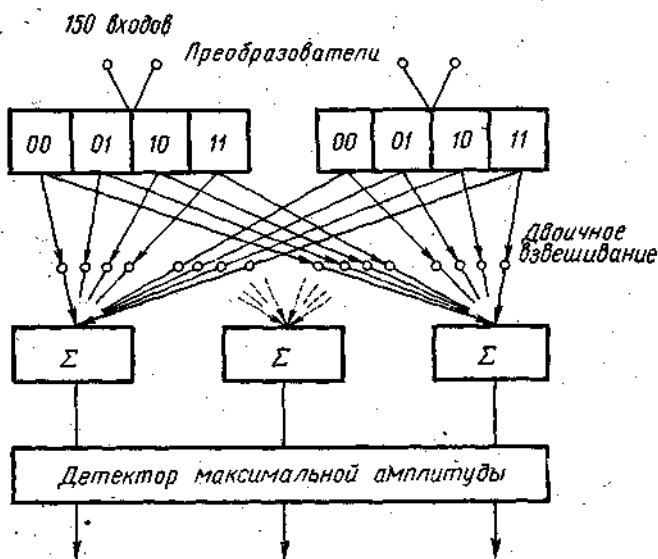


Рис. 103. Функциональная схема узнающего автомата (по Bledson, Browning, 1959):

первый сверху ряд блоков — бинарные счетчики с диодными коммутаторами на четыре положения; второй ряд блоков — сумматоры результатов двоичного взвешивания для каждой буквы

выборе правильного решения или опознания определяется выражением типа:

$$x_j = \sum_{i=1}^n (W_{ij} P_i) \cdot F\left(\frac{v}{a_i}\right),$$

где W_{ij} — вес ошибки опознания i при фактическом наличии j ; P_i — априорная вероятность появления i -го распознания; $F\left(\frac{v}{a_i}\right)$ — условная вероятность появления на входе сигнала v , если распознаваемое явление действительно имеет признак a_i .

Для реализации условно-вероятностного алгоритма распознавания была построена модель, узнающая буквы алфавита (рис. 103). Его рецепторное поле состояло из 150 (15×10) элементов, которые квантовались попарно; каждая пара с полным набором ее бинарных состояний соединялась с соответствующим преобразователем. При обучении модели устройство двоичного взвешивания оценивало

сигналы с выходов преобразователей и суммы их активности накапливались в сумматорах каждой буквы. Такая система могла классифицировать и распознавать буквы независимо от их размеров, написания и ориентации.

За последнее время достигнуты существенные успехи в конструировании систем распознавания зрительных образов. Например, в Массачузетском технологическом институте разработана «читающая» машина, которая распознает буквы с высокой степенью надежности. С помощью сканирующего печатный текст луча, управляемого ЭЦВМ, которая по обратной связи получает от фотоумножителей информацию «белое»

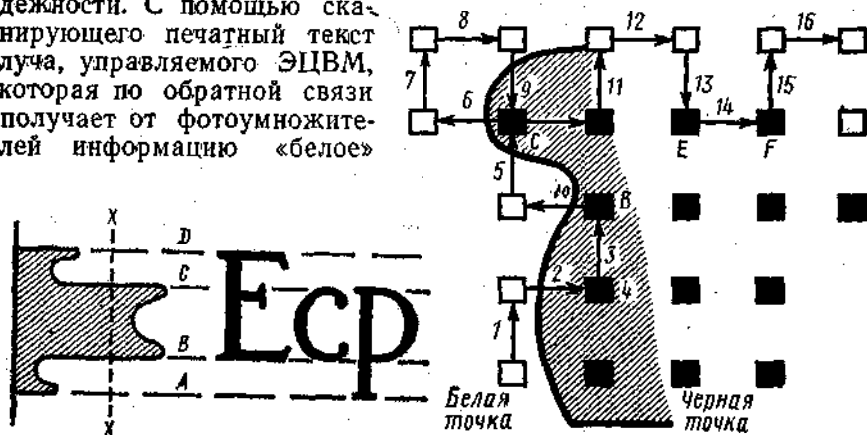


Рис. 104. Поиск строки (I) и прослеживание края буквы (II) читающей машиной (по С. Мейсону, Дж. Клеменсу, 1970) (пояснения в тексте)

или «черное», выполняются последовательные операции поиска строки, захвата каждой буквы и определения ее конфигурации (рис. 104).

Поиск строки происходит путем ряда горизонтальных перемещений сканирующего устройства на разных уровнях и сравнения числа встреченных при этом черных точек, т. е. элементов букв с числом белых точек, т. е. межстрочечным пространством. Как показывает рис. 104, I, построенная по вертикали X—X гистограмма или функция плотности черных точек (заштриховано) дает основные координаты букв исследуемого шрифта, как заглавных (A—D), так и прописных (B—C). Когда координаты шрифта найдены, сканирующее устройство автоматически переключается на операцию захвата буквы, которая осуществляется путем нахождения первой вертикальной проходки в пределах строки, когда будет встречена хотя бы одна черная точка. Тогда включается программа определения конфигурации буквы. Она состоит в том, что каждый шаг сканирующего луча по вертикали, если он попадает на черную точку, то вызывает поворот налево, а если на белую точку, то направо. Фрагмент такой последовательности его 16 перемещений показан на рис. 104, II. На основе числовых значений координат последовательных крайних точек буквы вычислительная машина производит

их сглаживание и формирует эталон, описывающий в двоичном коде каждую данную букву.

Для надежной идентификации букв по выработанным эталонам читающая машина проходит процесс «обучение»; когда встреченные в разных обстоятельствах буквы «подкрепляются» подтверждением правильности их распознавания. При этом может возникать необходимость описания буквы несколькими кодовыми обозначениями. В дальнейшем читающая машина должна преобразовывать идентифицированные буквы в последовательности обозначений фонем, которые служат сигналами управления звука генератором, воспроизводящим искусственную речь.

Теория условно-вероятностного распознавания и принятия решений учитывает отношения априорных и условных вероятностей с результатами пробных реализаций. Такая программа поведения в наибольшей степени соответствует условиям биологического приспособления в процессе борьбы за существование, когда одно неверное пробное действие может привести к гибели. Оценка возможных результатов различных действий на основании «внутреннего» осуществления процесса проб и ошибок позволяет прогнозировать развитие событий и выбирать лучшую тактику поведения.

Гомеостат

Как всякая самопрограммирующая система, условнорефлекторное управление может существовать и функционировать лишь при наличии механизмов, которые не допускают отклонений в ее деятельности, выходящих за пределы оптимального режима. *Самопрограммирование условнорефлекторного управления связано с последовательной стабилизацией достигаемых состояний за счет восстановления оптимального режима в разных условиях путем гомеостатического саморегулирования.* Этот принцип приобретает решающее значение в приспособительной эволюции живых существ. Динамическое уравнивание организма и среды в разных ситуациях является главной задачей, которая повседневно решается гибкими актами высшей нервной деятельности. Вместе с тем необходимым условием такого внешнего уравнивания является уравнивание внутреннее, ограничительная саморегуляция организма, что было выражено известной формулой: «Постоянство внутренней среды — условие свободной жизни» (Claude Bernard, 1872).

Многие закономерности внешнего и внутреннего уравнивания сложных систем можно исследовать на модели, получившей название — гомеостат (У. Эшби, 1962). Блоки этой модели связаны между собой таким образом, что возмущение, изменяющее состояние одного из них, вызывает сдвиги в параметрах других, которые компенсируют происшедшее возмущение и вновь приводят систему в стабильное состояние. Схема гомеостата показана на рис. 105. Каждый из четырех его блоков имеет магнит, который может передвигаться под влиянием токов в трех обмотках, питаемых от трех остальных блоков. В свою очередь движения магнита

преобразуются при помощи потенциометра в изменение силы токов, направляемых в обмотки магнитов других блоков. Таким образом, все блоки гомеостата взаимосвязаны в замкнутую систему, которая стремится к состоянию наиболее полного внешнего и внутреннего уравнивания.

При помощи гомеостата можно воспроизвести некоторые свойства формирования программ поведения, определяющих взаимоотношения организма и среды. Так, условный пищевой рефлекс, обра-

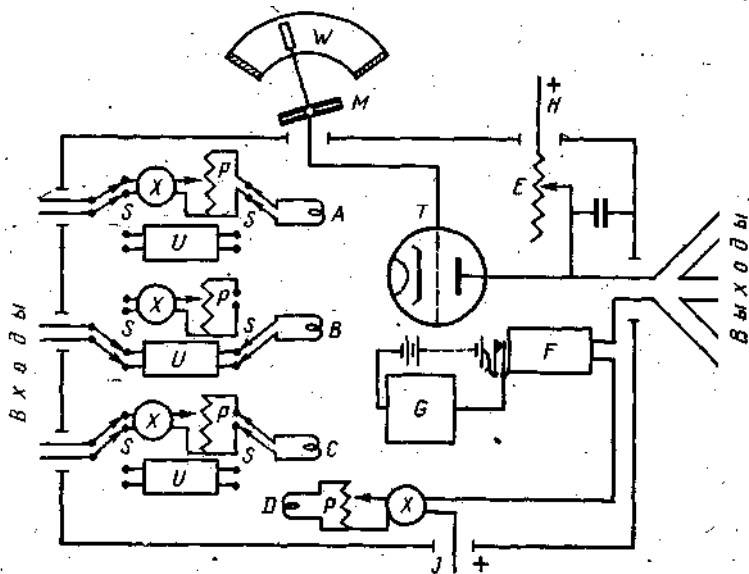


Рис. 105. Электрическая схема гомеостата (по У. Эшби, 1962):

M — подвижный магнит, *W* — водяной потенциометр, *T* — триод, *H* — напряжение 180 В, *E* — реостат, *F* — реле, *G* — катушка униselectorа, *X* — переключатели направления тока, *P* — потенциометры, *D* — катушка обратной связи на обмотку, управляющие магнитами, *U* — система униselectorа (шаговое переключение), *S* — переключатели

зующийся из сочетания биологически индифферентного возмущения в сенсорной сфере и потребности организма в питании, моделируется циклическим взаимодействием четырех блоков гомеостата, представляющих замкнутую систему: активность в сенсорной коре → активность в двигательной коре → пищедобывательная реакция по сигналу → питание → активность в сенсорной коре и т. д.

Гомеостат позволяет моделировать различные процессы уравнивания многих слагаемых в осуществлении сложных функций организма, в частности, он воспроизводит закономерности компенсаторных реакций, приводящих к восстановлению нарушенного состояния организма (рис. 106). Принцип гомеостата широко используется в биологии и медицине для моделирования механизмов поддержания постоянства параметров функций, характеризующих норму. Особенно интересна возможность подобрать такие параметры блоков гомеостата, при которых достигается наиболее опти-

Маленькое уравновешивание системы, и тогда резко возрастает сопротивление попыткам вывести ее из уравновешенного состояния. Подобные свойства ультрастабильности проявляются и в деятельности условнорефлекторного аппарата управления при выработке оптимальной программы поведения.

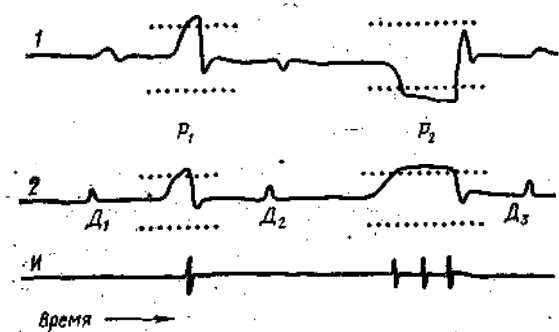


Рис. 106. Моделирование компенсаторных реакций на гомеостате (по У. Эшби, 1962):

1 — запись активности первого блока, 2 — запись активности второго блока, И — отметки шаговых переключений в первом блоке. D_1, D_2, D_3 — возмущения, создаваемые экспериментатором, P_1, P_2 — реакции системы; точками обозначены периоды критических состояний

Физические модели самоорганизации временных связей

Вопрос о структуре нейрофизиологического механизма процессов высшей нервной деятельности еще во многом остается спорным. По поводу природы замыкательной функции мозга высказываются разные предположения, которые излагались выше. Однако уже современный уровень знаний в этой области позволяет предполагать, что в их основе лежат перестройки структуры нервных связей — функциональное самопрограммирование осуществляется путем структурной самоорганизации нервных механизмов. Образование временной связи происходит не по принципу «замыкания цепи» в морфологически ограниченном канале связи, а по принципу «настройки системы», целостная деятельность которой включает многие структуры высших отделов мозга (А. Б. Коган, 1963).

Для физического моделирования самоорганизации условнорефлекторного аппарата управления вначале применялись электрические схемы, в которых замыкание временной связи имитировалось буквальным замыканием новой цепи с помощью реле, включаемого от накопителя той или иной конструкции (Grey Walter, 1953; Eichler, 1955; Р. Р. Васильев, А. М. Петровский, 1957; А. Б. Коган, Е. Н. Соколов, 1965). Однако такие модели, упрощающие сложные процессы постепенного формирования условнорефлекторной программы и имитирующие его одномоментным возникновением сразу готовой однозначно действующей связи, в настоящее время могут иметь значение лишь демонстрационных и учебных пособий.

Желая приблизиться к реальным условиям множественного проторения многоуровневых условных связей, исследователи обращаются к старой идее о «растущих» сетях межнейронных соединений,

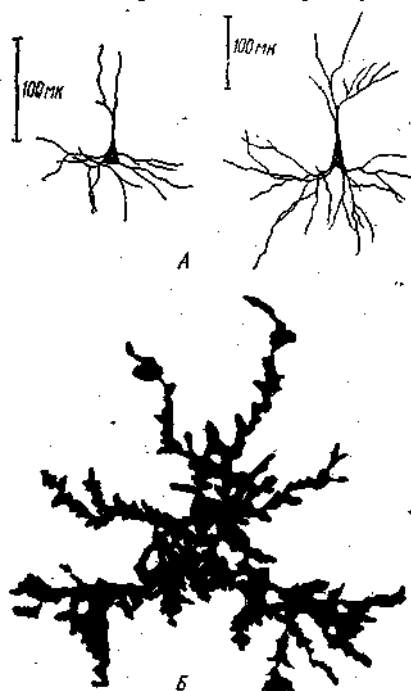


Рис. 107. Электрохимическая модель роста дендритных отростков в связи с их активацией (по Stewart, 1965): А — гистологические картины разветвлений дендритов нервных клеток мозга кошки, Б — искусственное «дендритное дерево» из золота, растущее при электрохимической активации

но пытаются реализовать ее на новой основе. Так, имитировалось распределение потоков импульсов в нервной ткани пропусканием тока через раствор солей железа и олова с помощью расположенных в определенном порядке электродов. При этом из однородной среды постепенно выкристаллизовывалась проводящая система, структура которой отражала взаимосвязь электрических сигналов, подаваемых на электроды. Для аналогичной цели использовалась сеть нитей, пропитанных проводящей жидкостью, была выращена в солевом растворе электрохимическая модель нейрона, отростки которого росли в определенных направлениях при каждой его активации (рис. 107). Достоинством моделей подобного типа является неограниченное разнообразие и численность связей, образующих в самых разных сочетаниях.

«Растущие» модели нервных структур, по-видимому, могут отражать некоторые стороны сложного процесса самоорганизации условнорефлекторного механизма. Весьма существенно, что они до-

пускают формализацию, например, описание с помощью матриц. Тем самым открываются широкие возможности совмещения и взаимного контроля математического и структурного моделирования, приобретающие особое значение при исследовании чрезвычайно сложных процессов, которые происходят при формировании временных связей.

