

УДК 578.087.1

АНДРЕЙ ВИКТОРОВИЧ КОРОСОВ

доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии  
и экологии ПетрГУ  
korosov@psu.karelia.ru

### ДВУХКОНТУРНАЯ ОТРИЦАТЕЛЬНАЯ ОБРАТНАЯ СВЯЗЬ И МОДЕЛЬ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ ГАДЮКИ

Рассмотрены три схемы описания отрицательной обратной связи – простая (одноконтурная), дублированная (множественная) и сложная (двухконтурная). Двухконтурная обратная связь обеспечивает быструю и точную настройку контролируемой переменной внутренней среды биосистемы. Исследование механизмов гомеостаза биосистем с помощью этой схемы дает возможность количественно оценить критические уровни наблюдаемых переменных, определяющих поведение биосистемы. Терморегуляторное поведение обыкновенной гадюки можно успешно исследовать с помощью имитационных моделей, реализующих схему двухконтурной обратной связи.

Ключевые слова: обратная связь, имитационное моделирование, обыкновенная гадюка

Характерной чертой живого является саморегуляция. Одним из способов структурного представления гомеостаза выступает кибернетическая теория отрицательной обратной связи (Винер, 1983). Несмотря на повсеместное использование этого термина, в практике моделирования биосистем теория обратной связи применяется редко – превалирует создание неспецифических структурно-функциональных моделей в форме «сети связей». «...Понятия прямых и обратных связей удобно употреблять при анализе простых систем, а в сложных случаях приходится иметь дело одновременно с сетью связей, неважно, какие они, отрицательные или положительные» (Новосельцев, 1989, с. 67). При таком подходе во многом утрачивается гносеологическая составляющая процесса моделирования. Сетевые модели предназначены для портретной имитации наблюдаемого явления с последующим прогнозом возможных значений изучаемых переменных на известном интервале аргументов. Пре-

дельный случай имеем в форме нейронных сетей, применяемых при дистанционном зондировании (Назаров, 2000), когда значения вычисляемых параметров не имеют биолого-экологического смысла. В области экологии животных построено много моделей сетевого типа, описывающих динамику численности популяций, предназначенных для реконструкции итога популяционного процесса (оценок численности), но не для количественной характеристики механизмов его осуществления (Горяченко, 1977; Павлов, 1984; Шитиков и др., 2004). Существенной стороной моделей, реализующих обратную связь, является возможность определить численное значение неких ключевых параметров, имеющих ясную биологическую интерпретацию и определяющих поведение изучаемой системы. Ближе всего к этому стоят автоматные модели (Варшавский, 1977) и модели динамики, основанные на функциях последования (Саранча, 1995; Коросов, Зорина, 2007).

Одна из причин редкого использования в моделировании идеи обратной связи состоит в том, что простая широко известная схема одноконтурной обратной связи плохо соответствует структуре природных объектов. Более адекватные сложные схемы множественной и двухконтурной обратной связи в основном представлены в специальной биологической литературе, которой практически не пользуются создатели моделей, обычно математики. На наш взгляд, инструментом структурного моделирования должны в первую очередь воспользоваться биологи, вкладывая в свои модели определенные теоретические биологические представления. На решение этой задачи направлены наши усилия по упрощению технологии моделирования – имитационные модели можно успешно строить в среде табличного процессора Excel (Коросов, 2002, 2002а, 2007; Коросов, Калинин, 2003; Ивантер, Коросов, 2004; Коросов, Горбач, 2007). Второй компонент этой задачи состоит в конструировании блок-схем, соответствующих той или иной теории и предназначенных для создания будущих моделей. Некоторые из таких структурно-логических конструкций рассмотрены нами ранее (Коросов, 2002а). В настоящем сообщении предпринята попытка структурировать идею управляющей обратной связи, представленной в трудах П. К. Анохина (1979) и разработанной еще в 30-х годах прошлого века. В оригинальных изданиях или учебной литературе по физиологии функциональной системы текст перенасыщен биологической терминологией и содержательным обсуждением результатов экспериментов, которые мы в основном опустим без ущерба для системной композиции. Описывая структуру функциональной системы, автор указывал, что она вполне универсальна и приложима к широкому спектру биологических объектов – как с централизованным управлением (организм), так и к диффузным системам (популяции и ценозы). Предметной областью нашего исследования является терморегуляторное поведение пойкилотермной рептилии – обыкновенной гадюки (Коросов, 2001, 2006).

