

УДК: 51-76

## Школы по математической биологии 1973–1992 гг. А. А. Титлянова

Институт почвоведения и агрохимии СО РАН,  
Россия, 630090, г. Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, д. 8/2

E-mail: argenta@issa.nsc.ru

Получено 23 января 2016 г.

В кратком обзоре описаны тематика и выборочные доклады Школ по моделированию сложных биологических систем. Школы явились естественным развитием этого направления науки в нашей стране, местом коллективного мозгового штурма, вдохновляемого такими выдающимися фигурами современности, как А. А. Ляпунов, Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. М. Молчанов. На школах в острой дискуссионной форме поднимались общие вопросы методологии математического моделирования в биологии и экологии, обсуждались фундаментальные принципы структурной организации и функции сложных биологических и экологических систем. Школы служили важным примером междисциплинарного взаимодействия ученых разных не только и не столько специальностей, сколько разных мироощущений, подходов и способов отодвигать границу непознанного. Что тем не менее объединяло математиков и биологов, участников школ, так это общее понимание плодотворности данного союза. Доклады, дискуссии, размышления, сохранившиеся в материалах Школ, не потеряли актуальность до сих пор и могут служить определенными ориентирами для современного поколения ученых.

Ключевые слова: математическое моделирование, сложные биологические системы, уровни организации биологических систем, биосфера, экологическое моделирование

### Schools on mathematical biology 1973–1992

A. A. Titlyanova

*Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of RAS, 8/2 Akademika Lavrent'eva ave.,  
Novosibirsk, 630090, Russia*

**Abstract.** —This is a brief review of the subjects, and an impression of some talks, which were given at the Schools on modelling complex biological systems. Those Schools reflected a logical progress in this way of thinking in our country and provided a place for collective “brain-storming” inspired by prominent scientists of the last century, such as A. A. Lyapunov, N. V. Timofeeff-Ressovsky, A. M. Molchanov. At the Schools, general issues of methodology of mathematical modeling in biology and ecology were raised in the form of heated debates, the fundamental principles for how the structure of matter is organized and how complex biological systems function and evolve were discussed. The Schools served as an important sample of interdisciplinary actions by the scientists of distinct perceptions of the World, or distinct approaches and modes to reach the boundaries of the Unknown, rather than of different specializations. What was bringing together the mathematicians and biologists attending the Schools was the common understanding that the alliance should be fruitful. Reported in the issues of School proceedings, the presentations, discussions, and reflections have not yet lost their relevance so far and might serve as certain guidance for the new generation of scientists.

Keywords: mathematical modeling, complex biological systems, levels of organization of biological systems, biosphere, ecological modeling

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2016, vol. 8, no. 2, pp. 411–422 (Russian).

## Введение

Как возникли Ляпуновские эколого-математические школы? Вернее всего, одна — первая, которая положила начало традиционным школам, проводимым уже А. М. Молчановым. Вероятно, разных школ, которые организовывал Алексей Андреевич Ляпунов, было много. А в доме у него проводился биомат-семинар, где встречались, спорили и пытались строить модели биологии, экологии, почвоведы и математики. Ни одной модели, кроме модели океана, построено не было. Модель океана оказалась «неработающей». Зато на корабле, где плыли и биологи, и математики, вокруг модели было столько споров и дискуссий, что многие биологи поняли вдруг то, что до этого не понимали или не принимали во внимание. Вот после «Модели океана» Алексей Андреевич сказал: «Понимания между биологами и математиками очень мало. Нужны регулярные школы по математической биологии с подробными докладами и многосторонним обсуждением различных проблем».

## Тематика школ и основные доклады

**Первая всесоюзная школа** под руководством Алексея Андреевича состоялась в марте 1973 г. в Можжинке [Математическое моделирование..., 1975]. Эта школа подробно описана мной в маленькой книжечке «Первая школа по математической биологии» (1973 г.). Здесь я приведу лишь несколько ярких высказываний (из докладов) выступавших ученых.

**Н. В. Тимофеев-Ресовский:** «Я считаю, что самое важное — изучение дискретности жизни. У нас на Земле структурированность началась с первой примитивной клетки и шла в течение 2,5 млрд лет, оставляя всё большее число разнообразных дискретных форм».

**А. А. Ляпунов:** «Главная задача — отыскать общие закономерности в таких далеких областях, как экология, астрономия, физика, и описать языком интегралов».

**А. М. Молчанов** о математиках: «а) Математик знает, где математику применять не нужно; б) если он не знает ответа, то он не математик».

**В. В. Налимов:** «Наука от мифотворчества отличается не выдвижением гипотез, а их проверкой».

**И. А. Полетаев:** «Модель есть аккуратная собранная система гипотез, изложенная математически с целью построения теории объекта».

На этом и закончим воспоминания о первой школе. Алексей Андреевич вскоре умер, но знамя подхватил А. М. Молчанов, который явился вдохновителем и организатором одиннадцати Всесоюзных школ по математическому моделированию сложных биологических систем (II–XII школы, 1974–1992 гг.)

