

Дальневосточный государственный университет

**В.В. Исаева**

**СИНЕРГЕТИКА  
ДЛЯ БИОЛОГОВ  
Вводный курс**

**Учебное пособие**

**Владивосток**

**2003**

Учебное пособие составлено на основе курса лекций для студентов кафедры клеточной биологии Дальневосточного государственного университета, читаемого автором в течение нескольких лет, и представляет собой адаптированное для биологов, упрощенное и иллюстрированное изложение основных идей нелинейной науки (нередко называемой синергетикой), включающее теории бифуркаций и катастроф, детерминированного (динамического) хаоса, фрактальную геометрию и теорию самоорганизации. Предназначено для биологов – как студентов, так и всех интересующихся общими закономерностями процессов самоорганизации в неживых и живых системах и применением подходов междисциплинарной нелинейной науки в биологии.

## Введение

К концу XX века и II тысячелетия сменилась научная парадигма и изменилось научное мировоззрение: мир предстал хаотическим, катастрофическим, непредсказуемым. Классические представления Лапласа об однозначно детерминированном и предсказуемом мире, – где «тихо плавают в тумане хоры стройные светил» (М. Лермонтов) и «Бог не играет в кости», как полагал А. Эйнштейн; мире, подобном, по словам О. Тоффлера, гигантской заводной игрушке или идеальному вечному двигателю (Пригожин, Стенгерс, 1986, с.15, 167) – разрушены. В изменившейся картине мира однозначная детерминированность оказалась частным случаем, а предсказуемость – принципиально ограниченной. В прежние времена механических машин наука рассматривала главным образом устойчивость, равновесие, порядок, замкнутые системы и линейные зависимости, переход же к информационным технологиям привел к появлению новых подходов.

Новая обширная область междисциплинарных исследований, которую принято именовать нелинейной наукой, включает нелинейную термодинамику, теорию катастроф, теорию динамического хаоса и фрактальную математику; здесь появились новые великие имена, тексты «грандиозней святого писанья» (говоря словами Б. Пастернака), множество книг и необозримое число статей. На рубеже веков возникли новые специализированные журналы (Nonlinear World; Nonlinearity; Journal of Nonlinear Science; Physica D. Nonlinear Phenomena; Chaos; Chaos, Solitons and Fractals; Fractals; International Journal of Bifurcation and Chaos и др.) и множество сайтов в Интернете. Издано немало популярных книг по теории катастроф, о хаосе и фракталах, некоторые из которых переведены на

русский язык; эти предметы уже начинают преподавать в школе: книга “Fractals for classroom” (Peitgen et al., 1992) предназначена для учителей математики.

Это междисциплинарное направление исследований нередко именуется синергетикой (от греч. – «согласованное действие») – такое краткое и удачное название дано в конце 60-х годов прошлого века немецким физиком Германом Хакеном; синергетику определяют также как науку о самоорганизации, т.е. самопроизвольном возникновении пространственной и временной упорядоченности в открытых нелинейных системах (открытыми называются системы, обменивающиеся энергией и веществом с окружающей средой, т.е. существующие и развивающиеся в потоке энергии; нелинейное поведение системы математически описывается нелинейными уравнениями). Одновременно появление упорядоченных в пространстве и времени структур в открытых нелинейных системах - спонтанное возникновение порядка из хаоса - изучалось в Бельгии физиком и философом русского происхождения Ильей Пригожиным; его работы по исследованию упорядоченных, «диссипативных» структур, возникающих в неравновесных системах в результате нелинейных процессов, были удостоены в 1977 г. Нобелевской премии по физике. Менее известными широкой публике, но не менее важными в формировании нового научного мировоззрения были работы великих математиков XX века: А. Пуанкаре, А.А. Андропова, А.Н. Колмогорова и др.

Системы, исследуемые нелинейной наукой, обычно называют сложными; их свойства не сводимы к свойствам компонентов и проявляют вновь возникающие, или «эмерджентные» (от англ. emerge - возникать) черты. Биологические системы – сложные системы, понимание которых не редуцируемо к основным законам физики и химии, тем не менее эти законы

выполняют роль ограничителей разнообразия и сложности биологического мира.

В наше время, когда описаны и исследованы сложные явления самоорганизации, перехода от хаоса к пространственно-временной упорядоченности, для биологов было бы неразумным игнорировать данные современной нелинейной науки, ограничиваясь узкопрофессиональным подходом к исследованию своего материала. Выход за эти пределы или хотя бы взгляд в нелинейный мир, широкую область междисциплинарных исследований неизбежно дает лучшее понимание собственных результатов. В России преподавание курсов нелинейной динамики, синергетики, динамического хаоса, фрактальной геометрии проводятся в Московском Физтехе, Московском, Санкт-Петербургском, Саратовском, Нижегородском государственных университетах; выпущены и соответствующие учебные пособия. Однако специальные учебные курсы и пособия для биологов отсутствуют (или неизвестны нам).

Данное пособие состоит из двух основных частей; первая из них компилятивна и содержит упрощенное, адаптированное для студентов-биологов (и всех ботаников в прямом и переносном смысле) изложение основных идей нелинейной динамики, ее истоков и перехода от классической к нелинейной термодинамике, от топологической теории особенностей к теории катастроф, от детерминизма к теории динамического хаоса, от геометрии Эвклида к фрактальной геометрии Мандельброта. Вторая часть - сжатый обзор применения рассмотренных идей к биологическим системам и моделирования биологических структур и процессов, включая некоторые собственные данные. Пособие учитывает психологию большинства биологов (в том числе и автора), обычно плохо воспринимающих математические формулы, но все же более продвинутых по сравнению с Белой Королевой из «Алисы в Зазеркалье» Льюиса

Кэрролла («Я немного умею складывать, - сказала она, - конечно, если это нужно не срочно. Но от вычитания у меня всегда кружится голова»). Формул в пособии почти нет, картинок довольно много – материал достаточно нагляден.

# Часть I

## Основные идеи нелинейной динамики

### Теория бифуркаций и катастроф

Катастрофой называется скачкообразное изменение, возникающее в виде внезапного ответа системы на плавное изменение внешних условий. Математическое описание явлений, связанных с резкими скачками и качественными изменениями картины процесса, дается теориями особенностей и бифуркаций; бифуркации (катастрофы) представляют собой разрывы в системах, описываемых гладкими (непрерывными) функциями. Теория катастроф французского математика Р. Тома (R.Thom) - топологическая формализация, математический язык которой сложен даже для математиков. Теории особенностей, бифуркаций и катастроф наилучшим образом изложены в доступной для понимания биолога и небольшой по числу страниц книге «Теория катастроф» нашего соотечественника В.И. Арнольда, одного из лучших математиков мира. Эти теории описывают возникновение дискретных структур из непрерывных, называемых математиками гладкими.

Итак, источники теории катастроф – теория бифуркаций динамических систем великих математиков А. Пуанкаре (H. Poincare) и А.А. Андронова и топологическая теория особенностей гладких отображений Х. Уитни (H. Whitney). Некоторое представление об топологических особенностях может дать изображение так называемой каустики (от греч. «жгущий»), возникающей при отражении от окружности пучка параллельных лучей (рис. 1) – к примеру, в чашке с жидкостью.

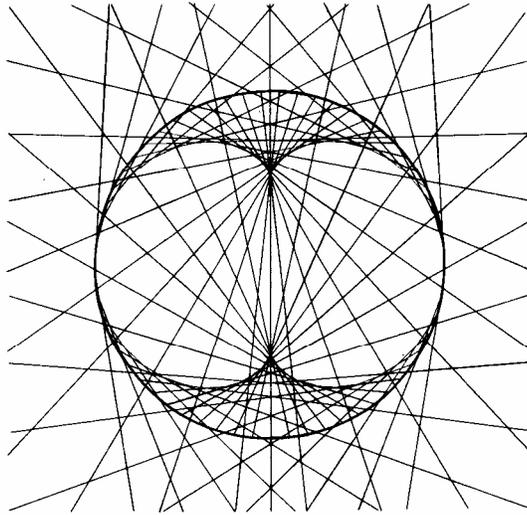


Рис. 1. Каустика при отражении от окружности пучка лучей  
(Брус, Джиблин, 1988)

Топологическая особенность, называемая сборкой, она же бифуркация, элементарная катастрофа, схематически показана на рис. 2.

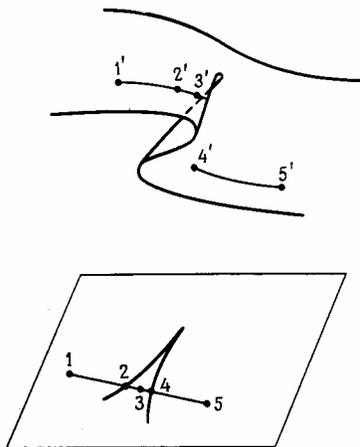


Рис. 2. Топологическая особенность (сборка) и ее проекция на плоскость  
(Брус, Джиблин, 1988)

Термин «бифуркация» (раздвоение, образование вилки) употребляется, как и «катастрофа», для обозначения качественных перестроек различных систем

при изменении параметров. Обычный пример катастрофы, бифуркации представляет собой поведение какой-либо упругой конструкции, под воздействием увеличивающейся нагрузки внезапно, скачкообразно переходящей в другое положение (рис. 3), причем направление выгиба конструкции предсказать невозможно.

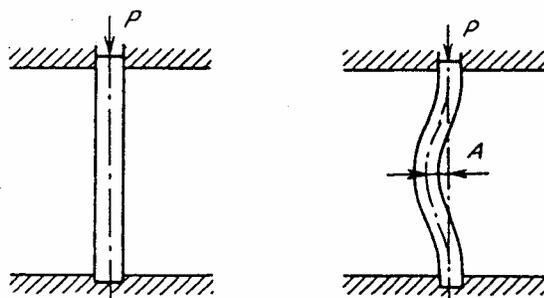


Рис. 3. Прогиб колонны при превышении критической нагрузки (Малинецкий, 1997)

Графически бифуркация изображена на рис. 4: система имеет одно решение, одно значение в каждой точке - до точки бифуркации, после чего появляется выбор между двумя возможными решениями.

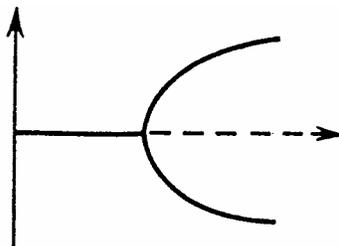


Рис. 4. Графическое представление бифуркации (катастрофы)

В самых разнообразных системах при изменении значения «управляющей» переменной система уходит от равновесия, достигая порога устойчивости. Это критическое значение называется точкой бифуркации; в точке бифуркации у системы появляется «выбор», в котором неизбежно присутствует элемент случайности с невозможностью предсказать выбор траектории эволюции системы. Последовательность бифуркаций во времени описывает морфологию поведения системы (рис. 5).

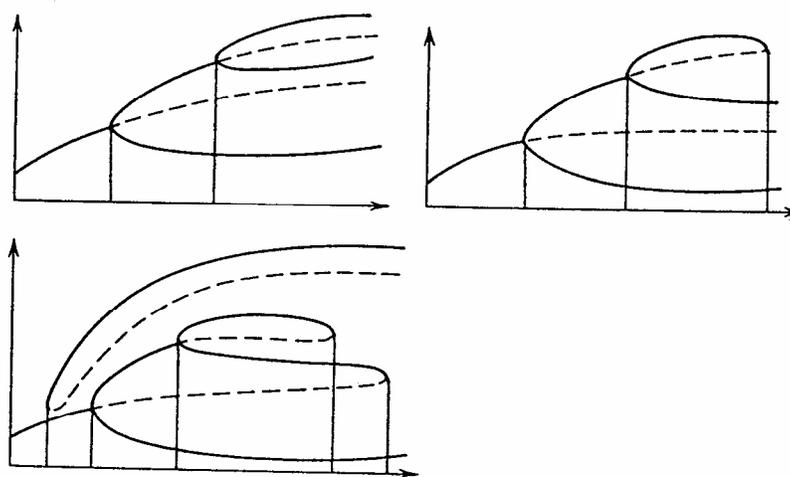


Рис. 5. Примеры последовательностей бифуркаций (Малинецкий, 1997)

Теория катастроф указывает некоторые общие черты явлений скачкообразного изменения режима разнообразных систем в ответ на плавное изменение внешних условий: сочетание случайности и необходимости, детерминизма и непредсказуемости, возможность выбора из нескольких решений вблизи точки бифуркации, неожиданно сильного отклика на слабое воздействие (и наоборот).

В 70-х годах теорию катастроф стали применять к широкому спектру явлений с дискретным, скачкообразным поведением, когда кажущаяся

предсказуемой и упорядоченной система может подвергаться резким переходам из одного состояния в другое. Примеры бесконечны: природные и техногенные катастрофы и катаклизмы, социальные и, разумеется, биологические явления (метаморфоз и другие критические периоды развития, из которых гастрюляция - разделение двух зародышевых листков – приведена как пример катастрофы самим Томом). В те годы вокруг теории катастроф поднялся шум, работы Р. Тома были изданы «массовым тиражом в карманной серии – событие, которого не было в математическом мире со времени возникновения кибернетики, у которой теория катастроф заимствовала многие приемы саморекламы» (Арнольд, 1990. с. 7-8). На русский язык переведена популярная книга с картинками в стиле комиксов для детей И. Стюарта (I. Stewart) «Тайны катастрофы» (1987). Появилось множество публикаций в области естественных, технических и гуманитарных наук: биологии, физике, геологии, гидродинамике, экономике, психологии, лингвистике, с применением теории катастроф к самым разнообразным и неожиданным объектам исследования.

«Математическая теория катастроф сама по себе не предотвращает катастрофы, подобно тому как таблица умножения, при всей ее полезности для бухгалтерского учета, не спасает ни от хищений отдельных лиц, ни от неразумной организации экономики в целом... Не требуется, однако, специальной математической теории, чтобы понять, что пренебрежение законами природы и общества (будь то закон тяготения, закон стоимости или необходимость обратной связи), падение компетентности специалистов и отсутствие личной ответственности за принимаемые решения приводит рано или поздно к катастрофе» (Арнольд, 1990, с. 98, 102). Без математической теории бифуркаций и катастроф понимание динамики поведения сложных нелинейных систем и управление ими практически невозможно.

Сложные динамические системы включают флуктуирующие, случайным образом изменяющиеся компоненты. Отдельные флуктуации или их сочетания в системе с обратной связью, усиливаясь, вызывают разрушение прежнего состояния системы. Случайные воздействия в момент перелома (в точке бифуркации) могут подтолкнуть систему на новый путь развития; после же выбора одного из возможных путей, траектории развития, действует однозначный детерминизм - развитие системы предсказуемо до следующей точки бифуркации. Так случайность и необходимость дополняют друг друга.

В неравновесных условиях вблизи точки бифуркации система очень чувствительна к внешним воздействиям, и малое по силе внешнее воздействие, слабый сигнал может вызвать значительный отклик, неожиданный эффект. Внешние физические поля могут восприниматься системой, влияя на ее морфогенез. Так, при образовании ячеек Бенара (см. ниже) существенную роль начинает играть гравитация. Есть и биологические аналогии: роль гравитации в становлении дорсо-вентральной полярности при оплодотворении яйцеклетки амфибий, поляризация зиготы фукоидных водорослей под воздействием градиента освещенности.

Итак, в далеком от равновесия состоянии системы на первый план выступают нелинейные соотношения, слабое внешнее воздействие может порождать неожиданное, непредсказуемое поведение системы в целом. Иногда в состояниях, далеких от равновесия, очень слабые флуктуации или внешние возмущения могут усиливаться до огромных, скачкообразным образом разрушающих всю прежнюю структуру системы и переводящих ее в иное состояние.

К теории катастроф по сути близка идея самоорганизованной критичности (П. Бак и К. Чен, 1991), согласно которой системы с большим числом

взаимодействующих элементов спонтанно эволюционируют к критическому состоянию, когда малое воздействие может привести к катастрофе. Сложные системы могут разрушиться не только от мощного удара, но и от малого события, запускающего цепную реакцию, каскад бифуркаций, разрушительный турбулентный режим. К сложным системам относятся многие природные (земная кора, экосистемы) и социальные системы; примеры природных катастроф – землетрясения, лавины, социальных – крушение империй, обвал рынков. Экспериментальная модель Бака и Чена (Bak, Chen) – конические кучи сухого песка. Падение единственной песчинки на песчаный конус, находящийся в критическом состоянии, может вызвать обвал, катастрофу. В критическом состоянии падение отдельных скатывающихся песчинок, фиксируемое в эксперименте как «шум мерцания», оказывается предвестником катастрофы; можно выявить подобные предвестники природных и социальных катастроф. Кучи песка, по словам авторов, это не просто экспериментальная модель, это новый взгляд на мир, метафора кооперативного поведения многих частиц, неустойчивого равновесия, непредсказуемости. Это холистическая концепция: глобальные характеристики и эволюцию системы нельзя понять, анализируя составляющие ее части.

Вхождение системы в непредсказуемый режим, переход к хаосу, описывается каскадом бифуркаций, следующих одна за другой (рис. 6). Каскад бифуркаций ведет последовательно к появлению выбора между двумя решениями, затем четырьмя и т.д.; система начинает колебаться в хаотическом, турбулентном режиме последовательного удвоения возможных значений.

Теория бифуркаций и катастроф неразрывно связана с современными представлениями о динамическом, или детерминированном, хаосе.

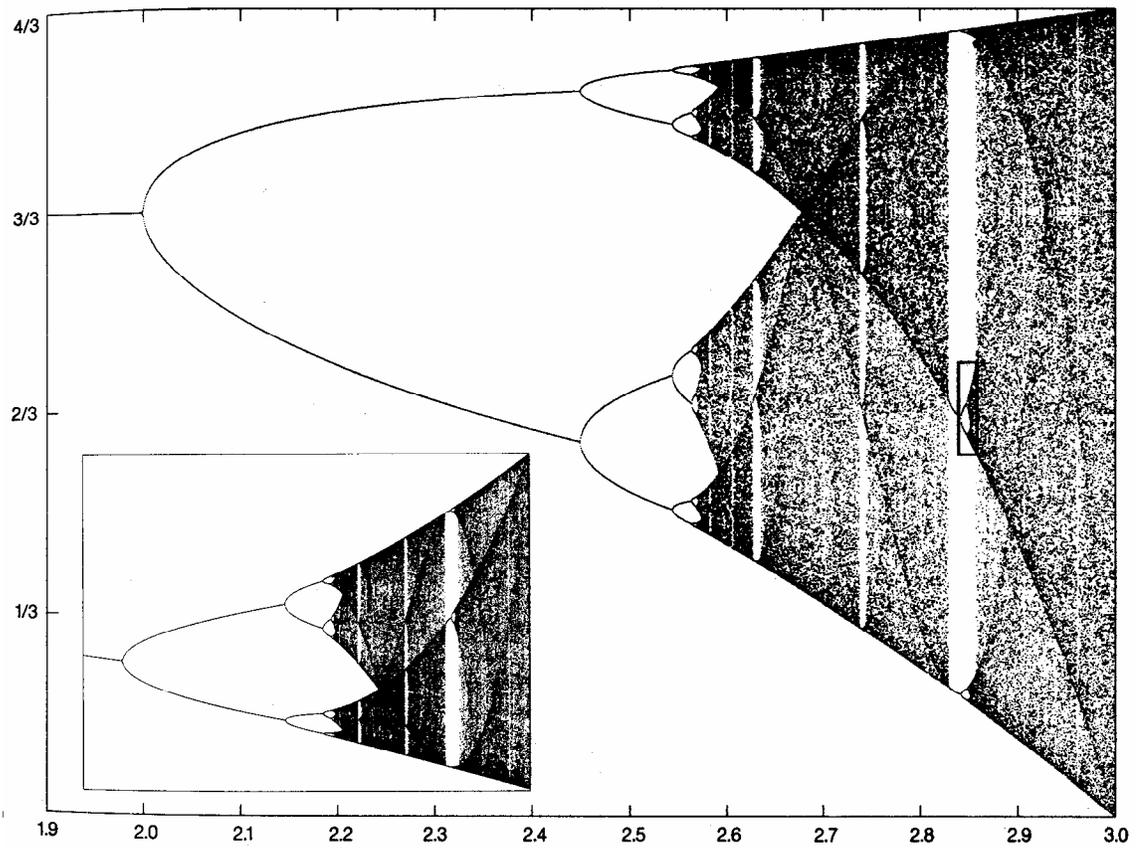


Рис. 6. Сценарий удвоения периода; на вставке показана выделенная часть (Пайтген, Рихтер, 1993)

## Динамический (детерминированный) хаос

В классической равновесной термодинамике мерой хаоса служила энтропия. Понятие энтропии введено Клаузиусом. Трудно удержаться от соблазна процитировать «святое писание» - два первых закона термодинамики в формулировке Р. Клаузиуса (R. Clausius, 1865; по: Пригожин, Стенгерс, 1986):

Die Energie der Welt ist konstant (Энергия мира постоянна);

Die Entropie der Welt strebt einem Maximum zu (Энтропия мира стремится к максимуму).

Изолированные системы вследствие линейных термодинамических процессов эволюционируют к стационарному состоянию максимальной энтропии и неупорядоченности. Второй закон термодинамики описывает мир как непрерывно деградирующий, сползающий от порядка к молекулярному хаосу и тепловой смерти. «Законы природы разрешают только смерть» (Пригожин, Стенгерс, 1986) - полный хаос, «апофеоз частиц» (И. Бродский).

Возникновение диссипативных структур как переход противоположной направленности - от беспорядка, хаоса к порядку – весьма маловероятное событие по представлениям классической термодинамики. Однако эти процессы происходят и в неживой, и в живой природе. Возникновение диссипативных структур, самоупорядочение возможно лишь в открытых системах; при этом существенную роль играет диссипация, рассеивания энергии в открытой системе, находящейся в энергетическом потоке. Живые системы – открытые, далекие от равновесия, непрерывно обменивающиеся веществом и энергией со средой. Порядок клетки или организма репродуцируется на матричной основе предсуществовавшей упорядоченности, поддерживается и увеличивается до определенного предела за счет поглощения энергии и вещества из среды. Жизнь

возникла и существует на границах сред, разделе физических фаз не случайно – здесь наиболее сильны конвекционные токи, потоки энергии и энтропии (Хайтун, 1996).

В последние десятилетия XX века понятие хаоса изменилось. Сразу же следует заметить, что динамический, или детерминированный хаос нелинейных динамических систем – это не хаос, понимаемый как полная дезорганизация и случайность событий. Современное понимание хаоса ближе к исходному древнегреческому: «хаос» - беспредельная неупорядоченная масса, из которой возникло все существующее.

Динамический (детерминированный) хаос – сложное непредсказуемое поведение детерминированной нелинейной системы. Оказалось, что простые системы (иногда - вызывающе простые модельные системы), состоящие из малого числа компонентов и детерминированные правилами, не включающими элементов случайности, могут проявлять случайное поведение, достаточно сложное и непредсказуемое, причем случайность носит принципиальный, неустранимый характер. Такого рода случайность, непредсказуемость развития системы понимается как хаос.

Детерминированный хаос сочетает детерминированность и случайность, ограниченную предсказуемость и непредсказуемость и проявляется в столь разных явлениях как кинетика химических реакций, турбулентность жидкости и газа, геофизические, в частности, погодные изменения, физиологические реакции организма, динамика популяций, эпидемии, социальные явления (например, курс акций).

Прежде разделяли детерминированные системы, для которых был возможен прогноз на любой отрезок времени (подобно прогнозу затмений солнца) и стохастические системы, которые можно охарактеризовать лишь

статистически. Теперь же появился новый класс объектов, формально детерминированных, но с поведением, прогнозируемым лишь на ограниченный отрезок времени. Оба полюса – порядок и хаос – не существуют в чистом виде, если понимать упорядоченные системы как полностью регулярные, детерминированные, предсказуемые, а неупорядоченные системы как совершенно нерегулярные, случайные, непредсказуемые. Примером систем с высокой степенью порядка и стабильности служат кристаллы; на противоположном полюсе располагаются такие хаотические системы как газы.

Можно напомнить, что основы однозначного детерминизма в квантовой механике были подорваны принципом неопределенности В. Гейзенберга, устанавливающим невозможность измерения с заданной точностью одновременно координаты и импульса элементарной частицы. Тогда же, в 1927 году на конгрессе в Брюсселе происходил знаменитый спор Нильса Бора и Альберта Эйнштейна. Отрицание случайности А. Эйнштейн облек в форму известного высказывания: «Я не верю, что господь Бог бросает кости» (в несколько другой формулировке - “God casts the die, not the dice”: «Бог мечет жребий, а не кости»), на что Н. Бор ответил: «Не наша печаль – предписывать господу Богу, как ему следовало бы управлять этим миром». Ответом и вызовом однозначному детерминизму послужила и появившаяся к концу века книга И. Стьюарта “Does God play dice?” (Stewart, 1992), излагающая теорию катастроф. Кажется уместным привести остроумное замечание И. Пригожина: если бы было возможно, зная состояние Вселенной в один произвольно выбранный миг, вычислить ее прошлое и будущее, как для простой предсказуемой системы, мир оказался бы грандиозной тавтологией (Пригожин, Стенгерс, 1986, с.126).

Теория динамического хаоса уничтожила разрыв между классической динамикой и статистической физикой: регулярное движение становится

стохастическим вследствие всегда присутствующих небольших флуктуаций. Развитие теории динамического хаоса связано с именами А. Пуанкаре (H. Poincaré), А.М. Ляпунова, А.А. Андронова, Э. Хопфа (E. Hopf), А.Н. Колмогорова, В.И. Арнольда.