## БЛОК-СХЕМА

Графические изображения широко используются в биологии в иллюстративных целях. «Блок-схема – это графическое изображение основных элементов и функциональных связей оригинала, переносимых на модель» (Жаков, Меншуткин, 1982, с. 57). В рамках процедуры моделирования эта форма представления данных превращается в исследовательскую процедуру, имеющую жесткие правила создания графического образа системы. «...Значениям операций, входящих в математическую модель, ставятся в соответствие блоки, а переменным – стрелки... Стрелки... имеют понятийное и числовое значение» (Ладенко, 1981, с. 202). Выполнение этих правил

при построении блок-схемы заставляет глубоко проникать в структуру взаимоотношений элементов системы, давать им точные, биологически осмысленные дефиниции. На основе этой конструкции выполняется интерпретация результатов моделирования. В основе функционально-структурной блок-схемы лежат только два графических элемента. Стрелки – это количественные характеристики элементов системы, «потоки», признаки, переменные; они всегда имеют основные единицы измерения, которые устанавливаются независимо друг от друга (Сена, 1988, с. 20–22); стрелки представляют конкретные реальные элементы системы. Блоки (прямоугольники) представляют отношения между элементами, это функции преобразования одних потоков в другие. Функции производят (преобразуют) измеряемый поток и не имеют единиц размерности. В численной модели функции задаются уравнениями; их коэффициенты (параметры) имеют производные единицы измерения. В тексте отображения обратной связи будут выполнены в терминах блок-схемы.

## ОДНОКОНТУРНАЯ ОТРИЦАТЕЛЬНАЯ ОБРАТНАЯ СВЯЗЬ

Обратная связь – это «...возвращение некоторых эффектов процесса к своему источнику или к предыдущей стадии, приводящее к усилению или ослаблению самого эффекта» (Джефферс, 1981, с. 29). «...Для функционирования системы требуется, чтобы конечный результат каким-то образом контролировался... Изменения на выходе передаются и влияют на вход в поведенческую систему (Меннинг, 1982, с. 270). Эти определения позволяют построить первую блок-схему обратной связи (рис.1).

Такой схемы оказывается достаточно для примерного описания целостной системы, например, репродукции популяции животных (рис. 2). В примере рассматривается упрощенная схема регуляции численности промыслового стада диких оленей, в которой ведется строго регламентированный отстрел части животных. «В управляемой популяции... численность стабилизирована на уровне, обеспечивающем получение максимальной продукции популяции без подрыва ресурсов кормов и возникновения автоколебаний» (Иванищев и др., 1989, с. 133).

Более реалистичные схемы популяционной регуляции должны рассматривать, естественно, большое число реально существующих обрат-



Рис. 1. Принципиальная схема обратной связи



Рис. 2. Схема основного процесса и обратной связи в популяции оленей

ных связей. Воспользовавшись опубликованными данными (Ивантер, 1975; Павлов, 1987; Шилов, 2000), построим общую схему эколого-физиологической регуляции популяционной динамики млекопитающих (рис. 3). При низкой численности средняя плодовитость высока (нормальное число яйцеклеток, нормально протекает беременность), она уменьшается, если самки млекопитающих остаются яловыми (3); у кунных может не происходить имплантация зиготы, если оплодотворенная самка не встречает достаточного числа самцов во время весеннего ложного гона (4). При высокой численности снижен объем овуляции (2) и выше эмбриональ-



Рис. 3. Регуляция репродукции млекопитающих (см. текст)

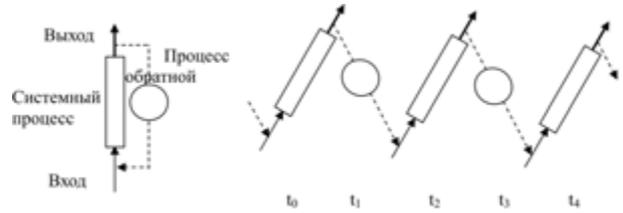


Рис. 4. Организационная блок-схема обратной связи

ная смертность (5); физиологический стресс, вызванный множеством контактов при перенаселении, блокирует гаметогенез (1). В переполненных стадах крупных млекопитающих новорожденные могут оказаться затоптанными, а в группировках мелких млекопитающих – съеденными (6). Стресс от перенаселения ведет к недоразвитию особей (7) и препятствует их созреванию (8).