**Вторая школа** [Информационный бюллетень..., 1975] проходила в 1974 году в Ивантеевке и открывалась большим докладом **А. А. Ляпунова** и Г. П. Багриновской «О методологических вопросах математической биологии». Авторы отмечают, что построение математических моделей сильно затруднено тем, что очень немногие биологи в достаточной мере владеют математикой, а среди математиков немногие обладают достаточными знаниями в биологии. «Увы, за двадцать лет в этом направлении, несмотря на появление информатики, мало что изменилось!» (А. Т.)

Необходимо прежде всего развитие теоретической биологии. Задача теоретической биологии, — пишут авторы, — состоит в том, чтобы объяснить с единых позиций значительный комплекс фактов, касающихся живой природы. Теория эволюции — наиболее общая, и теоретическая концепция, и области науки, на которые она опирается, не используют материалов математической биологии. Глубокие теоретические концепции развиваются в рамках учения о биосфере и в экологии.

Возникают вопросы переработки энергии и материи в процессах, протекающих в различных сообществах организмов, а также вопросы о процессах управления в живой природе. По-

следние представляют собой кибернетические проблемы биологии или процессы кодирования, переработки, передачи и хранения информации в ходе жизнедеятельности.

Из сказанного следует, что проблематика теоретической биологии естественным образом распадается на две части: молекулярно-биологическую и математико-кибернетическую!» (Выделение текста сделано авторами статьи как важнейшее утверждение. Так ли это сегодня? По моему, совсем не так! — А. Т.)

**Лекция Н. В. Тимофеева-Ресовского:** «Популяции, биогеоценозы и биосфера Земли».

«С феноменологической и функциональной точек зрения все многообразие живого на нашей планете при современном состоянии наших эволюционных знаний может быть подразделено на четыре главных уровня: молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой (особенной эволюционный) и биогеоценотический, или биосферный».

Мы не будем перелагать текст о двух первых уровнях — там, в теории, произошли наибольшие изменения. Остановимся на двух последних. Тимофеев-Ресовский считает, что на популяционном уровне в ряду поколений особей одного вида протекает исторический процесс изменения форм организмов, приводящий к образованию пусковых механизмов эволюции, дифференцировке, возникновению адаптаций, видообразованию и в конечном итоге к эволюционному процессу. Популяция всегда находится в среде, включающей как биотические, так и абиотические компоненты. БГЦ (биогеоценоз) — это конкретная среда протекания процесса эволюции и в то же время это единица следующего, более высокого, уровня.

В биосфере Земли жизнь представлена более или менее сложными сообществами (биогеоценозами), населяющими определенные местообитания.

В целом биосфера, являясь сплошной оболочкой Земли, состоит из большого числа разных местообитаний и населяющих их биоценозов, т. е. биогеоценозов. С геохимической точки зрения миграция вещества в цепях биогеоценозов может рассматриваться как серия сопряженных процессов рассеивания и концентрирования вещества в организмах, почвах, водах, грунтах и атмосфере.

Николай Владимирович в своем докладе поднимает одну (из многих!) нерешенную биологическую проблему. Дело в том, что Земля населена более или менее сложными комплексами многих видов живых организмов, сложными сообществами. Мы до сих пор не знаем, почему в течение длительного времени — большого числа поколений живых организмов — такие сложные сообщества, если человек их не подрывает и не видоизменяет, способны находиться в состоянии равновесия между составляющими их видами. Причина возникновения такого равновесия нам понятна. Но механизмы, управляющие этими равновесными системами, пока не известны.

**Доклад А. М. Молчанова** «Математические модели в экологии. Роль критических режимов».

«Экология — одна из самых сложных биологических дисциплин. Экосистемы — едва ли не самые трудные для изучения системы из всех, с которыми приходится иметь дело в науке. Непросто взаимодействие экосистем с быстро развивающейся техникой, остро нуждающейся в разнообразных типах сырья, которое она черпает в экосистемах. Теперь уже стало общим местом — мысль и тревога об опасности необратимого загрязнения окружающей среды».

Науки математического цикла также должны найти свое место в этой важной проблеме. Уже можно указать на статистические методы при количественном описании структуры экосистем и на системный подход при описании и классификации многообразных внутренних связей в экосистемах и внешних с окружающей средой».

Среди особенностей биологических объектов А. М. Молчанов отмечает следующие.

1. Сложность внутреннего строения систем, которое вызывает «уважение» к биологическому объекту. Чисто с математической точки зрения сложность строения системы означает, что описание ее или задание ее состояния требует знания многих чисел. На математическом языке это можно сформулировать так: *фазовое пространство биологической системы многомерно*.

2. Полифакторность внешней среды. Биологические объекты сложны по своей структуре и функционируют в сложной, нередко быстро меняющейся среде. *Математическое следствие*.

Математическая модель биологической системы должна содержать много параметров (непрерывных и дискретных), задающих сложную среду, в которой функционирует изучаемая система.