Эволюция системы математически описывается векторным полем в фазовом пространстве – абстрактном пространстве динамических переменных системы, векторном поле в координатах переменных. Точка фазового пространства задает состояние системы, вектор в этой точке указывает направление изменения системы. Кривые последовательных состояний процесса, создаваемые изменением положения точки в фазовом пространстве, называются фазовыми траекториями, а их совокупность – фазовым портретом системы. Траектории поля, притягивающиеся к одному из центров притяжения, образуют область, называемую областью действия (бассейном) этого центра притяжения (Р. Том, 1968). Фазовое пространство – удобное средство для наглядного представления поведения динамической системы. На рис. 7 показаны фазовые портреты (нижний ряд) для системы с затухающими колебаниями (траектория, стремящаяся к положению равновесия), с постоянными колебаниями (замкнутая кривая) и более сложный случай системы, колеблющейся в лишенном строгой периодичности режиме. Установившиеся режимы движения, иными словами, множество точек (в простейшем случае – одна точка) в фазовом пространстве системы, к которым стремятся ее траектории, получили название аттракторов - они как бы привлекают, притягивают траектории в фазовом пространстве. В первом случае аттрактором оказывается неподвижная точка, во втором – предельный цикл, в третьем же – так называемый странный, или хаотический (стохастический) аттрактор (рис. 7, слева направо). Таким образом, аттракторы – геометрические

структуры, характеризующие поведение системы в фазовом пространстве после достаточно длительного периода времени. Хаотические, странные аттракторы соответствуют непредсказуемому поведению систем, не имеющих строго периодической динамики, это математический образ детерминированных непериодических процессов. Странные аттракторы структурированы и могут иметь весьма сложные и необычные конфигурации в трехмерном пространстве.

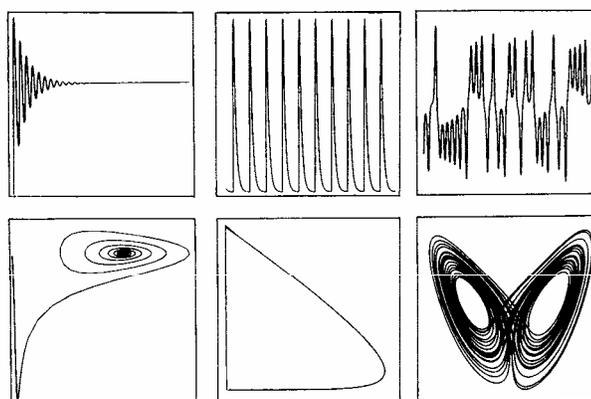


Рис. 7. Последовательность изменений во времени (верхний ряд) и фазовые портреты (нижний ряд) для трех различных систем (Глейк, 2001)

Хотя в работах некоторых математиков ранее была установлена возможность существования странных аттракторов, впервые построение странного аттрактора (рис. 8) как решение системы дифференциальных уравнений осуществил в работе по компьютерному моделированию термоконвекции и турбулентности в атмосфере американский метеоролог Э. Лоренц (E. Lorenz, 1963). Конечное состояние системы Лоренца чрезвычайно чувствительно к начальному состоянию. Сам же термин «странный аттрактор» появился позже, в работе Д. Рюэлля и Ф. Такенса в (D. Ruelle, F. Takens, 1971:

см. Рюэль, 2001) о природе турбуленции в жидкости; авторы отмечали, что размерность странного аттрактора отлична от обычной, или топологической. Позже Б. Мандельброт (B. Mandelbrot) отождествил странные аттракторы, траектории которых при последовательных вычислениях компьютера бесконечно расщлаиваются, расщепляются, с фракталами.

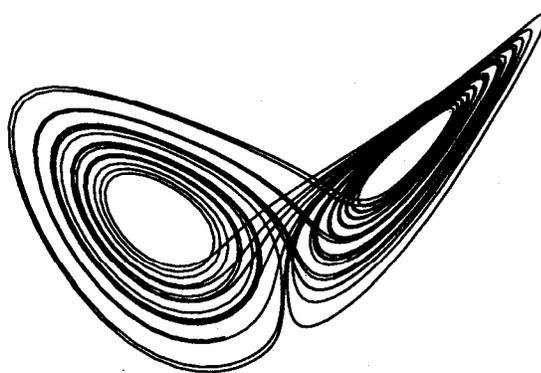


Рис. 8. Аттрактор Лоренца (Кроновер, 2000)

Ограниченная предсказуемость положения точки в фазовом пространстве странного аттрактора иллюстрирована рис.9, изображающим аттрактор Лоренца, траектории точек и их положение с течением времени (Кратчфилд и др., 1987). 10 000 «меченых» точек сначала движутся по близким траекториям, но с течением времени их траектории расходятся по двум ветвям аттрактора и настолько «размазываются» по всему аттрактору, что точное предсказание положения какой-либо отдельной точки в данной системе становится невозможным - возможно лишь статистическое предсказание в пределах системы аттрактора.

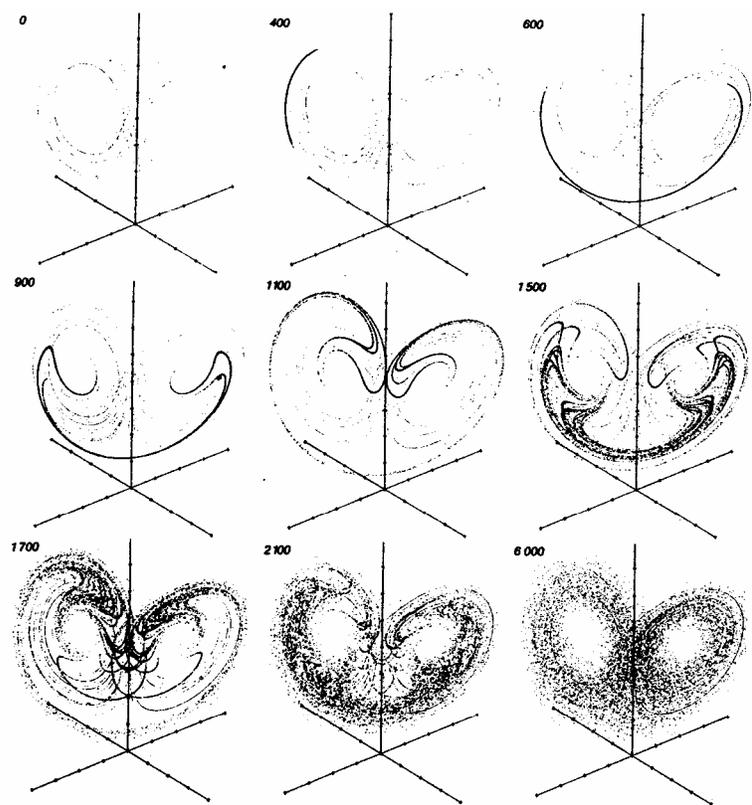


Рис. 9. Расхождение траекторий отдельных точек в системе аттрактора Лоренца (Кратчфилд и др., 1987)

Это иллюстрация динамического хаоса в данной системе с ограниченной предсказуемостью и принципиальной невозможностью точного прогноза ввиду случайности выбора траектории движения каждой точки по одной из двух ветвей аттрактора. Расхождение соседних траекторий приводит к неопределенности положения точки через некоторое время, создавая «облако неопределенности». Поведение системы предсказуемо на малом отрезке времени и непредсказуемо на достаточно большом отрезке - система начинает вести себя как хаотическая, для которой возможно лишь статистическое описание.

Таким образом, системы, поведение которых детерминируется правилами, не включающим случайность, с течением времени проявляют непредсказуемость за счет нарастания, усиления, амплификации малых неопределенностей, флуктуаций. Наглядный образ системы с нарастанием неопределенности – так называемый бильярд Я.Г. Синая: достаточно большая последовательность соударений шаров неизбежно ведет к нарастанию малых отклонений от исчисляемых траекторий (за счет не идеально сферической поверхности реальных шаров, не идеально однородной поверхности сукна) и непредсказуемости поведения системы.

В таких системах «случайность создается подобно тому, как перемешивается тесто или тасуется колода карт» (Кратчфилд и др., 1987). Так называемое «преобразование пекаря» с последовательным растягиванием и складыванием, бесконечным образованием складок – одна из моделей возникновения перехода от порядка к хаосу; при этом число преобразований может служить мерой хаоса.

Еще одна экспериментальная модель для изучения перехода к хаосу в потоке жидкости – два вращающихся в противоположных направлениях эксцентрических цилиндра (Оттино, 1989). С увеличением скорости вращения внутреннего цилиндра наблюдается переход от постоянной скорости к периодически изменяющейся, и затем - к аperiodическому режиму. Небольшой разброс начальных значений, характеризующих положение окрашенных капель в вязкой жидкости, быстро растет на хаотических участках потока. Подобный застывший, структурный хаос можно наблюдать в причудливых рисунках светлых и темных слоев изверженных горных пород.

Переход от упорядоченного ламинарного течения к турбулентному, хаотическому движению наблюдается в жидкости с увеличением числа

Рейнолдса, характеризующего соотношение сил инерции и вязкости. Потеря устойчивости состояний равновесия имеет множество приложений в самых различных областях: «механические, физические, химические, биологические и экономические системы теряют устойчивость на каждом шагу» (Арнольд, 1990, с. 27). Для таких систем принципиально невозможен долгосрочный прогноз.

Возможность предсказаний – одна из основных целей науки. До появления работы Э. Лоренца полагали, что сбор и обработка достаточно большого объема информации обеспечит точность долгосрочного прогнозирования погоды. Теперь представление об однозначной детерминированности сменилось пониманием принципиальной непредсказуемости поведения многих систем на достаточно большом отрезке времени, выяснились ограничения прогностических моделей, предсказуемая непредсказуемость динамики поведения сложных систем: предсказание границ, но не положения точки в их пределах.

Каскад следующих одна за другой бифуркаций существенно изменяет систему. Вероятность обратного хода событий крайне низка, эволюция системы становится необратимой. Необратимость, однонаправленность процессов эволюции и онтогенеза хорошо известна биологам. Необратимые процессы в открытых системах порождают высокие уровни организации, например, диссипативные структуры. Возникает новая интерпретация второго закона термодинамики: энтропия – не просто безостановочное соскальзывание к однородному состоянию, лишенному организации; энтропия может порождать порядок (Пригожин, Стенгерс, 1986).

Итак, нелинейные детерминированные системы, состоящие из немногих простых компонентов, могут вести себя неупорядоченно, хаотически.

Хаотические системы чувствительны к малым воздействиям, как начальным, так и во всех точках движения. В хаотическом мире трудно предсказать, какие вариации возникнут в данное время и в данном месте, ошибки и неопределенность нарастают экспоненциально с течением времени. Э. Лоренц назвал это явление эффектом бабочки: бабочка, взмахивающая крыльями в Айове, может вызвать лавину эффектов, которые могут достигнуть высшей точки в дождливый сезон в Индонезии («эффект бабочки» вызывает и ассоциацию с сюжетом рассказа Р. Бредбери «И грянул гром»: гибель бабочки в далеком прошлом изменяет мир будущего). «Небольшие различия в начальных условиях рождают огромные различия в конечном явлении... Предсказание становится невозможным» (А. Пуанкаре, по: Хорган, 2001). В соответствии с идеями эмерджентности и холизма, неожиданно возникающие свойства и поведение системы не могут быть поняты путем исследования ее частей.

Могут наблюдаться сложные, длительные хаотичные переходные режимы, скрытый порядок которых невозможно выявить без знания его алгоритма. Возможность существования «ложного» хаоса иллюстрируется (рис. 10) «возвращением Пуанкаре» (название такого рода явлений в статистической физике - у Пуанкаре есть теорема о возврате): изображение, переведенное в цифровую форму, растягивается по диагонали, выходящие за пределы рамки участки отрезаются и вставляются вновь; после определенного числа таких преобразований распознаваемое изображение исчезает, а затем вновь возникает из видимого хаоса.

Анализ механизмов перехода от порядка к хаосу в реальных системах и различных моделях выявил универсальность относительно немногих сценариев перехода к хаосу.

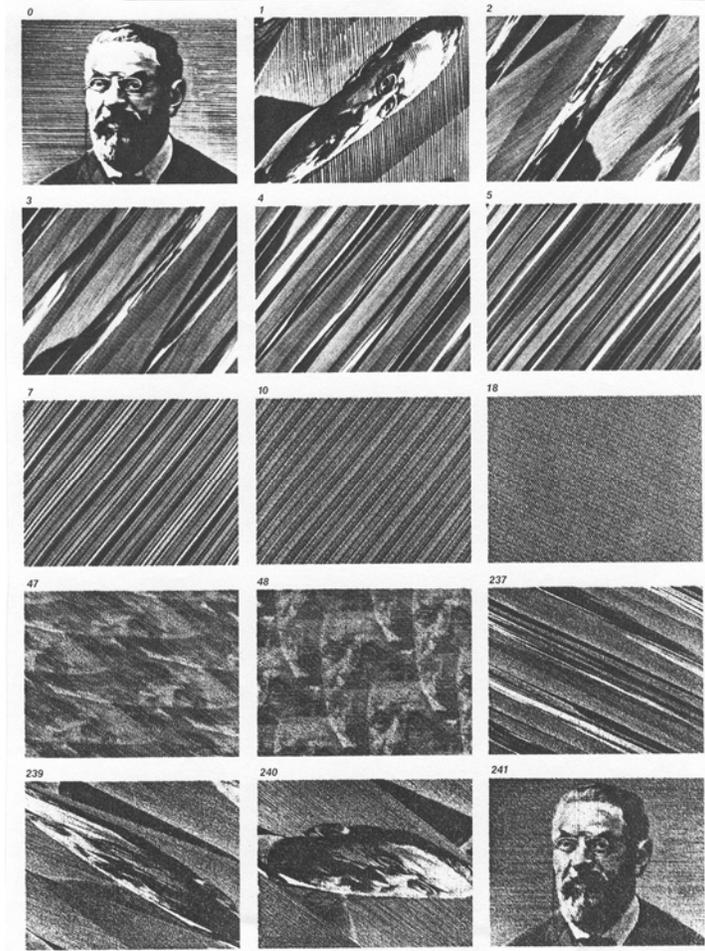


Рис. 10. «Возвращение Пуанкаре» (Кратчфилд и др., 1987)

Переход к хаосу может быть представлен в виде диаграммы бифуркаций. Простой путь перехода к хаосу как каскад бифуркаций – последовательность Фейгенбаума, или сценарий удвоения периода (рис.6). М. Фейгенбаум (M. Feigenbaum) выявил закономерность, определяющую поведение разнообразных нелинейных систем с последовательными бифуркациями удвоения периода: до определенного порога значений параметров система имеет периодический режим с периодом  $T$ , который удваивается при переходе через порог (период становится равным  $2T$ ), затем при переходе через следующий порог снова

удваивается, становится равным  $4T$ , и т.д. Последовательность значений параметра, соответствующих последовательных удвоениям, асимптотически ведет себя как геометрическая прогрессия со значением знаменателя  $1/4,669\dots$

Последовательность Фейгенбаума – один из типичных сценариев перехода от порядка к хаосу, от простого периодического режима к сложному аperiodическому при бесконечном удвоении периода. Последовательность Фейгенбаума имеет самоподобную, фрактальную структуру – увеличение какой-либо области выявляет подобие выделенного участка всей структуре (рис. 6).

Итак, переходим к фрактальной геометрии – геометрии динамического хаоса. Нелинейная динамика и фрактальная геометрия тесно связаны, однако эти разделы науки развивались порознь, и их связь и тем более единство еще не полностью установлены.

## Фрактальная геометрия

Термин «фрактал» (от лат. fractare - ломать, дробить; fractus – расчлененный, разбитый; англ. fractal – дробный) ввел Бенуа Мандельброт, он же Б. Мандельбро (Benoit Mandelbrot), родившийся в Варшаве (в 1924 г.), работавший во Франции и США.

Согласно определению Б. Мандельброта, вряд ли понятному большинству биологов, фракталом называется множество, размерность Хаусдорфа - Безиковича которого строго больше его топологической размерности. Проще говоря, фрактал – множество, размерность которого отличается от обычной размерности, называемой топологической. Б. Мандельброт дает и другое определение: фракталом называется структура, состоящая из частей, которые в каком-то смысле подобны целому. Строгого и исчерпывающего определения фракталов пока не существует.

Фрактальная структура образуется путем бесконечного повторения (итерации) какой-либо исходной формы во все уменьшающемся (или увеличивающемся) масштабе по определенному алгоритму, т.е. в соответствии с определенной математической процедурой. Этот несложный процесс с обратной связью дает поразительно многообразный морфогенез, нередко подобный созданию природных форм.

Таким образом, фракталы характеризуются самоподобием, или масштабной инвариантностью, т.е. единообразием в широком диапазоне масштабов. Одновременно идеи скейлинга, масштабирования, другими словами, масштабной инвариантности в физике полимеров, а также явлениях просачивания (перколяции) развивал П. де Жен (P. de Gennes).

Традиционные геометрические объекты имеют целочисленную размерность: линия одномерна, плоская поверхность двумерна, поверхность сферы трехмерна. Фрактальные объекты характеризуются фрактальной, дробной размерностью. Такая размерность была введена Ф. Хаусдорфом (F. Hausdorff, 1919). Если гладкая евклидова линия заполняет в точности одномерное пространство, то фрактальная линия выходит за его пределы, частично заполняя двумерное, ее размерность - дробная, промежуточная между исходной размерностью линии и двумерного пространства, в котором идет морфогенез фрактала. Например, фрактальная линия берега имеет размерность между 1 и 2; фрактальная поверхность (горный рельеф) - размерность между 2 и 3.

Исследование фракталов было связано с практической задачей измерения береговой линии. Один из способов определения фрактальной размерности (D) в связи с этой задачей иллюстрируется рис. 11, изображающим береговую линию Норвегии (Федер, 1991). Фрактальная структура (в данном случае - линия берега) заключается в сеть квадратов все меньшего размера.

$N(L)$  - число квадратов со стороной  $L$ , необходимых для покрытия фрактальной структуры. График двойного логарифма от  $N(L)$  как функции от  $L$  имеет угловой коэффициент, равный  $D$

$$D = \lim_{(L \rightarrow 0)} \frac{\ln N(L)}{\ln L}$$

Оказалось, что такие измерения с использованием фотоизображений и карт разного масштаба дают в итоге близкие к инвариантным значения  $D$ . Фрактальная размерность изрезанного фиордами побережья Норвегии характеризуется значением  $D$  около 1,5. Для менее изрезанной береговой линии Англии значение  $D$  оказалось равным приблизительно 1,3.

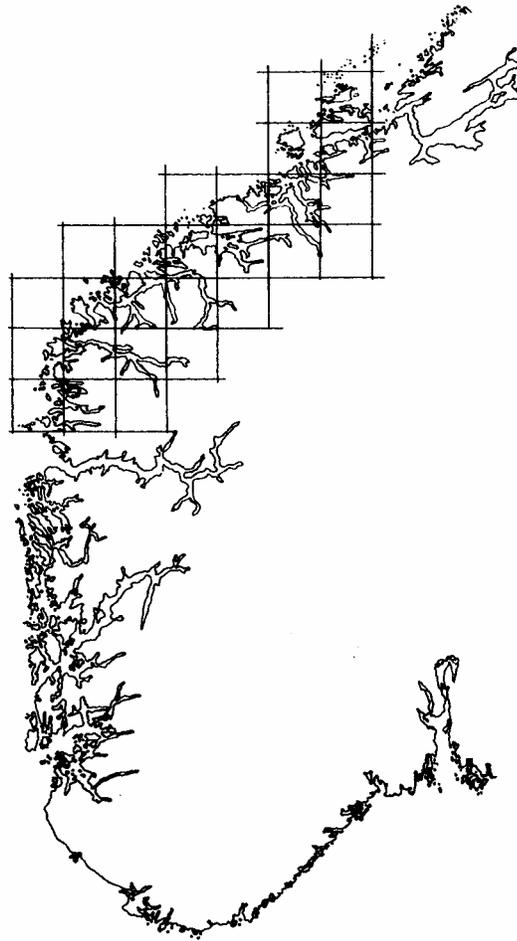


Рис. 11. Определение размерности береговой линии Норвегии  
(Федер, 1991)

Еще один способ определения фрактальной размерности: вокруг каждой точки структуры проводится окружность радиуса  $R$ ;

$D$

$$L \approx a (R/a)^D,$$

где  $L$  - расстояние по прямой;  $a$  - размер звена ломаной  
 $D$  - фрактальная размерность.

Упрощенно можно представить фрактальную размерность как отношение длины измеряемого контура к длине мерки. Фрактальная размерность является показателем, мерой заполнения пространства фрактальной структурой.

Предшественники современной фрактальной геометрии: К. Вейерштрасс (K. Weierstrass), Ф. Хаусдорф (F. Hausdorff), Г. Кантор (G. Cantor), Дж. Пеано (G. Peano), Г. Жюлиа (G. Julia), Х. Кох (H.von Koch), В. Серпинский (W. Sierpinski) в конце XIX - начале XX веков создали первые графические образы структур, названных впоследствии фрактальными. Эти классические примеры фракталов помогают уяснить их сущность.

Построение дискретного множества Г. Кантора проводится таким образом: из исходного отрезка выбрасывается интервал (одна треть), и эта операция повторяется бесконечно (рис. 12). Фрактальная размерность (топологический инвариант) фрактальной множества Кантора

$$D = \ln 2 / \ln 3 \approx 0,63$$

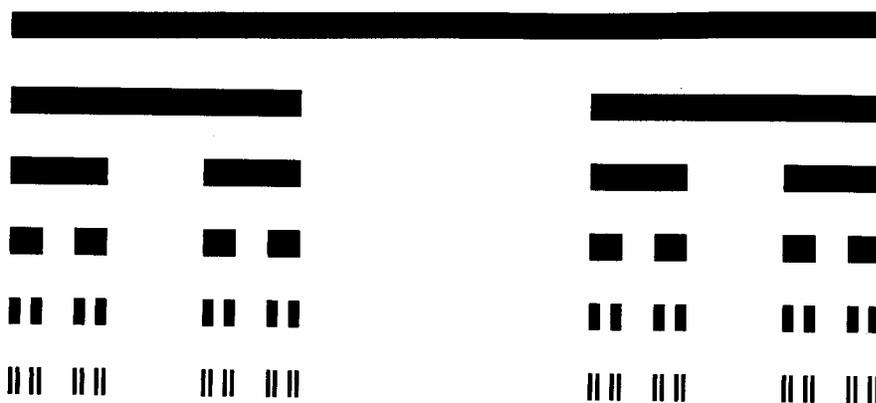


Рис. 12. Множество Кантора

Весьма наглядны такие линейные геометрические фракталы, как линия Коха (рис. 13), генерация которой определяется ломаной линией, заменяющей за один шаг все отрезки фигуры, и треугольник Серпинского (рис.14 ), имеющий фрактальную размерность  $D = \ln 3 / \ln 2 \approx 1,58$ .

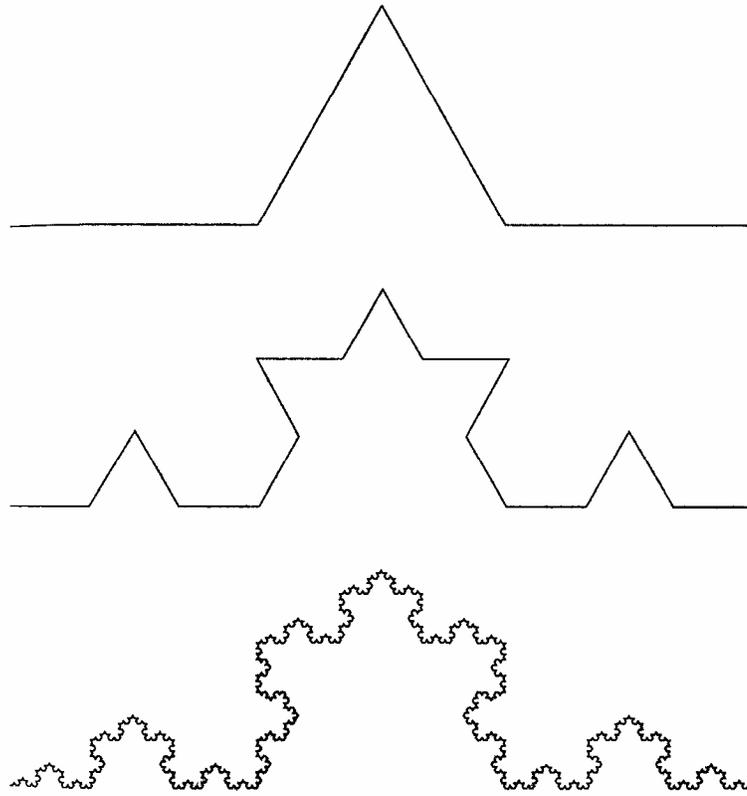


Рис. 13. Построение кривой Коха

Фрактальная размерность - топологический инвариант каждой фрактальной структуры, особый вид симметрии - как бы симметрия фрактала относительно масштаба.

Итак, фрактальная линия выходит за пределы одномерного пространства, вторгаясь в двумерное, ее размерность - дробная, промежуточная между исходной размерностью линии и двумерного пространства, в котором идет морфогенез фрактала. Точно так же фрактальная плоскость частично выходит в трехмерное пространство; теоретически мыслим и выход трехмерной поверхности в результате ее фрактализации в пространство высшей размерности (West et al., 1999).

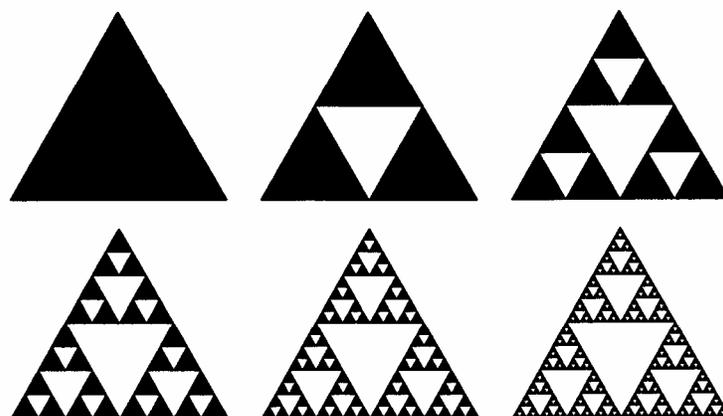


Рис. 14. Построение треугольника Серпинского

Фрактальными (точнее, квазифрактальными) оказались, помимо береговой линии, многие другие природные структуры и процессы: реки с их притоками, молнии, раскаты грома, поверхность гор, облаков, распределение галактик, солнечная активность и т. д. (Mandelbrot, 1977, 1983; Юргенс и др., 1990; Федер, 1991; Пайтген, Рихтер, 1993). Окружающие нас естественные ландшафты формируются как результат динамического хаоса природных процессов. «Фрактальная геометрия природы» - название одной из книг Мандельброта (Mandelbrot, 1983). Фрактальность природных объектов доказывается возможностью построения весьма правдоподобных компьютерных ландшафтов виртуального мира по простым фрактальным программам, в которых подобие реальности достигается рандомизацией, некоторой степенью нерегулярности путем введением случайных чисел. Так, при построении желаемой поверхности виртуальных ландшафтов, с невысокими сглаженными холмами или же гор с остроконечными скальными пиками, применяется метод случайного - в определенных пределах,

определяющих степень гладкости ландшафта - смещения средней стороны треугольников, на которых разбивается плоскость (Дьюдни, 1987; Юргенс и др., 1990).