Оптимизация программ поведения

Эволюция условных рефлексов непрерывно совершенствовала механизмы самопрограммирования, обеспечивая все более оптимальное приспособление к имеющимся условиям жизни. Понятие оптимальности поведения связано с выполнением двух условий: определения семейства динамических систем, обнаруживающих за-

данный тип поведения и выбор оптимального варианта, который бы минимизировал ее оценочную функцию (Р. Розен, 1969). В случае приспособительного самопрограммирования роль семейства динамических систем выполняет набор стратегий поведения. Оценочная функция определяется двумя слагаемыми. Первое в виде функции L_1 характеризует в момент t_1 отклонение состояния системы x_u , имевшей начальное состояние x_0 , от заданного конечного состояния x_1 в результате стратегии $u(t)$. Второе слагаемое является интегральной характеристикой изменения системы от начального момента времени t_0 до конечного момента t_1 . Тогда оценочная функция может быть сформулирована в следующем виде:

$$L_1[x_u(t_1, x_0, t_0), t_1] + \int_{t_0}^{t_1} L_2[x_u(t_1, x_0, t_0), u(t), t] dt.$$

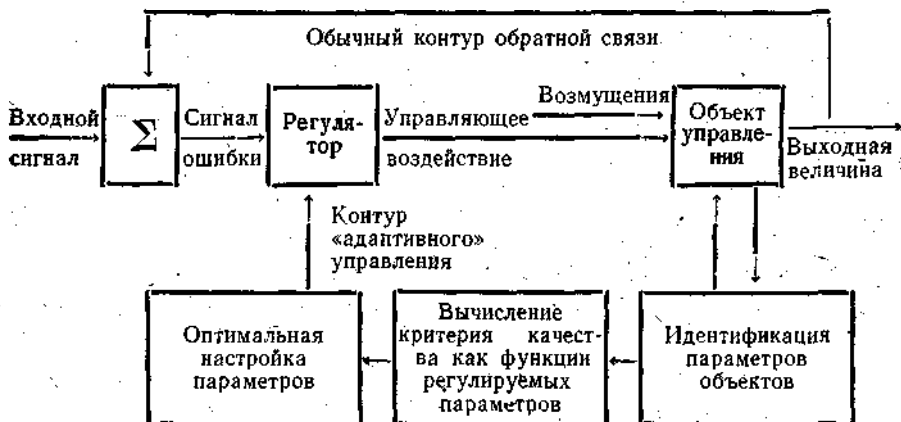
В зависимости от критериев эффективности поведения минимизация оценочной функции может выражаться уменьшением или увеличением учитываемых показателей. Например оптимальность стратегии охотящейся стаи волков будет тем выше, чем больше добыча и тем меньше затрачено на это энергии. Аналогичные отношения справедливы для широкого круга событий в мире живых существ, включая процессы на клеточном уровне, функции органов, индивидуальное поведение особей, естественный отбор, формирующий популяции, виды и биоценозы. В условнорефлекторном самопрограммировании поведения оптимизация является ведущим принципом перестройки программ.

Наиболее сложные и эффективные формы оптимизации программ поведения достигаются в разумном мышлении человека, использующего весь опыт общественного сознания. Математическая теория поисков оптимальных решений основывается на методе динамического программирования (Р. Беллман, 1960) и на принципе максимума Л. С. Понтрягина (1961). С помощью этой теории все более успешно решаются сложные задачи, например организации производства и экономического планирования.

Особенно эффективны подобные методы для выбора оптимальной последовательности решений при планировании многошаговых процессов. Примером может служить трудная для решения сложная задача выработки оптимальной программы, например, строительства и эксплуатации металлургического предприятия на базе определенных запасов сырья.

Моделирование систем, способных к оптимизации программ, имеет большое значение для конструирования адаптивных управляющих устройств. Такими природными устройствами, изменяющими программу управления в зависимости от условий деятельности, являются, например, центральные механизмы координации движений при выполнении разной работы. Самоприспосабливающиеся регуляторы находят широкое применение в разных областях техники, например при автоматическом пилотировании самолета. В общем виде функциональное изображение системы адаптивного управления

Функциональная схема системы адаптивного управления
(по Дж. Милсуму, 1963)



представлено на схеме. При отклонениях условий работы за пределы, обусловленные программой, когда «обычные» контуры обратной связи оказываются неэффективными, вступает в действие дополнительный контур, адаптирующий регулятор к новым условиям работы. Эта адаптация основывается на сопоставлении характеристик объекта управления и регулятора и состоит в оптимальной перестройке параметров последнего. Общие закономерности процессов управления с помощью адаптивного регулятора аналогичны таковым при работе человека — оператора. Здесь биологическая кибернетика соприкасается с проблемами инженерной психологии и взаимодействия человека с машиной.

Логическая деятельность мозга

Сформировавшаяся на основе условнорефлекторной самоорганизации информационно-управляющая система мозга обнаруживает замечательное сочетание свойств исключительной полуфункциональности, пластичности и устойчивости функционирования, а главное — обладает способностью к выработке оптимальных программ поведения. Реализация этих программ придает поведению целесообразный характер. В их основе лежит определяемая обстоятельством связь причин и следствий актов поведения, отношения входных и выходных сигналов системы, закономерности которых составляют предмет логики. Поэтому целостную деятельность информационно-управляющей системы мозга следует рассматривать в понятиях логических операций.

Логические сети формальных нейронов

Первые попытки представить логические операции мозга в виде количественно характеризуемой передачи сигналов в структурах

определенной организации предприняли У. Мак Каллок и У. Питтс (Mc Culloch, Pitts, 1943). Модель этих авторов является *конечным автоматом*, состоящим из так называемых формальных нейронов, которые образуют сети различной структуры, реализующие разные, но в каждом случае однозначно детерминированные логические функции.

Представление событий в таких нервных сетях использует аппарат математической логики, употребляемой для исчисления высказываний. Основу этого аппарата составляет булева алгебра, при помощи которой высказывания формализуются. Элементарные операции алгебры высказываний приведены в табл. 12. Как видно из данных таблицы, логические операции выражаются количественно в двоичном коде. При операции отрицания нулевое значение высказывания «а», т. е. его ложность, определяет единичное значение противоположного высказывания «а», и наоборот. Операция конъюнкции, называемая также логической операцией «и», состоит в том, что сложное высказывание «с» будет истинным, т. е. приобретает единичное значение лишь в том случае, если оба составляющие его высказывания «а» и «в» являются истинными. Ложность хотя бы одного из них, как показано в таблице, делает результат нулевым, т. е. ложным.

ТАБЛИЦА 12

Элементарные операции алгебры высказываний
(истинное высказывание обозначается единицей, ложное — нулем)

Высказывание «а»	Операция отрицания «а»	Высказывание «а»	Высказывание «в»	Операция конъюнкции («и») «а» ∧ «в»	Высказывание «а»	Высказывание «в»	Операция дизъюнкции («или») «а» ∨ «в»	Высказывание «а»	Высказывание «в»	Операция импликации «а» → «в»
0 ≡ 1	0 ≡ 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0 → 0 ≡ 1
1 ≡ 0	1 ≡ 0	1	0	0	0	1	1	0 → 1 ≡ 1	0 → 1 ≡ 1	0 → 1 ≡ 1
		1	1	1	1	0	0	1 → 0 ≡ 0	1 → 0 ≡ 0	1 → 0 ≡ 0
		1	1	1	1	1	1	1 → 1 ≡ 1	1 → 1 ≡ 1	1 → 1 ≡ 1

Менее жесткие требования к условиям истинности результата предъявляет операция дизъюнкции, обозначаемая так же, как операция «или». При этом единичного результата достаточно, чтобы хотя бы одно из составляющих высказываний было истинным. Наконец, логическая операция импликации, реализующая условие «если а, то в», приводит к значимому результату во всех случаях, кроме того, когда вслед за высказыванием «а» не последует высказывания «в». Сюда следует также добавить операцию задержки, которая отражает характер распределения во времени, свойственного всем реальным событиям.

Формальный и реальный нейроны

Все перечисленные операции элементарной логики реализуются в сетях формальных нейронов путем различных их соединений. Примером может служить представление в виде сетей формальных ней-

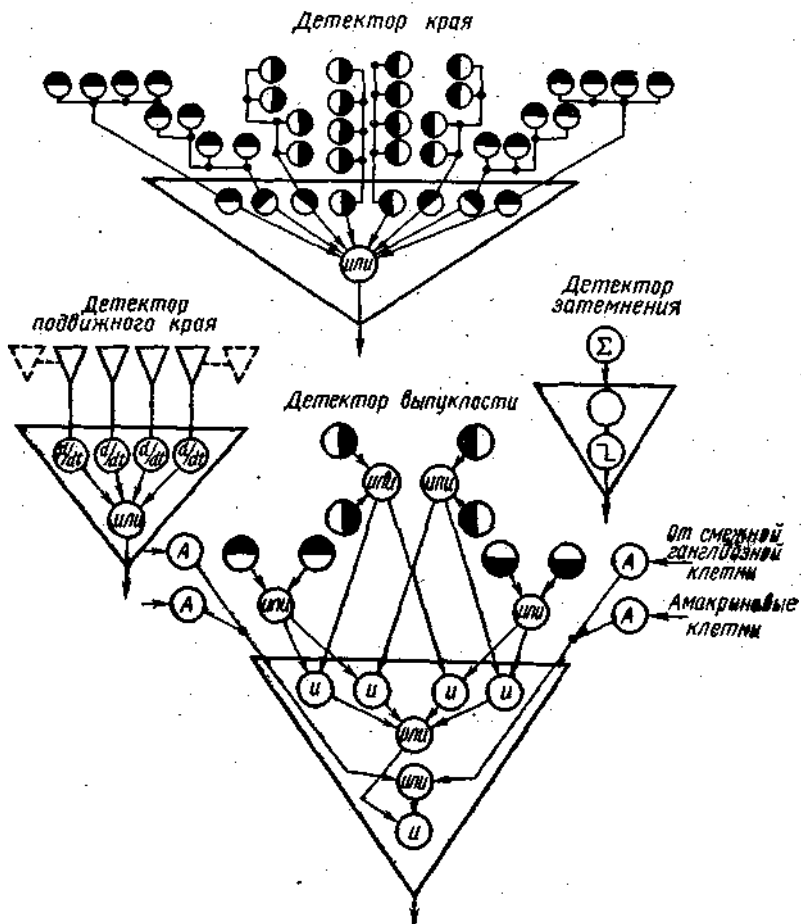


Рис. 108. Логические операции, осуществляемые детекторами глаза лягушки (по Hershner, Kelley, 1964):

половинное зачернение кружка обозначает затемнение части рецептивного поля

ронов тех логических операций, которые происходят в сетчатке глаза при анализе изображения. На рис. 108 схематически показаны операции конъюнкции и дизъюнкции, осуществляемые детекторами края, выпуклости и затемнения, функции которых излагались выше.

Для того чтобы такие символические нервные сети могли удовлетворять требованиям строгого математического анализа, на их структуру и свойства формальных нейронов был наложен ряд ограничений. В частности, аксиоматическое представление о формальном нейроне было обусловлено следующими допущениями.

1. Нейрон работает по закону «все или ничего», т. е. может находиться лишь в двух состояниях — возбуждения и покоя, которые и выражаются в сигналах двоичного кода.

2. Нейрон возбуждается, когда будет активировано определенное и постоянное для него пороговое число возбуждающих синапсов, которое не зависит от предыдущей активности, текущего состояния и расположения синапсов на нейроне.

3. Единственным фактором, определяющим распределение нейрональной активности во времени, является синаптическая задержка, которая играет роль единицы времени.

4. Активирование любого одного из тормозящих синапсов исключает возможность возбуждения нейрона.

5. Структура сети остается раз навсегда постоянной и не изменяется со временем.

Однако формальный нейрон, как указывалось выше, не тождествен нервной клетке, а скорее является графическим изображением элемента математической логики. Чтобы составить правильное представление об истинных свойствах реальных нервных клеток, которые в действительности определяют логическую деятельность мозга, по каждому из приведенных выше пяти допущений следует сделать замечания, которые излагаются в том же порядке, в котором выше эти допущения перечислялись.

1. По закону «все или ничего» распространяется лишь импульс, генерируемый нейроном. Сама же генерация нервных импульсов происходит на основе градуальных процессов, выражающихся в разной степени поляризации возбудимой мембраны, которые не следуют закону «все или ничего». Следовательно, нейрон может находиться не в двух, а во многих состояниях. А так как его выходным сигналом является не одиночный импульс, а потоки импульсов, в частоте и порядке следования которых кодируется разнообразная информация, то отпадает и тезис о работе нейрона в простом двоичном коде.

2. Возбуждение нейрона может достигаться не при каком-то одном определенном, а при разном числе активированных возбуждающих синапсов и зависит от их расположения, предыдущей активности и текущего состояния нейрона.

3. Распределение нейрональной активности во времени определяется не только синаптической задержкой, но и многими другими факторами, как более быстро действующими, например электротоническими влияниями, так и более медленными, например явления подпороговой суммации. Синаптическая задержка не может служить квантом времени, определяющим дискретность нервных процессов, так как возбуждение синапсов в реальной ней-

ронной сети происходит не синхронно и образует какие угодно случайные временные интервалы.

4. Торможение, как и возбуждение нейрона, не может быть вызвано активированием только одного тормозящего или возбуждающего синапса, а зависит от взаимодействия их множества. Экспериментальные факты показывают, что только один тормозящий синапс не вызывает такую гиперполяризацию, которая могла бы блокировать импульсный разряд.

5. Структура реальных нервных сетей динамична и не остается неизменной. Особенно наглядно это демонстрируется их пластичностью при компенсации нарушенных функций.

В последующей разработке теории нервных сетей делались многочисленные коррективы к постулируемым свойствам формального нейрона, приближающие его к свойствам реальной нервной клетки. В результате новые модели нейронов устраняют некоторые противоречия старой модели с данными нейрофизиологии. Так, вместо неизменности порога возбуждения нейрона и связанного с этим постоянства числа активных синапсов, необходимых для его возбуждения, допускается возможность изменения порогов при деятельности нейронов. Во взаимоотношении нейронов кроме возбуждающих и тормозных синапсов включается новый фактор «запрет», соответствующий нейрофизиологическому феномену пресинаптического торможения.

Однако по самой своей идее, *формальный нейрон — это лишь символ логической операции, осуществляемой, как правило, сложной целостной деятельностью нервных центров и их функции не тождественны функциям нервной клетки.* Формальный нейрон скорее является моделью функциональной единицы психической деятельности, элементарного психического акта, которому психологи дали название «психон», чем структурной единицей нервных механизмов мозга, каким является нейрон. Поэтому неудивительно, что между аксиоматическим представлением о свойствах формального нейрона и реальными свойствами живого нейрона, как это было видно выше, имеются существенные различия. Однако для решения задач технической реализации информационно-управляющих устройств, работающих по формальной логике, эти различия не имеют значения. Более того, некоторые логические операции могут выполняться даже эффективнее при помощи технических устройств, не имеющих ничего общего с принципами деятельности нервной клетки.

Модели нервных сетей с жестко детерминированной структурой

Сети из формальных нейронов, образующие жестко детерминированные схемы связей, могут решать довольно сложные логические задачи. Успешно разрабатываются и теоретические основы рационального синтеза таких нервных сетей с заданными свойствами, изложенные в специальном руководстве (И. Б. Гутчин, А. С. Кузичев, 1965).

Один из примеров представления логической деятельности мозга в сети формальных нейронов приведен на рис. 109. Здесь показана модель, воспроизводящая этапы восприятия, когда возникают предположения о связи тех или иных свойств наблюдаемых явлений. При поступлении через входы a и b двух потоков информации, каждый из которых может обусловить соответствующие реакции на выходах a^1 и b^1 , они активируют круги возбуждения цикли-

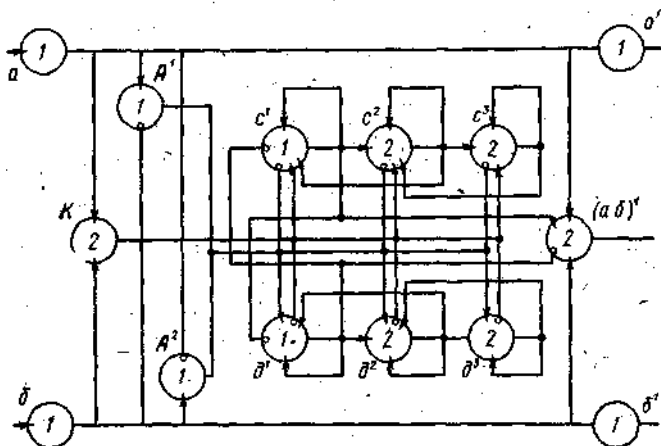


Рис. 109. Схема соединения формальных нейронов, образующая «сеть предположения» (по Ф. Джорджу, 1963) (пояснения в тексте):

цифры — число возбуждающих входов, необходимых для достижения порога нейронов, стрелки — возбуждающие входы, кружки — тормозящие входы

ческих элементов $c^1, c^2, c^3, d^1, d^2, d^3$. В результате формируется синтетическая реакция на выходе $(ab)^1$, которая, однако, может быть аннулирована, если сложившееся предположение окажется неправильным. При этом элементы одностороннего действия A^1 и A^2 затормозят деятельность циклических элементов, без которых синтетическая реакция не может быть осуществлена.

Логическая деятельность жестко детерминированных сетей из формальных нейронов главным образом воспроизводит фиксированные программы, соответствующие уровням безусловнорефлекторного управления разной степени сложности. Для воспроизведения изменчивости условнорефлекторного управления его варианты должны быть запрограммированы при конструировании сети. При этом кроме основных формальных нейронов в схему вводятся особые элементы — накопители возбуждения.