3. Незамкнутость. Биологические системы никогда не бывают замкнуты ни по энергии, ни по веществу. Отсюда и вытекает принципиальный (хотя и грустный для математиков) вывод: *необходимо совместное моделирование как биологической системы, так и среды ее функционирования.*

4. Существенная нелинейность. Нелинейность в биологии имеет экспоненциальный характер. Наиболее ясным выражением этого является закон Вебера–Фехнера, устанавливающий логарифмическую зависимость реакции от воздействия.

Молчанов задает вопрос: «Возможна ли аксиоматика в биологии?» И отвечает: «Аксиоматический идеал характерен только для предбиологического естествознания». Однако этот вывод относится только к биологии в целом. Совершенно несомненно, что ее значительные отрасли не только могут, но и должны быть построены именно по аксиоматическому идеалу.

Математика помогает понять причину «прорыва» соседнего уровня (об уровнях жизни уже говорилось Н. В. Тимофеевым-Ресовским), потерю устойчивости изучаемой системой. Кроме того, математические аналоги позволяют иногда смоделировать изучаемое явление на другом (более доступном эксперименту) уровне.

Кроме того, были заслушаны следующие доклады:

**Свирижев Ю. М.** «О математических моделях биологических сообществ и связанных с ними задачах управления и оптимизации».

**Л. Р. Гинзбург** доложил о попытках построения теории динамики биологических сообществ, занимающих промежуточное положение между теорией Вольтера с одной стороны и работами А. Н. Колмогорова по системе «хищник–жертва» — с другой.

Были также прочитаны доклады группой авторов (**А. И. Брежнев, Л. Р. Гинзбург, Р. А. Полужков, И. А. Швытов**) «Математические модели биологических сообществ и задачи управления»; **И. А. Швытовым** — «Математические модели роста численности клеточных популяций».

Как обычно, кроме докладов, прочитанных в первой половине дня, после обеда собирались инициативные группы по разным направлениям моделирования. Там выступали и горячо спорили самые молодые и преданные новому направлению математики.

**Третья Школа по математическому моделированию** проходила в Пущино в 1975 г. и была посвящена **моделированию сложных биологических систем** [Математическое моделирование..., 1978].

Ведущие доклады были сделаны известными экологами, занимающимися популяциями, ценозами и экосистемами. **Б. Я. Виленкин** в своем докладе «Взаимодействующие популяции» остановился на конкретных существующих в природе популяциях и об их изменчивости в пространстве и во времени. Системная экология известна в двух вариантах. В одном из вариантов центральным понятием является понятие экосистемы. Соответствующий объект целостен, неделим по многим существенным признакам, способен к развитию. Целостные характеристики — это обычно биомасса, потоки вещества и энергии, видовое разнообразие, продуктивность и число видов.

Понятие экосистемы остается ключевым и при втором подходе. Целостные характеристики системы — это свойства матрицы коэффициентов в соответствующей системе вольтерровских уравнений. Развитие экосистем — сукцессия. Но экосистема сама не есть результат и объект эволюции. Само понятие целостности экосистемы заставляет нас отказаться от этого подхода, если мы хотим разобраться в смеси видов, представленных в пробе, чтобы знание существенных механизмов давало возможность построить общую концепцию.

Следующий подход к решению задачи о снижении размерности — экологическая энергетика. В основе его лежат два принципа: физический (закон сохранения энергии) и биологический (объединение элементов в трофические уровни). Эта схема представляет собой серьезный шаг на пути к решению общей задачи, но не дает ответа на вопрос, поставленный в терминах видов и популяций.

Применение «энергетики в среднем» абсолютно не целесообразно в океане, где пространственная неравномерность плотности популяции все время меняется. Показано, что в пятнах планктона концентрация организмов превышает «среднюю» концентрацию на порядки величин, а выедание таких пятен может приводить к непредсказуемым конфигурациям. Кроме того, поскольку существуют течения, то каждая серия измерений дает нам представление о «новой воде». При пятнистости мы рискуем сопрягать хищника, которого поймали «сегодня», с жертвой, которая ушла отсюда еще «позавчера». Мы должны понимать, что разные популяции или иные компоненты системы существуют в разных временах и пространствах.

**Базилевич Н. И., Титлянова А. А.** «Особенности функционирования травяных экосистем в сравнении с лесными и пустынными».

Авторы пользуются системным подходом и прежде всего дают определения основным компонентам и процессам биотического круговорота (БК). Кроме того, вводится представление о режимах функционирования экосистем.

Статья является обобщением большого количества данных о БК в лесных, травяных и пустынных экосистемах: запасы химических элементов в компонентах зеленая фитомасса, живые подземные органы, мертвые подземные органы, ветошь, подстилка и в почве. Главными показателями интенсивности обменных процессов  $C$ ,  $N$  и суммы минеральных элементов являются чистая первичная продукция ( $NPP$ ) надземной и подземной фитомассы экосистемы, а также интенсивности потребления  $C$ ,  $N$  и зольных элементов в ходе продукционного процесса. Продукция на Земле меняется в широких пределах: от  $54 \text{ г/м}^2\text{-год}$  (полюсные пустыни) до  $1390 \text{ г/м}^2\text{-год}$  (тропические леса).