Помимо виртуальных ландшафтов, применение компьютерных программ дает возможность создания сложнейших, завораживающе красивых или неопишимо фантастических образов, претерпевающих бесконечные метаморфозы. Однако фракталы могут быть и невзрачными, например, хлопьевидные, зернистые, волокнистые и т. п. структуры и агрегаты.

Самоподобие фрактальных структур как результат реитерация функции с обратной связью (самореферентная обратная связь) определяет связь ближнего (локального) и дальнего (глобального) порядков и дает возможность сжатого математического описания структур и процессов, еще недавно недоступных такому описанию и пониманию.

Множества Жюлиа (рис. 15)-и Мандельброта – нелинейные, квадратичные фракталы, комплексные динамические системы, генерируемые бесконечным повторением (итерацией) алгебраических функций или систем функций, причем значение вычисленной функции при следующей операции подставляется как аргумент. Простые математические правила порождают самоподобное относительно нелинейных преобразований, весьма сложное формообразование – это означает, что в основе сложных структур и процессов могут лежать простые правила.

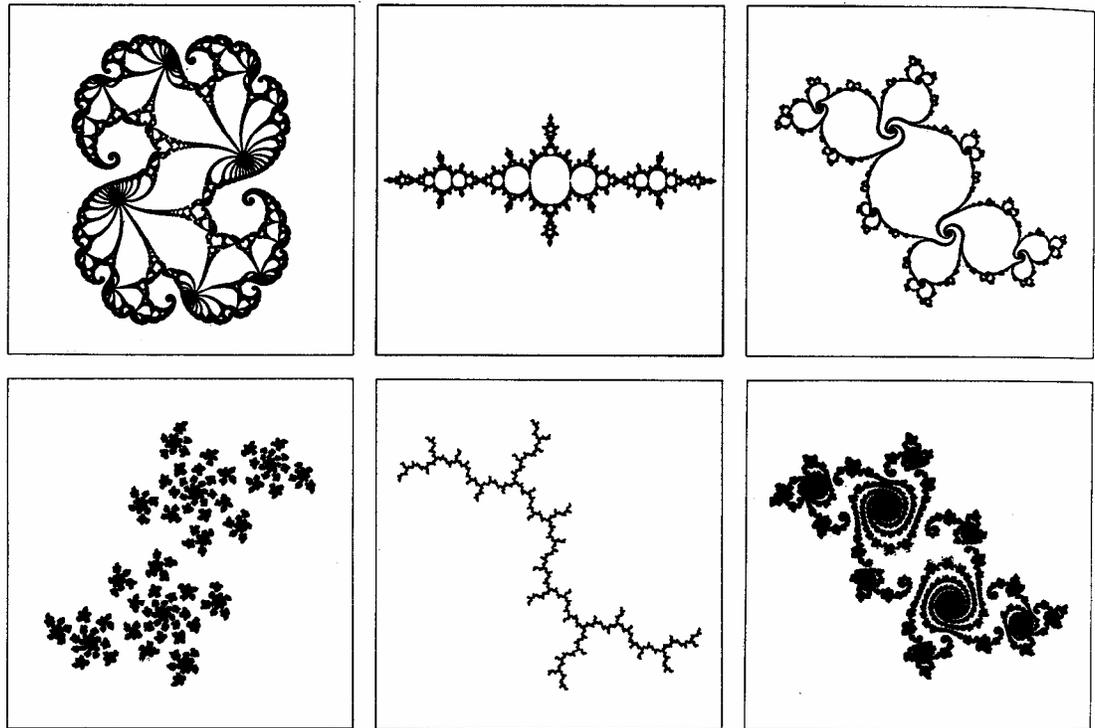


Рис. 15. Примеры множеств Жюлиа (Пайтген, Рихтер, 1993)

При генерации этих множеств используется простой алгоритм на основе полинома второй степени:

$$(z^2 + c)^2 + c$$

Затем полученное значение последовательно подставляется в эту же формулу как  $z$ :

$$[(z^2 + c)^2 + c]^2 + c$$

и т. д.

Наиболее сложный и интересный фрактальный объект - множество Мандельброта.

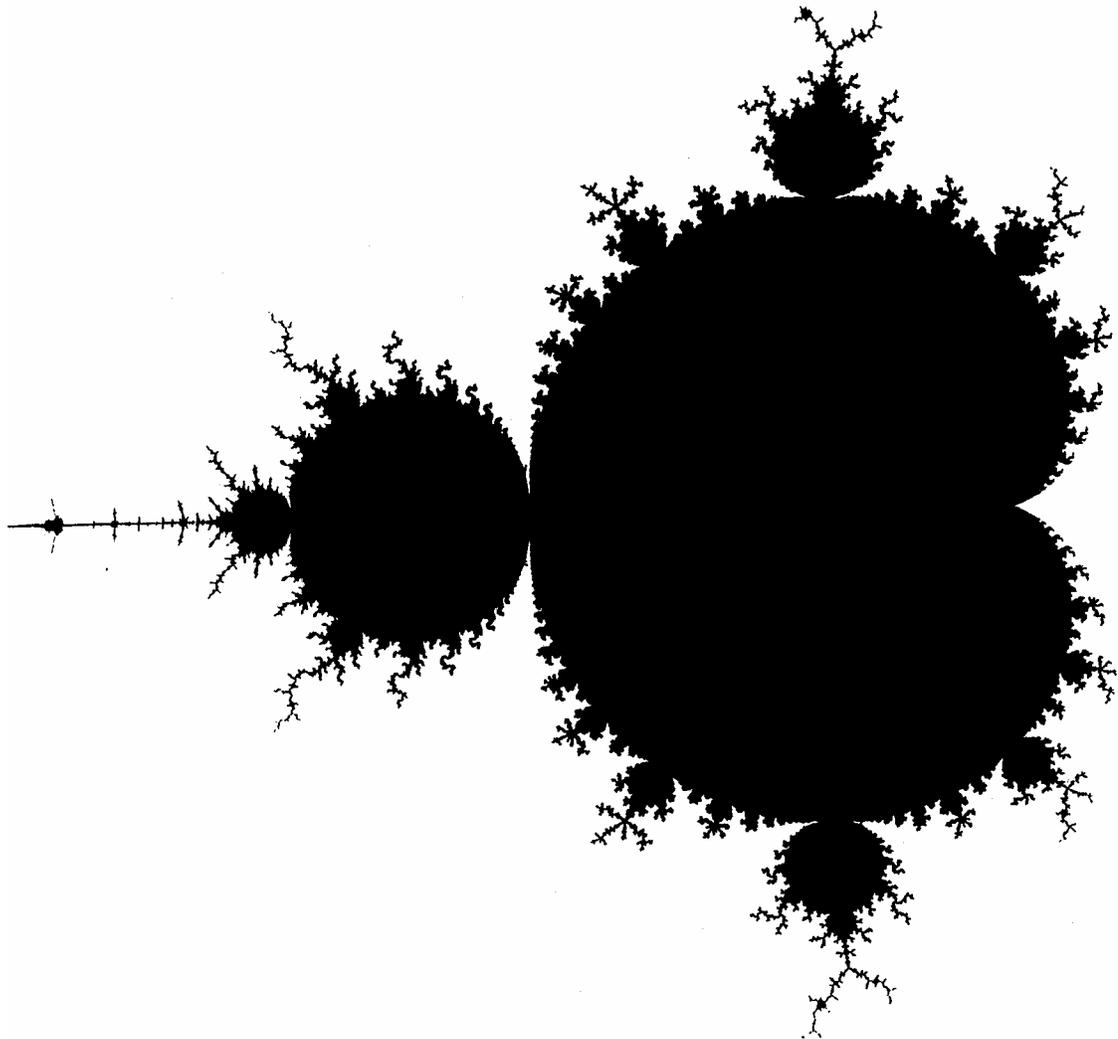


Рис. 16. Множество Мандельброта (Mandelbrot, 1983)

Формула для вычисления  $z$  множества Мандельброта:

$$\frac{c(z^2 + 1)^2}{z(z^2 - 1)^2}$$

где переменная  $z$  и константа  $c$  - комплексные числа, состоящие из действительной и мнимой частей (мнимая часть содержит множитель  $i$ : квадратный корень из  $-1$ ). Эти числа отображаются точками на координатной

плоскости и экране компьютера, где формируется пространственно-временной образ множества. Компьютер, последовательно вычисляющий значения этих чисел, используется подобно микроскопу, обеспечивая возможность увеличения части изображения за счет дальнейших вычислений компьютера с постоянным уменьшением масштаба. При этом наблюдается воспроизведение одной и той же основной структуры множества Мандельброта (которую разные авторы именуют по-разному: пряничный человек, сердце, черный карлик: рис. 16) с появлением множества копий в разных масштабах, но без полного повторения окружающих структур, без строгого самоподобия, с разворачиванием бесконечных вариаций и появлением весьма нетривиальных картин (рис. 17-19). Множество Мандельброта оказывается иместилищем изображений множеств Жюлиа.

Таким образом, простой алгоритм построения раскрывается при бесконечном повторении как генератор разнообразных причудливых форм, некоторые из которых напоминают биологические и эффектно выглядят даже в черно-белом статичном изображении, получаемом при последовательных «увеличениях» с помощью компьютера (рис. 17-19). Разумеется, множество Мандельброта эффектнее разворачивается на экране компьютера при использовании таких программ, когда в зависимости от скорости изменения значений чисел различные области окрашиваются в разные цвета. Основная черная фигура (рис. 16) – это множество точек, не выходящих за ее пределы (точек-«пленников»). На границах множеств точек-«пленников» и точек-«беглецов» располагаются множества Жюлиа и наблюдается наиболее разнообразный морфогенез. Преобразования, происходящие при разворачивании множества Мандельброта, можно представить в виде каскада бифуркаций (рис. 6), с последовательным удвоением числа решений и нарастанием

неопределенности - невозможности точного прогнозирования положения отдельной точки. Поэтому множество Мандельброта – визуализация образа детерминированного хаоса.

Итак, сложные формы, нередко напоминающие биологические, могут быть созданы без генов, по простому рекурсивному (с обратной связью) алгоритму, выполняющему роль генетических правил.

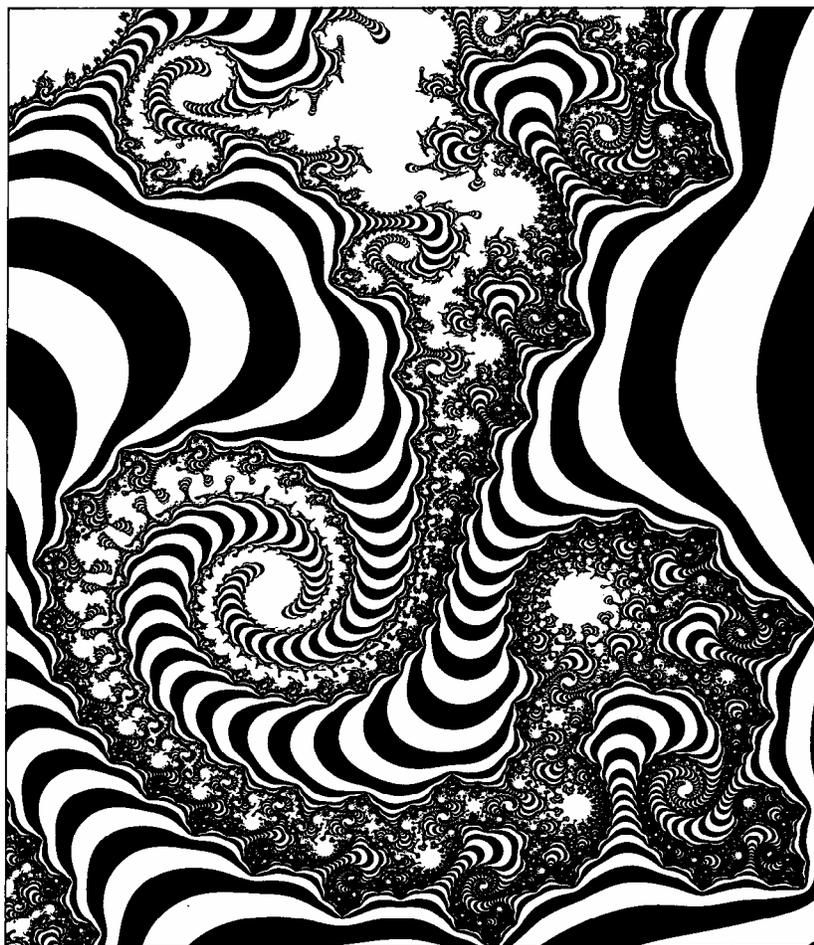


Рис. 17. Фрагмент множества Мандельброта (Пайтген, Рихтер, 1993)

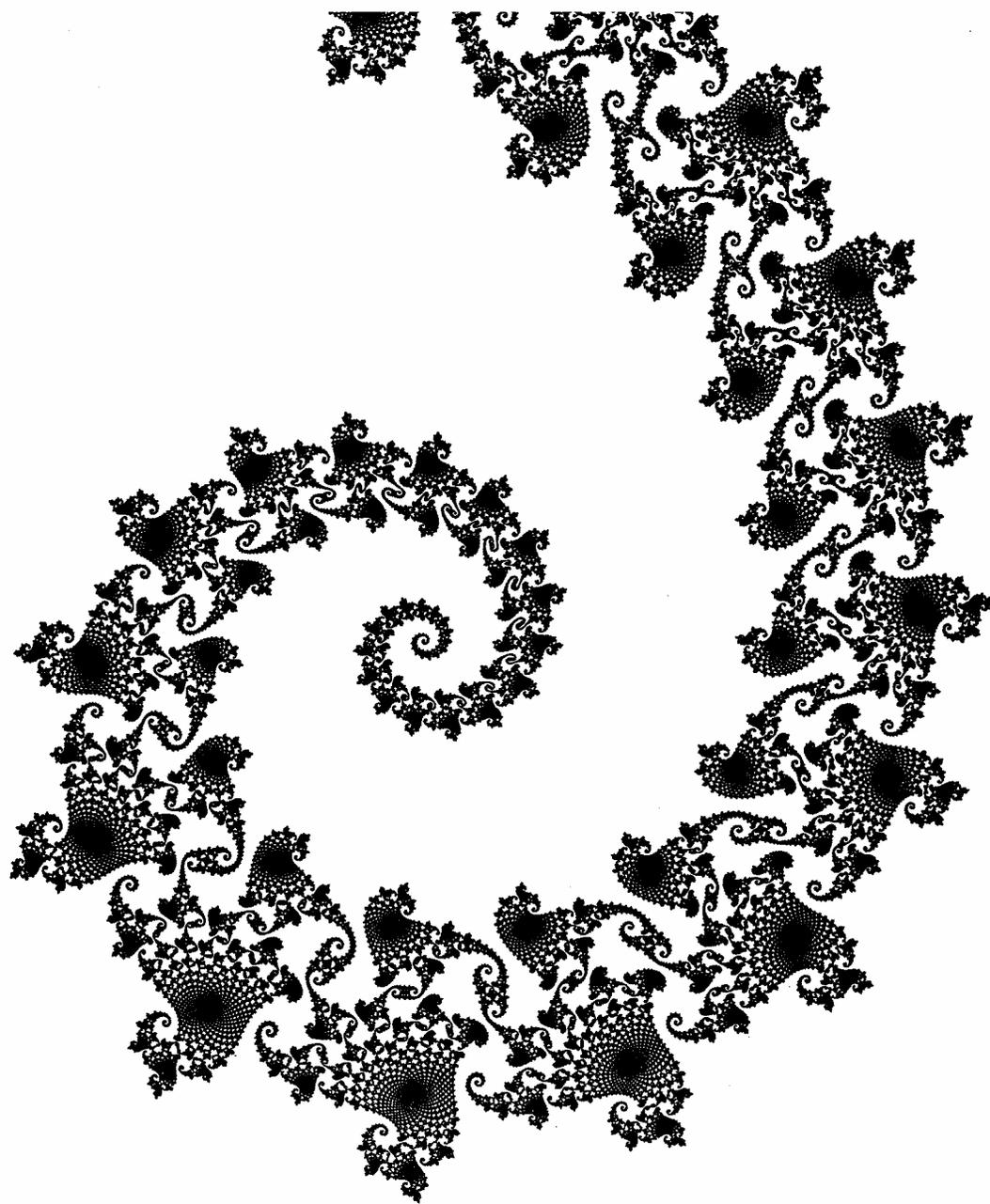


Рис. 18. Фрагмент множества Мандельброта (Пайтген, Рихтер, 1993)

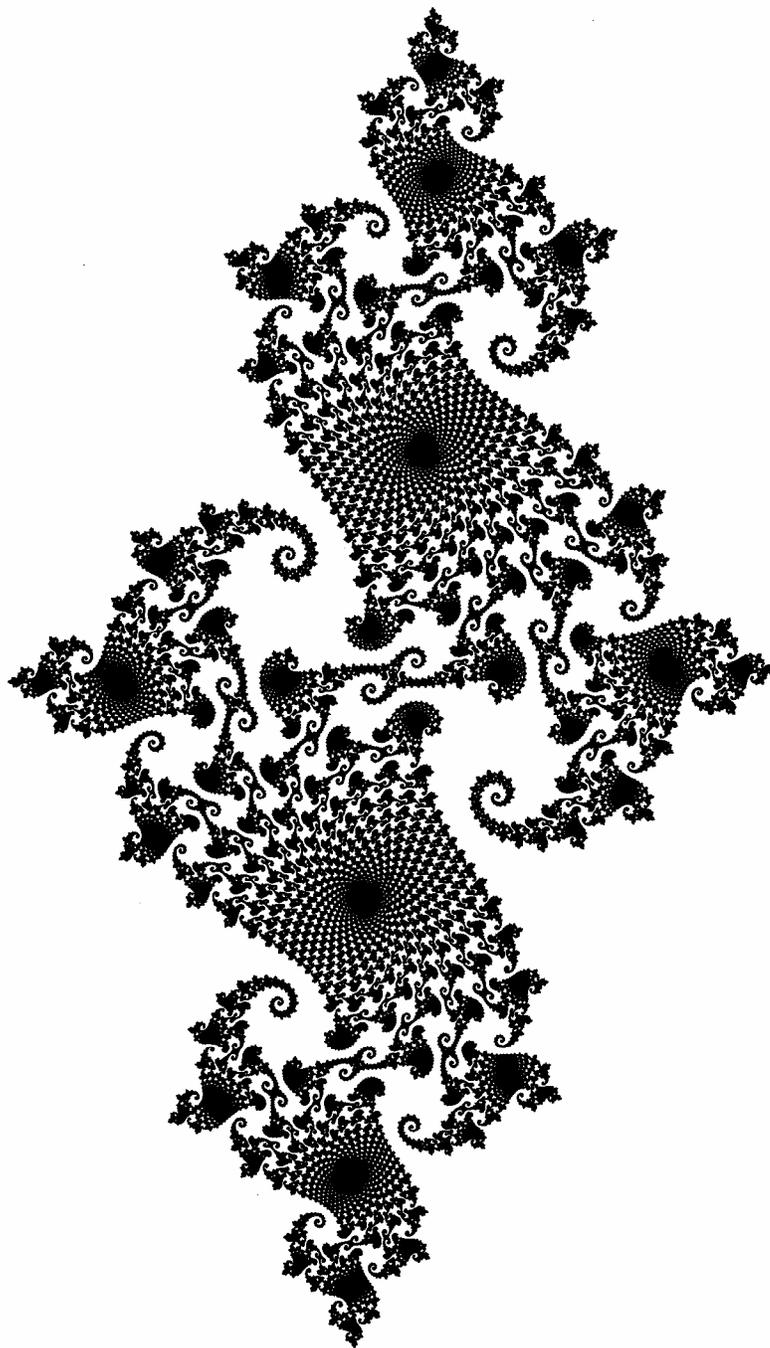


Рис. 19. Фрагмент множества Мандельброта, полученный с увеличением разрешающей способности компьютера (Пайтген, Рихтер, 1993)

## Хаос и фракталы

Структура идеального компьютерного фрактала сохраняется при любых масштабах ее рассмотрения. Чтобы получить такой фрактал, итерации должны продолжаться бесконечно долго, иначе полученное множество не будет фракталом, утрачивая на каком-то шаге свою фрактальную структуру. Природные, в частности, биологические структуры - стохастические, хаотические фракталы, или квазифракталы; повторяемость их структуры в разном масштабе неполна и неточна - это «обрубленные» фракталы. Некоторые исследователи, например, С.Д. Хайтун (1996), приходят к заключению, что фракталы не являются реально существующими объектами, а реальные системы могут быть только фракталоподобными.

Все природные квазифрактальные структуры (рис. 20, 21) представляют собой след, результат, структурную запись порождающих их хаотических природных процессов. Фрактальная геометрия природы, неживой и живой - геометрия хаоса. Структурные квазифракталы можно считать пространственными аналогами хаотических нелинейных процессов; в результате таких процессов возникают природные квазифрактальные структуры. Хаотические процессы тоже характеризуются повторением своей структуры при изменении масштаба, т.е. статистическим самоподобием, квазифрактальностью во времени.

П. Бак и К. Чен (1991) рассматривают фракталы как мгновенные «срезы» самоорганизующихся критических процессов, пространственные «отпечатки» самоорганизованной критичности, в структуре которых отсутствует строгое самоподобие.

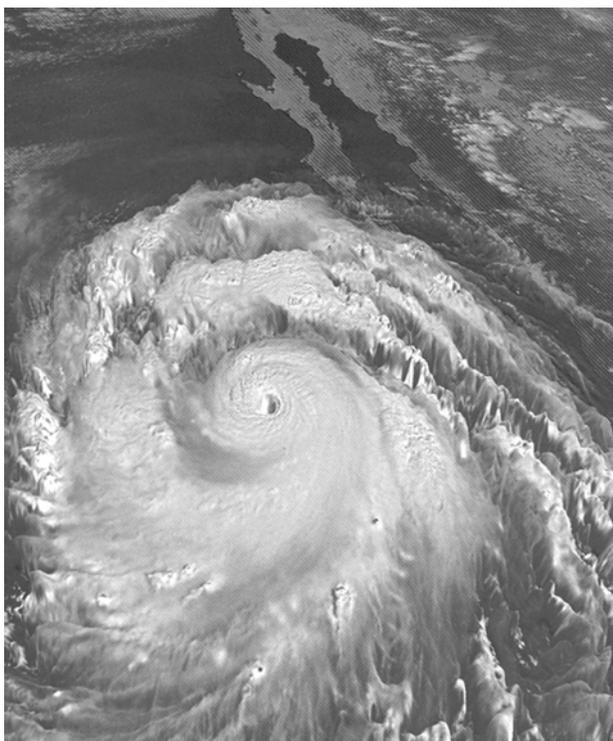


Рис. 20. Ураган Линда (снимок со спутника)

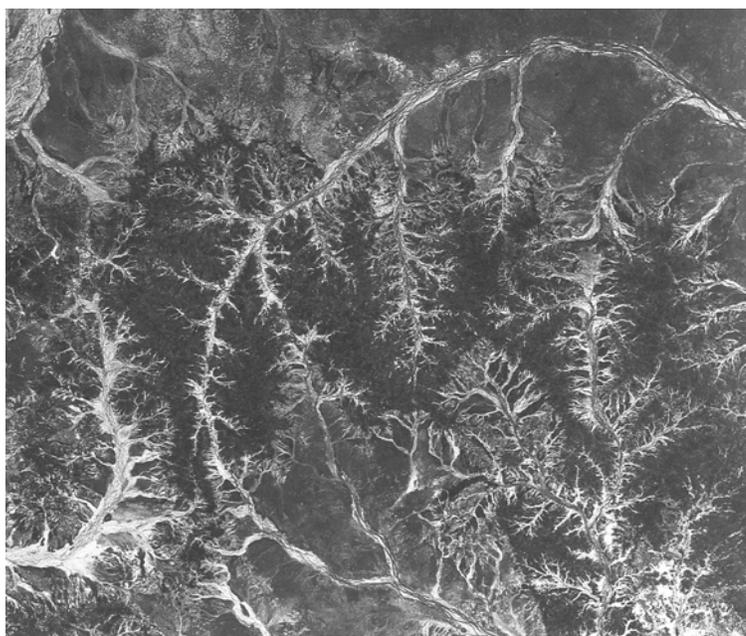


Рис. 21. Вид речного бассейна из космоса

Итак, даже относительно простые фракталы неживой и живой природы отличаются от идеальных компьютерных фракталов неполнотой и неточностью повторений структуры - это квазифракталы, хаотические, или случайные фракталы. Множество процессов в природе и обществе проявляют хаотическую фрактальную динамику - от космических и планетарных до физиологических и биохимических явлений; Б. Мандельброт, анализируя изменения индекса Доу-Джонса, обнаружил фрактальные флуктуации в разных масштабах времени. Шумы и музыка также имеют фрактальную природу. Создаваемая человеком музыка, как оказалось, имеет общие черты с динамикой природных процессов – имитируя таким образом изменения нашего мира во времени.

Особый тип хаотических фракталов составляют так называемые фрактальные кластеры - новый класс физических объектов, плотность которых уменьшается по мере роста, с увеличением размера кластера. Исследование фрактальных кластеров, представляющее собой новое направление в физике (Смирнов,1991), перспективно и для биологии, поскольку многие биологические объекты подобны физическим фрактальным кластерам. О физических фрактальных кластерах уже написаны книги, обзоры и сотни статей. Это направление исследований началось с появления новой теоретической модели - модели агрегации, ограниченной диффузией (diffusion limited aggregation, DLA; рис.22), описывающей агрегацию частиц в условиях их случайного движения (Witten, Sander, 1981; Сандер. 1987).

Несколько позже выяснилась универсальность этой модели и ее применимость к имитационному моделированию многих фрактальных форм неживой и живой природы и столь разных явлений как осаждение металла при электролизе, электрический разряд при пробое диэлектрика, формирование

“вязких пальцев” при вытеснении воздухом вязкой жидкости, рост минеральных дендритов, бактериальных колоний (рис. 23).