На рис. 110 показана одна из моделей условного рефлекса в виде логической сети с элементами — накопителями. Раздражение, поступающее на вход I , индифферентное, но достигает нейрона N и не вызывает реакции a , которая вызывается раздражением, поступающим на вход U (безусловное). Однако при их сочетании достигается порог нейрона P и его импульсы поступают в накопитель R . Когда накопление достигает критического значения, будет

послан импульс, который возбудит нейрон M с обратной связью, поддерживающей это возбуждение, и активацию одного из синапсов нейрона N . Теперь раздражение, поступающее на вход I , может его возбудить и вызвать реакцию — условный рефлекс вырабатан. Нетрудно проследить по схеме, что подача на вход I раздражителя, ставшего условным без подкрепления безусловным, тормозящим нейрон Q , позволяет последнему возбуждаться и посылать импульсы в накопитель S , одновременно затормаживая накопление в накопителе R . Когда накопление в S достигнет опре-

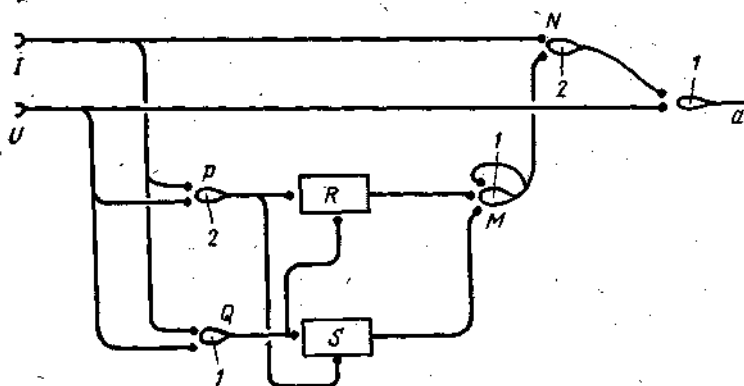


Рис. 110. Сеть формальных нейронов с накопителем, моделирующая условный рефлекс (по Дж. Нейману, 1956) (пояснения в тексте):
цифры — пороговое значение числа возбужденных входов для данного нейрона

деленного уровня, будет послан импульс, который затормозит нейрон M , и тогда раздражение, поступающее на вход I , перестанет вызывать реакцию. Условный рефлекс угашен.

Если учесть, что каждая программа реализации условного рефлекса таким автоматом должна включать в себя все множество комбинаций различных сигналов и разнообразие ответных реакций, а количество программ быть достаточным для воспроизведения всех видов приобретаемого поведения, то становятся понятными чрезвычайные трудности, возникающие при моделировании сложных форм высшей нервной деятельности в логических сетях формальных нейронов. Этим объясняются и многие неудачи попыток строить на такой основе информационно-управляющие технические системы «искусственного интеллекта».

Физические модели логических операций в нервных сетях могут основываться на весьма разнообразных технических принципах от системы простых релейных переключений до сложных электронных конструкций, воспроизводящих постулированные свойства межнейронного взаимодействия. При этом следует иметь в виду, что реальные процессы переработки информации в центральной нервной системе осуществляются не только с участием нейрона, как целого,

но и отдельными его частями, например, локальным взаимодействием отростков.

Весьма экономическими логическими элементами могут быть, в частности, нейристоры. Принцип их действия был описан ранее в связи с моделированием свойств аксона. На рис. 111 показаны некоторые примеры использования нейристоров в качестве элементов логических операций.

Например, при так называемом *S*-соединении (рис. 111, а) встреча двух фронтов возбуждения ведет к их взаимному уничтожению. При так называемом *T*-соединении (рис. 111, б) возникновение возбуждения в одном канале (1) приводит к его возникновению в соседних (2 и 3). Если замкнуть нейристор в кольцо (рис. 111, в), которое имело бы длину окружности большую, чем длина волны возбуждения, то последнее получает возможность бесконечной циркуляции ($P-P''$) по этому кольцу, т. е. может выполнять функции элемента памяти, из которого нужная информация извлекается через подключаемый к кольцу *T*-канал (P'). На рис. 111, г показана схема нейристорного управления потоком импульсов в канале *A—B* с помощью пускового импульса *C*. Замена пускового импульса ритмическими из накопительного кольца (рис. 111, д) позволяет более тонко и точно управлять каналом *A—B*, изменяя длительность волны возбуждения и скорость ее циркуляции в кольце.

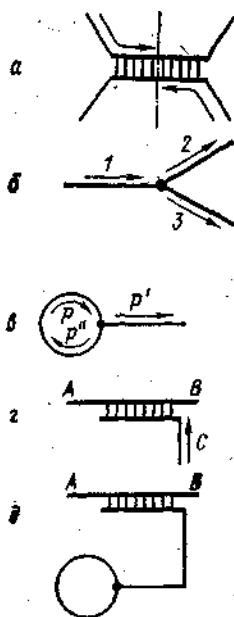


Рис. 111. Различные виды использования нейристоров в качестве логических элементов (по Nagumo а. о., 1962) (пояснения в тексте)

Ограничения моделей с жестко детерминированной структурой

Первые успехи теории логических функций сетей из формальных нейронов создавали впечатление, что такие модели с фиксированной структурой могут представить все закономерности поведения и все психические явления после их логически точного и однозначного описания. Однако в ряде работ было показано, что не все классы событий можно представить в этой модели. Так, представимыми оказываются лишь события, определенные в том смысле, что они относятся к фиксированному отрезку времени, заканчивающемуся в данный момент, а также полученные из элементарных путем конечного числа основных логических операций. Наконец, следует иметь в виду, что очень многие проявления высших функций мозга не могут удовлетворять требованию логически точного и однозначного описания. Особенно это относится к мыс-

лительной творческой деятельности, внутренние противоречия которой не укладываются в однозначные построения формальной логики.

В результате исследования способности к логической деятельности автоматов, построенных из формальных нейронов, они были разделены на две категории: «роботы без памяти» и «полные роботы» (И. Калбертсон, 1965). Первые осуществляют логические операции управления одновременно без учета изменений, происходящих с течением времени. При количестве репетиторных нейронов n число их возможных комбинаций 2^n определяет количество различных сигналов. При наличии m эффекторных нейронов число их возможных комбинаций 2^m является мерой разнообразия реакций. Способность такого робота к логическим операциям будет тем более высокой, чем больше различных комбинаций сигналов будет связано с адекватными ответными реакциями через соответствующее количество центральных нейронов. В отличие от «роботов без памяти» «полные роботы» имеют элементы, сохраняющие следы событий, ранее состоявшихся в нервной сети. При T уровней памяти число комбинаций таких элементов составит 2^{nT} . Соответствующее количество центральных нейронов должно связывать каждую из этих комбинаций с определенными комбинациями эффекторных нейронов из общего числа последних 2^m .

Хотя абстрактное рассмотрение свойств деятельности «полного робота» может создать впечатление, что он способен к воспроизведению всех видов целесообразного поведения, но на самом деле его реальные возможности оказываются весьма ограниченными. *Принципиальное ограничение, свойственное всем жестко детерминированным нервным сетям из формальных нейронов, состоит в необходимости иметь законченные программы, т. е. готовые схемы соединений для каждой возможной жизненной ситуации, число которых может быть бесконечно большим.* Достаточно попытаться подставить в выражение 2^{nT} , определяющее число центральных нейронов, их действительные значения, чтобы увидеть абсолютное несоответствие такой гипотетической системы реальным размерам мозга и практическую невозможность создания такой технической конструкции.

Попытки преодоления ограничений однозначно детерминированных моделей

Практические потребности моделирования логических операций в сложных информационно-управляющих системах определили многочисленные попытки более широкого использования теории нервных сетей из формальных нейронов и преодоления стоящих на этом пути затруднений.

Так, для символического представления все более усложняющихся нервных сетей обозначения, используемые в уравнениях булевой алгебры, оказываются чрезмерно громоздкими. Более удобны для этой цели экономные средства изображения функций

формальных нейронов в так называемых диаграммах Венна. Рис. 112 позволяет сравнить описание логических функций в полной схеме формального нейрона и диаграммой Венна. Первоначальная символика с изображением всех входных волокон, как возбуждающих, так и тормозящих, включая «запреты», значительно упрощается сведением однотипных волокон в одно с обозначением их числа.

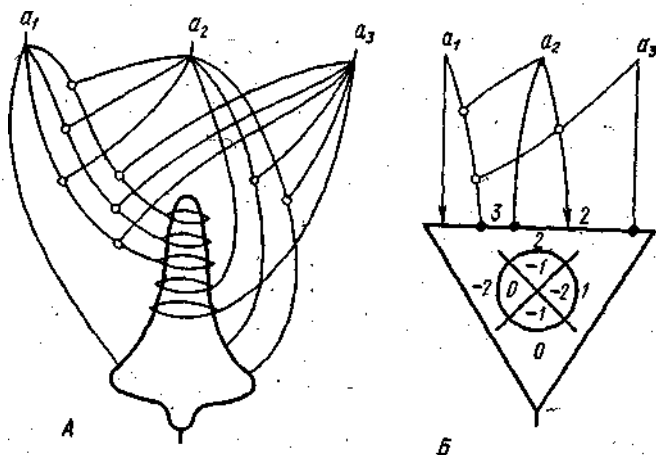


Рис. 112. Формальный нейрон и его входы (a_1 , a_2 , a_3). А — с изображением всех входных волокон (по Мс. Culloch, 1959); Б — с объединением однотипных волокон и представлением функции диаграммой Венна (по И. Б. Гутчину, А. С. Кузичеву, 1967):

стрелки — возбуждающие волокна, точки — тормозящие волокна; цифры у окончаний волокон — их количество, кружки в соединениях волокон между собой — «запреты»; цифры на диаграмме Венна — величины возмущений, вносимых при разных комбинациях состояний входов

С другой стороны, развитие теории логических сетей нейронов делает их все менее жестко фиксированными и формализованными. В этом сказывается также влияние исследований, показавших ограничения, налагаемые принципами формальной логики, и более широкие возможности вероятностной логики (Дж. Нейман, 1956). За последнее время большое внимание уделяется синтезу нервных сетей, уменьшающих возможности ошибок и повышающих устойчивость к шуму. Многие ограничения моделей с жестко детерминированной структурой удается преодолеть путем использования многоходовых нейронов, применения принципов многозначной логики и построения на этой основе пластических сетей, приближающихся по своим свойствам к нервной деятельности.

Одна из таких пластических сетей, представленная на рис. 113, состоит из нейронов с переменными порогами, которые имеют возбуждающие, тормозные и запрещающие волокна, обладающие передаточными функциями. Этим достигается ее большая полифункциональность, совмещаемая с высокой надежностью. Так, из 5832

различных функций, теоретически возможных для подобной сети элементов, она реализует 5508 функций. В этой сети можно моделировать такие сложные логические операции, как поиск оптимальной тактики поведения, а при добавлении системы подкреплений и неподкреплений, изменяющих веса связей, она в состоянии воспроизводить некоторые виды условнорефлекторного управления.

Однако несмотря на все усовершенствования фиксированных сетей из формальных нейронов, они не могли преодолеть ограничения, позволяющие моделировать таким путем лишь более или менее стереотипные формы логической деятельности мозга. Существует, по крайней мере, пять причин недостаточности этого пути (Ф. Розенблат, 1965).

1. Отсутствие данных, необходимых для строгой формализации причинно-следственных отношений, определяющих течение высших форм психической деятельности.

2. Несоответствие параметров модели морфологии и свойствам механизмов осуществления высших функций. Для программирования всех возможных актов поведения в разных ситуациях необходимо количество элементов, далеко превышающих количество нервных клеток, причем их соединения должны быть строго постоянны.

3. Так как жестко детерминированные модели ввиду различных условий жизни особей должны быть индивидуальными и так как каждая функция может быть реализована несколькими способами, то таким моделированием нельзя установить общие законы нервной организации.

4. Бесперспективность в отношении предсказания и получения новых результатов, так как все возможности модели запрограммированы в ее функциональном описании.

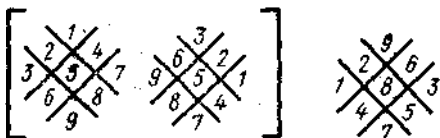
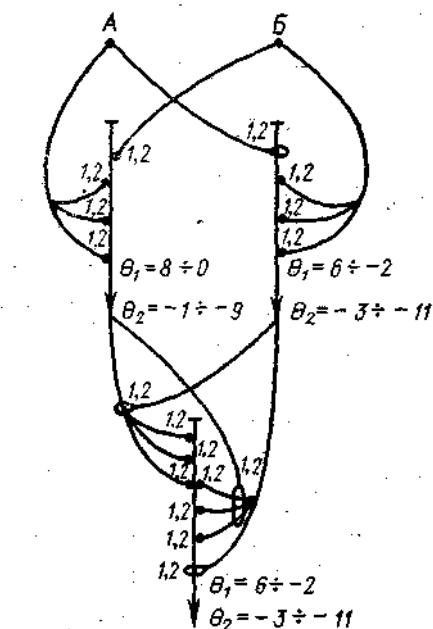


Рис. 113. Пластическая сеть на трехзначных двухходовых нейронах (по А. Б. Когану, 1967):

А, Б — входы, цифры у окончаний волокон — две возможные градации (слабого, сильного) их возбуждающего или тормозящего действия, θ_1 — пределы порога для слабого возбуждения или торможения, θ_2 — для сильного возбуждения или торможения; диаграмма Венна усложнена из-за увеличения числа состояний входов; цифры в них показывают порядок заполнения при уменьшении величины порога

5. Невозможность проверять схемы соединений формальных нейронов в логических сетях прямым сопоставлением с порядком соединений между собой нервных клеток в структурах мозга.

К этому перечню следует добавить, что источником многих недоразумений, возникающих при разработке теории нервных сетей из формальных нейронов, и причиной неудач при попытках создания на основе этой теории моделей высших функций мозга часто является слишком прямое понимание формального нейрона, как какого-то структурного аналога нервной клетки. Отсюда настойчивые попытки ввести в его функции по возможности больше свойств настоящего живого нейрона.

Теория нервных сетей, по существу, является теорией формальной логики, а сама нервная сеть символизирует систему формально-логических построений, каждое из которых дает однозначное решение задачи поведения в какой-либо определенной ситуации. Однако бесконечность разнообразия жизненных ситуаций приходит в противоречие с конечным числом программ, которые могут быть воспроизведены реальными системами, работающими на этой основе, и накладывает принципиальное ограничение на логические функции фиксированных систем из формальных нейронов.

Нервные сети с самоорганизующейся структурой

Для реализации логических операций, осуществляемых в процессе высшей нервной деятельности, особенно при ее сложных бесконечно варьирующих формах, необходимо освободиться от ограничений, налагаемых конечным числом заданных программ. *Эту задачу выполнения самых сложных логических операций, не предусмотренных генетической программой, природа, по-видимому, решила на основе самоорганизующихся систем, способных к саморегулированию, общие свойства которых были рассмотрены выше. Такие самоорганизующиеся логические системы формируются в процессе своего функционирования путем перераспределения вероятностей связи элементов, и их деятельность описывается статистически.*

Некоторые общие закономерности функционирования статистически организованных нервных сетей были определены путем их математического анализа. При этом в качестве элементов сети использовались аксиоматические представления нейронов, но пороги, типы синапсов и расположение связей определились не однозначно, а функциями вероятностного распределения. В монографии У. Эшби (1962) детально проанализированы свойства и возможности статистических механизмов в осуществлении логических операций выбора оптимальной тактики приспособительного поведения. Достоинство таких моделей состоит также в том, что «поля переменных», определяющих ее организацию, охватывают как организм, так и среду, с которой он взаимодействует.

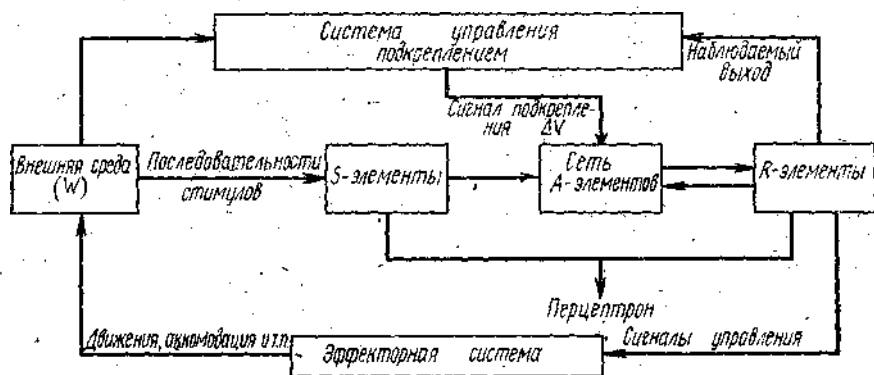
Одной из важных логических функций мозга, привлекающей ввиду своего большого практического значения внимание многих

исследователей, которые успешно применили к ее изучению такой подход, является опознавание образов. Помимо своего практического назначения системы опознавания образов в широком смысле этого понятия моделируют общие принципы организации нервных механизмов высшего анализа.