В заключение авторы останавливаются на устойчивости экосистем. Режим функционирования климаксовых экосистем — степей и прерий — практически стационарный вследствие почти полной скомпенсированности интенсивностей входных и выходных обменных процессов. Интразональные травяные экосистемы функционируют в переходном режиме. Чем больше степень гидроморфизма и галофитизма экосистемы, тем менее устойчив режим ее функционирования, тем менее стабильна и устойчива экосистема во времени.

В докладе **В. О. Таргульяна, И. А. Соколова** «Структурный и функциональный подход к почве. Почва-память и почва-момент» утверждается, что с самого начала своего образования (0-момент) почва начинает отражать факторы почвообразования. Характер этого отражения непрерывно меняется. Отражение становится стабильным после завершения периода саморазвития. Характерное время зрелого почвенного профиля равно периоду его саморазвития.

*Почва-память* — это совокупность устойчивых и консервативных свойств почвенного профиля, являющихся интегральным результатом действия факторов и процессов почвообразования в течение всего периода почвообразования.

*Почва-момент* — это совокупность динамических лабильных свойств, являющихся результатом совокупности факторов и процессов в момент наблюдений или вблизи его. Эти два понятия взаимно обусловлены и дополнительные.

Правильный выбор объекта (почва-память, почва-момент или определенная комбинация их свойств) чрезвычайно важен для целого ряда теоретических и прикладных дисциплин: учения о литогенезе, геохимии ландшафтов, учения о методах геохимических поисков полезных ископаемых, мелиорации, лесоводства, учения о защите окружающей среды.

**Л. Б. Худзик, З. Л. Шульгина** прочли доклад «Роль противоположно действующих факторов в оценке состояния открытых биологических систем (на примере системы гомеостаза)».

Были также представлены работы **П. М. Рафлекс** «Биогеоценотическая теория динамики популяций растительноядных лесных насекомых»; **И. В. Стебаева** «Об иерархическом строении систем биогеоценозов суши»; **Ю. М. Анонина, А. Д. Базыкина** «Модель эвтрофикации в проточной системе «хищник–жертва»; **В. А. Вавилина** «Математические модели процессов биохимического окисления органических веществ — загрязнителей водоемов»; **М. Д. Корзухина** «Некоторые динамические модели в эпидемиологии туберкулеза»; **Е. Я. Фрисмана** «О механизме сохранения неравномерности в пространственном распределении особей»; **В. Р. Леви-**

на «Расчеты по некоторым эпидемиологическим аспектам распространения туберкулеза среди населения».

В целом Школа была посвящена современным проблемам популяционной теории, биотическому круговороту, экосистемам наземным и водным, а также некоторым теоретическим вопросам в медицине, где применяли системный подход или моделирование процессов.

**Четвертая Школа** «Математическое моделирование биологических процессов» [Математическое моделирование..., 1979] состоялась в 1976 г. в Мозжинке.

В настоящее время остро стоит вопрос о детерминированности направления биологической эволюции физико-химическими факторами. Длинная, сложная, наполненная фактами и предположениями статья **С. Э. Шноля** не позволяет мне выделить главное и сократить текст. Мне остается познакомить читателя с одним разделом, который дает представление об основных идеях автора.

*«Физико-химические и биологические факторы биологической эволюции».*

Критерии, по которым осуществляется естественный отбор, являются, в сущности, факторами эволюции. Они определяют направления эволюции. Как мы видели, действие этих факторов происходит последовательно. Очередность их действия может быть установлена на основе принципа предельного совершенства.

Начальные этапы биологической эволюции определяются преимущественно физико-химическими факторами. Затем возникают и становятся критериями естественного отбора собственно биологические факторы.

Биологическая эволюция возникает с началом естественного отбора матричных макромолекул, способных к конвариантному воспроизведению. Этот путь, по существу, чисто *биохимической эволюции* ограничен диффузионным барьером. В связи с этим начинают доминировать факторы, направляющие эволюцию по пути ослабления и преодоления диффузионных ограничений. В результате возникают сложные *морфологические структуры и аппараты активного перемещения в пространстве*. Эволюция, направляемая отбором, по критерию все более быстрого и совершенного перемещения в пространстве приводит к возникновению мышц, нервов, рецепторов, центральной нервной системы.

Уже на этих этапах действуют и собственно биологические критерии естественного отбора. К ним относятся критерии, определяющие взаимное соответствие организмов в биоценозах. Общеизвестным примером эволюции, направляемой собственно биологическим критерием отбора, является сопряженная эволюция цветков и опыляющих их насекомых и т. п.

Факторы, определяющие скорость эволюции, могут быть внешними и внутренними по отношению к эволюционирующей системе. Внутренние — это те, которые сами возникают в результате эволюции.

Ясно, что максимальная скорость эволюции достигается при поддержании частоты мутаций в некотором диапазоне значений. Скорость увеличения биологического совершенства возрастает при переходе от бесполого размножения к половому. При половой рекомбинации геномов относительно быстро достигается сочетание мутаций, резко увеличивающих биологическое совершенство обладателей всего комплекта.