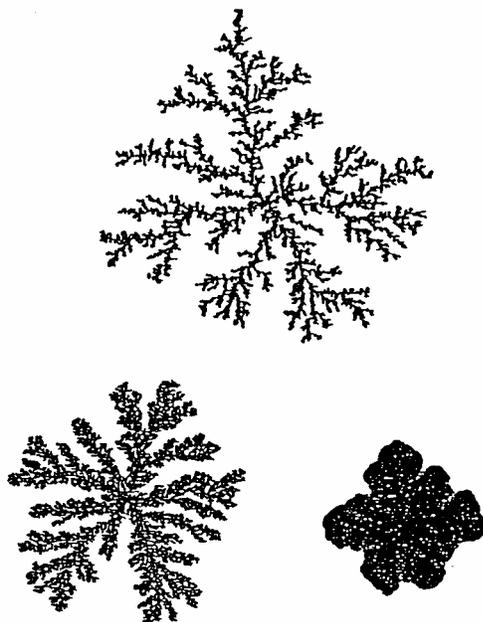


Рис. 22. Фрактальные кластеры: компьютерное моделирование

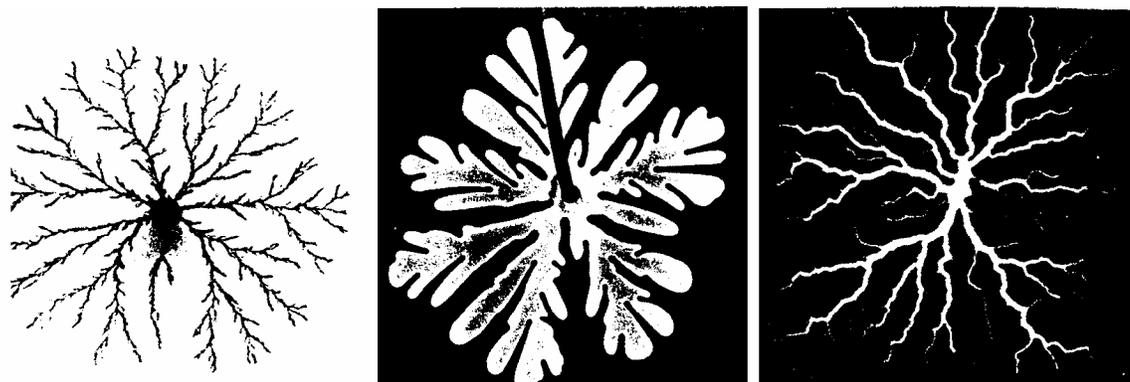


Рис. 23. Физические фрактальные кластеры: осаждение металла при электролизе; «вязкие пальцы»; электрический разряд (Сандер, 1987)

Модифицируя экспериментальные условия, можно получить рост анизотропных кластеров. Так, рост дендритных кластеров цинка при электролизе и дендритов другой природы от граничной поверхности ведет к

образованию анизотропных фрактальных деревьев, весьма напоминающих формы живой природы.

Экспериментальным путем получены и трехмерные анизотропные натурные кластеры - металлические деревья Даккора (G. Daccord). Для получения таких трехмерных фрактальных деревьев в гипсе высверливаются отверстия, через которые поступает дистиллированная вода, понемногу растворяющая гипс; затем образовавшиеся пустоты заполняются металлическим сплавом, а оставшийся гипс удаляется кислотой.

Внешнее сходство фрактальных кластеров весьма разнообразной природы подкрепляется возможностью их моделирования на основе модели DLA (Witten, Sander, 1981), ее вариантов и родственных моделей. При этом компьютерные модели не только имитируют морфологию фрактальных кластеров и дают их математическое описание, но и объясняет образование таких кластеров. Отличительная черта модели DLA и подобных процессов роста фрактальных агрегатов – концентрация ростовых процессов в периферических областях кластера, что происходит вследствие экранирования внутренних частей агрегата от вновь поступающих диффундирующих частиц.

Итак, фрактальная геометрия это геометрия природы, и окружающий нас мир наполнен хаотическими фракталами, красота или невзрачность которых поддается сжато математическому описанию и моделированию с использованием простого рекурсивного, с обратной самореферентной связью алгоритма, выполняющего роль генетических правил при построении компьютерных фракталов.

Самоподобие, связь локального и глобального порядков делают фракталы сходными с голограммами, каждая часть которых несет целостное изображение, и биологическими морфогенетическими полями (Sheldrake, 1981).

## Теория самоорганизации

Рассмотренным ранее сценариям перехода от порядка к хаосу противостоит сценарий противоположной направленности - возникновение порядка из хаоса, самоорганизация.

Самоорганизация – установление упорядоченного состояния или поведения в сложных открытых системах, возникновение из начальной неупорядоченности организованных в пространстве и/или времени структур и процессов - без упорядочивающих внешних воздействий, иначе говоря - рождение регулярного предсказуемого поведения в сложной системе, состоящей из элементов с хаотической динамикой Ф. Болл определяет самоорганизацию как формирование паттерна посредством простых локальных взаимодействий компонентов системы (Ph. Ball, 1999).

Строго говоря, единой общепризнанной теории самоорганизации в настоящее время не существует. В 60-70-х годах прошлого века немецкий физик Герман Хакен (H. Haken) и бельгиец русского происхождения Илья Романович Пригожин (Prigogine), родившийся в Москве в 1917 году, лауреат Нобелевской премии 1977 года, почти одновременно описали появление сложных упорядоченных структур и процессов в неравновесных системах. И. Пригожин рассматривает как самоорганизацию возникновение диссипативных структур – пространственно неоднородных состояний в термодинамически открытых системах. В синергетике подобным же образом самоорганизацией считают структурирование, появление упорядоченности, периодичности в пространстве или времени.

Некоторые исследователи предпочитают термин «самосборка», понимая его как автономную самопроизвольную организацию компонентов на всех уровнях, от молекулярного до планетарного (Whitesides, Grzybowski, 2002).

Близок по смыслу и термин «эмерджентность» - возникновение «сложной системы», вновь возникающие (эмерджентные) свойства которой не могут быть объяснены свойствами ее компонентов (Gallagher, Appenzeller, 1999).

Спонтанное структурирование в условиях притока энергии извне известно уже давно. Классическим примером может служить возникновение ячеек Бенара – появление сложной пространственной организации с согласованным, когерентным перемещением множества молекул и образованием конвективных ячеек в форме геометрически весьма правильных шестигранных структур в подогреваемой снизу достаточно вязкой жидкости, например, в слое силиконового масла (рис. 24).

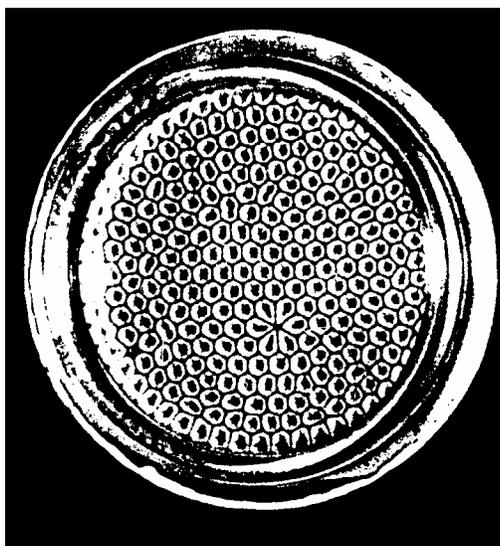


Рис. 24. Ячейки Бенара (Рабинович, Езерский, 1998)

Не менее классическим примером из области гидродинамики является переход ламинарного течения жидкости в турбулентное (рис. 25).



Рис. 25. Вихревая дорожка в жидкости (Бакай, Сигов, 1996)

Теоретически возможность возникновения колебательного, периодического режима в химических и биологических системах доказал в 1910 году А. Лотка (A. Lotka). В 1937 году Колмогоров математически описал возникновение подобных неоднородностей. Математическое доказательство возникновения неоднородности - структурирования, нарушения пространственной симметрии в исходно однородной системе - было представлено А. Тьюрингом (A.Turing, 1952). Реакционно-диффузионный механизм возникновения неоднородностей, теоретически описанный Тьюрингом, послужил основой обширного семейства моделей биологического морфогенеза.

Г. Хакен исследовал формирование когерентного лазерного светового пучка, описав переход от некоррелированного излучения атомами световых волн при «накачке» лазера следующим образом: «Когда амплитуда сигнала становится достаточно большой, начинается совершенно новый процесс. Атомы начинают когерентно осциллировать, и само поле становится когерентным, то есть оно не состоит более из отдельных некоррелированных цугов волн, а превращается в одну практически бесконечно длинную синусоиду. Перед нами типичный пример самоорганизации: временная структура когерентной волны возникает без вмешательства извне. На смену хаосу приходит порядок» (Хакен, 1991, с. 47-48). Отсюда и термин, предложенный Хакеном - «синергетика», согласованное действие – в качестве названия междисциплинарной науки о самоорганизации.

В 1951 году Б.П. Белоусов открыл и экспериментально исследовал химическую реакцию окисления лимонной кислоты броматом при катализе ионами церия в сернокислотной среде, ставшую классическим примером возникновения диссипативных структур, пространственно-временной упорядоченности (рис.26). В реакции возникал периодический режим с колебаниями окраски раствора в режиме желтый-бесцветный, а при добавлении железофенантролинового комплекса – красный-синий. Статья Б. Белоусова не была принята к публикации «ввиду теоретической невозможности» описанной им периодичности химического процесса. В 1959 году он опубликовал тезисы своей работы, на которые стали ссылаться впоследствии. В 1980 году Б.П. Белоусов, А.М. Жаботинский (их именами была названа открытая реакция) вместе А.Н. Заикиным, В.И. Кринским и Г.Р. Иваницким получили Ленинскую премию за открытие нового класса автоколебательных процессов. Периодическое выпадение осадка нерастворимой соли при диффузии одного из

реагентов в двумерном пространстве, заполненном другим реагентом, было обнаружено еще в конце XIX века Р. Лизегангом и теперь известно как кольца Лизегенга. Подобными явлениями можно объяснить возникновение концентрических узоров в таких минералах как малахит, агат (Шноль, 1984).



Рис. 26. Реакция Белоусова-Жаботинского  
(Strogatz, 1985)

Достаточно сложный рисунок застывших, окаменевших волн и вихревых потоков можно видеть на распиле декоративных горных пород, например, скарна (рис 27).

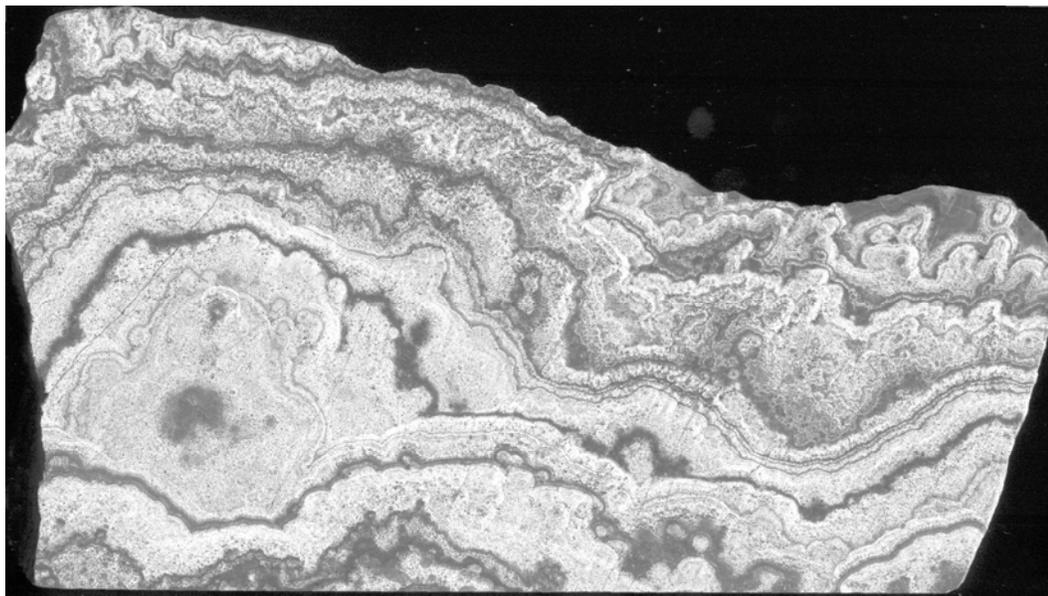


Рис. 27. Рисунок шлифа дальневосточного скарна

Реакция Белоусова-Жаботинского и многие процессы в биологии представляют собой автокаталитические реакции, в которых для синтеза некоторого вещества требуется присутствие этого же вещества; такая обратная связь графически изображается реакционной петлей обратной связи. Математически динамика подобных систем описывается нелинейными дифференциальными уравнениями. Периодичность во времени реакции Белоусова-Жаботинского (с использованием в качестве окисляемого субстрата малоновой кислоты) – самоорганизованные «химические часы» - была теоретически описана разработанной И. Пригожиным в Брюсселе моделью, названной «брюсселятором» американскими учеными, которые в свою очередь предложили в качестве моделей «орегонатор» и «палоальтонатор».

В модели Пригожина использована упрощенная схема взаимодействия веществ:  $A + X \rightarrow B + Y$  (рис. 28). Это автокаталитическая нелинейная реакция: в присутствии молекул  $X$  молекула  $A$  превращается в молекулу  $X$

( $A + 2 X \rightarrow 3 X$ ), и скорость изменения концентрации вещества  $X$  пропорциональна квадрату его концентрации. Эта же схема включает перекрестный катализ, реципрокное взаимодействие каталитических реакций:  $X \rightarrow Y$ , и одновременно  $Y \rightarrow X$ .

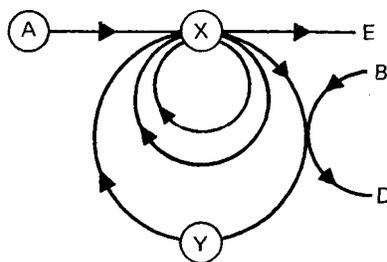
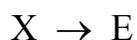
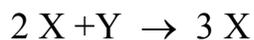
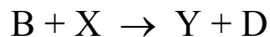
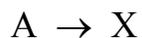


Рис. 28. Схема реакций «брюсселятора» (Пригожин, Стенгерс, 1986)

В этой модели концентрации веществ  $A$ ,  $B$ ,  $D$  и  $E$  являются так называемыми управляющим параметрами; исследовано поведение системы при возрастающих концентрациях  $B$ . При переходе критического порога концентрации вещества  $B$  система переходит в неустойчивое состояние и выходит на предельный цикл с отчетливо выраженной периодичностью процесса - «химические часы». «Одной из наиболее интересных особенностей диссипативных структур является их когерентность. Система ведет себя как единое целое и как если бы она была вместилищем далекодействующих сил...

как если бы каждая молекула была «информирована» о состоянии системы в целом» (Пригожин, Стенгерс, 1986, с. 229). «Столь высокая упорядоченность, основанная на согласованном поведении миллиардов молекул, кажется неправдоподобной и, если бы химические часы нельзя было бы наблюдать «во плоти», вряд ли кто-нибудь поверил, что такой процесс возможен. Для того чтобы одновременно изменить свой цвет, молекулы должны каким-то образом поддерживать связь между собой. Система должна вести себя как единое целое» (там же, с 203). Так необратимые процессы, тесно связанные с открытостью системы и случайностью, играют конструктивную роль, порождая диссипативные структуры.

Таким образом, в реакции Белоусова-Жаботинского проявляется и пространственная, и временная упорядоченность. В разных условиях как в эксперименте, так и при моделировании в этой системе могут наблюдаться различные формы самоорганизации – химические часы (периодический режим), устойчивое пространственное структурирование, образование волн; поведение системы может быть описано при этом странными аттракторами (рис. 29).

Подобные двухкомпонентные системы уравнений реакция-диффузия наиболее широко используются для описания множества разнообразных явлений: химических реакций, физических процессов (например, происходящих в плазме, полупроводниках), биологического морфогенеза.

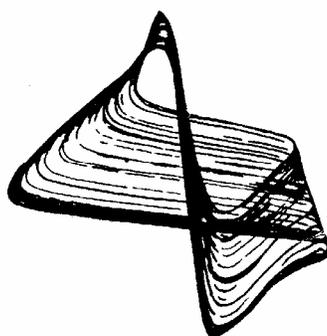


Рис. 29. Странный аттрактор системы, описывающей динамику реакции Белоусова-Жаботинского (Пригожин, Стенгерс, 1986)

Колебания во времени обычны для биохимических реакций - концентраций веществ в ходе гликолитических реакций и множества других биохимических процессов в организме, характеризующихся обратной связью и нелинейностью. Системы со странными аттракторами могут моделировать самые разные явления – колебательные химические реакции, гидродинамические процессы, динамику численности популяций, процессы в экономике.

Простые модели самоорганизующихся систем представляют собой так называемые клеточные автоматы; наиболее известная модель была создана в 1970 году – игра «Жизнь» Дж. Конвея (J. Conway). Клеточные автоматы в качестве дискретных моделей могут описывать волновой режим, подобие фазового перехода, генерировать неподвижные или же колебательные, «пульсирующие» локальные структуры, в том числе и фрактальные. Само распределение «живых» клеток – фрактал, описываемый степенным законом: среднее число живых клеток на расстоянии  $r$  от данной живой клетки пропорционально  $r$  в степени  $D$ ; фрактальная размерность ( $D$ ) оказалась равной приблизительно 1,7 (Бак, Чен, 1991).

С. Кауфман (S. Kauffman) называет спонтанно возникающий в исходно хаотической системе порядок антихаосом. Спонтанное упорядочение возникает в так называемых булевых сетях, состоящих из связанных друг с другом элементов. Случайные булевы системы, как оказалось, имеют конечное число состояний (аттракторов системы) и проявляют коллективную упорядоченность. При этом возможные состояния, в которые может переходить система, дискретны, и их число – число аттракторов системы – ограничено (Кауфман, 1991).

Более того, еще в 1928 году английский математик Ф. Рамсей доказал, что полная неупорядоченность не существует и невозможна: любое достаточно большое множество чисел, точек или объектов обязательно содержит высоко упорядоченную структуру (Грэм, Спенсер, 1990).

Многочисленны примеры самоорганизации в космологии, физике, химии, биологии и техногенных системах (электрических сетях, компьютерах). Непредсказуемое поведение наблюдается даже в простых системах, в более сложных системах такое поведение неизбежно. Сложное взаимодействие с возникновением «социального» поведения (появления лидера и ведомых) обнаружено в группе роботов, имеющих простейшие одинаковые индивидуальные программы (Уорвик, 1999).

Итак, самоорганизация с возникновением сложного непредсказуемого поведения и пространственно-временного структурирования обнаружена на всех исследованных уровнях организации.

## Часть II

### Синергетика биологических систем

#### Биологическая самоорганизация

В среде биологов господствует редукционизм, в основе которого лежат унаследованные от Лапласа представления об однозначной детерминированности причинно-следственных связей. Такой подход назван Л.В. Белоусовым (2001) микроредукционизмом, поскольку при этом предмет исследования прогрессивно расчленяется на все более мелкие пространственно-временные звенья. Однако торжество молекулярной биологии и генетики развития неожиданно блестяще подтвердило отжившие, казалось бы, концепции градиентов и морфогенетических полей и привело к возрождению холистического подхода в биологии развития (Gilbert et al., 1996).

В биологии редукционизм проявляется как убежденность в жесткой детерминации морфофункциональной организации биологических объектов их геномом. Представления о жестком тотальном генетическом контроле морфологии, функций и поведения организма не оставляют места для проявлений самоорганизации. Вопреки этим представлениям, накапливается все больше свидетельств самоорганизации (самосборки, эмерджентности) в разнообразных биологических системах всех уровней, от молекулярного и клеточного до популяционного.

Сборка макромолекулярных комплексов, например, при построении цитоскелетных структур, уже традиционно рассматривается как самоорганизация, самосборка, в частности, с позиций молекулярного

«витализма», допускающего возможность автономной самоорганизации макромолекул в высоко упорядоченные структуры (Kirschner et al., 2000).

На уровне клеточных популяций детально исследована самоорганизация пространственных паттернов, радиальных и спиральных, в бактериальных колониях. Например, спиральный паттерн колоний движущихся бактерий *Bacillus subtilis* возникает за счет координированного перемещения клеток параллельно друг другу с отчетливой тенденцией к закручиванию клеточных потоков. Самосогласованная организация сложных паттернов даже дала повод писать о «мудрости» бактерий (Ben-Jacob, 1998).

Классическим, одним из первых, примером биологической самоорганизации стала агрегация амеб акразиомицета *Dictyostelium*. Как известно, агрегирующие клетки движутся в направлении возрастания концентрации аттрактанта, цАМФ; клеточный источник аттрактанта становится центром агрегации. Агрегация амеб происходит неравномерно, с формированием концентрических или спиральных волн клеток, т.е. пространственно-временной упорядоченности вокруг центров агрегации (рис. 30). В системе агрегирующих амеб *Dictyostelium* с несколькими центрами притяжения возникает конкуренция между этими центрами; вся область оказывается разделенной на участки, связанные с центрами притяжения (Том, 1970). Таким образом в ходе дальнейшей агрегации исходно беспорядочное, случайное расположение агрегирующих амебоидных клеток приобретает черты радиального или спирального паттерна (рис.31). Позже образуется компактный агрегат, клетки которого дифференцируются.



Рис. 30. Картина агрегации амёб *Dictyostelium discoideum*  
(Баблюянец, 1990)

Еще один пример пространственной самоорганизации в популяциях насекомых, приводимый Пригожиным и Стенгерс (1986) - агрегация личинок жука *Dendroctonus micans*, происходящая под влиянием аттрактанта – феромона, синтезируемого личинками. Личинки перемещаются в направлении возрастания концентрации феромона; чем больше личинок скапливается вместе, тем выше концентрация продуцируемого ими аттрактанта. Поэтому агрегация личинок представляет собой автокаталитическую реакцию с самоусилением. Подобный очень простой механизм «коллективного разума» функционирует также при построении термитника: сначала термиты приносят и беспорядочно раскладывают кусочки земли, содержащие аттрактант; случайное расположение нескольких таких комочков вблизи друг друга определяет центр притяжения

большого числа термитов, после чего вступает в действие механизм обратной связи, самоусиления.

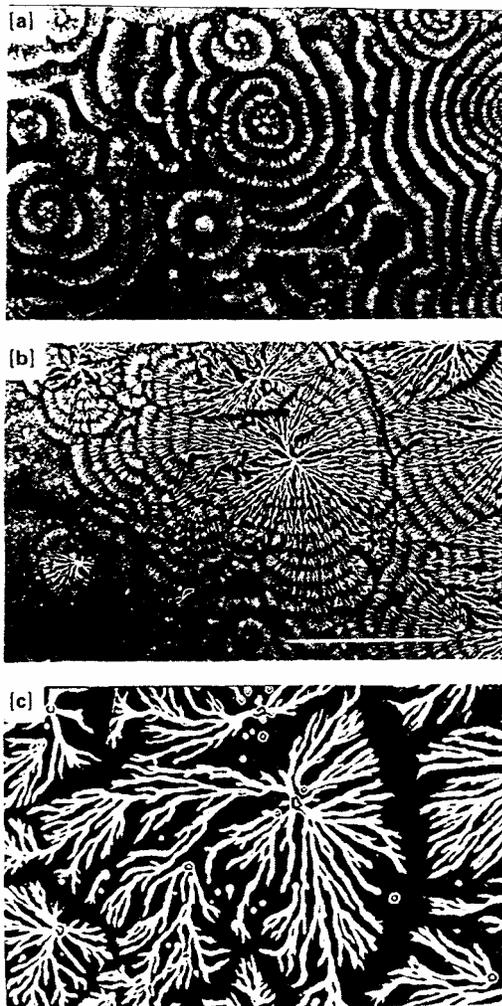


Рис. 31. Последовательность структурирования популяции амёб *Dictyostelium* (Lackie, 1986)

Коллективное поведение особей в популяции, обычно объясняемое генетически, может быть результатом взаимодействий в системе, т.е. самоорганизации. О. Тоффлер в предисловии к книге Пригожина и Стенгерс (1986) пишет о ставших классическими результатах исследований по разделению муравьев на «тружеников» и «лентяев»; как оказалось, после

разрушения сложившихся в популяции связей в каждой группе, как среди «тружеников», так и среди «лентяев», произошло расслоение с выделением тех же двух групп и внезапным превращением «лентяев» в «тружеников» и наоборот. Показано, что самосинхронизация и распределение задач в колониях муравьев осуществляются без воздействия каких-либо внешних сигналов. Сходным образом воспроизводится расслоение сообществ на лидеров и ведомых. Таким образом, целостность и иерархическая структура сообществ воспроизводится, «регенерирует», подобно тому, как планария регенерирует удаленную голову или заднюю часть.

Один из наиболее эффективных примеров самоорганизации - синхронизация вспышек светлячков Юго-Восточной Азии: ночью тысячи самцов на деревьях вспыхивают синхронно (рис.32). Сначала согласованность отдельных биологических осцилляторов-светлячков слаба, и система организуется медленно. Затем синхронизация ускоряется, что и ожидается в системе с обратной связью, и быстро распространяется, захватывая все большее скопление светлячков на дереве. Наконец, все светлячки начинают вспыхивать синхронно (примерно раз в секунду), образуя своеобразный маяк для привлечения самок. Взаимная синхронизация – кооперативное явление, временной аналог фазового перехода. Дано математическое описание процесса синхронизации вспышек светлячков, хотя достаточно трудно анализировать динамику даже одного нелинейного осциллятора, и тем более целой популяции таких осцилляторов (Mirollo, Strogatz, 1990).

Взаимная синхронизация наблюдается и в других популяциях биологических осцилляторов. Примеры включают сверчков, стрекочущих в унисон, синхронизацию электрических импульсов клеток сердца и нейронных сетей, секреции инсулина клетками гепатопанкреаса. В таких ассоциациях

пространственная и временная упорядоченность возникает путем нелинейных взаимодействий.