Перцептрон

Весьма перспективной моделью логических операций на основе самоорганизующейся структуры является перцептрон (от *perceptio* — восприятие), теорию которой разработал Ф. Розенблат (1962). Перцептроны — это самоорганизующиеся модели мозга с механизмом памяти, способные в процессе деятельности обучаться, в частности вырабатывать свое отношение к явлениям, т. е. самопрограммироваться.

На схеме представлена структура перцептрона, взаимодействие его частей между собой и с окружающей средой. Внешняя среда является источником стимулов, поступающих к сенсорным элементам перцептрона (S-элементы), и она определяет работу системы управления подкреплениями. Ассоциативные элементы перцептрона (A-элементы) на основе подкрепления или неподкрепления путем изменения весов связи производят классификацию стимулов и решения относительно реакций. Реагирующие элементы перцептрона (R-элементы) контролируют работу системы подкрепления и управляют системой эффекторных органов, оказывающих воздействие на внешнюю среду.



Принципиальная схема действия перцептрона
(по Ф. Розенблату, 1965)

Принципиальная особенность перцептрона как самоорганизующейся системы состоит в том, что его ассоциативные A-элементы вначале не имеют какой-либо определенной схемы соединений сенсорных S-элементов с реагирующими R-элементами. Формирование организованной сети этих элементов удобно проследить на про-

стом трехслойном перцептроне, моделирующем деятельность зрительного анализатора (рис. 114). Здесь S -элементами являются рецепторные клетки сетчатки, связанные постоянными проекционными отношениями с A -элементами, которые представляют собой зрительные центры разных уровней с выходом на R -элементы, управляющие ответными реакциями на зрительные сигналы. В исходном состоянии любой из сенсорных S -элементов перцептрона обладает равной возможностью передать сигнал возбуждения к выходным реагирующим R -элементам, т. е. активирующие их изображения еще неразличимы. Однако при восприятии значимых изображений подкрепление увеличивает веса связей тех ассоциа-

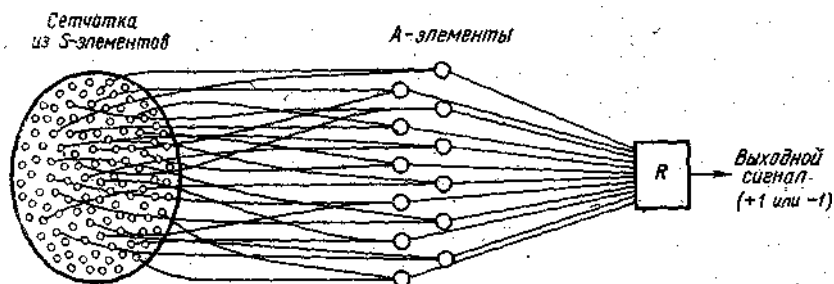


Рис. 114. Структурная схема элементарного перцептрона (по Ф. Розенблату, 1956) (пояснения в тексте)

тивных A -элементов и реагирующих R -элементов, на которые проецируется изображение соответственными S -элементами рецептивного поля и теперь этот образ будет иметь преимущество воспроизведения на выходе в той или иной форме активности, осуществляющей реакцию опознания.

Перцептроны могут обучаться опознанию различных характеристик воспринимаемых образов. Например, на рис. 115 показаны отношения рецептивных полей, при которых A -элементы моделируют функции детекторов конфигурации изображения, обнаруженных в зрительных долях мозга лягушки и зрительной коре кошки. Здесь A -элементы осуществляют комбинаторную функцию, пользуясь информацией, поступающей от простых индикаторов локальной интенсивности стимулов, какими являются S -элементы. Реализация этой функции, в результате которой возникает качественно новая оценка свойств образа, имеет характер логической операции, участвующей в определении реакций на происходящие события.

Аналитические возможности перцептрона значительно расширяются, если ассоциативные элементы будут располагаться не в один ряд, а в несколько рядов. При этом резко увеличивается число создаваемых ими комбинаций. Такие многослойные перцептроны с перекрестными и обратными связями между элементами способны к решению весьма сложных задач распознавания объектов восприятия. Однако необходимое для этого количество A -элементов чрезвычайно возрастает, особенно с увеличением рецептивного по-

ля. Значительную экономию в этом случае может дать и иерархическая организация послойной структуры рецептивных полей, имеющая много общего с цитоархитектоникой зрительного анализатора. Тем не менее остается необходимость применения чрезвычайно большого количества ассоциативных элементов для осуществления сравнительно простых функций.

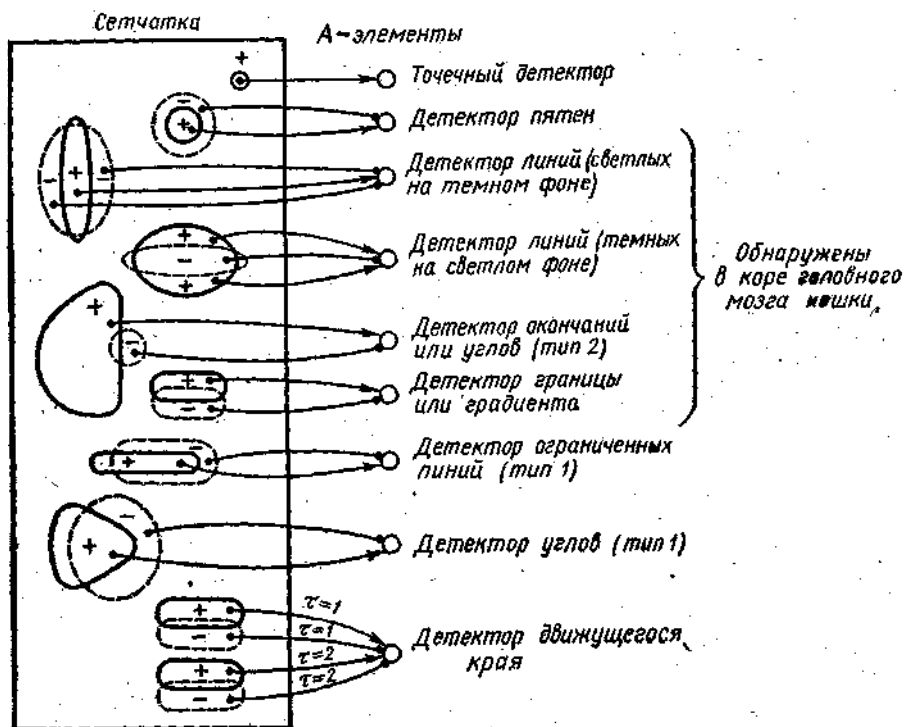


Рис. 115. Отношения рецептивных полей элементов перцептрона, воспроизводящие свойства детекторов конфигурации образов в зрительном анализаторе

Если представить логическую схему перцептрона как операцию разделения двух множеств возбужденных элементов по различию суммы их весов, то можно рассмотреть обобщенные α -, β - и γ -законы поощрения, на основе которых происходит обучение системы (В. М. Глушков, 1964). Обобщенный α -закон состоит в увеличении весов возбужденных элементов и снижении весов остальных, предусматривает такое изменение весов всех элементов, чтобы их сумма была равна нулю. Для обобщенного α -закона поощрения значение выходного сигнала v -сумматора P -го образа под действием i -го изображения с последовательностью предъявления l определяется выражением:

$$U_i^P(t) = U_i^P + a \sum_{j \in P} T_{ij}^P v_j - b \sum_{j \notin P} T_{ij}^P v_j$$

где a и b — коэффициенты изменения весов элементов при обучении; Σ — выходные сигналы сумматоров образов U_i^P ($i, j=1, \dots, m$; $P \in R$); $T_{i,j}^P$ — характеристический тензор.

Принципы многослойных обучающихся структур используются во многих математических моделях. Примером может служить алгоритмическое представление процессов ассоциативного запоминания (Drozen, 1970). В этой модели нейроны первого слоя, получающая «слова» входного алфавита, преобразуют их в векторные элементы воспринимаемого «образа». Нейроны второго слоя, получая каждый сигналы от всех входных нейронов с задержками, формируют веса своих связей с нейронами третьего слоя в обратной зависимости от временной дисперсии полученных сигналов. Поэтому закрепленное распределение выходной активности отражает связь совпадающих событий.

Некоторые обучающиеся системы распознавания образов

Широкую известность получили такие технические реализации обучающихся систем опознавания, как «Марк-2» (Milner, 1957), «Адапт» (Roberts, 1960) и др., способные к выполнению ряда ана-

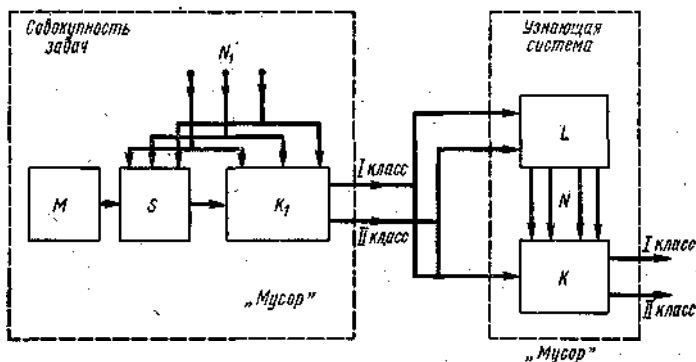


Схема общей постановки задачи узнавания
(по М. М. Бонгарду, 1967)

литико-синтетических операций. Некоторые общие свойства логических операций узнавания образов были изучены на математических моделях самоорганизации механизмов зрительного восприятия при помощи универсальных цифровых электронно-вычислительных машин (М. М. Бонгард, 1967).

Обобщенная постановка задачи узнавания представлена на схеме. В ней можно выделить две части: совокупность задач, формирующих *определённые принципы классификации объектов из их*

множества, и собственно узнающая система, которая обучается производить выбор на основе этих принципов. Перебирая из множества M объект за объектом, блок S подает их на вход блока K_1 , который находится во взаимосвязанном с блоком S состоянии и относит эти объекты к 1-му или 2-му классу или ни к одному из них («мусор»). На основании результатов обучения блок L узнающей системы выбирает такое состояние блока K (в схеме N — набор всех состояний и N_1 — состояния взаимно-однозначного соответствия блоков S и K_1), которое обеспечивало бы классификацию объектов из множества M , идентичное осуществленному блоком K_1 .

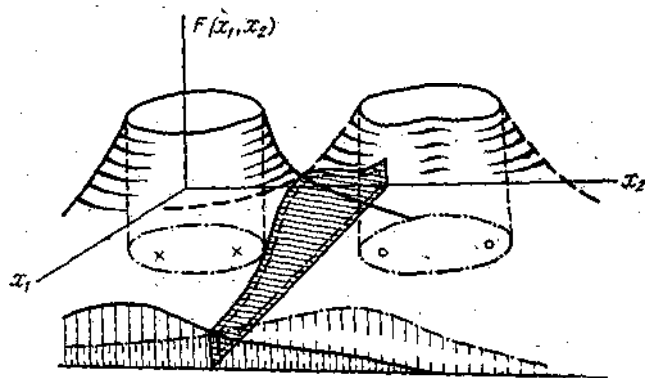


Рис. 116. Потенциальные поверхности в пространстве рецепторов, построенные ЭЦВМ в системе координат x_1, x_2, F для образов, обозначенных крестиками, и образов, обозначенных кружками. Их разделяет плоскость, образованная проекцией линии пересечения построенных потенциальных поверхностей (по М. А. Айзерману, 1962)

Другая математическая модель самоорганизации логической системы опознавания основывается на так называемой гипотезе компактности (Э. М. Браверман, 1965). Эта гипотеза исходит из того, что воспринимаемые элементы разных событий распределяются в условном рецепторном поле компактными группами, и задача их разделения может быть решена ЭЦВМ в процессе ее обучения. При этом используется алгоритм построения потенциальных поверхностей в n -мерном пространстве рецепторов, где n — количество рецепторных элементов. Обучение машины состоит в фиксации точек, принадлежащих к одной категории образов, и такой же операции с другой категорией образов. Тогда машина строит рельефную поверхность с высокими плато, которые соответствуют в пространстве рецепторов областям разных образов или признаков разных событий (рис. 116). Если теперь предъявлять машине для опознавания новые образы или события, то она относит их к той или иной кате-

Горни на основании того, какая из построенных потенциальных функций будет иметь в данной точке большее значение.

Проблема распознавания образов не ограничивается различием только зрительных изображений, а охватывает все разнообразие модальностей, включая слуховые, обонятельные, осязательные и т. д. Однако наибольшее внимание уделяется разработке систем, опознающих видимые объекты, что имеет большое практическое значение. Примером может служить многоцелевое устройство «машинного зрения» для распознавания промышленных деталей (Яшида, Тсуяи, 1975). После того как инструктор в режиме диалога показывал на экране дисплея отдельные детали бензинового двигателя и объяснял их главные признаки, система могла их различать. Такие устройства предназначены для использования на сборке и контроле за качеством деталей.

Принцип самоорганизации логических связей системы лежит в основе многих математических моделей, решающих задачи выработки целесообразных форм поведения в зависимости от обстановки, с которыми можно ознакомиться по книге А. Г. Ивахненко (1975).

Обучающиеся матрицы

Одной из моделей самоорганизующейся системы распознавания, способной формировать свою функциональную структуру, является *обучающаяся матрица* (К. Штейнбух, 1967). В некотором смысле она представляет собой также логическую и структурную модель условного рефлекса. Образование условной связи изображается возникновением контакта на пересечении двух событий — признаков. Если сигналы об этих событиях поступают по двум проводникам, пересекающимся, но не имеющих контакта в точке пересечения, то по мере их сочетания происходит нарастание проводимости в этой узловой точке и одно событие становится сигналом другого. Если набор проводников, идущих параллельно, например в вертикальном направлении, будет представлять множество разнообразных признаков исследуемых объектов, а набор пересекающих их проводников нести сигналы о принадлежности того или иного признака к определенному объекту, то когда в соответствующих узловых точках вырабатывается проводимость, система окажется способной к распознаванию этих объектов.

На рис. 117 показана принципиальная схема обучающейся матрицы, которая в данном случае распознает слова по составу и расположению букв. Обучающаяся матрица может работать в режиме установления условной связи лишь после многократных совпадений. Тогда на выходе линий выявления класса объекта, в данном случае горизонтальных, выявляющих слово, включается так называемый максимальный детектор, который оценивает степень приближения фактического набора признаков к характерному для объекта, изображенного на картинке. Такой режим позволяет с известной долей вероятности распознавать и такие объекты, кото-

рые несколько отличаются от стандарта, а также исправлять ошибки, которые могли возникнуть при однократном определении признаков.

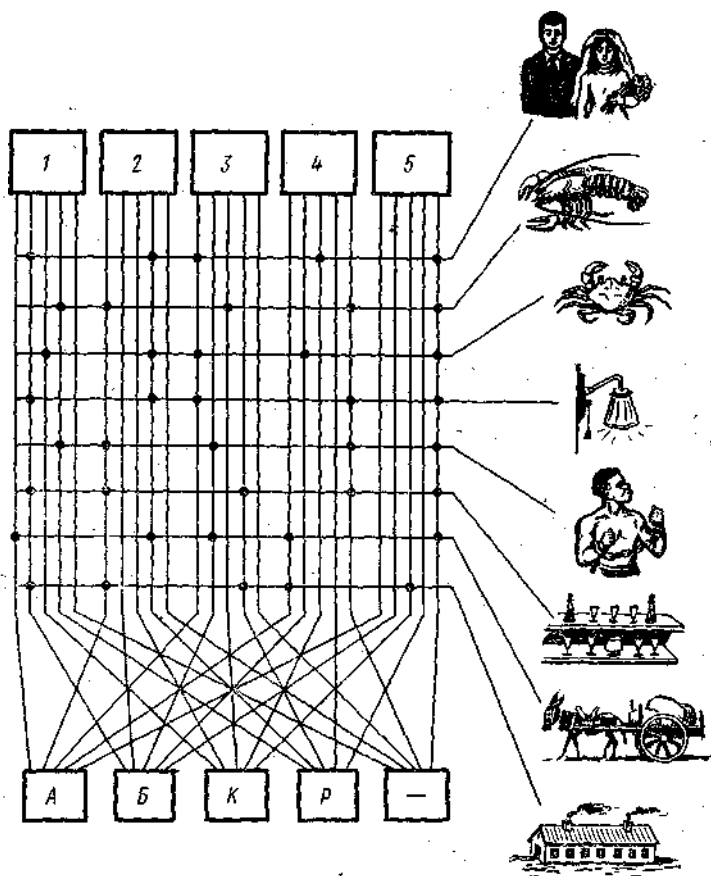


Рис. 117. Обучающаяся матрица, подготовленная к распознаванию слов по признакам вида буквы и ее места в слове (по Hasselstein, с изменениями, 1971): в нижних квадратиках указаны буквы, в верхних — их порядковые номера в слове; установившийся контакт в месте пересечения показан жирной точкой; справа — образные изображения содержания слов

Эвристические принятия решений и программы поведения

Хотя самоорганизующиеся системы в принципе могут моделировать такие сложные формы психической деятельности, как избирательное внимание, обобщение признаков, оценка абстрактных отношений и т. д., но практическая их реализация требует трудно

многих условий. Это обстоятельство, а также задачи специального изучения логики поведения способствовали развитию и других подходов к проблеме моделирования высших функций мозга.