Условием ускорения эволюционного прогресса является существование живых организмов в виде дискретных видов. Им свойственна высокая степень стабильности до тех пор, пока потенциально полезные свойства обменного фонда генов не будут выявлены и в «недрах старого вида» не появится возможность для эволюционного совершенствования в других направлениях. Тогда, в начале процесса дивергенции, начнут действовать изолирующие механизмы, обеспечивающие дискретное существование новых обменных генетических фондов — новых видов.

Необходим математический анализ разных способов биологической эволюции, биологического смысла гаплоидности, диплоидности, дискретности видов, смены поколений».

Кроме докладов Шноля было еще шесть докладов. Вторым и третьим были чисто математическими доклады **Ф. С. Березовской** «Алгоритм исследования сложных стационарных точек двухмерных моделей», **Ю. М. Апонина** «Асимптотические особенности одного случая выражения колебательных режимов систем с двумя существенными переменными». Остальные че-

тыре доклада были посвящены реакциям живых организмов. *Горкави Л. Х.* и *Квакина Е. Б.* оценили диапазоны адаптивных реакций организма. *Ляшенко М. М.* и *Бригидина В. Я.* доложили о результатах изучения метаболических колебаний в экстремальных состояниях.

Еще два доклада были связаны с математическим моделированием организма: *Дынин В. В.*, *Маевский Е. И.* «Реакция энергетического метаболизма мышц на увеличение активности АТФазы. Математическая модель». *Изаков В. Я.*, *Ясников Г. П.*, *Крамаренко В. Н.*, *Мархасин В. С.* «Математическое моделирование сокращений миокарда».

В целом Школа была посвящена математико-организменной тематике.

**Пятая и шестая Школы по математическому моделированию** «Уровни организации биологических систем» состоялись в 1977 и 1978 гг. [Уровни организации..., 1980].

В своем вступительном слове *А. М. Молчанов* определил цель школы, сказав, что биологам и математикам привычна статистическая обработка экспериментальных данных. Чаще всего дело сводится к вычислению средних и дисперсии. Если же построен закон распределения (гистограмма), то это, несомненно, высшая математика.

Ничего похожего не найдет читатель в предлагаемом сборнике. Цель сборника — привлечь внимание математиков к особенностям теоретических построений, характерных для биологии.

Самый очевидный, лежащий на поверхности, вывод состоит в том, что биологи и математики говорят на разных языках. Наиболее распространенный взгляд на причину различия: жизнь сложна, а математика проста. В противовес такой точке зрения стоит попытаться проанализировать исторические причины разногласия биологических и математических подходов. Суть математического подхода можно охарактеризовать одним словом — аксиоматика. Одной из важных причин отставания современной теоретической биологии является очевидная на первый взгляд несостоятельность аксиоматического подхода к биологии, фактически беспомощность математических методов.

Основной любой математической схемы является выделение элементарных объектов и процессов. Выделению элементарных объектов и процессов на различных уровнях организации жизни были посвящены доклады на V, VI Школах.

Наиболее широкий доклад был сделан *М. В. Миной*: «Популяции и виды в теории и в природе». Основное внимание было уделено определению понятий вида и популяции, а также иерархии популяций. Термин «популяция» — один из самых многозначных среди используемых в биологии. Автор, судя по тексту, согласен с определением популяции, данным Н. В. Тимофеевым-Ресовским, А. В. Яблоковым и Н. В. Глотовым (1973).

В связи с определением популяции как самовоспроизводящейся группировки возникают два вопроса. Сколь мал должен быть приток иммигрантов, чтобы группировку можно было считать независимо воспроизводящейся? Сколь долго должна существовать самовоспроизводящаяся группировка, чтобы ее можно было признать популяцией? Формально, если 50 % особей, входящих в состав данной группировки, происходят от особей той же группировки, группировка может считаться самовоспроизводящейся.

В результате автор приходит к следующему определению. Популяция есть: 1) самовоспроизводящаяся группировка; 2) группировка, включающая особей, вероятность спаривания каждой из которых с *каким-либо* членом той же группировки больше, чем вероятность спаривания с особью, не являющейся членом той же группировки; 3) группировка особей, несущих гены, которые в ряде поколений могут быть объединены в составе генома одной особи.

Многообразие популяций необходимо учитывать при построении их иерархии. Например, строя иерархию локальных популяций, мы выделяем подвид (географическую расу), внутри него — племена, внутри племен — локальные группировки следующего уровня и т. д.

В принципе можно наметить следующие возможные варианты результатов межпопуляционных контактов.

1. Происходит спаривание особей, принадлежащих к разным популяциям, но плодовитого потомства не возникает.

2. От спаривания особей принадлежащих к разным популяциям, возникает потомство, но гибридные особи входят в состав одной из родительских популяций.

3. Образуется единая популяция, включающая потомков особей, принадлежащих к популяциям, вступившим в контакт, т. е. популяции сливаются.

Выделить моменты, важные для решения всех поставленных задач, можно только используя моделирование в широком смысле этого слова. При разработке некоторых вопросов наиболее полезными могут оказаться математические модели.