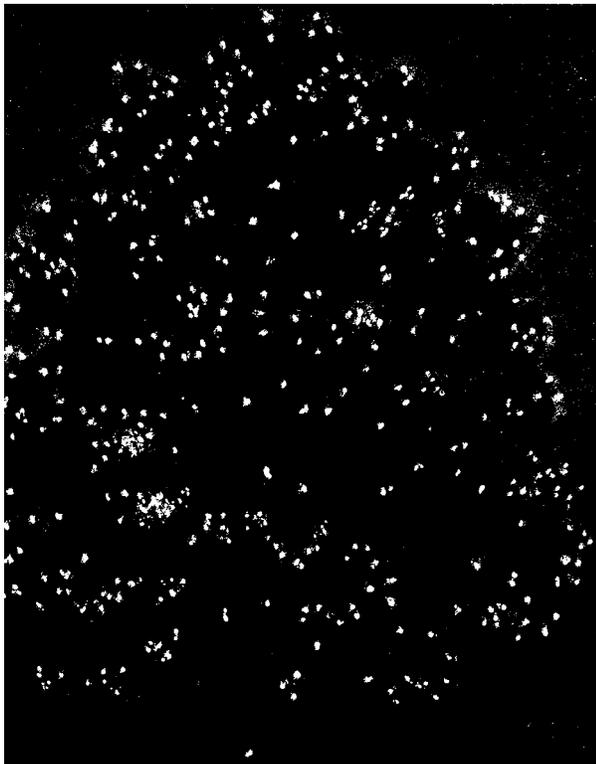


Рис. 32. Синхронная вспышка светлячков на дереве  
(Peterson, 1991)

Популяции животных самоорганизуются, генерируя коллективные паттерны, и функционируют как интегрированное целое, обладающее новыми свойствами. Синхронизированное коллективное поведение насекомых, птиц, рыб уже рассматривается как пример самоорганизации, самосборки (Parrish, Edelstein-Keshet, 1999; Whitesides, Grzybovsky, 2002). Коллективное поведение скоплений животных не всегда адаптивно, оно может возникать и без действия Дарвиновского отбора. Однако свойства ансамблей организмов или клеток могут стать объектом селекции – вероятным примером служит происхождение многоклеточных животных.

В высокой степени способность к формированию разнообразных пространственно-временных паттернов проявляется нервными клетками. Дж. Эдельмен (G. Edelman) отмечает поразительное разнообразие и сложность организации мозга; даже у близнецов найдены очень большие различия нейронной организации. Полиморфизм и вариабельность нейронной организации позволяет мозгу реагировать на разнообразие среды (Tononi, Edelman, 1998). Самоорганизация нейронов - синхронизация активности в группах нейронов и сигнала двух взаимосвязанных нейронов - обнаружена в клеточной культуре.

Отдельные теоретики приходят даже к отрицанию теории естественного отбора Дарвина, не объясняющей, по их мнению, возникновения и многообразия жизни. С. Кауфман (S. Kauffman, 1993) полагает, что самоорганизация – фундаментальная тенденция эволюции, и фактором биологической эволюции служит антихаос (стихийное возникновение порядка). Лима-де Фариа (Lima-de-Faria) изложил концепцию эволюции без отбора (автоэволюции с возникновением биологических форм и функций без участия хромосом и генома), основанную на выявлении рядов сходных форм в неживой и живой природе. По мнению автора, гены выполняют свою роль лишь на вторичном уровне: в закреплении выбора варианта формы, создании шаблона для повторения порядка, ускорении и контроле формообразования (Лима-де Фариа, 1991).

Итак, в ходе биологической самоорганизации нелинейные взаимодействия элементов могут вести к сложному и неожиданному поведению их системы с формированием упорядоченного в пространстве или времени паттерна на базе хаотической динамики отдельных элементов системы.

## Моделирование в биологии

Попытки математического моделирования биологических структур и процессов, наряду с поиском натуральных и экспериментальных моделей для описания и исследования биологического морфогенеза, давно предпринимаются биологами.

Биологи нередко представляют себе математическую биологию как средство для обработки количественных данных, весьма типичны также переоценка количественного подхода и непонимание качественных моделей. Создатель теории катастроф – качественного, скачкообразного перехода – Р. Том писал: «Бесполезно было бы противопоставлять нашей качественной модели количественные, считая их единственно научными и полезными. Ибо любая количественная модель подразумевает качественное разделение реальных явлений, предварительное выделение «системы», рассматриваемой как устойчивая и экспериментально воспроизводимая» (1970, с. 153). Р. Том убежден, что качественные свойства не сводимы к количественным, вопреки распространенному представлению (R. Thom, 1996).

Приложимость теории катастроф к биологии ограничена качественными моделями. Сам Р. Том (1970) полагает, что основной процесс морфогенеза, и в частности клеточной дифференцировки, с динамической точки зрения представляет собой катастрофу; он описывает этот процесс как топологическую перестройку первоначального центра притяжения, в результате чего он превращается в новые центры притяжения, границы участков векторного поля между которыми впоследствии получают материальное воплощение, превращаясь в границы органов. При этом, по

мнению Р. Тома, гены направляют катастрофы, которыми сопровождается морфогенез, но не вызывает их.

К. Уоддингтон (K. Waddington), выдающийся английский эмбриолог и теоретик биологии, представлял развитие организма как каскад бифуркаций и выбор траекторий развития, или креодов. «Фенотип можно представить в виде ветвящейся системы траекторий, распространяющихся в фазовом пространстве вдоль временной оси» (Уоддингтон, 1970, с. 19), в виде эпигенетического ландшафта (рис.33).

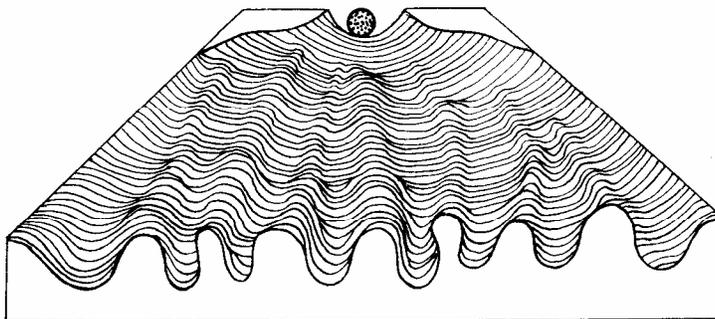


Рис. 33. Эпигенетический ландшафт Уоддингтона

Эти взгляды очень близки современным представлениям о каскаде бифуркаций в ходе развития динамических нелинейных систем. С. Кауфман применил такой подход к анализу раннего эмбриогенеза дрозофилы, рассматривая развитие как каскад бифуркаций (Kaufman, 1993). Р. Том в 1970 году писал, что разработке динамической теории морфогенеза «способствовало чтение руководств по эмбриологии, в частности, книг Уоддингтона, представления которого о “креодах” и “эпигенетическом ландшафте”, как мне кажется, хорошо укладываются в абстрактную схему, содержащуюся в моей теории структурной устойчивости дифференцируемых

функций и отображений» (с. 143). Уникальный случай влияния эмбриологических идей на разработку столь общей математической теории как теории катастроф!

«В общем виде можно сказать, что возникновение новой “фазы” в первоначально гомогенной среде приводит к явлению, которое мы называем обобщенной катастрофой; всякий процесс, в котором нарушается начальная симметрия, становится поэтому структурно неустойчивым и приводит к некоторой обобщенной катастрофе» (Том, 1970, с. 151).

Такого рода катастрофы наблюдаются в ходе индивидуального развития организма, в частности, в виде перестроек симметрии. Нарушение пространственной симметрии как усложнение предсуществовавшего паттерна играет важнейшую роль в биологическом морфогенезе. При развитии животных первое нарушение симметрии, связанное с возникновением различий по анимально-вегетативной оси яйцеклетки, происходит в ходе оогенеза; второе нарушение симметрии у билатеральных животных обусловлено появлением различий по дорсо-вентральной оси яйца или раннего зародыша.

Удобную модель для исследования представляет собой зигота фукоидных водорослей, до оплодотворения и в первые часы после слияния гамет лишенная апикально-базальной полярности и обладающая сферической симметрией. Поляризация зиготы фукоидных водорослей направляется воздействием градиента освещенности; после установления апикально-базальной полярности (полярности таллом-ризоид будущего организма) она оказывается необратимой, и освещение уже не может изменить однажды детерминированную ось.

Ориентация осевой полярности развивающегося яйца некоторых организмов в зависимости от вектора внешнего физического поля, гравитационного (становление дорсо-вентральной оси амфибий) или светового (поляризация зародыша фукоидов), демонстрирует импринтинг физических градиентов среды биологической системой в соответствии с принципом П. Кюри: симметрия воздействий содержится в эффектах.

Разумеется, формообразование в биологических системах сложнее, чем в физических, однако при определенных критических условиях, вблизи точки бифуркации, когда чувствительность к внешним воздействиям высока, действие физических факторов может становиться определяющим либо лимитирующим фактором. Зависимость ориентации основных осей организма от физических градиентов среды весьма наглядна у растений, но менее очевидна у подвижных высокоорганизованных животных. Одно из простейших физических ограничений биологического морфогенеза ясно проявляется в однослойной культуре, где физическая двумерность поверхности для прикрепления клеток определяет планарность морфогенеза клеточных систем.

Что же касается моделирования вообще, то, по словам Р. Тома (1970, с. 153), «построение модели в науке – прежде всего вопрос удачи, результат “счастливой догадки”. Но придет время, когда само построение моделей станет если не наукой, то по меньшей мере искусством. Моя попытка описать динамические модели, совместимые с морфологическими данными, представляет собой первый шаг на пути к созданию “Общей теории моделей”, которую рано или поздно придется создать». С тех пор построение моделей, по крайней мере такими мастерами как Х. Майнхардт (H. Meinhard), уже превратилось в искусство, однако общая теория моделей еще не создана.

Биологические модели имеют меньшую предсказательную силу по сравнению с физическими. Биологическое моделирование демонстрирует управляемое параметрами моделей возникновение и изменение во времени пространственной неоднородности, появление простых или весьма изощренных структур и дает возможность выявления как общих, так и частных или же случайных характеристик пространственно-временной организации системы, а также конструирования альтернативных сценариев ее развития.

Развитие динамических систем может быть описано либо в непрерывном времени (пример: поток жидкости), либо в дискретном (падение капель, смена поколений в популяции животных).

Дискретные модели в биологии развиты на основе так называемых клеточных автоматов, теория которых была разработана фон Нейманом (J von Neuman) в 50-е годы для изучения биологической репродукции. В дискретных моделях и время, протекающее отдельными шагами, дискретно, и структуры образованы дискретными ячейками, именуемыми клетками.

Простейшей из модельных систем класса клеточных автоматов, проявляющей непредсказуемое поведение, является игра «Жизнь», созданная английским математиком Дж. Конвеем (J. Conway, 1970). Это очень известная модель - «всеобщее повальное увлечение анализом на ЭВМ различных форм “Жизни”, по крайней мере в США, оценивается миллионами долларов, растраченных впустую на используемое потихоньку машинное время» (Гарднер, 1988, с. 300). Правила, детерминирующие состояние каждой клетки и названные Дж. Конвеем генетическими, чрезвычайно просты: заполненная ячейка, «живая» клетка, остается живой, если с ней контактируют 2 или 3 другие живые клетки; новая клетка рождается в пустой ячейке, если число

соседей равно трем, и погибает, если число соседей меньше двух или больше трех.

Столь простой алгоритм порождает в игре «Жизнь» достаточно сложное глобальное поведение всей системы: почти бесконечно разнообразные, нередко симметричные, иногда статичные, иногда периодические – колебательные, пульсирующие структуры. Такие локализованные стационарные или периодические конфигурации аналогичны аттракторам (точкам или предельным циклам) в континуальных моделях динамических систем. Могут возникать подвижные, перемещающиеся по клеточному полю, структуры. Были найдены различные конфигурации, моделирующие неограниченный рост «популяции», а также конфигурации-«пожиратели». В системе может наблюдаться сложное поведение, аналогичное фазовому переходу; изменение состояния одной клетки может вызвать лавину изменений во всей системе – «глобальную катастрофу». Клеточные автоматы могут продуцировать и самоподобные, т.е. фрактальные, паттерны.

Клеточные автоматы могут быть использованы для имитационного моделирования агрегации (рис. 34), морфогенеза, репродукции и других биологических структур и процессов. Вдохновленный необычайно интересными возможностями игры «Жизнь», М. Гарднер (M. Gardner) даже предположил, что «наша Вселенная, быть может, представляет собой огромный клеточный автомат, управляемый движениями элементарных частиц» (1988, с. 343).



Рис. 34. Хаотические конфигурации при эволюции клеточного автомата (Шредер, 2001)

Так называемые «нейронные сети», близкие к клеточным автоматам, представляют собой компьютерные модели, проявляющие самоорганизацию с установлением связей между различными элементами.

«Сущность любой формы, любой морфологии выражается дискретностью свойств», однако функции, лежащие в основе любой количественной модели, должны быть непрерывными (Уоддингтон, 1970, с. 147); в этом противоречии заключены проблемы моделирования с использованием континуальных моделей. Используемые в биологическом моделировании системы непрерывных (континуальных) функций способны порождать дискретные структуры.

Континуальные модели в биологии представлены главным образом так называемыми реакционно-диффузионными системами, принципиально основанными на подходе А. Тьюринга, примененным затем И. Пригожиным и многими другими исследователями. Это системы двухкомпонентных нелинейных уравнений, которые описывают возникновение упорядоченных локализованных структур в определенном диапазоне значений параметров.

Ключевые переменные, определяющие поведение системы, называются параметрами порядка, или управляющими параметрами.

Самая простая теоретическая модель, основанная на допущении о диффузии веществ-морфогенов, несущих позиционную информацию, которая направляет клеточную дифференцировку, таким образом, что морфогенетический эффект зависит от концентрации морфогена – так называемая модель «французского флага» Л. Уолперта (L. Wolpert, 1969): линейный градиент концентрации морфогена с источником и стоком. Эта теоретическая схема Л. Уолперта была впоследствии блестяще подтверждена исследованиями распределения и механизма действия регулирующих транскрипцию белковых продуктов генов гомеобокса, а также градиентов концентрации другого морфогена – ретиноевой кислоты. Тем самым успехи молекулярной биологии развития привели к возрождению концепции морфогенетического поля; «в понятии морфогенетического поля нет ничего таинственного: это понятие означает лишь, что некий процесс происходит в соответствии с заданной моделью и притом так, что имеет место структурная устойчивость» (Том, 1970, с. 148).

Х. Майнхардт (H. Meinhardt) создал динамические компьютерные имитации структурообразования в трехмерном пространстве, принципиально сходные с брюсселятором И. Пригожина и основанные на допущении о взаимодействии двух диффундирующих морфогенов - активатора и ингибитора; такие взаимодействия с обратной связью ведут к неустойчивости гомогенного распределения веществ и образованию пространственно-временного паттерна (рис. 35, 36.).

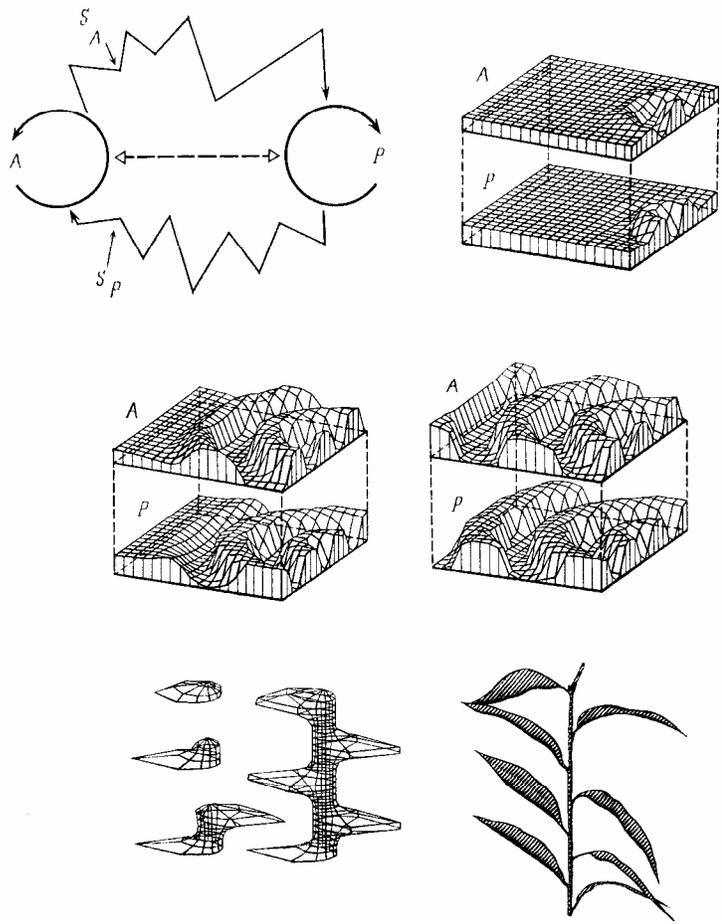


Рис. 35. Компьютерные модели Х. Майнхардта (Meinhardt, 1984; по: Исаева, Преснов, 1990)

Множество моделей, имитирующих возникновение локализованных стационарных структур в биологическом морфогенезе на основе диффузионного механизма, приведено в книге Дж. Марри (J. Murray, 1989); Марри рассматривает также моделирование динамики популяций, синхронизации биологических осцилляторов и механохимические модели формообразования. Стохастические реакционно-диффузионные системы

учитывают возникновение и усиление флуктуаций (случайных колебаний), что существенно влияет на структурообразование.

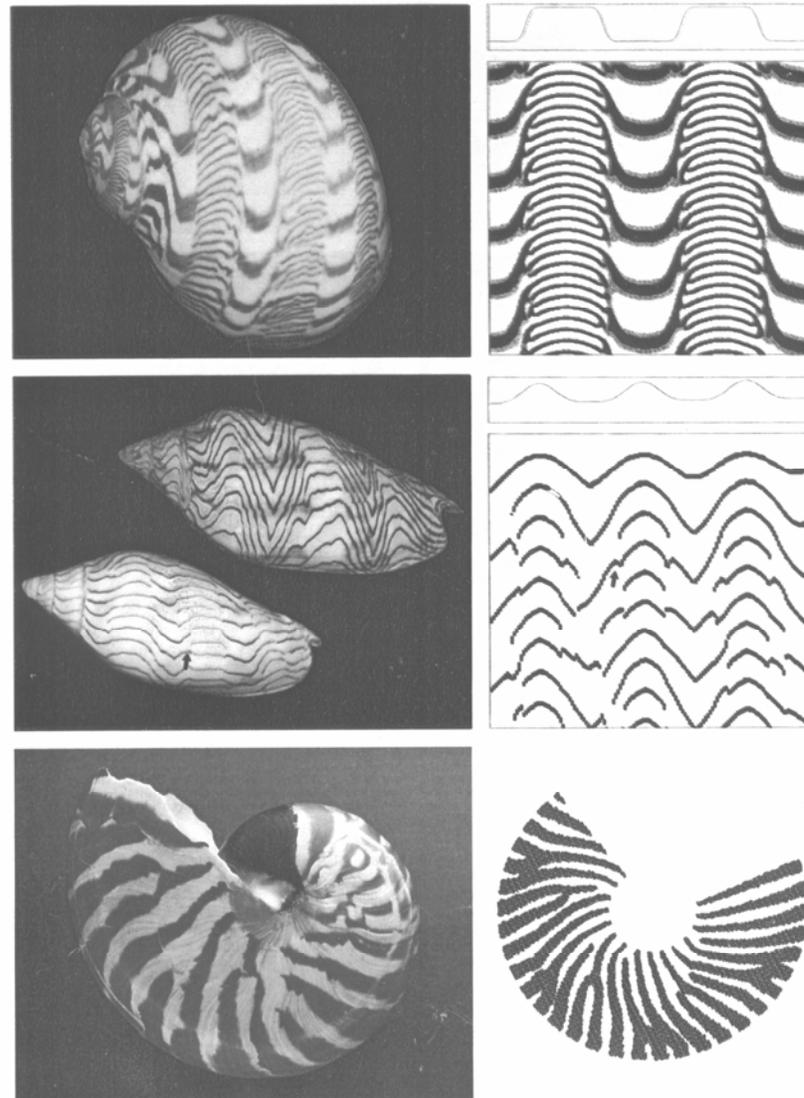


Рис. 36. Имитационные модели Х. Майнхардта (справа), воспроизводящие рисунок раковин моллюсков

Альтернативу допущению о диффузионном механизме распространения взаимодействующих друг с другом веществ-морфогенов, положенному в основу реакционно-диффузионных моделей, составляет постулат о

механических (биомеханических, механохимических) взаимодействиях клеток друг с другом и деформируемым субстратом, внеклеточным матриксом (Oster, Murray, Harris, 1983; Murray, 1989). Такие взаимодействия, несомненно, несут важнейшие морфогенетические функции в развитии многоклеточных животных; механизм обратной связи проявляется через реципрокные взаимодействия клеток с внеклеточным матриксом. Модели Остера, Марри и Харриса имитируют возникновение в исходно однородном поле клеток таких периодических структур, как сомиты, хрящевые зачатки скелетных элементов, кожные производные, например, зачатки перьев.

Весьма разработанная область теоретической биологии - моделирование роста популяций. Экологические модели, описывающие динамику роста популяций, сходны с моделями автокаталитических реакций: размножение с учетом лимитирующих неограниченный рост популяции факторов, например, конкуренции, давления хищников, вылова и т.д. Моделирование динамики популяций горбуши показало, что при массовом вылове режим становится неустойчивым, и случайные колебания могут привести к уничтожению популяции.

Необходимо отметить, что один из универсальных сценариев перехода к хаосу был выявлен биологами при изучении роста популяций. Пионерами открытия каскадов удвоений периода были создатели моделей колебаний улова горбуши - А.П. Шапиро и затем Р. Мей (R. May). Они обнаружили, что быстро следующие друг за другом бифуркации удвоения приводят к тому, что на конечный отрезок изменения управляющего параметра приходится бесконечно большое число удвоений. Анализируя этот материал, М. Фейгенбаум (M. Feigenbaum) показал универсальность этого сценария и его применимость к множеству других систем (рис. 6). Поведение популяции,

подчиняющейся простому нелинейному уравнению воспроизведения, зависит от параметра скорости роста. С увеличением значения параметра скорости роста численность популяции растет, после достижения определенного порога вместо единственного значения численности появляются два, и численность популяции начинает колебаться между двумя значениями, после перехода следующего порога появляются колебания между четырьмя значениями и т. д. Каскад последовательных бифуркаций ведет к переходу от циклического режима к хаотическому.

Итак, моделирование биологических морфо процессов с использованием как дискретных, так и непрерывных моделей представляет собой весьма разработанную область теоретической биологии.

## Топологический подход

Биологи традиционно и повсеместно используют язык геометрии Эвклида для описания структур и динамики формообразования на субклеточном, клеточном, тканевом уровнях, в индивидуальном развитии организмов и в эволюционных перестройках. Однако для такого рода описаний применим и язык топологии, поскольку именно топология рассматривает наиболее общие пространственные свойства объектов. Необходимость применения топологического языка в биологии неоднократно декларировалась такими выдающимися математиками и биологами как Р. Том и К. Уоддингтон. Плодотворность топологического анализа и моделирования уже осознана; разработана методология, позволяющая описать топологические паттерны морфогенетических процессов на всех уровнях исследования живых организмов, поставлен и решается вопрос о топологической обусловленности и топологических ограничениях биологического морфогенеза (Преснов, Исаева, 1985; Исаева, Преснов, 1990).

К настоящему времени топологический подход наиболее эффективно использован в молекулярной биологии для описания и анализа форм ДНК; топологический анализ структуры ДНК впервые был предпринят Ф. Криком (Crick, 1976) и с тех пор был существенно продвинут. Топология привлекалась также для анализа пространственной организации мембранных систем клетки и их динамики как на молекулярном, так и на субклеточном уровнях. Поле же исследований топологии клеток и организмов в онтогенезе и эволюции, примыкающее к междисциплинарной области исследований хаоса и самоорганизации, остается в мировой науке почти не занятым.

Для топологического описания не существенны ни геометрическая форма (линейные и угловые размеры, кривизна линий и поверхностей), ни частные морфологические детали организации объекта; принимаются во внимание лишь топологически инвариантные характеристики. При описании внешней формы организмов, их тканевых и органных систем такой топологической характеристикой, определяемой корректно и однозначно, может служить род поверхности ( $p$ ), который визуализируется посредством простейших канонических поверхностей – шара, тора и различных “кренделей” (рис. 37).

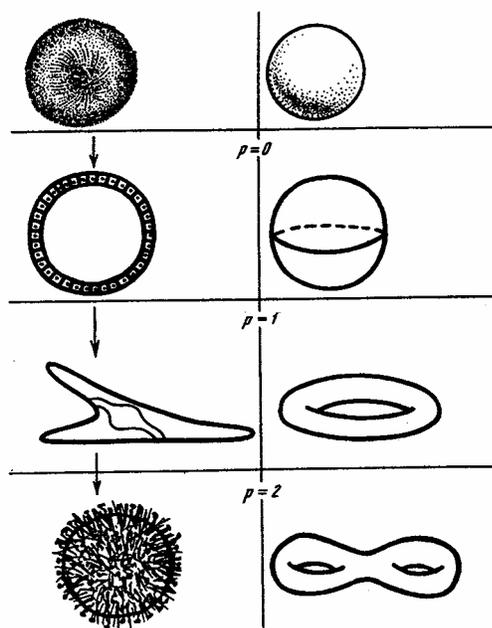


Рис. 37. Перестройки рода поверхности в онтогенезе морского ежа (Преснов, Исаева, 1991)

Поскольку при таком подходе внешняя форма биологических объектов моделируется гладкими замкнутыми поверхностями, морфогенез многоклеточных животных может быть представлен как последовательность

топологических перестроек их эпителизованных поверхностей. При этом к анализу пространственной организации эпителиальных слоев применяется теорема элементарной топологии, согласно которой любая замкнутая ориентируемая поверхность в трехмерном пространстве гомеоморфна (т.е. топологически эквивалентна) сфере с определенным числом ( $p$ ) ручек (см. Милнор, Уоллес, 1972; Матвеев, Фоменко, 1991). У биологических объектов топологические ручки обычно представлены сквозными каналами (пищеварительным и т.д.). Любой покрытый эпителием сквозной канал или сквозное отверстие рассматривается в качестве эквивалента топологической ручки; топологические перестройки поверхности биологических объектов реализуются путем локальных разрушений и последующих срастаний эпителиальных слоев; преобразуемые без разрыва объекты топологически эквиваленты.