За последнее время значительное развитие получили исследования так называемых эвристических (от *ευρηα* — нашел) программ поведения (Newell а. о., 1958; Mc. Kay, 1965; А. В. Напалков, 1971).

Как было показано выше, практическая невозможность запрограммировать заранее все оптимальные формы поведения для всех жизненных ситуаций положила предел использованию жестко детерминированных формальных моделей для воспроизведения высших логических функций мозга. Однако моделирование этих функций даже средствами вероятностных самоорганизующихся систем сталкивается с недостатком наших знаний о структуре и свойствах физиологических механизмов высших отделов мозга, осуществляющих эти функции. Поэтому в настоящее время не представляется практически возможным описывать их в понятиях всей динамики структурной и функциональной самоорганизации конкретных нервных элементов. К тому же логика решений, принимаемых в сложных ситуациях живыми существами с высокоорганизованной нервной системой, отличается и от формальной, и от вероятностной логики автоматов тем, что она не проходит последовательно все этапы логических операций и не перебирает все возможные решения, а каким-то кратчайшим путем позволяет сразу находить наиболее целесообразное. Такой путь имеет много общего с принципами математической концепции «овражного поиска». В психологии подобное принятие решений обозначают, как явления «инсайта» (от *insight* — озарение), делающего наше мышление столь экономичным и творческим. Описание такого способа принятия решений можно дать на информационном уровне в виде алгоритма последовательности поступков и их результатов в связи с изменяющейся обстановкой.

Эвристические программы поведения представляют собой алгоритмическое описание на информационном уровне системы действий, приводящих к достижению намеченной цели. Это описание позволяет искать правила решения частных задач поведения в определенных ситуациях и устанавливать более общие законы осуществления наиболее сложных форм логической деятельности мозга.

Широкое распространение получил способ операторного описания алгоритмов эвристических программ. Для такого описания используются три вида символов: 1) операторы, обозначающие определенные действия; 2) логические условия, при которых должны выполняться эти действия; 3) переходы, указывающие, к какому другому действию следует переходить, если условие действия данного оператора не соблюдено. Эвристические программы являются универсальными, так как они охватывают не только сложные, но и простые формы поведения (С. Н. Брайнес и др., 1962). Например,

образование элементарного условного рефлекса записывается в виде следующей программы:

$$\overset{3,4,7}{\downarrow} K(\bar{N}) \overset{1}{p(I)} \overset{2}{\uparrow} p(N) \overset{5,6}{\downarrow} R \overset{3,2}{A} \omega \overset{4}{\uparrow} S p(r \geq h) \overset{4}{\uparrow} \omega \overset{5,1}{\downarrow} p(\bar{N}) \overset{6}{\uparrow} \omega \overset{7}{\uparrow},$$

где $K(\bar{N})$ — оператор ввода информации о безусловном N и условном I раздражителях; $p(I)$ — логическое условие появления индифферентного раздражителя; $p(N)$ — логическое условие появления безусловного раздражителя; R — оператор накопления возбуждения (укрепления временной связи); A — оператор выполнения действия (реакции, которую делаем условной), ω — тождественно ложное условие, приводящее к переходу по стрелке; S — оператор нейтрализации части возбуждения в накопителе (ослабление временной связи); r — текущий уровень возбуждения в накопителе; h — порог накопления возбуждения, при котором ранее индифферентный раздражитель начинает вызывать реакцию; $p(\bar{N})$ — отсутствие безусловного раздражителя.

Подставляя в этот алгоритмический ряд различные значения обуславливающих факторов, можно предсказать ход событий. Так при сочетаниях индифферентного и безусловного раздражителей, когда $p(I) = 1$ и $p(N) = 1$, произойдет реакция A , возвращающая по стрелке 3 систему в исходное состояние, но, кроме того, это сочетание по стрелке 2 увеличивает содержимое накопителя R , которое, достигнув порогового значения $p(r \geq h) = 1$, делает ранее индифферентный раздражитель действующим, т. е. условным [$p(I, N) = 1$]. Если же лишить условный раздражитель подкрепления, то его действие через оператор нейтрализации возбуждения S уменьшает содержимое накопителя до тех пор, пока оно не окажется ниже порогового уровня $p(r \geq h) = 0$ и условный рефлекс будет угашен. Более сложные программы позволили анализировать правила формирования многочисленных условных рефлексов с разветвленными цепями взаимосвязанных сигналов и реакций.

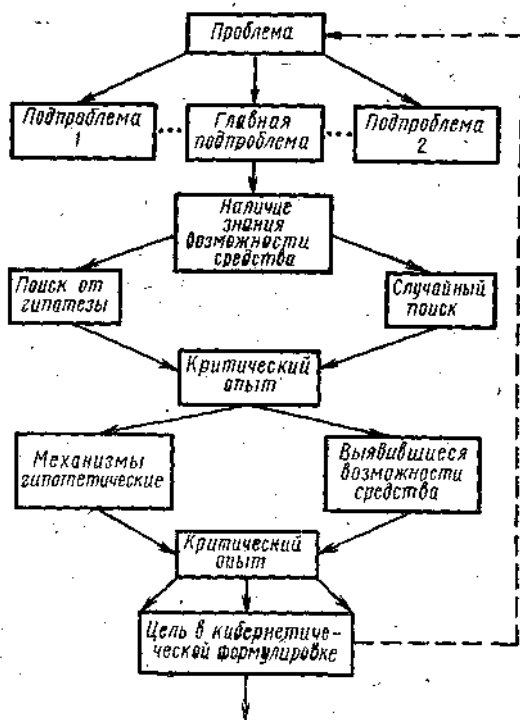
Особое значение и ценность приобретает эвристическое программирование в исследовании логического мышления человека, связанного с его практической деятельностью. В основе такого программирования три класса задач: *преобразование объектов, нахождение для них адекватных операторов и уменьшение различий между ними*. Наиболее эффективное комбинирование этих операций достигается путем обучения. На этой основе разработана универсальная логическая программа «решения общих проблем» (программа G. P. S. — General Problem Solver), которая реализуется на ЭВМ. Программа G. P. S. моделирует ход умозаключений и принятие решений в самых разнообразных случаях.

Другой подход состоит в вычленении двух основных компонентов мыслительной операции решения задачи: отображения структуры элементов, из которых складываются ее условия и преобразования этих элементов по некоторой логической схеме решения. На примерах решения задач разного рода (таксономии, различения гласных звуков, демографии и др.) была выдвинута гипотеза, что в процессе принятия решения и предвидения его последст-

ний человек использует простейшие (линейные) функции (Н. Г. Загоруйко, 1975).

Эвристические программы используются для многих теоретических и практических целей. Они позволяют доказывать теоремы, обучать игре в шашки и шахматы на уровне мастеров, узнавать написанные от руки цифры, решать производственные задачи, например организации работы сборочных конвейеров, составления оптимальных программ ремонта оборудования, или рецептуры сплавов с заданными свойствами в металлургии и многие другие.

В связи с задачами оптимального планирования и повышения эффективности научно-технических исследований была разработана система управления интеллектуальной деятельностью (В. В. Чавчавадзе, 1974), которая основывается на методах эвристического программирования. Путем предьявления логически формализованных вопросов и анализа ответов испытуемого выполняются операции поиска наиболее продуктивных средств исследования, сохранения сроков его проведения и прогнозирования результатов, а также выработки суждений в самых разнообразных областях организационной деятельности. При этом на последовательных этапах решения проблемы (см. схему) уточняются «подпроб-



Общая схема планирования решения проблемы
(по В. В. Чавчавадзе, 1974)

лемы», происходит выбор гипотез и определяются критерии достижения цели в ее кибернетической формулировке.

Основные препятствия, которые встречает постановка и решение прикладных задач в области биологической и медицинской кибернетики, связаны с объективной недостаточностью априорной информации, затрудняющей алгоритмическую их формализацию и обуславливающую применение не всегда эффективных эвристик. Чтобы преодолеть это препятствие, за последнее время в виде биотехнических конструкций разработаны системы, которые в условиях априорной неопределенности могут принимать решения на основе обучения (В. М. Ахутин, М. О. Иоффе и др., 1975).

Рассмотренные в этом разделе три подхода к исследованию логических операций мозга — представление в фиксированных сетях формальных нейронов, моделирование в самоорганизующихся системах, эвристическое программирование — отражают разные уровни его логической деятельности. Каждому из них соответствуют определенные особенности способов переработки информации и средств управления, достигнутые на разных этапах эволюции нервной системы. По-видимому, *генетически запрограммированные врожденные логические операции хорошо моделируются в фиксированных сетях формальных нейронов. Для представления индивидуального жизненного опыта, т. е. приобретенных сведений о новых связях между событиями, необходимы самоорганизующиеся системы, которые формируются на основе вероятностной логики, а наиболее сложная диалектика познания и творчества пока может быть описана лишь средствами эвристического программирования.*

Очевидно, по мере расширения и углубления наших знаний об интимных механизмах работы мозга перечисленные выше подходы к его изучению будут все более сближаться и находить между собой точки соприкосновения.

Проблема искусственного интеллекта

Одна из главных целей, если не самая главная практическая, кибернетического изучения мозга состоит в стремлении создать искусственную систему, которая сумела бы осуществлять мыслительную деятельность на уровне человеческого сознания. Споры «физиков» и «лириков» о способности машины мыслить находят, на наш взгляд, решение в том, что *машинное мышление определяется как воспроизведение информационных процессов деятельности мозга без претензий на проявления чувств и переживаний субъективного мира человеческой психики.* Тем самым снимаются ограничения и возражения, связанные с особенностями природы, субстрата и истории развития духовной жизни человека.

Задача создания *искусственного интеллекта* сталкивается с трудностями четкого определения критериев интеллекта естественного. Трудности такого определения связаны со сложностью пси-

жизни человека и ведущей роли социальных факторов, формирующих его сознание и личность (А. Н. Леонтьев, 1975).

Один из подходов к такому определению основывается на выделении специфических особенностей «интеллектуального» способа решения проблем по сравнению с формализованным алгоритмическим (Д. Мак Кей, 1956). Главные из этих особенностей состоят в следующем: 1) выбор воспринимаемой информации и оценка значимости ее содержания при переработке; 2) при недостаточности необходимых сведений дедуктивное решение принимается путем «логического скачка»; 3) наличие своеобразного «чувства близости решения», которое направляет логические операции в нужную сторону; 4) способность сопоставлять ряды причинно-следственных отношений в наблюдаемых событиях и абстрагировать их в общие закономерности.

Распространенное определение, что *искусственный интеллект — это программа ЭВМ для решения нетривиальных задач*, оставляет неясным, что значит нетривиальная задача (Л. А. Растригин, П. С. Граве, 1975). Возможно, что одно из условий нетривиальности связано с выходом за пределы формальных моделей мышления и использовании семиотических моделей (Д. А. Поспелов, В. Н. Пушкин, 1972). При этом решение задачи состоит не в выборе логического пути из ограниченного числа априорно заданных возможностей, а в творческом построении такого пути, который ведет с наибольшей вероятностью к эффективному достижению цели.

Отдельные операции, входящие в систему мыслительной деятельности, как распознавание объектов, обучение, принятие решений и т. д., уже рассматривались в предыдущих разделах. Однако лишь их совокупность, интегрированная информационными процессами более высокого уровня, может осуществлять деятельность, которая заслуживает названия — интеллектуальная. Хотя в оценке даже естественного интеллекта не все еще ясно, но исходя из рассмотренных выше операций мыслительной деятельности можно попытаться дать следующее определение: *искусственный интеллект — система, активно воспринимающая, обрабатывающая и хранящая информацию об окружающем мире и о своем состоянии и способная, исходя из логических операций над этой, не всегда достаточной информацией, принимать и по ходу событий искать лучшие решения о целесообразном поведении для достижений многообразных целей в широком диапазоне изменяющихся условий среды.*

Проблема искусственного интеллекта приобретает особое практическое значение в связи с бурным развитием информационно-управляющих систем высшего класса, на которые возлагаются задачи разумного поведения в сложных ситуациях. Такие системы, *способные без участия человека самостоятельно действовать для достижения поставленных перед ними задач, обычно называют роботы.*

Деятельность искусственного интеллекта, называемого также искусственным разумом, по аналогии с естественным расчленяют на следующие основные программы мыслительных операций

(Н. М. Амосов, А. М. Касаткин, 1974): 1) восприятие внешней информации с активной настройкой анализаторов на восприятие определенных объектов, распознавание образов и предварительный их анализ; 2) эмоциональная оценка информации о положительном и отрицательном «приятном» и «неприятном», на основании которой вырабатываются критерии, необходимые для целесообразного поведения; 3) организация действий, направленных на поиски наиболее благоприятных условий или активного воздействия на окружающие объекты; 4) речевая деятельность, при помощи которой кодируются и образуются новые сложные понятия и осуществляется общение систем искусственного интеллекта между собой и с человеком; 5) сознание, которое складывается из: а) внимания, выделяющего нужную в данный момент информацию, б) оценки пространственно-временных характеристик текущих событий и предсказания их развития, в) представления о собственном «я» и внешнем «не я», г) воли — способность управлять вниманием, д) воображения при способности отличать реальное от нереального; 6) творчество — создание новой информации.

Существует мнение, что поскольку разумное поведение в эволюции было средством выживания и различные его компоненты в зависимости от образа жизни возникали и развивались независимо друг от друга, то они не обязательно логически связаны между собой. Поэтому система искусственного интеллекта складывается из наборов частично перекрывающихся и не всегда действующих последовательно блоков, выполняющих следующие функции (Oestgeiger, 1973): 1) определение категорий (классификация, распознавание образов, формирование понятий); 2) обучение и самоорганизация; 3) хранение ассоциативной информации и ее восстановление; 4) образование гипотез (индукция, обобщение, догадка); 5) логическое преобразование (доказательства теорем); 6) использование иерархических структур.

Несмотря на чрезвычайное разнообразие и сложность логической деятельности, объединяемой понятием «искусственный интеллект», в ней можно выделить основную операцию, наличие которой собственно и позволяет говорить о разумном поведении. Эта операция заключается в *принятии решения*; в сущности принятие решения сводится к выбору из нескольких, часто многих, возможных действий именно того, которое следует совершить, чтобы вернее достичь поставленной цели. Такой выбор и последовательный ряд выборов, образующий стратегию достижения цели, зависит главным образом от характера решаемой проблемы, от способа поступления и обработки информации, от способности системы искусственного интеллекта построить достаточно полную модель внешнего мира. Приведем следующие примеры разных стратегий.

1. При достаточно полной модели внешнего мира и возможности предусмотреть все следствия различных действий можно определить стоимость достижения цели, перебрать все варианты поведения и по оценочной функции выбрать такой, который обеспечивает ее минимальное значение. Однако при более сложном «внеш-

ном мире» объем вычислений становится нереальным для выполнения даже на самых быстродействующих ЭВМ.

2. Другой подход к оптимальному выбору действий, приводящих к цели, основан на вычислении предикатов первого порядка и был применен в «интеллектуальном» роботе «Shaky», разработанном в Стэнфордском Исследовательском институте (Munson, 1971). Этот робот осуществлял целенаправленное поведение в проблемном пространстве, требующее обхода препятствий, мог передвигать предметы и доставлять грузы в заданное место, пользоваться подобием орудий труда и совершать другие действия. Такая стратегия при значительном усложнении среды также оказывается недостаточной.

3. Стратегия, основанная на значительном упрощении оценочной функции, использует мотивационные понятия «удовольствия», «вредности» и т. п. Такая стратегия применялась для моделирования поведения гнездящегося насекомого «Petsy» (Jacobs, 1971).