**Маслов С. П.** «Ограничение возможностей гомеостаза мультифункциональностью и главные пути его обхода».

Представление о гомеостазе как о последнем результате совокупности адаптивных реакций, обеспечивающих его устойчивость и успешное функционирование в условиях изменения среды, лежит в основе современных представлений о принципах организации и функциональной роли механизма адаптации.

Не меньшее значение имеет факт, что мультифункциональность является первичным свойством живого организма. Очевидно, что ограничение возможностей гомеостаза мультифункциональностью исполнительных структур (или процессов) обнаруживается на всех уровнях индивидуального организма. При этом на всех уровнях индивидуальной организации не удается обнаружить сколько-нибудь заметного эффекта ограничения возможностей гомеостаза мультифункциональностью исполнительных структур. Не удается найти сколько-нибудь заметного эффекта возможностей гомеостаза, пока мультифункциональные исполнительные структуры осуществляют только одну из присущих им функций.

Следствием принципа множественного обеспечения функций выступает явление множественности путей достижения функционального результата. Последнее явление есть основа того разнообразия морфологических и кинетических форм, которое создает биологическую индивидуальность.

На Школах рассматривались также уровни организации биологических систем. Низший уровень был представлен докладом **Б. М. Медникова** «Геном как целое».

В докладе «Организмы с точки зрения морфолога» **В. В. Малахов** показал задачи морфологии и, в частности, сравнительной морфологии.

**А. С. Северцов** проанализировал эволюцию механизмов захватывания пищи и дыхания амфибий.

**Седьмая Школа** «Проблемы биосферы» проходила в феврале 1980 г. [Проблемы биосферы..., 1981]. Ее тема — современное состояние идей В. И. Вернадского о геологической роли биосферы.

Лекция **Н. И. Базилевич** «Арены концентрирования и рассеивания углерода, азота и минеральных элементов в живом и мертвом органическом веществе биосферы и нарушения их человеком».

Живое и мертвое органическое вещество (ОВ) составляет ничтожную долю массы Земли. Однако непрерывное воссоздание ОВ за время существования жизни фотосинтезирующих организмов на нашей планете (3,5–3,7 млрд лет) позволяет оценить эту величину в  $8 \cdot 10^{20}$  т, что значительно превышает вес земной коры и гидросферы вместе взятых.

1. Создание живого ОВ можно рассматривать как концентрирование углерода, азота и элементов минерального питания и энергии. Одновременно с созданием ОВ происходит непрерывное его разрушение и рассеивание химических веществ и энергии. В основе того и другого процесса лежит биологический круговорот (БК) химических элементов. Восходящая ветвь БК обусловлена фотосинтезом зелеными растениями; нисходящая — расходом продуктов фотосинтеза на дыхание растений, их отмирание и питание животных организмов фитофагов и детритофагов.

2. Основная масса первичной продукции (*NPP*) при отмирании растений (98–70 %) поступает в пищевые сети. Утилизация пищи в трофических сетях сопровождается освобождением энергии, возвратом  $\text{CO}_2$  в атмосферу, возврата азота и минеральных элементов в почву или гидросферу.

3. Масштабы концентрирования углерода и минеральных элементов (*M*) в живом и мертвом ОВ биосферы Земли находятся в зависимости от интенсивности и продолжительности фо-

тосинтеза и разложения. Последнее, в свою очередь, зависит от гидротермических факторов и биологических особенностей живых организмов экосистем.

4. Эти запасы распределены на поверхности суши Земли весьма неравномерно. Наибольшее количество сосредоточено в лесных экосистемах гумидных областей тропического и субтропического пояса ( $C$  — 58 %;  $N$  — 20 %;  $M$  — 17 %). Наименьшее количество приходится на экосистемы тропических и субтропических пустынь ( $C$  — 1 %;  $N$  — 2 %;  $M$  — 1 %). Судя по грандиозным величинам накопления мертвого органического вещества в древних биосферах (ископаемые угли, нефть, горючие сланцы, седименты, обогащенные органическим углеродом, растворенное органическое вещество подземных вод, углеводородные газы и др.), суммарно составляющего более  $15 \cdot 10^{15}$  т  $C$  органического вещества, процессы созидания и разрушения органического вещества на протяжении геологической истории Земли протекали аналогично современным.

5. Закономерности распределения мертвого органического вещества и заключенных в нем химических элементов в современной биосфере Земли позволяют вскрыть арены концентрации и рассеивания ОВ. Так, из  $11061 \cdot 10^9$  т мертвого органического вещества более 70 % падает на Мировой океан; только 30 % сосредоточено в экосистемах суши; ничтожная доля — 0,07 % приходится на земную атмосферу.

6. Современные масштабы поступления органических веществ в океан оценивается в  $2 \cdot 10^9$  т в год. Представляя гигантский геохимический бассейн стока, Мировой Океан является ареной аккумуляции химических элементов не только в воде и осадках, но также в мертвом и живом органическом веществе.