У низших *Bilateria* род поверхности  $p = 0$ . Дальнейшие преобразования привели к появлению сквозного кишечника с родом поверхности  $p = 1$ . Тип тора - формы со сквозным кишечником - оказался устойчивой топологической структурой. Новые топологические паттерны *Bilateria* обычно возникают на базе других систем - целомической, дыхательной и половой (Преснов, Исаева, 1985; Исаева, Преснов, 1990; Чернышев и др., 2001). Тем не менее в отдельных группах могут встречаться топологические усложнения переднего отдела пищеварительного тракта. У асцидий, ведущих прикрепленный фильтрующий образ жизни, род поверхности может быть неопределенно велик (до нескольких тысяч), а число щелей в глотке варьирует даже у разных особей одной колонии, т.е. наблюдаются элементы топологического хаоса. Напротив, у активных

хордовых происходит уменьшение и стабилизация числа жаберных щелей и, соответственно, рода поверхности.

Общая схема эволюции рода поверхности многоклеточных представлена на рис. 38.

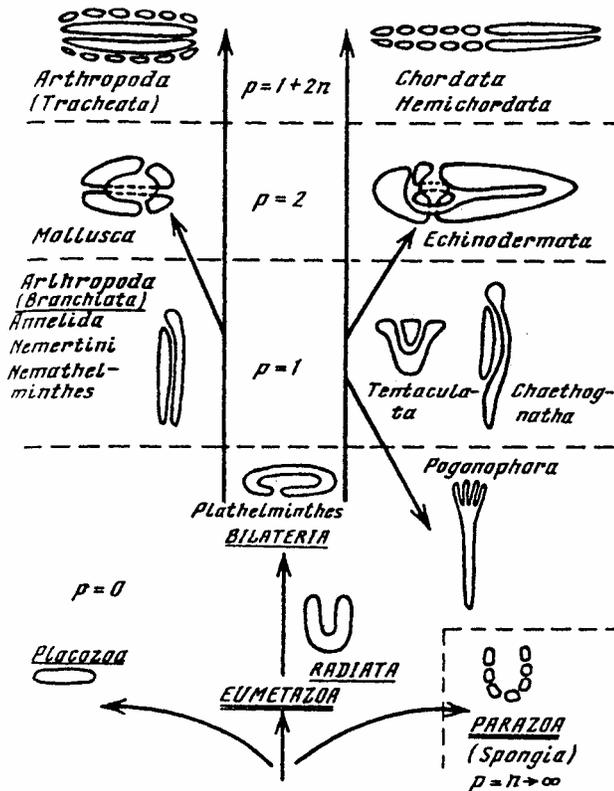


Рис. 38. Схема эволюционных преобразований поверхности организма многоклеточных животных (Преснов, Исаева, 1985)

Топологические усложнения развиваются на базе систем, функционально тесно связанных с внешней средой и фактически распределяющих ее в организме с увеличением площади поверхности раздела наружной среды и внутренней среды организма. К таким системам относятся, например, амбулакральная система иглокожих и трахейная система наземных

членистоногих. Род поверхности иглокожих можно выразить как  $p = 1 + n$ , где  $n$  - род поверхности амбулакральной системы (обычно равен 1, реже доходит до 5).

Усложненные топологические паттерны можно условно разделить на две группы - упорядоченные и неупорядоченные. Формы с упорядоченными топологическими паттернами имеют стабильный род поверхности. К таким формам относится большинство *Bilateria*, а также многие гидромедузы и гребневики. Формы с неупорядоченными топологическими паттернами имеют большой, нестабильный и неопределенный род поверхности. Полностью неупорядоченные паттерны свойственны лишь губкам. Топологическая неупорядоченность всегда развивается на основе фракталоподобных систем эпителиальных каналов. Хаотическая динамика процессов морфогенеза, проявляющаяся у высших животных в хаотизации лишь конечных этапов морфогенеза квазифрактальных структур, более выражена у низших многоклеточных.

Топологическая обусловленность увеличения рода поверхности у многоклеточных животных, возможно, заключается в неизбежности существования особенностей векторного поля на поверхности зародыша или многоклеточного сферического (с топологической точки зрения) организма (Преснов, Исаева, 1990, 1991). Эти особенности векторного поля на сфере – сингулярные точки – могут определять локализацию впячивания (инвагинации) поверхности организма. Во время встречи сопряженных точек происходит взаимное уничтожение топологического «заряда» (топологического индекса) и изменение топологии поверхности. Таким образом, изменение рода поверхности является следствием неизбежной неоднородности векторного морфогенетического поля сферической

поверхности организма, что открывает реальные возможности для более строгого топологического анализа этого процесса.

Топологические ограничения биологического морфогенеза наиболее ясно могут быть выявлены в модельных системах *in vitro*. Например, в культуре миогенных клеток наблюдается фазовый переход клеточной системы - от отдельных беспорядочно расположенных миобластов к формированию клеточных потоков, что обусловлено взаимодействиями клетка-клетка и клетка-субстрат, создающих локальный порядок расположения клеток. При слиянии миобластов в миосимпласты с формированием миотуб вдоль траекторий полей направлений клеток происходит стабилизация возникшего паттерна с отчетливой визуализацией топологических сингулярностей полей направлений (рис. 39).

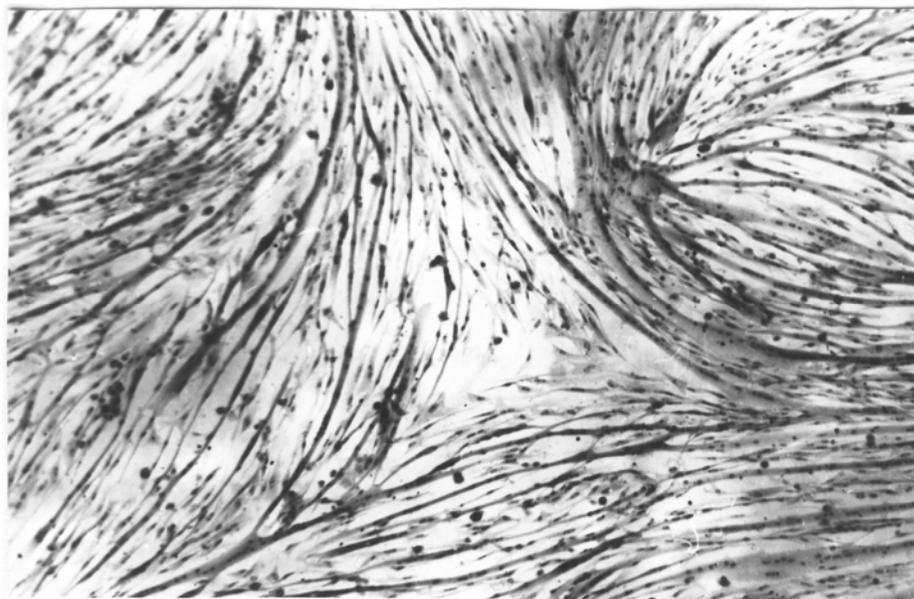


Рис. 39. Топологические сингулярности полей направлений в миогенной культуре (Исаева, 1994)

Путем контактной ориентации клетка-клетка и клетка-субстрат осуществляется трансляция локального, ближнего порядка клеточных взаимодействий в дальний, глобальный порядок клеточных полей. Ограниченное число топологических особенностей полей направлений, возможных на плоскости, диктует и соответствующие ограничения планарного морфогенеза - в однослойной культуре (рис. 40).

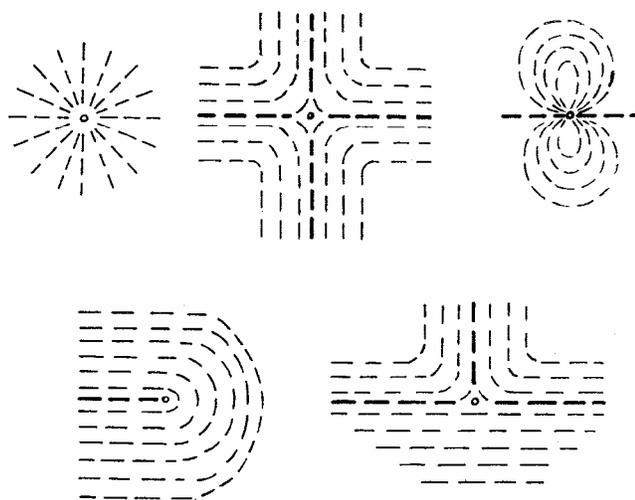


Рис. 40. Сингулярности полей направлений на плоскости (Исаева, Преснов, 1990; по: Минеев, 1982)

Поля направлений осей удлинённых клеток на субклеточном уровне детерминируются полями направлений структурных элементов цитоскелета, определяющих осевую ориентацию поляризованных клеток. Фибриллярные или тубулярные структуры цитоскелета (цитоматрикса) образованы удлинёнными молекулярными комплексами, состоящими главным образом из полимеров актина, тубулина, белков промежуточных филаментов, обладающих жидкокристаллическими свойствами. Система топологических

сингулярностей, или дефектов жидкокристаллической структуры – основа морфофункциональной организации цитоматрикса, выполняющего опорную, двигательную и интегрирующую клетку функции. К дефектам такого рода применимо высказывание Ларошфуко, приведенное в книге П. Де Жена о жидких кристаллах (1977, с. 145): «Есть недостатки, которые на деле блистают ярче, чем сами добродетели».

В свою очередь, сингулярности структуры цитоматрикса в определенной мере обусловлены самоорганизацией молекул в жидких кристаллах. Для примера рассмотрим самый простой случай так называемого нематического жидкого кристалла, упорядоченность которого определяется тенденцией удлинённых молекул выстраиваться параллельно друг другу (рис. 41). Преимущественное направление длинных осей молекул описывается единичным вектором; распределение таких отрезков создает поле направлений. В двумерном нематике, как и в однослойной клеточной культуре, возможно существование лишь ограниченного числа топологических сингулярностей (рис. 40).

В капле нематического жидкого кристалла влияние граничных условий и поверхностного натяжения на расположение молекул приводит к возникновению точечной трехмерной сингулярности (рис. 42), «ежа» (либо двух особенностей на поверхности).

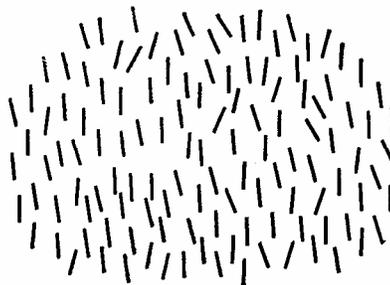


Рис. 41. Ориентация молекул нематического жидкого кристалла

Таким образом, в жидких кристаллах можно наблюдать как структурную самоорганизацию молекул, так и топологические ограничения морфогенеза в этой системе. Сходство точечной трехмерной сингулярности в капле нематика (рис. 42) с центром организации микротрубочек эукариотических клеток не случайно: структуры цитоскелета обладают свойствами жидких кристаллов.

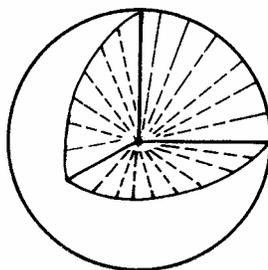


Рис. 42. Объемная точечная сингулярность в капле нематика  
(Исаева, Преснов, 1990; по: Рожков, 1986)

К цитоматриксу (рис. 43) применимы также представления о перколяции – образовании связанной сети, связанного кластера с изменением свойств системы, фазовым переходом (Де Жен, 1982; Исаева, Преснов, 1990;

рис. 44). Итак, определенные топологические ограничения биологического морфогенеза неизбежны и неустранимы.

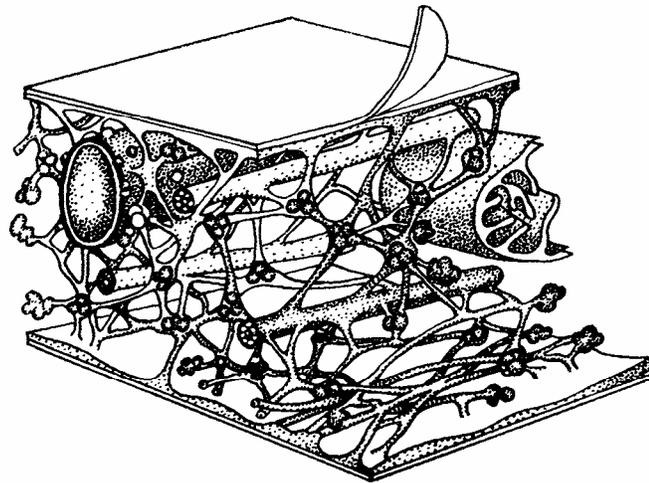


Рис. 43. Организация цитоматрикса  
(Исаева, Преснов, 1990; по: Porter, 1987)

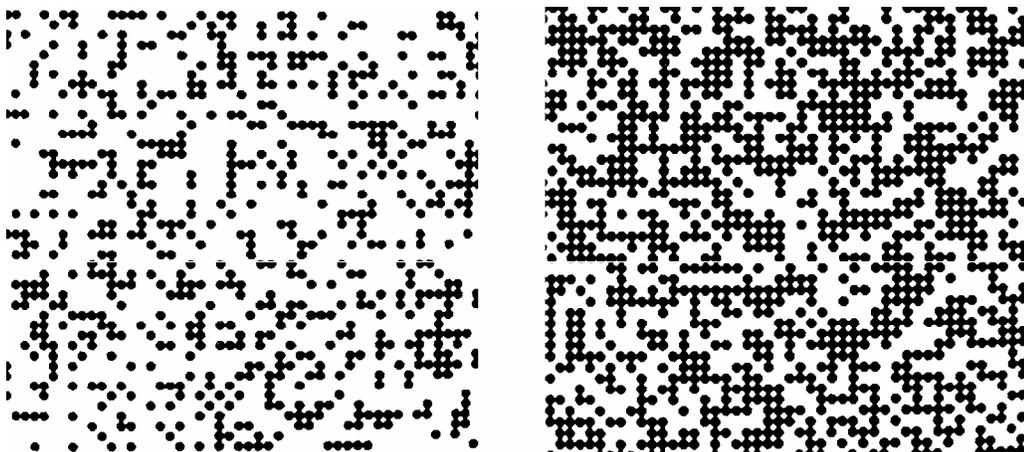


Рис. 44. Узлы решетки ниже порога перколяции (слева) и вблизи него  
(Шредер, 2001)

## Исследования фракталов в биологии

Фрактальная геометрия дала возможность сжатого математического описания биологических структур и процессов, недоступных для описания языком геометрии Эвклида. «Ученые (я уверен) будут удивлены и восхищены, обнаружив, что немало форм, которые они были вынуждены называть зернистыми, подобными гидре, бородавчатыми, изъязвленными, ветвистыми, похожими на морские водоросли, странными, запутанными, извилистыми, волнистыми, клочковатыми, морщинистыми и тому подобными, отныне могут описываться строгим и точным количественным образом» (Mandelbrot, 1983, p. 5). Живая природа наполнена разнообразными фракталами, красота или невзрачность которых поддается простому и компактному описанию. Фрактальная геометрия уже провозглашена принципом дизайна живых организмов (Weibel, 1991) и может стать универсальным языком для описания и анализа биологических морфо процессов.

Применительно к биологическому морфогенезу еще Д Арси Томпсон заметил, что раковина морского ушка *Nautilus*, головоногого моллюска *Nautilus pompilius*, закрученные рога копытных – повторение одной и той же структуры с симметрией подобия, в основе которой лежит логарифмическая спираль, или спираль Архимеда (D'Arcy Thompson, 1917).

Общая черта фрактальных ветвящихся структур в живой природе - увеличение площади раздела фаз, максимальное заполнение пространства, что обеспечивает живым организмам максимизацию площади обмена с окружающей средой и соответствующую интенсификацию метаболизма при минимизации общего объема (принцип минимакса). В этом - биологическая функция фрактальных структур, создающих огромное разнообразие

биологической формы и функции. Именно фрактальная размерность представляет собой показатель, меру заполнения пространства фрактальной структурой. Фрактальная линия выходит за пределы одномерного пространства, вторгаясь в двумерное; фрактальная плоскость частично выходит в трехмерное пространство. Уже постулировано, что фрактальные структуры обеспечивают добавочное четвертое измерение жизни: хотя живые существа занимают трехмерное пространство, их физиология и анатомия функционируют так, как если бы они были четырехмерными (West et al., 1999).

Исследования фракталов и хаоса в биологии постепенно охватывают все уровни организации живого, от молекул до экосистем. Даже простое и далеко не полное перечисление тематики дает представление о размахе (или пока еще - замахе) исследований фракталов в биологии и биомедицине. На молекулярном уровне это изучение первичной и вторичной структуры ДНК, РНК, белков, других макромолекул и их комплексов, динамики окислительных процессов и т.д. На субклеточном и клеточном уровне исследуются фрактальные свойства пространственной организации мембран, цитоплазмы, ядер, распределения рецепторов и молекул адгезии (одна из вновь открытых молекул клеточной адгезии получила название «фракталкин»), кинетика связывания лигандов с рецепторами, динамика клеточного движения, морфология различных клеток и их ассоциаций. Тканевой уровень фрактальных исследований включает морфологическую организацию и разнообразные гистогенезы в норме и патологии, особенно при онкогенезе. На уровне органов и организма изучается фрактальная организация дыхательной, сосудистой и других систем животных и растений, множество физиологических и поведенческих реакций организма в норме и патологии.

Словом, распределение исследований фракталов в биологии само представляет собой быстро растущий и ветвящийся фрактальный кластер.

На основе программ с использованием алгоритмов построения фрактальных структур созданы компьютерные имитационные модели ряда биологических объектов. Итеративная система функций, примененная к определенной матрице изображения, дает достаточно реалистические изображения растительных объектов даже без введения случайных чисел (рис.45, 46, 47).

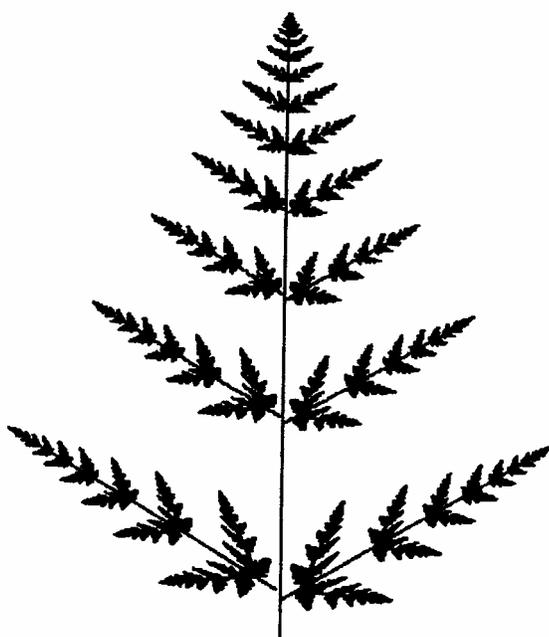


Рис. 45. Изображение листа папоротника, построенное с помощью детерминированной системы итерированных функций (Кроновер, 2000)

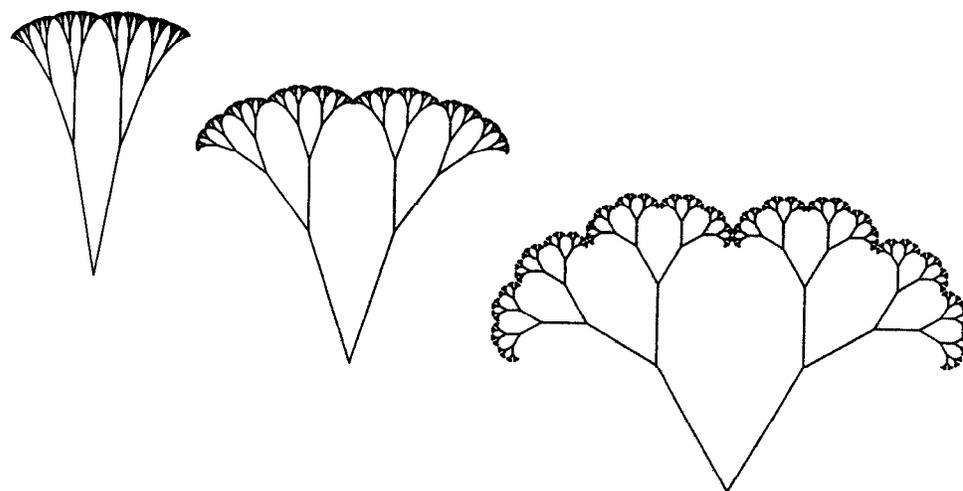


Рис. 46. Фрактальные растения (Mandelbrot, 1983)

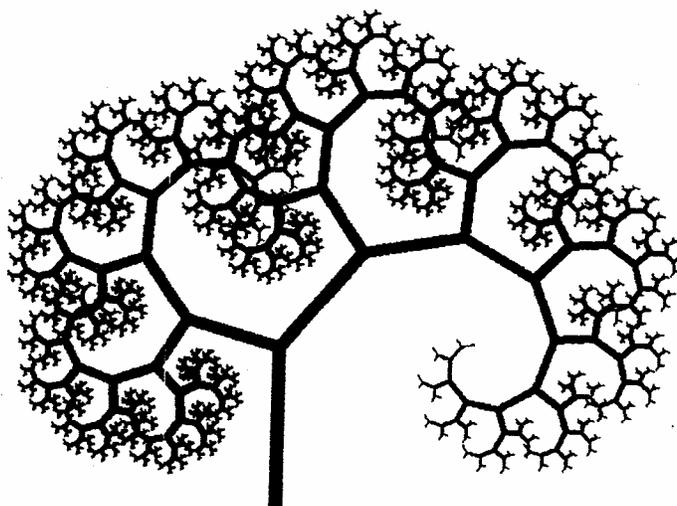


Рис. 47. Асимметричное фрактальное дерево (Mandelbrot, 1983)

При этом осуществляется значительное сжатие информации: так, для построения листа папоротника использованы 24 параметра вместо сотен тысяч точек, необходимых для передачи того же изображения без использования фрактальной программы (Юргенс и др., 1990). Еще более реалистичские изображения можно получить с использованием датчика случайных чисел – при этом деревья перестают быть симметричными, приобретая большее сходство с живым объектом (простейший пример –рис. 48).

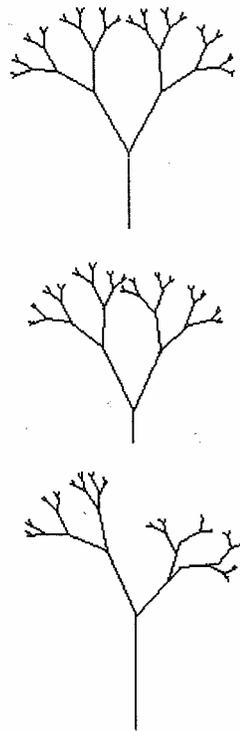


Рис. 48. Фрактальные деревья, построенные без введения случайных чисел (наверху) и с различной степенью рандомизации

Математическая концепция фрактального скейлинга (масштабной инвариантности) дает новую логику для понимания структуры,

формообразования и функционирования биологических систем, генетическое кодирование и механизмы морфогенеза которых могут использоваться повторно и многократно, что обеспечивает сжатость генетической информации.

Итак, для морфологических описаний наряду с обычно используемой классической геометрией Эвклида в биологии и биомедицине все шире применяется язык фрактальной геометрии. Такой подход может быть более адекватным, а иногда и совершенно необходимым для описания биологических объектов и процессов, поскольку они обладают фрактальными свойствами, характеризуясь фрактальной (дробной) размерностью и масштабной инвариантностью, или самоподобием (Mandelbrot, 1977, 1983; Weibel, 1991, 1993; Metzger, Krasnow, 1999; West et al., 1999; Исаева и др., 2001).

## **Фрактальная самоорганизация клеток**

Морфология клетки, как известно, определяется организацией ее цитоскелета (цитоматрикса) – связанного фрактального кластера. Фрактальная геометрия – геометрия иерархических случайных процессов и порождаемых ими структур – применима к описанию клеточной морфологии от субклеточного до надклеточного уровня. Клетки и их комплексы сложной пространственной организации, не поддающейся строгому описанию в традиционных рамках, могут быть количественным образом охарактеризованы путем определения фрактальной размерности ( $D$ ) – показателя сложности пространственной организации фрактальной структуры, меры заполнения пространства этой структурой. Примером может служить определение фрактальной размерности нерегулярных клеточных ансамблей первичной мезенхимы морского ежа в однослойной культуре клеток.

Морфология мультиполярных клеток первичной мезенхимы с множеством отростков напоминает таковую нейронов и глиальных клеток, значения фрактальной размерности которых (в пределах от 1,25 до 1,75) достаточно точно характеризуют определенные типы этих клеток (Smith, Lange, 1996). Значения фрактальной размерности клеточных ансамблей первичной мезенхимы морского ежа оказались близки к определенным ранее для морфологически сходных клеточных сетей, например, для образцов костного мозга человека, фрактальная размерность которых варьирует в пределах 1,6 – 1,7 (Naeim et al., 1996).

Определение значения фрактальной размерности применено для количественной характеристики морфологических паттернов культивируемых клеток первичной мезенхимы, распластанных по искусственному двумерному

субстрату, двумерность морфологии которых определяется плоскостной контактной ориентацией клеток. Культивируемые клетки первичной мезенхимы мультиполярны и образуют многочисленные, нередко ветвящиеся, филоподиальные отростки (рис. 49). Определение фрактальной размерности таких клеток дает значения, варьирующие в пределах 1,5-1,6; в частности, для представленной клетки значение  $D = 1,59$ .