4. Еще большее упрощение оценочной функции заключается в сведении всего разнообразия условий жизни к нескольким событиям, определяющим выживание. Например, исходя из того, что глаз лягушки в основном классифицирует все зрительные раздражители по трем признакам: движения, величины, выпуклого края (Lettvin, Matigana a. o. 1963), можно дать оценку тем или иным реакциям (табл. 13).

ТАБЛИЦА 13

Оценочные функции принятия решения при стратегии выживания лягушки
(по Oesterreicher, 1973)

Зрительная информация			Реакция	Ценность для выживания
движение	величина	выпуклый край		
1	1	1	Отпрыгнуть и спрятаться	-1
1	1	0	То же	-1
1	0	1	Поймать языком	+1
1	0	0	Ничего не делать	0
0	1	1	То же	0
0	1	0	»	0
0	0	1	»	0
0	0	0	»	0

5. При невозможности рассчитать все полные пути к цели нередко используется стратегия выбора таких действий, результаты которых обеспечивают преодоление с наименьшими затратами ближайшего участка пути, обозримого в пределах нескольких шагов. Выработка такой стратегии требует прежде всего определить оптимальные размеры обозримого участка, «заглядывания вперед», выраженного в числе шагов. На рис. 118 приведен пример задачи нахождения пути в лабиринте (из пункта 1×1 перейти в пункт 20×20). Эта задача могла решаться с обзором вперед на 5, или 6,

или 10, или 20, или 39 шагов. Как видно из данных таблицы, под изображением лабиринта в этом случае разумный компромисс при низких общих затратах достигается при обзоре на шесть шагов вперед.

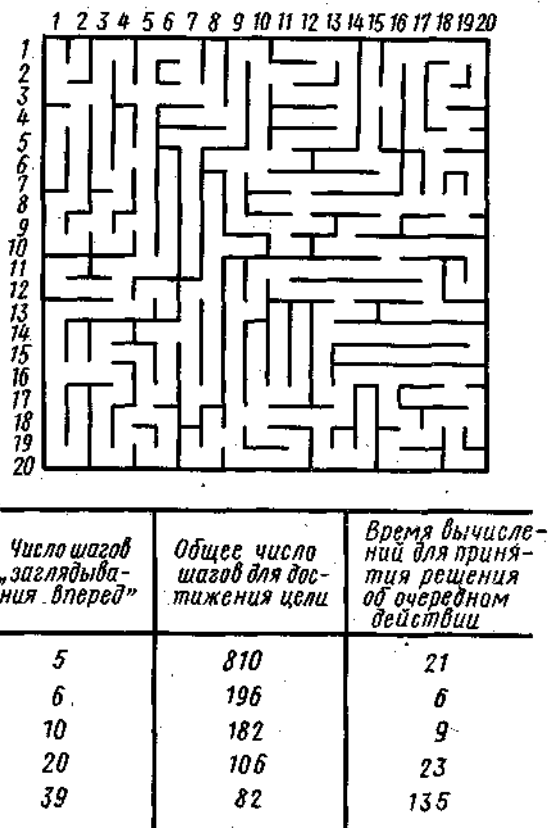


Рис. 118. Поиск пути в лабиринте с помощью стратегии «заглядывания вперед» (по Oesterreicher, 1973)

Признаком интеллекта может быть способность делать правильные предсказания (Н. П. Загоруйко, 1975).

По-видимому, необходимым условием «интеллектуального» поведения робота является его способность к созданию собственного представления об окружающем мире и сохранению этого представления в памяти как основы выработки оптимальной стратегии достижения цели. Для современных автономных роботов разрабатываются устройства, позволяющие путем «обхода» поля своей деятельности составлять своего рода «карту» обстановки и руководствоваться ее данными в поведении (Block, Ginsburg, 1970).

Полная система искусственного интеллекта еще не реализована в технических устройствах. Однако отдельные ее фрагменты уже существуют и ведутся интенсивные исследования в поисках наиболее эффективных подходов к этой сложнейшей проблеме. Среди таких подходов используется эвристическое программирование, рассмотренное выше. *Эвристическое программирование и другие программы поведения системы как целого в сложной среде позволяют строить феноменологические модели интеллекта, связанные более тесно с понятиями психологии.*

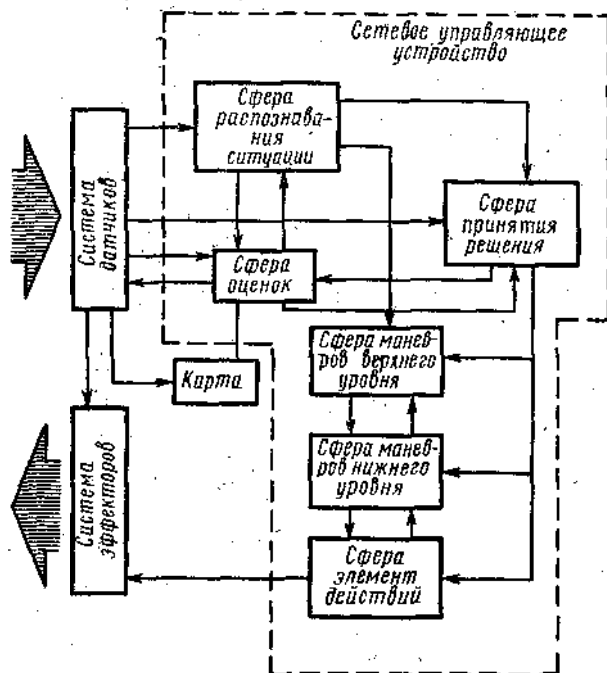
Другой подход состоит в том, что применяется *структурное моделирование, когда работа мозга описывается в терминах функционирования его рабочих механизмов, более связанных с понятиями нейрофизиологии.* К структурным моделям отдельных операций интеллектуальной деятельности относятся рассмотренные ранее модели логических нейронных сетей, систем особенно со свойствами адаптивной самоорганизации на основе динамических мозаик нейронных ансамблей (А. Б. Коган, А. И. Самарин, 1976).

За последнее время наметился третий подход к проблеме искусственного интеллекта, который независимо от феноменологического или структурного характера его модели ищет ключ к его свойствам, складывающимся в процессе эволюционного совершенствования (Л. Фогель и др., 1969). *Эволюционное моделирование, рассматривая интеллект как продукт исторического развития способности предсказывать ход событий в свете намеченной цели и менять эти предсказания при изменении ситуации, использует эффекты «мутаций» предсказывающих программ для изучения природы и самоорганизаций интеллекта.* Вместо моделирования сложившейся структуры мыслительной деятельности предлагается моделировать процесс эволюции этой деятельности и, таким образом, не только вскрыть ее основные свойства, но и увидеть перспективы дальнейшего совершенствования. Создание реальных систем, способных к подобному самосовершенствованию, могло бы дать возможность роботам будущего самим вырабатывать программы, воспроизводящие высшие формы мышления вплоть до творчества и самосознания.

Среди широкого круга «профессий» будущих «интеллектуальных» роботов особое значение приобретает их использование в космонавтике. Несмотря на оснащение лунохода сложной автоматикой, его поведением управлял оператор с Земли. Но если время прохождения сигнала Луна — Земля — Луна составляло всего 2,6 с, то для марсохода это время составит 188 с, в течение которых могут произойти события, лишаящие смысла запоздалые решения и команды с Земли.

Современная робототехника находится еще в зачаточном состоянии. Наиболее распространены в промышленности в настоящее время простые роботы — манипуляторы, которые представляют собой автоматы, работающие по жесткой программе, включаемой пусковым сигналом. Однако уже создаются локомоторные системы свободного передвижения роботов (Моог, 1969; Д. Е. Охочимский,

А. К. Платонов, 1973), используются разнообразные датчики, имитирующие деятельность наших органов чувств (В. С. Гурфинкель, А. Ю. Шнейдер и др., 1975), реализуются все более высокие уровни логической деятельности в поведении интегральных роботов (Л. Сутро, Л. Килмер, 1973; Н. М. Амосов и др., 1975), разрабатываются системы планирования их деятельности (Е. С. Кузин и др., 1975). Система управления одного из действующих образцов транспортного автономного интегрального робота, построенного в Институте кибернетики АН УССР, приводится на схеме. Роботы непрерывно усложняются и совершенствуются, образуя все новые «поколения» по аналогии с прогрессом ЭВМ.



Блок-схема управляющего устройства
транспортного автономного интегрального робота ТАИР
(по А. М. Амосову, Э. М. Куссуль, В. Д. Фоменко, 1975)

Принимая в качестве критерия уровень организации информационных процессов, можно представить себе последовательность следующих поколений существующих и будущих роботов:

1. Манипуляторы без информации от объекта и среды (например, погрузчик готовых деталей с транспортера в упаковочную тару).

2. «Очувствленные» манипуляторы с информацией от объекта (например, с тензодатчиком на захвате).

3. Робот с информацией от объекта и окружающей среды, имеющий контактные и дистантные датчики, выполняющий задания по относительно жесткой программе (например, исследовательское устройство типа лунохода).

4. Роботы с фрагментами искусственного интеллекта (например, устройства распознавания образов, принятия решений и их выполнения).

5. Роботы с полным искусственным интеллектом, способные к построению в своем «сознании» модели внешнего мира, своего «я», творческому определению целей своей деятельности и разработке оптимальных стратегий достижения этих целей.

На современном уровне развития робототехники еще неясны все проблемы, которые возникнут при создании робота с полным искусственным интеллектом, особенно в сфере его взаимоотношений с человеком. Однако все ускоряющийся научно-технический прогресс стремительно приближает время, когда эти проблемы встанут перед нами и потребуют своего решения.

Глава восьмая

Структура и саморегуляция биологических макросистем

Жизнь как планетарное явление может быть определена как специфическая форма организации и механизм регуляции потоков энергии и круговорота веществ, сложившиеся на определенном этапе развития Земли (В. И. Вернадский, 1926; А. И. Опариц, 1957).

Объединенное этим круговоротом все живое население Биосферы представляет собой единую биокibernетическую систему высшего ранга, в которой живой покров развивается по открытым Ч. Дарвином законам борьбы за существование и естественного отбора, а биосфера подчиняется и более общим законам развития ландшафтов. Ей присуща иерархическая организация, отражающая смены типов движения материи в пределах одной ее формы. Иерархия структур в то же время представляет сложную систему управления функциями, когда высший уровень обуславливает настройку систем нижележащего уровня.

Общая характеристика надорганизменных систем

Структура органического мира отличается сложной иерархией соподчиненных уровней, в которой, однако, отчетливо выделяются три основные ступени (табл. 14).

ТАБЛИЦА 14

Иерархия структуры органического мира
(по Н. П. Наумову, 1971)

Уровни	Ступени		
	молекулярно-клеточная <i>I</i>	организменная <i>II</i>	надорганизменная <i>III</i>
Низший	Молекулы одного класса	Ткани	Популяции, виды
Средний	Органойды	Органы, их системы	Биоэкологические комплексы
Высший	Клетки	Организмы	Биоценозы, биомы

Легко заметить известную симметрию в этой структуре. В основе каждой ступени находятся однотипные элементарные единицы. На следующем уровне они объединяются с единицами другого типа в функционально связанные комплексы (органониды клетки, органы и их системы в многоклеточном организме, части биоценоза), еще не обладающие способностью к независимому («индивидуальному») существованию. Последней наделены лишь системы высшего уровня — клетки, многоклеточные организмы, биоценозы, в которых высокая степень интеграции частей позволяет им существовать без непрерывного взаимодействия с соседними системами того же типа.

В предыдущих главах разобраны механизмы саморегуляции таких целостных или «завершающих» систем молекулярно-клеточной и организменной ступеней. В обоих случаях они обладают в высокой степени интегрированной структурой, наделенной способностью к самоорганизации, приспособлению к среде и самовоспроизведению, т. е. представляют полноценные биок cyberнетические системы, каждая из которых может существовать самостоятельно, как индивид. Промежуточные же уровни (низший и средний) заняты образованиями со многими свойствами кибернетических систем, но без способности к изолированному существованию и самостоятельному воспроизведению (размножению).

Надорганизменные системы обладают рядом специфических качеств, отражающих особенности движения материи на этой структурной ступени. Важнейшие из них — отсутствие четкой пространственной отграниченности (разобщенности) и «взаимпроникновение» систем в пограничных областях; надорганизменным системам свойственно потенциальное «бессмертие», что выражается в отсутствии четко программированного развития (онтогенеза).

Значение надорганизменных систем

Надорганизменные системы принадлежат к классу особо сложных вероятностных кибернетических систем. Их функции включают организацию размножения индивидов (особей), оптимизацию их распределения в Биосфере, а также пищевые и иные связи разных видов, лежащие в основе образования видовых сообществ (биоценозов).

Становление и развитие надорганизменных систем происходило одновременно с видообразованием (И. И. Шмальгаузен, 1968) и вело к формированию упорядоченного живого покрова Земли, части которого связаны между собой разнообразными отношениями пищи — потребителей (фитофагия, хищничество, паразитизм, нахлебничество, конкуренция и др.).

Такое синхронное образование биологических систем разных уровней (ступеней) обеспечивало непрерывный координированный биоэнергетический круговорот веществ, создавший Биосферу (В. И. Вернадский). Становление систем надорганизменной ступени означало появление новой, высшей системы координации функций ин-

дивидов, управляющей питанием и размножением видов (вход и выход системы). При этом важное значение приобретали как отрицательные, так и положительные обратные связи.

Расселение особей, объединение их в популяции и занятие популяциями каждого вида определенного положения в Биосфере расширяло видовые приспособления и стимулировало эволюцию видов, а вместе с ними — и биоценозов. В основе обоих этих процессов лежат положительные обратные связи. Надорганизменные системы, взаимодействуя друг с другом и тем самым завершая регуляцию потоков энергии и круговорота веществ в Биосфере, наравне с геологическими и геоморфологическими процессами ответственны за эволюцию органического мира как целого и преобразования ландшафтов поверхности Земли.

Особенности надорганизменных систем

Основной особенностью надорганизменных систем (биологических макросистем) служит их более слабая интеграция по сравнению с клетками или многоклеточными организмами (индивидами, особями). Несмотря на это, надорганизменным системам присущи основные атрибуты биокibernетических систем — самоорганизация, целесообразная саморегуляция и способность к самовоспроизведению. Надорганизменные системы отличаются качественными (специфическими) особенностями, свидетельствующими, что на этой ступени структурной организации движение материи отличается определенными чертами от молекулярно-клеточной и организменной ступеней. Эти особенности заключаются в следующем.

1. Изменяются отношения со средой. Неорганическая среда воспринимается клеткой опосредованно, через организм, а индивидом — через популяцию. Организм и популяция в этих случаях служат непосредственной средой клетки или особи. Для популяции средой является биогеоценоз, а для биоценоза — совокупность физико-химических факторов на месте его обитания (в биотопе).

Неорганическая среда, испытывая трансформирующее влияние организмов, становится ареной автономных биогенных процессов. Так, вода в водоемах и почва на суше служат своеобразными лабораториями, где самостоятельно (вне организмов) протекают реакции, связанные с находящимися там органическими кислотами, основаниями и другими веществами. В свободном состоянии там имеются витамины и ферменты.

Одновременно разносторонняя деятельность организмов изменяет исходное физико-химическое состояние среды, превращая ее в «среду жизни». Она служит местом хранения и каналами передачи биологической информации разной модальности, обслуживающей регуляцию процессов в Биосфере и управление надорганизменными системами. Иными словами — среда принимает на себя функции «биологического сигнального поля» — средства связи внутри и между надорганизменными системами разных рангов (Н. П. Наумов, 1973). Трансформация неорганической среды био-

Логическими макросистемами достигает такой степени, что разделить их становится невозможным. Это и подразумевают термины «экосистема» и «биогеоценоз», подчеркивающие *единство и неразрывность живого населения и неорганической среды на этой ступени структурной организации* (В. Н. Сукачев, 1947; Э. Макфедьен, 1965; Ю. Одум, 1975).

2. Управляющие системы надорганизменной ступени отличаются своим типом. Организмы обладают структурированной системой управления с определенными каналами связи между элементами, уменьшающими помехи при передаче информации. Высший ярус управляющей системы служит центром переработки, сопоставления и хранения информации, что обеспечивает ее быстроедействие. *Надорганизменные системы формируют иной, статистический, тип управляющей системы, характеризующейся тем, что объекты некоторого класса вступают между собой в случайные взаимоотношения путем обмена информацией или совместных действий.* Значение помех при этом возрастает, а быстроедействие такой системы определяется статистическими закономерностями и оказывается много ниже быстроедействия систем со структурированным управлением. Хранение информации при этом осуществляется средой (следовые реакции в виде своеобразных «биологических сигнальных полей»), принимающей на себя и роль каналов связи между элементами системы (см. выше).