7. Деятельность человека приводит к существенным изменениям сложившихся за многие миллионы лет эволюции биосферы закономерностей концентрации и рассеивания химических элементов в живом и мертвом органическом веществе. Так, уничтожение лесов, распашка степей, прерий, разрушение природных экосистем при отчуждении земель под промышленные предприятия или жилое строительство в конечном итоге приводят (1) к уменьшению запасов биомассы на Земле на 25 %; (2) к трансформированию в ряде регионов арен концентрации живого органического вещества в арены рассеивания; (3) к усилению интенсивности и объема выноса мертвого органического вещества и заключенных в нем химических элементов с жидким и твердым стоком в экосистемы подчиненных ландшафтов, в гидрографическую сеть и в конечном итоге в Мировой океан.

**Г. А. Булаткин** прочел доклад «Геохимические потоки биогенных элементов в модельном бассейне Южного нечерноземья».

В докладе **Антоновской М. Я., Корзухина М. Д. и Литвина В. А.** была представлена динамическая модель начальной стадии поверхностного заболачивания.

**А. П. Шапиро, Е. Я. Фрисман** представили доклад «Теорема Фишера и колебания численности».

В предисловии к докладам **Десятой Всесоюзной Школы**, прошедшей в 1987 г. в пос. Велегож, основной темой которой было «Математическое моделирование сложных биологических систем» [Математическое моделирование..., 1988], А. М. Молчанов отметил:

1. Современная работа математиков и биологов оказывает стимулирующее воздействие на разработку математического аппарата (в частности, теории бифуркации) и программного обеспечения ЭВМ. Ощутимо также обратное влияние на постановку полевых и экспериментальных исследований.

2. Опыт построения и исследования математических моделей биологических процессов на одних уровнях организации оказывается полезным для понимания совсем иных процессов на других уровнях организации.

3. В настоящее время наблюдается обнадеживающая тенденция к комплексному анализу пространственно-временной организации функционирования целостных систем.

4. Ожидавшегося несколько лет назад синтеза имитационного и собственно математического моделирования не произошло. Имитационная модель в современной понимании пред-

ставляет собой не самоцель, а средство, позволяющее заменить машинным экспериментом эксперимент натуральный.

Главный результат можно видеть в том, что за минувшие со времени проведения первой школы полтора десятка лет в стране возникло неформальное научное сообщество естествоиспытателей и математиков, способных понимать друг друга и плодотворно совместно работать.

Наиболее интересным был доклад *А. Д. Арманда* «Самоорганизация земной поверхности (географическая синергетика)».

В разделе «Динамические равновесные структуры в однородной среде» отмечается, что эти структуры обладают способностью существовать в подвижной среде, непрерывно обновляясь, но сохраняя свою форму.

Далее рассматривается образование неоднородностей в анизотропной среде. Анизотропия среды — это в интересующих нас случаях или поток воды, воздуха, грунта, или уклон поверхности, создающий возможность такого движения. В такой среде центральная симметрия форм или осей, возникающих в ходе самоорганизации, должна, очевидно, уступить место осевой симметрии.

Обсуждаются пространственно-временные автоколебательные структуры, образование которых, в отличие от предыдущих, можно назвать точечными. Классическим примером автоколебательных природных структур можно считать гейзеры с их строго по часам работающим механизмом.

Далее автор останавливается на проводящих сетях, волновых структурах и фронтах. Распространение волн в активной среде сопровождается подпитыванием энергией, запасенной не в источнике возмущения, а в каждой точке, которой достигает воздействие. Перемещающийся фронт разрядки этой энергии не дает волне затухнуть, а способен, наоборот, усилить ее.

В географической среде такими свойствами может обладать население из любых типов организмов: трав, деревьев, животных, людей, если они достаточно густо покрывают поверхность земли. Волны в этой среде могут иметь механическую, а также информационную природу.

Рассматривается автоматическое возникновение иерархических структур. Хорошо известно формирование иерархических отношений в случайно и неслучайно возникших группах животных одного вида.

В заключительной части статьи обсуждается самоорганизация географической среды и ставится вопрос, какие условия способствуют возникновению ядер порядка.

Рассмотренный выше набор примеров показывает широкое распространение в пределах географической среды явлений самоорганизации, возникновения упорядоченных структур на месте хаоса.

Автор считает, что весь процесс самоорганизации сводится к двум этапам: к созданию избыточного набора вариантов структур и последующему отбору наиболее жизнеспособных. По отношению к живым организмам это дарвиновский закон мутаций и естественного отбора. Обобщенный на процессы возникновения абиотических, социальных и идеальных (мысленных) систем, этот закон позволяет объяснить поступательное восходящее развитие окружающего нас мира.

Далее следуют статьи, содержащие математические модели процессов и явлений. Мы перечислим лишь названия докладов и их авторов.

*Анс Р. А.* «Динамика популяции балтийского шпрота — пример управления и саморегуляции».

*Ильичев В. Г., Гецина Р. П.* «Образование пассивных стадий и устойчивость биологических сообществ».

*Колесов Ю. С., Колесов А. Ю.* «Экология и реакция Белоусова».