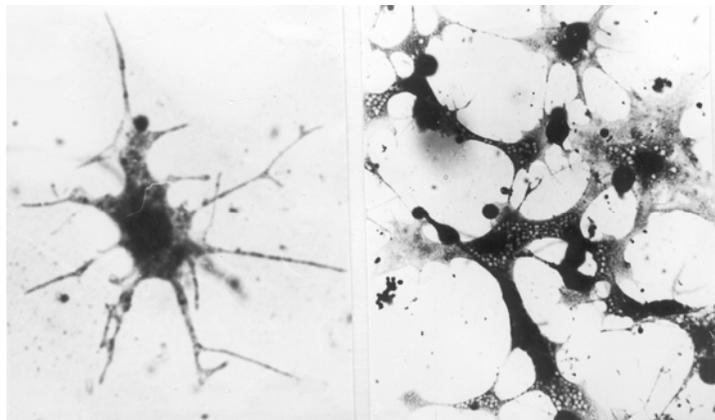


Рис. 49. Мультиполярная клетка и сетчатый синцитий первичной мезенхимы морского ежа (Каретин, Исаева, 2002)

Позже формируются мезенхимные сетчатые ансамбли с многочисленными отростками-«мостиками» (рис. 49), определение фрактальной размерности которых дает значения  $D$  в пределах от 1,74 до 1,76. Так, для представленного изображения участка клеточной сети значение фрактальной размерности  $D = 1,74$ . Таким образом, в процессе цитодифференциации значение фрактальной размерности как количественный показатель сложности пространственной организации, степени расчлененности элементов мезенхимы и заполнения ими двумерного пространства, возрастает. В данном случае определение значения

фрактальной, дробной, размерности служит доказательством фрактальной сущности исследуемых структур и дает количественную характеристику сложности пространственной организации клеток и их ансамблей в динамике процесса морфогенеза.

Дифференцированные клеточные ансамбли первичной мезенхимы морского ежа продуцируют спикулы личиночного скелета. Морфология личиночных спикул морских ежей, офиур и голотурий имеет таксономическое значение - поэтому фрактальная размерность спикул может быть применена в качестве количественной характеристики при идентификации вида.

Фрактальная размерность со значениями  $D$  от 1,6 до 1,7 характерна для конфигураций, описываемых моделью агрегации, ограниченной диффузией, примененной для моделирования фрактальной самоорганизации агрегирующих гемцитов гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Державин, Исаева, 2000).

Контакт гемолимфы с наружной средой вызывает немедленную, быстро протекающую и потому недоступную для непосредственного наблюдения агрегацию гемцитов – модифицированную *in vitro* реакцию тромбообразования. Агрегация гемцитов *in vitro*, подобно агрегации клеток крови или гемолимфы других животных - проявление защитной гемостатической функции, предотвращающей *in vivo* потерю гемальной жидкости. Гемциты в организме осуществляют также инкапсуляцию инородного материала биотического или абиотического происхождения.

Система агрегирующих *in vitro* гемцитов, состоящая исходно из отдельных клеток - элементов с хаотической индивидуальной динамикой, оказалась удобной для исследования фрактальной самоорганизации - как общих для живых и неживых систем ее проявлений, так и специфичных для

данной биологической системы клеточных механизмов биологического фракталообразования.

После перенесения гемолимфы в чашку Петри одновременно с продолжающейся агрегацией происходит осаждение агрегатов: можно наблюдать лежащие на дне чашки уплощенные рыхлые агрегаты различного размера и разнообразной причудливой формы ( рис. 50), очень сходные с фрактальными «монстрами» (Mandelbrot, 1983).

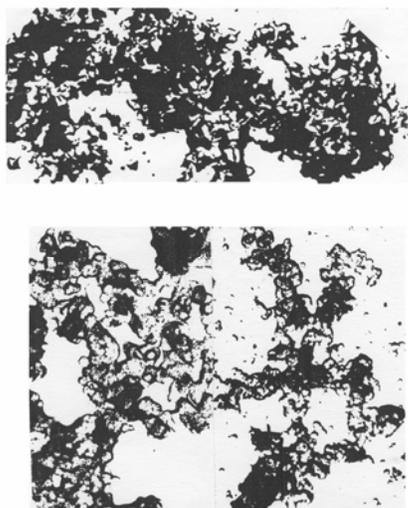


Рис. 50. Морфологическое сходство агрегата гемоцитов (внизу) с фракталом Мандельброта

Линейные размеры агрегатов в процессе последующего сокращения уменьшаются в несколько раз. Вероятно, в организме моллюска агрегат функционирует сначала как тромб, закрывающий отверстие раны, затем сокращение сгустка гемоцитов, по периферии одновременно прикрепленных к внеклеточному веществу и/или клеткам раневой поверхности, обеспечивает стягивание краев раны.

Сокращение и компактизация завершаются образованием правильных сферических агрегатов, прикрепленных к дну чашек. В течение последующих нескольких часов после эксплантации самоорганизация гемоцитов в сферических агрегатах приводит к послойному концентрическому расположению уплощенных вытянутых клеток (рис. 51), подобно возникающему в ходе инкапсуляции инородного тела - однако в отсутствие последнего.

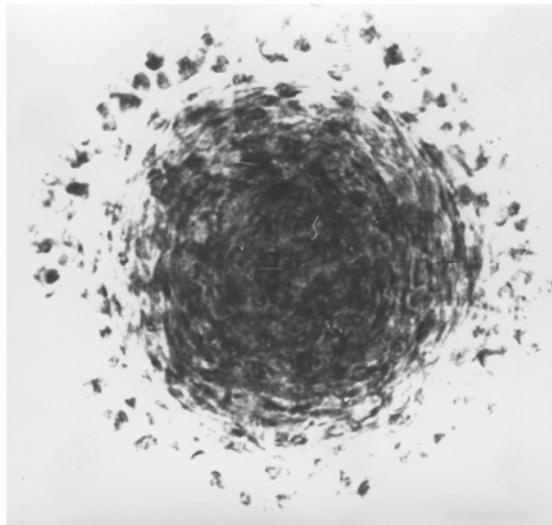


Рис. 51. Самоорганизация клеточного агрегата

Агрегация клеток гемолимфы, сокращение и структуризация агрегатов гемоцитов блокируются цитохалазином, что свидетельствует о зависимости обоих процессов от функционирования интактной системы актиновых филаментов и тем самым выявляет биологический механизм фрактальной саморганизации данной клеточной системы.

Таким образом, в процессе саморганизации гемоцитов *in vitro* воспроизводятся защитные клеточные реакции и защитно-морфогенетические

процессы, характерные для организма: агрегация (тромбообразование), сокращение тромба и процесс инкапсуляции, причем присутствие инородного тела не является обязательным условием структурирования агрегата гемцитов.

Поскольку прямое наблюдение образования фрактального кластера в результате агрегации гемцитов невозможно, моделировалась обратная динамика морфогенеза фрактального агрегата при его сокращении. Совпадение хода кривых соотношения площади и оптической плотности изображения агрегата для реального объекта в процессе сокращения и для его фрактальной модели доказывает фрактальную сущность агрегатов гемцитов на начальных стадиях их сокращения. Прямым доказательством фрактальной природы агрегата гемцитов послужило определение его фрактальной размерности. Размерность ранних агрегатов гемцитов оказалась дробной, с максимальным значением, не превышающим у визуализируемых агрегатов 1, 6 и затем быстро падающим в ходе компактизации агрегата; далее в процессе сферообразования и минимизации площади поверхности агрегатов фрактальность их организации, естественно, полностью исчезает. Была построена компьютерная имитация хаотических фрактальных кластеров гемцитов на базе модели DLA (Державин, Исаева, 2000). Фрактальная размерность агрегатов гемцитов - топологический инвариант, определяющий внутренний порядок хаотического кластера - характерна для кластеров модели DLA (Witten, Sander, 1981; Сандер, 1987).

Итак, процесс агрегации гемцитов как переход от однородной фазы (суспензия отдельных гемцитов) к конечному стационарному состоянию (рис. 52) включает фазу переходного хаоса, имеющего фрактальную природу и подчиняющегося закономерностям фрактальной геометрии.

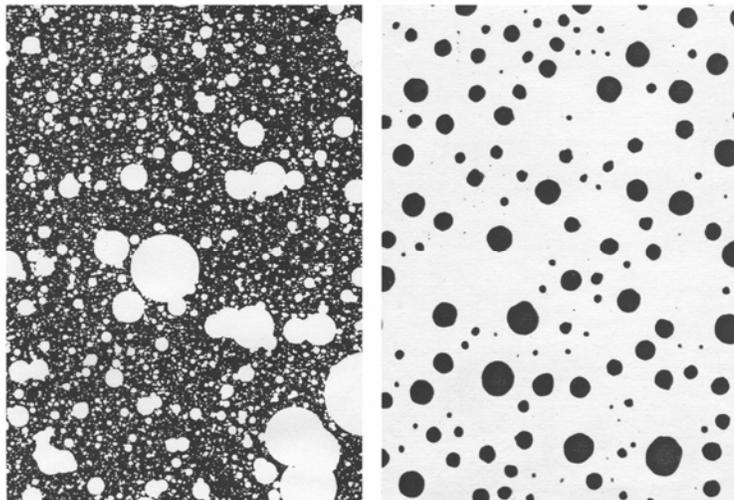


Рис. 52. Фрактал Мандельброта (слева) и конечная фаза агрегации гемоцитов

В ходе агрегации гемоцитов, по-видимому, происходит и объединение возникающих фрактальных кластеров друг с другом, подобно наблюдаемому в неживой природе (Смирнов, 1991). Конечное стационарное состояние системы можно рассматривать как визуализацию исходных центров агрегации (иначе говоря, распределенных точечных аттракторов), динамика конкурентных отношений которых в ходе агрегации и последующего сокращения возникших фрактальных кластеров приводит к образованию на дне чашки Петри сфер различного размера. Эта конечная картина также представляет собой фрактал, сравнимый с фракталом Мандельброта («швейцарским сыром»: Mandelbrot, 1983), имеющим размерность (для фона) около 1,9 (рис. 52).

Таким образом, в экспериментальной системе агрегирующих гемоцитов наблюдается переход от хаоса к порядку, фазовый переход состояния клеточной системы с возникновением новой «фазы» в первоначально гомогенной среде, иначе говоря, обобщенная, или глобальная катастрофа Р. Тома. Подобную глобальную катастрофу с визуализацией центров притяжения

и их областей (бассейнов) действия Р. Том наблюдал на картинах агрегации амёб миксомицета *Dictiostelium* (рис. 31).

Как и амёбы миксомицета, клетки крови и гемолимфы – система быстрого реагирования, характеризующаяся хаотической динамикой и быстротой переходов из одного состояния в другое, причем предсказуемому конечному состоянию может предшествовать переходный хаос.

Итак, в чашке Петри можно наблюдать хаос – хаотические фрактальные кластеры. Имеет ли место хаос в организме многоклеточных животных?

## Хаос на уровне организма

Попытаемся рассмотреть проявления хаоса в морфологической организации некоторых квазифрактальных структур многоклеточных животных. Многие биологи весьма скептически относятся к утверждениям о возможности проявлений хаоса в живой природе, поскольку отождествляют хаос с беспорядком, нерегулярностью, непредсказуемостью. Вспомним, что процессы, именуемые в современной науке хаотическими, как и порождаемые ими хаотические структуры, сочетают детерминированность и случайность, ограниченную предсказуемость и непредсказуемость; оба полюса - порядок и хаос - не существуют в чистом виде.

К квазифрактальным объектам относятся организмы с повторяющимися модульными элементами - растения и колониальные животные, в частности, корнеголовые ракообразные, некоторые представители которых на паразитической стадии жизненного цикла имеют колониальную организацию, например, *Sacculina polygenea* и *Peltogasterella gracilis*. Применение техники культивирования *in vitro* позволило визуализировать колониальное, нерегулярное и хаотизированное строение этих паразитических ракообразных с множеством модульных элементов репродуктивной и трофической систем, интегрированных в колониальный организм высшего порядка - т.е. квазифрактальный объект, характеризующийся структурным самоподобием (Исаева и др., 1999; Шукалюк, Исаева, 2000). Наличие двух основных модулей - трофического и репродуктивного - дает возможность сравнить организацию колонии *P. gracilis* с компьютерным фракталом Мандельброта (рис. 53, 54).

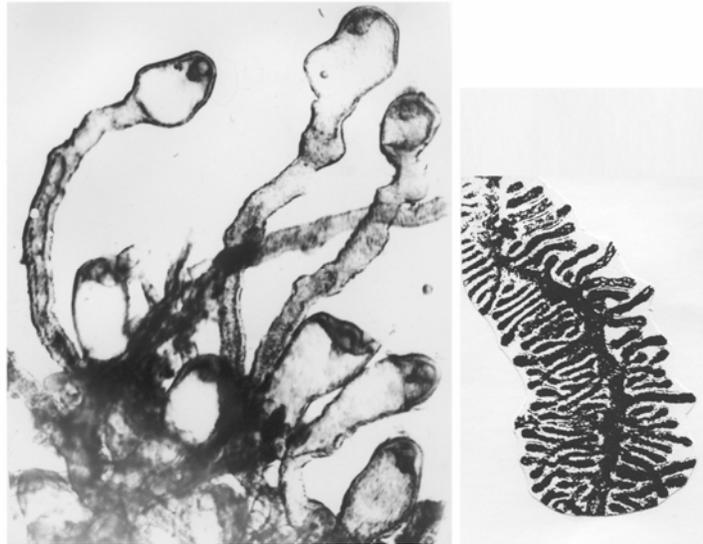


Рис. 53. Бластозоиды (слева) и «ламповая щетка» трофической системы *Peltogasterella gracilis*

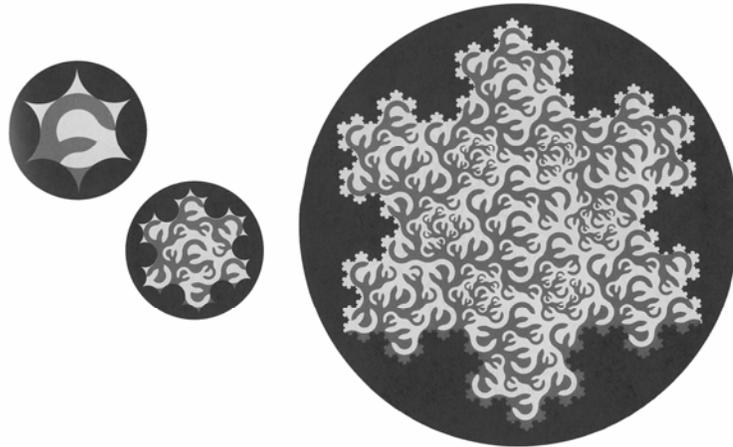


Рис. 54. Один из фракталов Мандельброта (Mandelbrot, 1983)

Разумеется, биологический морфогенез включает не только умножение числа и рост основных модулей, но также дифференциацию с развитием новых форм и структур, поэтому биологическое формообразование ближе к образам

детерминированного хаоса комплексных динамических систем - знаменитому множеству Мандельброта.

По-видимому, репродуктивный потенциал почкующейся колониальной интерны *P. gracilis* и *S. polygenea* огромен или даже практически неограничен. У этих представителей корнеголовых наблюдается отчетливо выраженная хаотизация и фрактализация паттерна с потерей на этой стадии жизненного цикла плана строения и характерных для членистоногих черт организации. Вероятно, утрата плана строения и таких базовых черт членистоногих, давших название типу, как сегментация, расчлененность, связана с отсутствием жесткого экзоскелета на паразитической стадии - сбрасыванием оков, ограничителей морфогенеза. Общей же особенностью экологии колониальных животных оказывается прикрепленный, сидячий (иногда пелагический) образ жизни, для корнеголовых - внутри организма хозяина.

Фрактальность характерна отнюдь не только для колониальных и сидячих организмов. В то время как у прикрепленных к субстрату организмов наблюдается фрактализация наружной поверхности, увеличивающая площадь раздела организм - среда, у подвижных многоклеточных животных осуществляется фрактализация внутренней поверхности (необходимо заметить, что с топологической точки зрения эта поверхность также является наружной и выполняет те же биологические функции интенсификации обмена со средой).

Организм многоклеточных животных заполнен фрактальными структурами, возникающими на базе эпителиальных и мезенхимных морфогенезов. В большей мере исследовалась и моделировалась фрактальная организация ветвящихся эпителиальных структур, прежде всего бронхиального дерева и сосудистой системы млекопитающих. Б. Мандельброт

(Mandelbrot, 1983, p. 165) предложил планарную компьютерную модель бронхиального дерева (рис. 55), неоднократно воспроизведенную другими авторами, в частности, в недавней замечательной обзорной статье о генетическом контроле морфогенеза легких млекопитающих и трахейной системы дрозофилы (Metzger, Krasnow, 1999).

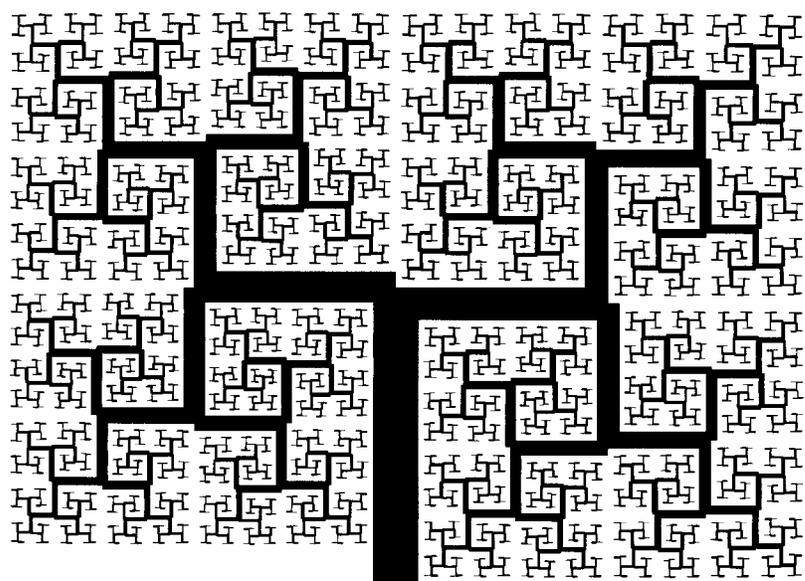


Рис. 55. Модель бронхиального дерева млекопитающих (Mandelbrot, 1983)

Оказалось, что один и тот же сигнальный путь взаимодействия фактора роста фибробластов с рецептором этого фактора повторно используется при детерминации каждого последовательного шага ветвления трахеол дрозофилы и легких млекопитающих (Metzger, Krasnow, 1999). Таким образом, найден единый биологический алгоритм фрактального морфогенеза дыхательной системы насекомых и позвоночных!

Все биологические фрактальные структуры просты для генетического кодирования, поскольку один и тот же основной биологический механизм

ветвления может быть многократно повторен. Реитерация функционирования контролирующих фрактальный морфогенез генов обеспечивает тем самым сжатость генетической информации.

Картина раннего ветвления трахеол дрозофилы и бронхиального дерева млекопитающих стереотипна, однако у терминальных ветвей нет жестко определяемого паттерна - он зависит от снабжения кислородом (Metzger, Krasnow, 1999). Последнее обстоятельство, совсем не акцентируемое авторами цитированной статьи, подчеркивающими именно генетическое программирование фрактального морфогенеза в организме, кажется крайне важным. Возникает принципиальный вопрос о возможности и более того - неизбежности проявлений структурного хаоса в организме. Казалось бы, у таких высокоорганизованных животных, как дрозофила и млекопитающие, не может быть хаоса в морфологии организма, жестко программируемой геномом. В среде биологов доминирует догмат генетического контроля морфологической организации. Объясняя вариабельность морфологии, биологи обычно рассматривают лишь генетические факторы и действие среды.

Однако уже выявлены элементы хаоса в функционировании нейронов и их сетей, хаотическая фрактальная динамика на электроэнцефалограммах и электрокардиограммах человека. Еще более поразительно, что хаос в функционировании организма оказался нормой и признаком здоровья, а упорядоченный режим - свидетельством патологии (West, Goldberger, 1987; Голдбергер и др., 1990). Например, патологическая периодичность в функционировании нервной системы проявляется при эпилепсии, паркинсонизме, маниакально-депрессивном психозе. Сокращения сердца здорового человека лишены строгой периодичности, их траектории в фазовом пространстве образуют хаотический, или странный аттрактор.

Ретроспективное исследование кардиограмм пациентов с заболеваниями сердца выявило в одном случае за 8 суток до внезапной остановки сердца аттрактор в виде предельного цикла; у другого тяжелого больного с нитевидным пульсом за 13 часов до остановки сердца был обнаружен точечный аттрактор сердечного ритма (Голдбергер и др., 1990). Определенная хаотичность, беспорядочность работы сердца наблюдается у здоровых молодых людей с большим потенциалом адаптивных реакций на непредсказуемые изменения среды. При старении и заболеваниях сердца ритм его сокращений приобретает более регулярную периодичность, запас гибкости и адаптивности реакций падает. Итак, хаос в функционировании организма в определенной мере - признак здоровья, тогда как жесткая периодичность указывает на его нарушения. Разумеется, патологична и другая крайность – высокая степень хаотизации сокращений вплоть до фибрилляции и прекращения нормальной согласованной работы сердечной мышцы, когда необходима внешняя синхронизация сокращений кардиостимулятором или даже сильным электрическим разрядом.

Подобно тому, как осциллограммы регистрируют хаотическую динамику функциональной активности, морфологические квазифрактальные структуры организма представляют собой запись, фиксацию хаотической динамики процессов морфогенеза в ходе индивидуального развития организма, структурную визуализацию морфогенеза.

Даже относительно простые фракталы живой природы отличаются от идеальных компьютерных фракталов неполнотой и неточностью повторений структуры - это квазифракталы, нерегулярные, хаотические фракталы, или иначе - мультифракталы. Для биологических структур на разных уровнях организации характерна неоднородность, нерегулярность и наличие элементов

хаоса (рис. 56). Все биологические фракталоподобные структуры представляют собой результат и структурную запись хаотических процессов их морфогенеза. В отличие от математических фракталов, квазифрактальность структур и процессов живого не может сохраняться при бесконечном изменении масштаба; ветвление биологических структур прекращается после прохождения ограниченного числа бифуркаций.

Для описания квазифрактальных структур невозможно применение какого-либо универсального строгого алгоритма, подобного используемым для построения математически регулярных фракталов. Автор «Математической биологии» Дж. Марри (Murrey, 1995) полагает, что биологические разветвленные структуры, например, ветвящиеся нейриты нервных клеток, заполняют пространство, не являясь фракталами. Разумеется, самоподобие природных фракталов – идеализация, упрощение действительности, но оно на порядок увеличивает глубину нашего математического описания природы (Пайтген, Рихтер. 1993). Мы не должны поступать как Эвклид, который когда-то отбросил природные структуры как аморфные.

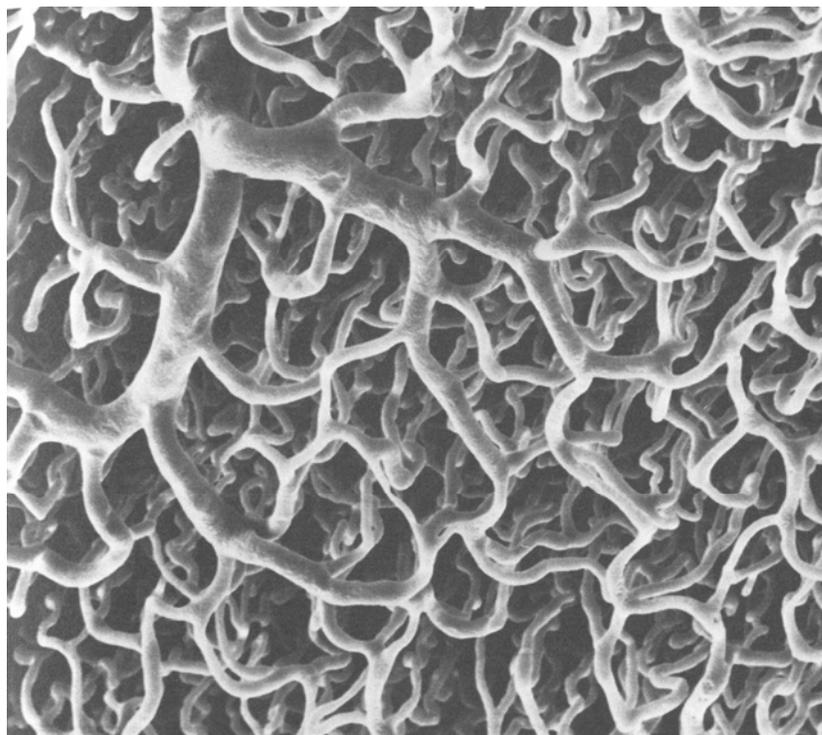


Рис. 56. Препарат кровеносных сосудов желудка мыши (Morris, 1986)

Для исследования неизбежной и неустраняемой вариабельности квазифрактальных структур необходимо сравнение их паттернов в симметричных (квазисимметричных) частях одного организма, т.е. клона клеток с исходно идентичным геномом. Для такого рода исследований бронхиальное древо легких и другие квазифрактальные структуры организма млекопитающих не вполне пригодны ввиду генетически программируемых морфологических различий правой и левой сторон организма. В качестве модельных объектов были использованы гастро-васкулярная система сцифомедузы *Aurelia aurita* и жаберная трахейная система личинок поденки *Siphonurus immanis* (Исаева и др., 2001). Обе эти системы представлены ветвящимися эпителиальными каналами, располагающимися в одной

плоскости - зонтика медузы или жаберного листка личинки насекомого, и тем самым очень удобны для анализа.

Гастро-васкулярная система сцифомедузы выполняет функции транспорта питательных и экскретируемых веществ, а также половых продуктов; у *A. aurita* принято различать три типа радиальных гастро-васкулярных каналов: 8 неветвящихся адрадимальных, 4 ветвящихся перрадимальных и 4 ветвящихся интеррадимальных. Все четыре сектора (антимера) медузы, обладающей радиальной 4-лучевой симметрией, функционально и морфологически эквивалентны. С целью контрастирования каналов гастро-васкулярной системы в нее вводили какой-либо краситель (например, эозин); затем медузу высушивали на фильтровальной бумаге, в результате чего система каналов становилась плоским изображением, которое можно сканировать и затем обрабатывать на компьютере (рис. 57). Наиболее пригодны для анализа так называемые перрадимальные каналы, каждый из которых имеет один общий ствол, расположенный между желудочными карманами (рис. 58).