При статистическом типе формирования высшего яруса систем заменяемость элементов систем низшего яруса получается сама собой, что сильно повышает надежность функционирования. При образовании структурных систем управления возникают проблемы повышения надежности системы в целом и обеспечения заменяемости ее частей.

«Чем сложнее и крупнее управляемый агрегат, тем более разнообразные функции должна выполнять управляющая система. Это ведет к тому, что на более высоких ярусах управления формирование структур новых ярусов предъявляет все новые требования к этой высшей управляющей системе. Поэтому на высоких ярусах легче могут возникать статистические связи, чем структурные. Этим объясняется то, что надорганизменные процессы управления имеют много ярусов (популяционный, биогеоценотический, наконец, биосферный), которые построены в основном на статистическом принципе» (А. А. Ляпунов, 1964).

3. Структурные особенности надорганизменных систем характеризуются меньшей жесткостью связей их элементов. Их части обладают высокими степенями свободы по отношению к целому, а *система отличается высокой подвижностью — изменчивостью соотношения частей.* Это качество в связи с положительными и отрицательными связями между элементами лежит в основе саморегуляции и особенно важно для систем, завершающей регуляции круговорота веществ, тем более что последний протекает в независимо меняющейся среде с ее собственными, ритмичными и аperiodическими колебаниями.

4. Особенности развития. Многоклеточные организмы проходят путь индивидуального развития (онтогенез) от зародыша до взрослого организма, определяемый кодированной в ДНК зародышевой

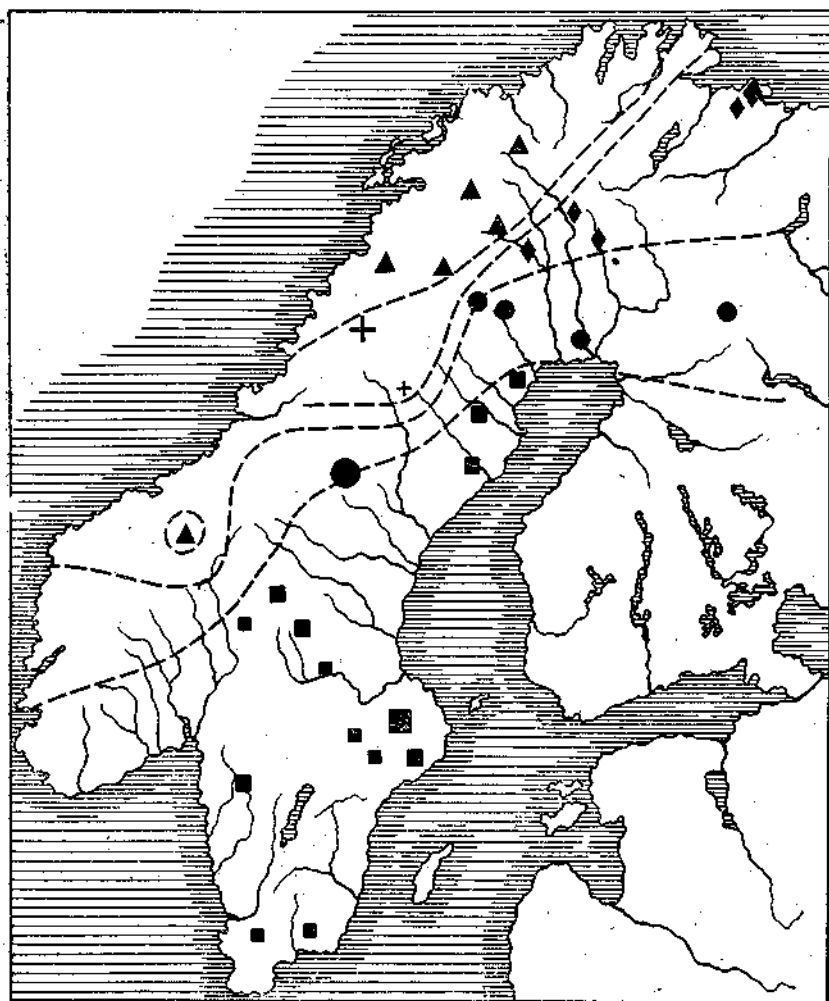


Рис. 119. Клиальная изменчивость. Градиент пигментации у самок бабочки-капустницы в Фенноскандии (по Peterson, 1947): самые темные особи обитают на северо-западе, самые светлые — на юго-востоке, размер значка указывает величину выборки

клетки наследственной информации. Во взаимодействии со средой она реализуется в фенотипе. Онтогенез, естественно, завершается старостью и смертью организма.

Системы надорганизменной ступени не имеют жестко запрограммированного развития; они потенциально «бессмертны». Периодически или непрерывно воспроизводясь, они могут существовать примерно в одном и том же состоянии (не считая периодических сезонных и иных колебаний) неопределенно длительное время. Это обеспечивается преобладанием отрицательных обратных связей в их регуляции. При доминировании так называемой стабилизирующей формы естественного отбора (И. И. Шмальгаузен, 1968) отдельные виды сохраняются в течение огромных промежутков времени. Так, некоторые виды простейших (Foraminifera) известны с кембрия (500 млн. лет), плеченогих моллюсков (Lingula) — с ордовика (450 млн. лет), мечехвост (Limulus) — с нижнего триаса (200 млн. лет). Образование нового вида обычно требует миллиона лет, хотя известно и более быстрое превращение изолированной популяции в новый вид — примерно в сотню тысяч лет (Э. Майр, 1968).

Так называемая сукцессия биоценозов, часто трактуемая как их онтогенез, в действительности представляет принципиально иной процесс закономерно последовательной смены конкурирующих друг с другом разных сообществ, каждое из которых при условии сохранения специфических для него условий может существовать неопределенно долго.

В отличие от организмов, как правило, отчетливо обособленных от среды, имеющих определенную, хотя иногда и изменчивую форму, надорганизменные системы не имеют определенной (специфичной) внешней формы и четких пространственных границ; у них отсутствует столь характерная для организмов разобщенность (пространственный хиатус). Популяции и биоценозы разделены переходными полосами, где элементы соседних систем перемешаны. Широкий обмен индивидами между популяциями во время пассивного или активного расселения организмов периодически или эпизодически «размывает», а иногда и стирает границы между популяциями, обуславливая явление пространственно непрерывной (клинальной) изменчивости (Нихлеу, 1939; Э. Майр, 1968) (рис. 119). Мелкие биогеоценозы объединяются в сообщества более крупных рангов существованием высоко подвижных видов птиц, зверей, рыб, насекомых и других животных, одновременно входящих в состав нескольких биоценозов.

Типы надорганизменных систем

Существует два основных типа биологических макросистем: 1) *виды*, состоящие из некоего числа относительно независимых популяций, каждая из которых занимает определенную часть видового ареала (области обитания вида) и 2) *биоценозы*, состоящие из популяций разных видов, связанных между собой метаболическими и пространственными отношениями; биоценоз занимает определенную территорию (биотоп).

Любой вид, как и каждая его часть (популяция), представляет кровно-родственное репродуктивное сообщество со специальными механизмами воспроизведения, ответственными за его репродуктивное обособление. Последнее является основным биологическим свойством вида. В сообществах он занимает ему присущее место — экологическую нишу. Гибридизация (скрещивание особей разных видов) представляет нарушение этого правила, нередко встречающееся в природе и служащее одним из второстепенных механизмов эволюционного процесса.

Одновременно вид — это экологическое единство как единое целое взаимодействующее с другими видами, обитающими в той же среде.

Вид представляет собой генетическое единство, обладающее обширным общим генофондом, тогда как каждая его особь (индивидум) — всего лишь временный сосуд, содержащий небольшую часть этого фонда в течение короткого времени (Э. Майр, 1968).

Вид — это система с определенной пространственной структурой, представляющей совокупность относительно независимых популяций, периодически или эпизодически связанных друг с другом обменом особями. Каждая популяция в свою очередь обладает внутривидовой структурой, выражающей ее организацию.

Наконец, вид — кибернетическая система, регуляция которой покоится на положительных и отрицательных обратных связях. Это открытая система, связанная со средой входными и выходными каналами связи, контролируемая самой системой.

Являясь основной единицей мира живых существ и носителем эволюционного процесса, вид «внутренне противоречив: как результат эволюции он выступает в относительно стабильном состоянии, качественно определен, целостен, приспособлен к данной среде, устойчив, обособлен от других групп (дискретен), а как узловой пункт и активный носитель эволюции — менее определен, имеет составной характер, неустойчив, лабилен, обладает расплывающимися границами» (К. М. Завадский, 1968).

В первом аспекте вида преобладает значение отрицательных, а во втором — положительных обратных связей.

Занимая соответствующее специфике метаболизма место в общем круговороте веществ в биосфере, вид может существовать только в сообществе с другими видами.

Эти сообщества (биоценозы) во всех точках земной поверхности состоят из четырех основных звеньев: 1) растений фото- и хемосинтетиков (продуцентов органического вещества); 2) растительоядных животных — первичных потребителей (консументов) органического вещества; 3) плотоядных животных (вторичных консументов) и 4) сапробитов — бактерий и грибов, живущих за счет энергии разрушаемого (минерализуемого) ими мертвого органического вещества, — редуцентов.

При огромном разнообразии занимающих эти звенья видов, от вирусов, бактерий, одноклеточных растений и животных до высших животных и цветковых растений, эта схема организации биоценоза

сохраняется в высоких и низких широтах, на суше и в водной среде. Она одинакова в бедных видами арктических биоценозах, где каждое звено занято одним или немногими видами, и в тропическом лесу, биоценоз которого насчитывает многие сотни и тысячи видов.

Деятельность совместно обитающих организмов трансформирует химические и физические свойства мест обитания, образуя еще более сложную систему — биогеоценоз, состоящий из трансформированной неорганической природы или биотопа (атмосферы, гидросферы и литосферы) и живого населения (биоценоза). *Биогеоценоз — саморегулирующаяся замкнутая система, способная к существованию без обязательного привнесения извне неорганической и органической материи, зачатков растений или животных* (К. В. Арнольди, Л. В. Арнольди, 1963). В то же время органическая и неорганическая части биогеоценоза обладают значительной самостоятельностью. В их взаимодействии и развитии играют роль не только свойства целостной (кибернетической) системы, но и более общие закономерности, управляющие превращениями веществ в атмосфере, гидросфере и земной коре.

По И. И. Шмальгаузену (1968), биогеоценоз является ареной первичных эволюционных преобразований популяций животных, растений и микроорганизмов. Одновременно эволюция видов служит важнейшей причиной изменений биогеоценозов. Такие *положительные обратные связи демонстрируют единство живого и неживого, лежащее в основе существования и развития биосферы*.

Виды (популяции) и биогеоценозы представляют собой системы разных уровней, к тому же принципиально отличающиеся друг от друга. Первые развиваются по законам естественного отбора, вторые — по более общим закономерностям превращений ландшафтов. Все же преобладающее значение и на этом уровне имеют биологические закономерности. В истории развития верхних оболочек Земли ведущим было последовательное, но неравномерное эволюционное развитие органического мира, происходившее в тесном взаимодействии с климатическими и геологическими факторами (К. К. Марков, 1960, 1968).

Динамика и саморегуляция популяций (видовой уровень)

Любой вид животных, растений или микроорганизмов независимо от величины и однородности занятой им территории представляет динамическую, структурно-многоплановую саморегулирующую систему, состоящую из качественно неоднородных морфофизиологически особей (индивидов), образующих разного рода и ранга группировки.

Популяционная структура (организация) вида

1. Вид обладает пространственной организацией; он представляет совокупность популяций, являющихся формами существова-

ния вида, приспособленными к конкретным местным условиям. Занимая разные части ареала, популяции образуют иерархически соподчиненную систему взаимодействующих группировок. Взаимодействие («соревнование») популяций базируется на положительных обратных связях и представляет важный элемент механизма эволюции (И. И. Шмальгаузен, 1968).

2. Приспособление к разнообразию местных (локальных) условий существования достигается образованием экотипов и биологических рас, фазовых состояний и цикломорфоза. Основную роль при этом играют положительные обратные связи между популяциями и средой. Экотипы могут отличаться составом пищи (пищевые расы у насекомых, «расы по хозяину» у паразитов), ритмикой размножения, морфофизиологическими особенностями (отношением к температуре, влажности и другим факторам среды). Группы совместно обитающих, но размножающихся в разные сроки растений и животных могут положить начало расчленению популяции на репродуктивно изолированные части (яровые и озимые расы проходных рыб, живущие на участках с разными сроками вегетации растения, мелкие животные и т. п.). Фенотипический полиморфизм известен у животных в виде цикломорфоза — устойчивых отличий генераций, появляющихся в разные сезоны (широко распространен среди бабочек, мелких ракообразных и других некоторых групп). К нему близки по природе так называемые фазовые состояния стадных саранчовых, переходящих от одиночного к групповому образу жизни при росте их численности и массовом размножении. Мельчание размеров индивидов и изменения их поведения при возрастании плотности популяции (перенаселении), известное как у животных, так и у растений, имеет приспособительное значение, позволяя удержать высокую численность популяции при ограниченных ресурсах и пространстве. *Стабилизируя численность популяции, эти приспособления представляют хорошие примеры отрицательных обратных связей.* Но их относительность выражается в том, что равновесного состояния между средой и популяцией никогда не наступает и естественный отбор ведет к выработке новых наследственных адаптаций. При этом отрицательные обратные связи сменяются положительными.

3. Воспроизводство популяций (и вида в целом) обеспечивается поведением особей одного, а иногда и разных видов (участие животных в опылении цветковых растений, а переносе спор и семян). Формы и темпы размножения зависят от половой и возрастной структуры популяций, обуславливающих скорость воспроизводства и характер динамики численности. *Изменения возрастной и половой структуры популяции и темпов ее размножения имеют адаптивный характер. По способу действия — это отрицательные обратные связи, стабилизирующие популяцию.* Но из-за постоянно возникающего неравновесия между популяцией и средой, прежде всего из-за инерции биологических систем, выражающейся в виде реакции задержки на внешние влияния (так называемый lag-эффект), естественный отбор постоянно корректирует плодовитость.

Естественный отбор поддерживает максимальную выживаемость потомства, так как она служит важнейшим средством борьбы вида с конкурентами и приспособления к новым, еще не освоенным условиям. При этом ведущую роль приобретают положительные обратные связи.

Математическому описанию таких систем и анализу их динамики, открывающим возможность моделирования и прогнозирования поведения популяционных систем, посвящена обширная литература (Д. Лэк, 1957; К. Уатт, 1971; Н. В. Тимофеев-Ресовский и др., 1973; П. Моран, 1973; А. Гиммельфарб и др., 1974; А. М. Мауринь, Б. Н. Тардов, 1975; М. Уильямсон, 1975).

4. Этологическая («социальная») организация популяции выражается в образовании группировок, обуславливающих образ жизни вида, главным образом форму размножения и способ использования территории с ее жизненными ресурсами.

Образ жизни может быть одиночным, когда каждая особь занимает свой индивидуальный участок, либо групповым, когда особи объединяются в стаи (стада), живут семьями, образуя колонии, дерновины, заросли, синузиды или иные типы сожительства. Во всех случаях возникает в известной мере упорядоченное использование территории, регулируемое нецентрализованной системой управления. Последняя базируется на средствах внутривидовых и межвидовых связей (сигнализации).

В ходе общения индивидов возникает «этологическая структура» популяции, выражающаяся в приобретении ими разных «рангов» — доминантов, субдоминантов и подчиняющихся. Регулируя отношения, такая иерархия уменьшает антагонизм и способствует согласованию поведения индивидов в группе. Это ведет к упрочению групп и к общему упорядочению межиндивидуальных и межгрупповых связей в популяции, чем укрепляется целостность последней. В стадах млекопитающих и стаях птиц возникает даже некоторое подобие централизованного управления в виде «вожака» (Р. Шовен, 1965; Н. С. Тинберген, 1969; Wуппе-Edwards, 1967, Davis 1966). Подобная «социальная организация» популяций поκειται на отрицательных обратных связях и служит механизмом ее стабилизации.

Иерархическая структура вида

Вид представляет собой популяцию высшего ранга, состоящую из популяций низших рангов. Популяцией разные авторы называют различные по размерам и строению группировки особей одного вида. Обычно популяцию определяют как совокупность индивидов, населяющих территорию со сходным ландшафтом (биотоп), обладающих в силу этого общими морфофизиологическими и генотипическими особенностями, ритмами жизненных явлений, и входящих в состав одного биогеоценоза. Эти обстоятельства и позволили И. И. Шмальгаузену (1968) назвать популяцию «элементарной единицей эволюционного процесса».