*Пасеков В. П., Овсянников Л. Л.* «Экстремальные свойства и эволюционная оптимальность в модели биологического сообщества, учитывающей энергетику жизнедеятельности».

*Кошкин В. М., Забродский Ю. Р.* «Информационная модель адаптации».

VII Школа по математическому моделированию прошла в 1981 г., XI Школа — в 1987 г. Вероятно, это была последняя школа. Но были еще VIII и IX Школы. Одна из них, предпо-

жительно в 1985 г., была посвящена лимитирующим факторам в природе и *L*-системам. К сожалению, материалов школ не сохранилось.

## Заключение

Заканчивая обзор ляпуновско-молчановских школ, специально отметим: если на утренних заседаниях доминировало плановое начало, единство тематики и обзорный, фундаментальный характер лекций, то вечерние заседания по традиции давали простор инициативе и острым постановкам вопросов. Словом, если утром больше обсуждались результаты, то вечером основное внимание уделялось методам.

С учетом условности и приближенности любой классификации можно тем не менее разбить вечерние выступления на три большие группы. Представители первой идут от математического метода, иногда развивая его, иногда исследуя его свойства, иногда указывая на интуитивном уровне возможные области применения этого метода, иногда опираясь на уже сложившуюся традицию.

Другая группа исследователей знает и любит объект, подробно описывает его свойства и не беспокоится о возможных моделях, считая, что это дело математиков, и даже предъявляет претензии типа «вот какой хороший объект, а модели до сих пор нет».

Есть и третья группа, знающих, что и объект нужно тщательно выбирать, и метод моделирования не любой годится.

Суть проблемы, однако, в том, что хороший аппарат применен к плохо поставленной задаче. Максимальная опасность не в том, что оказалась неудачной данная попытка, а в том, что хорошие биологи будут подозрительно относиться к любым другим применениям такого аппарата. «Единожды солгавши, кто тебе поверит»? Лучший способ избежать этого — совместная работа биологов и математиков, совместная постановка и обсуждение вопросов и, разумеется, гласность — доброжелательное, но непременно принципиальное обсуждение научных вопросов. Наша общая цель — истина.

Слова эти принадлежат А. М. Молчанову — бессменному руководителю десяти школ, проводимых с 1974 по 1988 г. Его энергия, эрудированность и юмор были залогом, что следующая школа состоится.

Многое рухнуло в 90-ые годы, прекратились и Молчановские школы. Но в 2009 году энергией А. С. Комарова при поддержке А. А. Титляновой под другим названием возобновились эколого-математические школы и возник «ЭкоМатМод». Передавая эстафету новому поколению школ, хочу отметить, что школы А. М. Молчанова поддерживались Научным советом по проблемам биосферы и неоценимыми помощниками в организации школ были три замечательные женщины: Татьяна Кастрель, Марина Лобанова, Наталья Монастырская. Спасибо им!

## Список литературы

Информационный бюллетень о работе II Всесоюзной школы по математическому моделированию в биологии (Ивантеевка, 11–20 марта 1974 г.) / отв. ред. А. Д. Базыкин; АН СССР, НЦБИ, НИВЦ. — Пущино: НЦБИ АН СССР, 1975. — 54 с.

Математическое моделирование биологических процессов: материалы IV Всесоюзной школы по математическому моделированию сложных биологических систем, (Мозжинка, февр. 1976) / отв. ред. А. М. Молчанов; АН СССР, НИВЦ, Науч. совет по пробл. биосферы. — М.: Наука, 1979. — 159 с.

Математическое моделирование в биологии: материалы I Всесоюзной школы по математическому моделированию сложных биологических систем, (пос. Мозжинка, март 1973 г.) / отв. ред. А. М. Молчанов; АН СССР, Науч. совет по пробл. биосферы. — М.: Наука, 1975. — 156 с.

- Математическое моделирование в экологии: материалы III Всесоюзной школы по математическому моделированию сложных биологических систем, (Пушино, янв. 1975 г.) / отв. ред. А. М. Молчанов; АН СССР, Науч. совет по пробл. биосферы. — М.: Наука, 1978. — 179 с.
- Математическое моделирование сложных биологических систем: материалы X Всесоюзной школы по математическому моделированию сложных биологических систем, (пос. Велегож, март 1986 г.) / отв. ред. А. М. Молчанов; АН СССР, Науч. совет по пробл. биосферы. — М.: Наука, 1988. — 145 с.
- Проблемы биосферы. Информационные материалы. Выпуск 2 [расширенные тезисы VII Всесоюзной школы по математическому моделированию сложных биологических систем, февр. 1980 г.] / редактор-составитель Т. Н. Кастрель; АН СССР, Науч. совет по пробл. биосферы. — М., 1981. — 144 с.
- Уровни организации биологических систем: материалы V и VI Всесоюзных школ по математическому моделированию сложных биологических систем, [Мозжинка, февр. 1977 г.; Пушкино, март 1978 г.] / отв. ред. А. М. Молчанов ; АН СССР, Науч. совет по пробл. биосферы, НИВЦ. — М.: Наука, 1980. — 105 с.