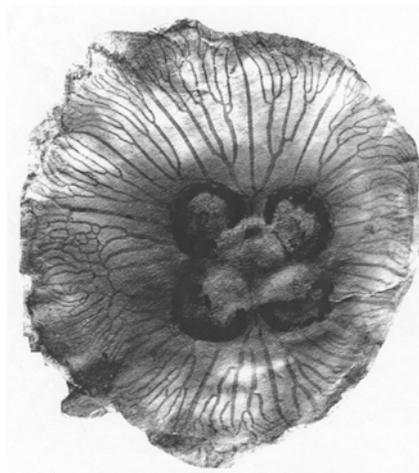


Рис. 57. Окрашенная гастро-васкулярная система медузы

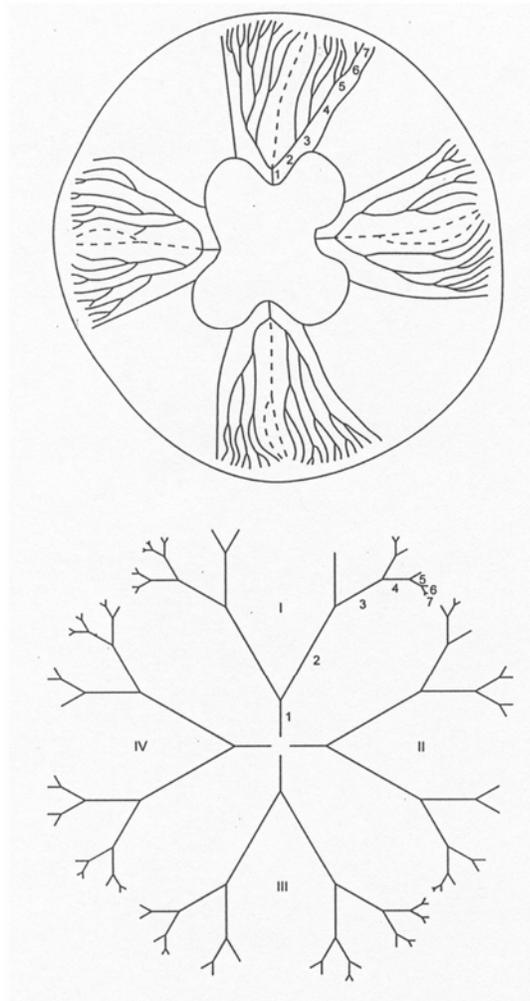


Рис. 58. Перрадиальные каналы медузы, представленные в виде стандартных дихотомически ветвящимся фракталов

Результаты подсчета числа ветвей каждого ранга (N 1 – N 8) правой и левой частей четырех перрадиальных каналов трех исследованных особей *Aurelia aurita* (А, Б, В) представлены в таблице 1. Очевидно, что первые два дихотомические ветвления протекают совершенно стереотипно, третий шаг ветвления, как правило, тоже стереотипен, однако иногда дает «сбои»; после четвертой бифуркации упорядоченность, т.е. регулярность и повторяемость

ветвления утрачивается, и паттерн ветвления становится хаотичным. Итак, граница между порядком и хаосом пролегает на уровне третьего - четвертого ветвления.

Таблица 1

	А				Б				В				
	I лп	II лп	III лп	IV лп	I лп	II лп	III лп	IV лп	I лп	II лп	III лп	IV лп	
N 1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
N 2	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	ПОРЯДОК
N 3	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	22	
N 4	42	44	44	44	44	44	44	44	44	44	44	40	-----
N 5	44	64	86	86	66	66	88	66	86	68	86	00	
N 6	84	22	82	46	86	44	44	88	104	62	24	00	ХАОС
N 7	42	02	00	00	62	60	60	24	42	20	02	00	
N 8	00	00	00	00	00	20	02	02	00	00	00	00	

Такой же сценарий перехода от порядка к хаосу наблюдался у всех исследованных нами особей *Aurelia aurita*. Заметим, что при использовании примененного подхода мы игнорируем дополнительные, индивидуальные для каждого канала, различия характера ветвления, зависящие от кривизны ветвей, их линейных и угловых размеров, а также таких топологических характеристик как анастомозы ветвей - в реальности хаотизация паттерна ветвления проявляется раньше и в большей мере.

Вероятно, в ходе морфогенеза ветвящихся каналов медузы проявляется универсальный сценарий перехода от порядка к хаосу с нарастанием неупорядоченности по мере прохождения последовательных шагов ветвления как каскада бифуркаций.

По мере роста медузы и появления различий характера ветвления каналов происходит и нарушение радиальной симметрии медуз. Вследствие нарастания морфологической нерегулярности и вариабельности квазифрактальной

структуры радиальных каналов элементы диссимметрии в организации гастро-васкулярной системы усиливаются в ходе онтогенеза Аурелии.

По-видимому, у Аурелии под строгим генетическим контролем находятся начальные, самые общие черты фрактальной структуры гастро-васкулярной системы на ранних этапах ее морфогенеза: 4-лучевая симметрия, образование 8 неветвящихся каналов и 8 ветвящихся, а также первые два ветвления каналов. Дальнейший же квазифрактальный морфогенез каналов детерминируется менее жестким образом, оказываясь лабильным, хаотизированным.

Важнейшей особенностью процесса ветвления каналов гастро-васкулярной системы является его пластичность и динамичность в процессе всего онтогенеза. В ходе дальнейшего морфогенеза неупорядоченность и вариабельность ветвления каналов приводит к хаотизации паттернов, причем весьма отчетливо выявляется граница между упорядоченностью и хаосом в структурной организации ветвящихся каналов (Исаева и др., 2001). Нарастающая хаотизация ветвления каналов гастро-васкулярной системы медузы - частное проявление универсального сценария перехода от порядка к хаосу с появлением случайных малых флуктуаций, умножающихся и усиливающихся в ходе морфогенеза.

Отсутствие жесткого генетического контроля ветвления каналов гастро-васкулярной системы, вероятно, обеспечивает пластичность этой системы и возможность ее адаптивных реакций, например, при нарушениях тетрадиальной симметрии или перестройках после повреждения.

Еще более богатый материал для анализа изменчивости фрактальных структур в пределах одного организма можно получить, изучая так называемые трахейные жабры (тергалии) личинок поденок - как известно, живущих намного дольше эфемерных имаго. Трахейные жабры расположены на брюшке личинок

в виде парных метамерных плоских листков с квазифрактальным рисунком трахей. На рис. 59 показана трахейная система одной из двух первых жаберных пар *Siphonurus immanis*, представленных у этого вида двойными листками - очевидна значительная вариабельность паттерна ветвления при наличии некоторой общности картины. Подсчет числа лишь конечных ветвей дает весьма значительный разброс значений: для верхних лепестков первой пары - 71 и 99, нижних - 81 и 111; для второй пары соответственно - 93 и 99, 78 и 91. Фактически неупорядоченность, хаотичность трахейной системы в жабрах проявляется сразу же после расхождения основных стволов, число которых более строго детерминировано.

Сравнивая симметричные структуры организма, мы соприкасаемся с областью исследований флуктуирующей асимметрии - не детерминируемой ни генотипом, ни средой, принципиально неустранимой изменчивости (Астауров, 1974; Захаров, 1987). Заметим попутно, что исследования флуктуирующей асимметрии были ограничены работами на билатерально-симметричных животных; попытки изучения в этом аспекте животных с радиальной симметрией до сих не предпринимались. Рассмотрение же флуктуирующей изменчивости квазифрактальных структур организма дает наглядность картины и богатство количественных показателей такого рода изменчивости и асимметрии. Флуктуирующая изменчивость исследовалась многими видными биологами и была признана следствием несовершенства процессов онтогенеза, информационным шумом, проявлением случайной изменчивости, а флуктуирующая асимметрия - проявлением несовершенства симметрии, не имеющим адаптивного значения (Захаров, 1987).

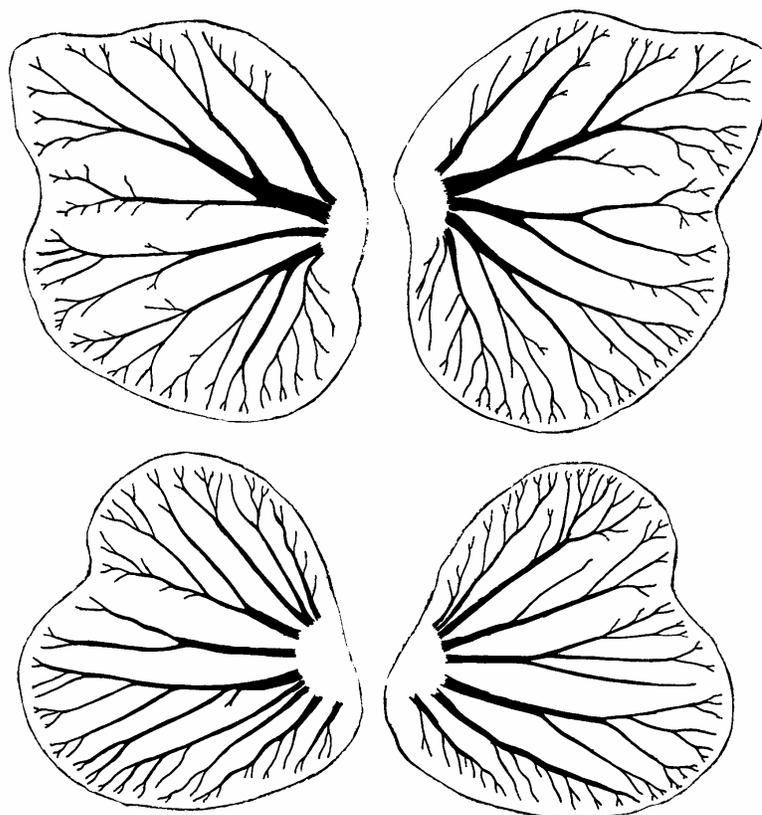


Рис. 59. Трахейная система жаберной пары личинки поденки

Отсутствие жесткой генетической детерминации конечных этапов ветвления каналов пищеварительной (у медузы) и дыхательной (у личинок поденки) систем может служить фактором, обеспечивающим возможность адаптации к среде - изменяющейся, хаотизированной, непредсказуемой. Не только у медузы, но и у высших представителей животного мира конечные этапы фрактального морфогенеза эпителиальных каналов получают определенную степень свободы, что может обеспечить пластичность адаптивных реакций на непредсказуемые изменения внешнего окружения, в частности, регенерацию после повреждений. Ранее было показано, что хаотическая фрактальная самоорганизация клеток может служить механизмом

реализации адаптивных реакций клеточных систем. Системы с хаотической динамикой морфогенеза обладают способностью к самоорганизации, большим разнообразием, гибкостью и большей устойчивостью к изменениям среды по сравнению с жестко детерминированными системами, большей пластичностью, запасом прочности - поэтому хаотический режим адаптивен. Вероятно, сосуществование и конкуренция порядка и хаоса в процессах морфогенеза и функционирования организма - общее свойство живых систем.

Жесткий диктат генома и нереализуем, и очень неэкономичен. Практически это означает невозможность получения двух совершенно идентичных особей, даже если они имеют одинаковый геном и формируются в одной и той же среде. Можно предсказать, что созданные путем клонирования организмы неизбежно будут различаться деталями морфологии квазифрактальных структур - организацией периферической кровеносной системы, нейронных связей и т.д.

Итак, хаос, дающий определенную степень свободы, автономности клеточных и тканевых систем и оставляющий возможность их самоорганизации - путь к адаптации.

Таким образом, красота, избыточность, роскошь некоторой меры хаоса и непредсказуемости структуры и поведения квазифрактальных, частично хаотизированных систем живой природы может оказываться адаптивной, полезной. Организм в своем развитии и функционировании порождает и успешно использует и упорядоченность, и хаос.

## Послесловие

Биологические морфопрцессы детерминируются и регулируются совместным действием многих факторов. «Приписывать, как это обычно делается, каждое возможное взаимодействие определенному гену – значит лишь отодвигать проблему назад: поскольку фенотипическое выражение генов группы  $k$  будет регулироваться генами группы  $(k + 1)$ , можно попасть в порочный круг: “*Quis custodiet ipsos custodies?*” [Кто будет охранять самих стражников?]]» (Р. Том, 1970, с. 42). Наиболее адекватным подходом кажется синергетический – исследование нелинейной динамики самосогласованных процессов пространственно-временного структурирования; соотношений ближнего и дальнего порядков, локальных и глобальных аспектов, части и целого. Исследования самоорганизации, самосборки – междисциплинарный объект изучения, интегрирующий физиков, химиков, биологов и математиков.

Для более ясного понимания биологических явлений необходим выход за рамки, очерченные подходом узкого специалиста, в практически безграничную область исследования природных структур и процессов. «Горько видеть блестящих молодых людей, борющихся за крохи, когда в математических биологических науках их ожидают банкетные столы» (R. Bellman, 1968)

Грандиозный научный прорыв, предпринятый Р. Томом, Г. Хакеном, И. Пригожиным, Б. Мандельбротом устанавливает «порядок в интеллектуальном ландшафте» (Пригожин, Стенгерс, 1986. с. 135). Формула фрактала «умиротворяет мозг» - по словам О. Ресслера в изложении Хоргана (2001). «Одно из наиболее сильных побуждений, ведущих к искусству и науке, - это желание уйти от будничной жизни с ее мучительной жестокостью и безутешной пустотой... Эту причину можно сравнить с тоской, неотразимо влекущей

горожанина из шумной и мутной окружающей среды к тихим высокогорным ландшафтам, где взгляд далеко проникает сквозь неподвижный чистый воздух и наслаждается спокойными очертаниями, которые кажутся предназначенными для вечности. Но к этой негативной причине добавляется и позитивная. Человек стремится каким-то адекватным способом создать в себе простую и ясную картину мира для того, чтобы оторваться от мира ощущений, чтобы в известной мере попытаться заменить этот мир созданной таким образом картиной» (А. Эйнштейн. Собрание научных трудов. Т. 4. М.: Наука. 1967. с. 39-40)

Наконец, исследователей привлекает эстетика фракталов, диссипативных структур, игр хаоса – этих странных аттракторов. «Красота фракталов» - название книги Х.-О. Пайтгена и П.Х. Рихтера. Подзаголовок другой книги, М. Шредера о фракталах и хаосе (2001): «Миниатюры из бесконечного рая». Не раз провозглашался эстетический критерий если не истины, то, по крайней мере, завершенности исследования, совершенства модели, формулы, изображения. Айленберг пишет о гармония порядка и беспорядка в природных объектах. «Их очертания – динамические процессы, застывшие в физических формах. В технических объектах по сравнению с природными теряется роскошь некоторой нерегулярности, беспорядка и непредсказуемости – наше ощущение прекрасного» (Пайтген, Рихтер, 1993).

Пьер де Жен начинает свою книгу (1977, с. 9) словами: «Жидкие кристаллы прекрасны и загадочны, и за это я их люблю»; любитель жидких кристаллов позже стал лауреатом Нобелевской премии. Биологические структуры тоже имеют жидкокристаллическую природу, и они не менее прекрасны и загадочны, чем неживые жидкие кристаллы. Эстетика биологических объектов, конечно, влияет на выбор профессии. По недавним данным, работа биолога оказалась лучшей в США, заняв первое место в списке

профессий (с учетом уровня стресса, зарплаты, степени независимости, физических требований, безопасности работы и потребностей рынка), и это неудивительно: биологи любят свою профессию (Happy to be... a biologist // Science, 2002, V. 296, N 5572, p. 1397). Будем же счастливы!

## ЛИТЕРАТУРА

- Арнольд В.И. Теория катастроф. М.: Наука. 128 с.
- Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. Избранные труды. С. 9-110. М., Наука. 1974.
- Баблюянец А. Молекулы, динамика и жизнь. М.: Мир. 1990. 373 с.
- Бак П., Чен К. Самоорганизованная критичность // В мире науки. 1991. № 3. С. 16-24.
- Бакай А.С., Сигов Ю.С. Многоликая турбулентность // Новое в синергетике. Загадки мира неравновесных структур. М.: Наука. 1996. С. 10-94.
- Белоусов Л.В. Биологический морфогенез. М.: Изд-во МГУ. 1987. 238 с.
- Белоусов Л.В. Основы общей эмбриологии. М.: Изд-во МГУ. 1993. 303 с.
- Белоусов Л.В. Целостность в биологии – общая декларация или основа для конструктивной программы? // Методология биологии: новые подходы. Синергетика, семиотика, коэволюция. М.: УРРС. 2001. С. 74-82.
- Божокин С.В., Паршин Д.А. Фракталы и мультифракталы. Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика. 2001. 128 с.
- Брус Дж., Джиблин П. Кривые и особенности. М.: Мир. 1988. 263 с.
- Вологодский А.В. Топология и физические свойства кольцевых ДНК. М.: Наука. 1998. 192 с.
- Гарднер М. Крестики-нолики. М.: Мир. 1988. С. 287-343.
- Глейк Дж. Хаос. Создание новой науки. Санкт-Петербург: Амфора. 2001. 397 с.
- Голдбергер Э.Л., Ригни Д.Р., Уэст Б.Дж. Хаос и фракталы в физиологии человека // В мире науки. 1990. № 4. С. 25-32.
- Грэм Р.Л., Спенсер Дж. Х. Теория Рамсея // В мире науки. 1990. № 9. С. 70-76.
- Де Жен П. Физика жидких кристаллов. М.: Мир. 1977. 400 с.

- Де Жен П. Идеи скейлинга в физике полимеров. М.: Мир.1982.
- Державин Д.К., Исаева В.В. Фрактальная самоорганизация агрегирующих *in vitro* клеток гемолимфы моллюска *Mizuhopecten yessoensis* // ДАН. 2000. Т. 373. № 2. С. 254-256.
- Дьюдни А.К. О фрактальных горах, графтальных растениях и других графических чудесах фирмы Рісар // В мире науки. 1987. № 2. С. 104-109.
- Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М. Наука. 1987. 216 с.
- Исаева В.В. Клетки в морфогенезе. Москва. Наука. 1994. 224 с.
- Исаева В.В., Чернышев А.В., Шкуратов Д.Ю. Фракталы и хаос в морфологии организма // Вестник ДВО РАН. 2001. № 2. С. 71-79.
- Исаева В.В., Преснов Е.В. Топологическое строение морфогенетических полей. М.: Наука. 1990. 256 с.
- Кауфман С.А. Антихаос и приспособление // В мире науки. 1991. № 10. С. 58-65.
- Князева Е.Н., Курдюмов С.П. Законы эволюции и самоорганизации сложных систем. М., Наука, 1994.236 с.
- Кратчфилд Д.П., Фармер Д.Д., Паккард Н.Х., Шоу Р.С. Хаос // В мире науки. 1987. № 2. С. 16-28.
- Кроновер Р.М. Фракталы и хаос в динамических системах. М.: Постмаркет. 2000. 350 с.
- Кузнецов С.П. Динамический хаос (курс лекций). Саратов. 2000. 337 с.
- Курдюмов С.П., Малинецкий Г.Г., Потапов А.Б. Нестационарные структуры, динамический хаос, клеточные автоматы // Новое в синергетике. Загадки мира неравновесных структур. М.: Наука. 1996. С. 95-164.
- Малинецкий Г.Г. Хаос. Структуры. Вычислительный эксперимент: Введение в нелинейную динамику // М.: Наука. 1997. 254с.

- Матвеев С.В, Фоменко А.Т. Алгоритмические и компьютерные методы в трехмерной топологии. М.: Изд-во МГУ. 1991. 301 с.
- Милнор Дж., Уоллес А. Дифференциальная топология. Начальный курс. М.: Мир. 1972. 278 с.
- Милнор Дж. Голоморфная динамика. Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика. 2000. 319 с.
- Морозов А.Д. Введение в теорию фракталов. Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского университета. 1999. 140 с.
- Оттино Дж. Перемешивание жидкостей // В мире науки. 1989. № 3. С. 34-44.
- Пайтген Х.-О., Рихтер П.Х. Красота фракталов. Образы комплексных динамических систем. Москва. Мир. 1993. 176 с.
- Преснов Е.В., Исаева В.В. Перестройки топологии при морфогенезе. М.: Наука. 1985. 192 с.
- Пригожин И. От существующего к возникающему. М.: Наука. 1985. 328 с.
- Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса. М., Прогресс. 1986. 431 с.
- Пригожин И. Конец определенности. Время, хаос и новые законы природы // Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика. 1999. 215 с.
- Рабинович М.И., Езерский А.Б. Динамическая теория формообразования. М.: Янус-К. 1998. 192 с.
- Рюэль Д. Случайность и хаос. Москва, Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика. 2001. 192 с.
- Сандер Л.М. Фрактальный рост // В мире науки. 1987. № 3. С. 62-69.
- Смирнов Б.М. Физика фрактальных кластеров. М.: Наука. 1991. 136 с.
- Стюарт И. Тайны катастрофы. М.: Мир. 1987. 79 с.

- Том Р. Комментарии. Динамическая теория морфогенеза // На пути к теоретической биологии. I. Прологомены / Ред. Астауров Б.Л. М.: Мир. 1970. С. 38-46, 145-156.
- Уоддингтон К. Х. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. I. Прологомены / Ред. Астауров Б.Л. М.: Мир. 1970. С. 11-37.
- Уорвик Л. Наступление машин. Почему миром будет править новое поколение роботов // М.: Наука / Интерпериодика. 1999. 240 с.
- Федер И. Фракталы. М., Мир. 1991. 262 с.
- Фейгенбаум М. Универсальность в поведении нелинейных систем // УФН. 1983. Т. 141. № 2. С. 343-374.
- Хайтун С.Д. Механика и необратимость. М.: Янус. 1996. 446 с.
- Хакен Г. Синергетика. М.: Мир. 1980. 404 с.
- Хорган Дж. Конец науки. Взгляд на ограниченность знания на закате Века Науки. Санкт-Петербург. Амфора / Эврика. 2001. 479 с.
- Шноль С.Э. О динамике новых истин в науке о жизни // Кибернетика живого: биология и информация / Ред. Пекелис В.Д. М.: Наука. 1984. С. 84-94.
- Шредер М. Фракталы, хаос, степенные законы. Миниатюры из бесконечного рая. Москва, Ижевск: Регулярная и хаотическая динамика. 2001. 526 с.
- Юргенс Х., Пайтген Х.-О., Заупе Д. Язык фракталов. // В мире науки. 1990. 110. С. 36- 44.
- Bellmann R. Some vistas of modern mathematics. University of Kentucky Press: Lexington. 1968 (cited after: Rosen R. Optimality in biology // J. Math. Anal. Applic. 1986. Vol. 119. N 1-2. P. 203-222).
- Ben-Jacob E. Bacterial wisdom // Physica A. 1998. Vol. 249. P. 553-577.
- Bunde A., Havlin S. (Eds.) Fractals and disordered systems. Springer: Berlin, Heidelberg, New York. 1996. 408 p.

- Gilbert S.F., Opitz J.M., Raff R.A. Resynthesizing evolutionary and developmental biology // *Devel. Biol.* 1996. Vol. 173. P. 357-372.
- Crilly A.J., Earnshaw R.A., Jones H, Eds. *Fractals and chaos*. Springer Verlag: New York e a. 1991. 277 p.
- Iannaccone P., Khoha M. *Fractal geometry in biological systems*. CRC Press: Boca Raton. 1996. 360 p.
- Kauffman S.A. *The origins of order. Self-organization and selection in evolution*. Oxford University Press: New York, Oxford. 1993. 709 p.
- Kirschner M., Gerhart J., Mitchison T. Molecular “vitalism” // *Cell*. 2000. Vol. 100. P. 79-88.
- Mandelbrot B.B. *Form, chance and dimension*. Freeman: San Francisco. 1977. 365 p.
- Mandelbrot B.B. *The fractal geometry of nature*. Freeman: N.Y. 1983. 468 p.
- Metzger R.J., Krasnow M.A. Genetic control of branching morphogenesis // *Science*. 1999. V. 284. N 5420. P. 1635-1639.
- Mirollo R.E., Strogatz S.H. Synchronization of pulse-coupled biological oscillators // *J. Appl. Math.* 1990. Vol. 50. N 6. P. 1645-1662.
- Murray J.D. *Mathematical biology*. Springer Verlag: Berlin. 1989. 767 p.
- Naeim F., Moatamed F., Sahimi M. Morphogenesis o the bone marrow: fractal structures and diffusion-limited growth // *Blood*. 1996. V. 87. N 12. P. 5027-5031.
- Nonnenmacher .F., Losa G.A., Weibel E.R. *Fractals in biology and medicine*. Birkhäuser Verlag: Basel. 1994. 421 p.
- Parrish J.K., Edelstein-Keshet L. Complexity, pattern, and evolutionary trade-off in animal aggregation // *Science*. 1999. Vol. 284. N 5411. P. 99-101.
- Peitgen H.-O., Jürgens H., Saupe D. *Fractals for the classroom*. Spriger-Verlag: Berlin. 1992. 450 p.

- Presnov E., Isaeva V. Topological classification: onto- and phylogenesis // Memor. Soc. Ital. Sci. Natur. 1996. Vol. 27. N 1. P. 89-94.
- Sheldrake A.R. A new science of life. The hypothesis of formative causation. Blond and Briggs: London. 229 p.
- Smith T.G., Lange G.D. Fractal studies of neuronal and glial cellular morphology // Fractal geometry in biological systems. An analytical approach / Eds Iannaccone P.M., Khoha M. CRC Precc: Boca Raton, Florida. 1996. P.173-186.
- Thom R. Qualitative and quantitative in Evolutionary Theory with some thoughts on Aristotelian Biology // Memor. Soc. Ital. Sci. Natur. 1996. Vol. 27. N 1. P. 115-117.
- Tononi G., Edelman G.M. Consciousness and complexity // Science. 1998. Vol. 282. N 5395. P. 1846-1850.
- Weibel E.R. Fractal geometry - a design principle for living organisms // Amer. J. Physiol. 1991. V. 261. N 6. P. 361-369.
- Weibel E.R. Design of biological organisms and fractal geometry // Fractals in biology and medicine / Eds Nonnemacher T.F., Losa G.A., Weibel E.R. Birkhauser: Basel, Boston, Berlin. 1993. P. 68-85.
- West G.B., Brown J.H., Enquist B.J. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organism // Science. 1999. V. 284. N 5420. P. 1677-1679.
- Whitesides G.M., Grzybowski B. Self-assembly at all scales // Science. 2002. Vol. 295. N 5564. P. 2418-2421.
- Wolpert L. Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation // J. Theor. Biol. 1969. Vol. 25. N 1. P. 1-17.

## **СОДЕРЖАНИЕ**

Введение

## **Часть I**

### **Основные идеи нелинейной динамики**

Теория катастроф

Динамический (детерминированный) хаос

Фрактальная геометрия

Хаос и фракталы

Теория самоорганизации

## **Часть II**

### **Синергетика биологических систем**

Биологическая самоорганизация

Моделирование в биологии

Топологический подход

Исследования фракталов в биологии

Фрактальная самоорганизация клеток

Хаос на уровне организма

Послесловие

Литература