Практическое приложение этого, казалось бы, ясного определения затруднительно. С одной стороны, любой ландшафт мозаичен и состоит из более или менее отличающихся участков и сам, как правило, входит в состав более крупной ландшафтной единицы. При этом на стыке ландшафтов (природных зон, поясов, геоморфологических районов и более мелких единиц) имеет место взаимопроникновение ландшафтных элементов.

С другой стороны, подвижность индивидов, всегда существующая на той или иной стадии их развития, как бы размывает, но не стирает границы между населением разных ландшафтных участков.

Так возникает сложная иерархическая структура видového населения, распадающегося на ряд соподчиненных популяций. Их называли по-разному. Н. П. Наумов (1963) предложил различать географические, экологические и элементарные популяции; В. Н. Беклемишев (1960) различал независимые, зависимые и временные популяции (субпопуляции); С. С. Шварц (1969) различает только популяции, распадающиеся на микропопуляции; Ю. А. Исачков (1949) различал независимые, местные, локальные и элементарные популяции. У животных с моноциклическим размножением (насекомых, некоторых рыб) за популяцию принимают генерацию; у рыб различают территориальные объединения — «промысловые стада», а в их пределах выделяют мелкие группы — стаи или элементарные популяции.

Неупорядоченная и во многом спорная терминология отражает действительно существующую сложную и динамическую структуру видовой населения. *Основной особенностью этой структуры является ее иерархичность.* Многие виды (называемые политипическими) распадаются на подвиды — группы локальных популяций, отличающихся друг от друга более или менее отчетливыми и стойкими морфофизиологическими (таксономическими) отличиями (Э. Майр, 1968). В большинстве случаев подвид состоит из нескольких локальных популяций разного ранга. Крупные, обычно занимающие значительные географические регионы, называются географическими или независимыми; они в свою очередь распадаются на местные или экологические популяции; занимающие разные типы ландшафтов, а в них иногда можно различить и еще более мелкие пространственные группировки — элементарные популяции (группировки животных, занимающие сезонные места обитания) (В. Н. Беклемишев, 1960; Н. П. Наумов, 1963).

В цепи иерархически соподчиненных пространственных группировок низшим звеном является тесное объединение особей или семей, живущих рядом и постоянно контактирующих друг с другом, где сочлены связаны аудиовизуально, химическими или иными средствами общения. Такие тесные объединения или «общества» описаны у мелких грызунов под именем «больших семей» (Eibl-Eibesfeldt, 1966), «кланов» (Curry-Lindahl, 1959), «парцеллярных группировок» (Н. П. Наумов, 1967). Они существуют не только у животных, но и у растений; могут быть достаточно замкнутыми и отличаться устойчивыми генотипическими особенностями

(Anderson, 1964; Э. Майр, 1968; Н. В. Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

Иерархически построенная пространственная структура вида обеспечивает его целостность с помощью межпопуляционных связей периодического или эпизодического обмена особями между популяциями одного ранга. Такой обмен представляет собой механизм стабилизации вида; он осуществляется ежегодно и имеет решающее значение для существования элементарных популяций, но лишь периодически охватывает территорию экологических популяций и затрагивает лишь периферические зоны географических популяций, к тому же не ежегодно.

Межпопуляционное взаимодействие представляет собой механизм «соревнования популяций», позволяющий сопоставить их генотипические особенности и оценить экологическое значение последних в разных ландшафтных условиях. Генотипическая структура популяций и общий генофонд вида меняются как во времени, так и в пространстве, служа средством приспособления к общим и локальным условиям существования вида и одновременно механизмами контроля и регуляции эволюционного процесса (Н. П. Дубинин, 1966; Э. Майр, 1968; И. И. Шмальгаузен, 1968; Haldane, 1929; Huxley, 1942).

Рассмотрим подробнее описанные выше основные механизмы саморегуляции популяций (видов), лежащие в их основе приспособления к среде.

Внутрипопуляционная пространственная структура

Внутрипопуляционная пространственная структура присуща каждой популяции и соответствует образу жизни вида и способу использования территории (ее ресурсов); внешне выражается в особенностях размещения особей в пространстве и образовании группировок. Известная упорядоченность их распределения обусловливается внутривидовыми механизмами и отношением его средой. Прежде всего пространственное распределение особей отражает неравномерное размещение жизненных ресурсов — солнечной радиации, кислорода, запасов пищи, температуры и влаги.

Ведущее значение имеет обилие и доступность пищи, хотя и другие факторы могут приобретать решающую роль, ограничивая возможность обитания. О преимущественном значении пищи свидетельствует практический опыт земледельца, охотника, рыболова и широкие обследования распределения пищи и ее потребителей.

Так, обилие пелагических птиц в Северной Атлантике в общем соответствует размещению запасов планктонных животных, которыми эти птицы питаются (Jespersen, 1930). Однако при рассмотрении данных, приведенных на рис. 120, видно, что эта зависимость не строго пропорциональная, так как при общем коэффициенте корреляции $+0,85$ отношения массы планктона к числу птиц широко колеблется (от 290 до 40). Это объясняется влиянием на размещение климатических особенностей, наличием конкурентов, защит-

ностью мест обитания и многими другими факторами. Более четкое соответствие плотности населения потребителя и его пищи наблюдается при простых пищевых зависимостях, особенно при специализированном питании. Такова, например, связь распределения усатых китов близ Южной Джорджии и основной их пищи — рачка *Euphasia superba* (Hardy, Gunter, 1935).

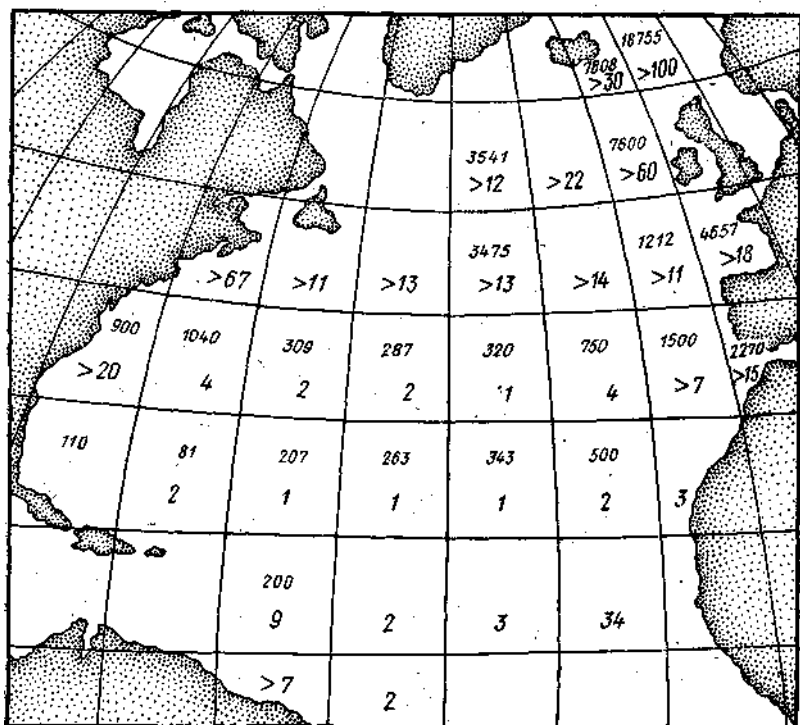


Рис. 120. Корреляция между количеством пелагических птиц и обилием планктона в Северной Атлантике (по Wynne — Edwards, 1967):

в каждом секторе верхняя цифра — объем макропланктона (см³) в одном стандартном улове, нижняя цифра — среднее число птиц, встреченных за день

В зависимости от образа жизни видам свойственны разные типы распределения особей в пространстве (Н. В. Тимофеев-Ресовский и др., 1973). В нем можно различить черты специфичности, упорядоченности и признаки дисгармонии, хаотичности и неустойчивости. Первыми особенностями чаще обладает распределение взрослой, размножающейся части популяции, тогда как размещение молодых или по разным причинам неразмножающихся взрослых особей обычно отличается беспорядочностью и неустойчивостью.

Примерами неупорядоченного распределения могут быть, с одной стороны, случайные скопления личинок, опавший урожай спор, семян или плодов растений, а с другой — скопления мигрирующих

или расселяющихся животных. Такие агрегации могут достигать огромных размеров (стаи мигрирующей саранчи, скопления перелетных птиц на местах остановок или кочующих млекопитающих, например леммингов, и т. п.), но, как правило, они недолговечны и не обладают устойчивой, внутренней организацией.

Упорядоченное размещение отличается сравнительной устойчивостью и поκειται на определенных отношениях между индивиду-

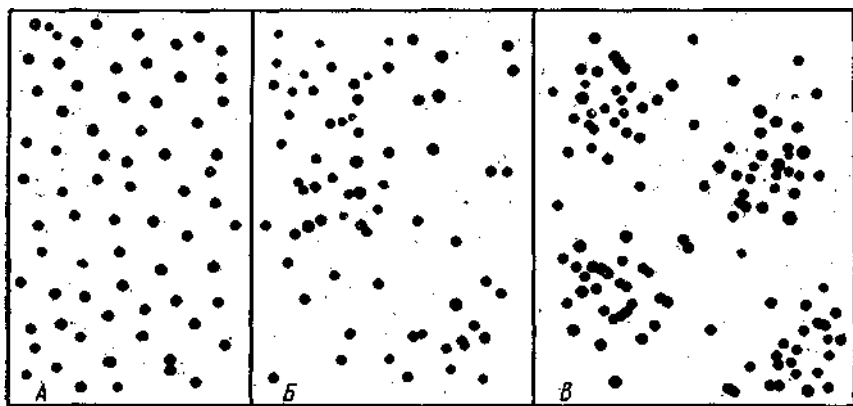


Рис. 121. Различные типы распределения популяции (по Э. Макфедену, 1965):
 А — равномерное распределение, Б — случайное, В — пятнистое

ми. Эти взаимоотношения являются регуляторами, обеспечивающими оптимизацию использования территории с ее жизненными ресурсами. Поэтому у одного и того же вида пространственное размещение индивидов может быть различными в отдельные сезоны и быть несходным в разных биотопах.

Существует две основные формы использования животными пространства: одиночно-семейная и групповая. При первой индивиды, парные семьи или самки с выводком занимают отдельные участки, на которых и живут постоянно (у оседлых видов) или периодически возвращаются на них после сезонных миграций. Такой образ жизни характерен для многих птиц в сезон размножения, мелких грызунов и некоторых других животных (рис. 121, 122). У них существует не только разграничение, но иногда и активная охрана участков (Howard, 1920, Д. Лэк, 1957). В одних случаях участки изолированы, в других они могут быть свободны для посещения, и тогда соседние участки налегают друг на друга (рис. 123). Площадь домовых участков обычно минимальна в богатых кормах местах с хорошей защитой. Наоборот, в малоблагоприятных биотопах они достигают максимальных размеров. Их величина, наконец, уменьшается при возрастании плотности популяции и увеличивается при ее падении.

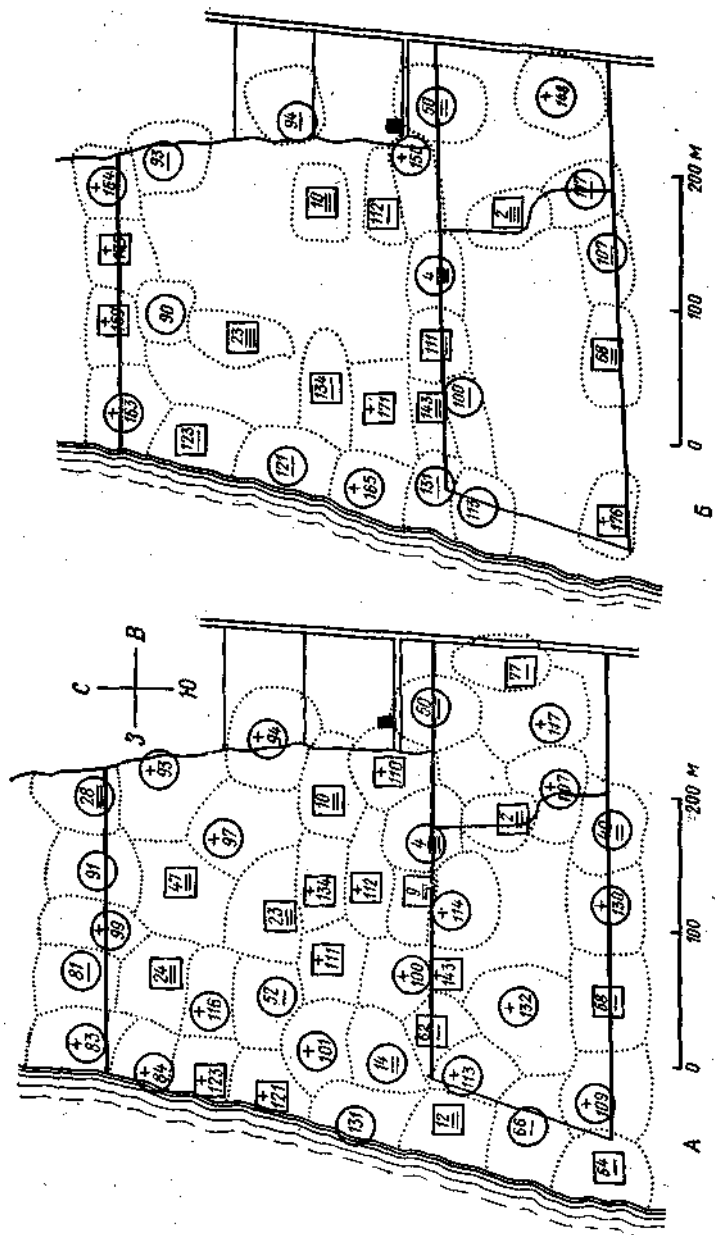


Рис. 122. Гнездовые участки певчих воробьев (по Нісе, 1964):

А — участки самцов в 1932 г., Б — то же в 1933 г., кружки — оседлые птицы, квадраты — мигрирующие; число черточек под цифрами (померами особей) — число лет, когда птицы наблюдались в том же участке

Индивидуальный или одиночно-семейный образ жизни широко распространен среди животных. Он характерен для многих роющих форм: червей полихет и олигохет, некоторых моллюсков, ракообразных — амфипод *Jassa*, *Ampelisca* ряда декапод, в том числе крабов *Ocipode*, *Uca* и др. У двух последних территориальность подкрепляется звуковыми сигналами или демонстрацией крупных, ярко окрашенных клешней. Участки обитания известны для многих насекомых не только во взрослой фазе (одиночные перепончатокрылые, одиночные прямокрылые и др.), но и в личиночной (личин-

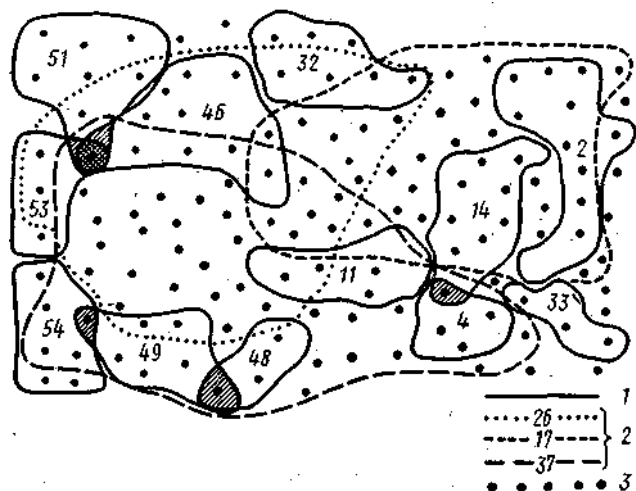


Рис. 123. Размещение рыжих полевок в парковом лесу (Михнево) (по Н. П. Наумову, 1951):

1 — участки размножающихся самок (заштрихованы налегающие друг на друга части участков разных зверьков), 2 — участки трех (не всех) взрослых самцов, 3 — места, где стояли ловушки; цифры — номера зверьков

ки муравьиного льва и ручейников из рода *Hydropsyche*). Территориальность описана также у пауков и многих других животных.

Участки обитания характерны для позвоночных. Они имеются на нерестилищах у проходных лососевых рыб, у донных рыб *Opsanus tau*, калифорнийских *Porichthys notatus*, электрических угрей. Колюшки (*Gasterosteus*) владеют ими в сезон размножения. Наконец, среди карповых рыб территориальность проявляется в сезон размножения у *Margariscus*, *Notropis*, *Rhiniscus* и других видов, икра которых закапывается в грунт, приклеивается к погруженным предметам или выметывается на дно. Упорядоченное использование территории существует у амфибий, рептилий и особенно высоко организовано у птиц и млекопитающих.

В основе разграничения территории и рассредоточивания обитателей лежат разные причины: разделение кормовых участков в сезон размножения гарантирует необходимые для выращивания молодняка запасы пищи в непосредственном соседстве с убежищем