Неполнота первой схемы обратной связи (см. рис. 1) состоит не только в том, что в реальности число обратных сигналов велико. Обратная связь – это не просто передача выхода на вход, это воздействие выхода на вход. Прежде, чем стать входом, выходная информация перерабатывается. Обратная связь – это функция преобразования выходного сигнала во входной, поэтому блок-схема должна включать процесс этого преобразования. Кроме того, для придания большей динамичности прямые и обратные связи можно более явно разделить во времени (рис. 4). Более того, в модельном воплощении процесс регуляции выглядит как чередование этапа реализации системного процесса (в моменты времени  $t_0, t_2, t_4...$ ) и следующего за ним процесса работы управляющей обратной связи (в моменты времени  $t_1, t_3...$ ). Работа модели есть поочередное вычисление результатов прямого и обратного процессов. Соответственно блок-схема теперь отображает организацию. «Для отображения структур часто используются органограммы. С их помощью можно наглядно представить хронологию задачи, т. е. порядок, в котором должны выполняться операции элементами системы» (Ладенко, 1981, с. 202).

При более детальном рассмотрении кибернетического управляющего устройства (обратной связи) в нем выделяют, как минимум, три элемента (Новосельцев, 1989, с. 59) (рис. 5): «рецепторы, ... воспринимающие состояние системы и факторы окружающей среды...; решающая часть (центральное управляющее устройство), которая на основании полученной и имеющейся заранее информации оценивает ситуацию и принимает решение о должном способе поведения, необходимых при этом управляющих воздействий; эффекторы (исполнительные элементы), которые формируют управляющие сигналы и непосредственно воздействуют на управляемый объект».

Цель работы управляющих элементов состоит в таком изменении функционирования, чтобы



Рис. 5. Обратная связь как управляющее устройство

стабилизировать состояние системы, сохранить «..стационарное состояние внутренней среды» (Волькенштейн, 1981, с. 491). «Информация, поступившая обратно в управляющий центр, стремиться противодействовать отклонению управляемой величины от управляющей» (Винер, 1983, с. 165). «Отрицательная обратная связь уменьшает расхождение между заданным и фактическим значением переменной... позволяет поддерживать стационарное состояние...» (Шмид-Ниельсен, 1982, с. 705).

Поддержание важных характеристик системы на заданном уровне означает следующее. Во-первых, обратная связь обладает памятью, где хранится «штатное значение параметра», во-вторых, она воздействует вовсе не на абстрактный «вход в систему», а на некоторые внутрисистемные элементы, изменяющие режим своей работы и, следовательно, функционирование самой системы (сигнал обратной связи оказывается отдельным компонентом входа). Но и это не единственная информация, хранящаяся в памяти. «Управление... строится на основе определенной программы и представляет собой способ ее реализации... Над системой есть нечто, заключающее в себе схему процесса» (Блауберг, Юдин, 1973, с. 190). «В памяти хранятся программы переработки входной информации в управляющее воздействие на эффекторы» (Гаазе-Рапопорт, Поспелов, 1987, с. 29). С этими дополнениями блок-схема приобретает более законченный вид (рис. 6).

Детализация блока управления порождает новые вопросы к полноте блок-схемы. В частности, в ней должен быть блок сравнения заданного критического уровня контролируемой переменной с фактически регистрируемым, блок выбора нужной программы действия и т. д. Собственно акт проверки соответствия значения на выходе величине критерия состоит из трех этапов: определения различия, оценки его значения, составление решения на основе различия (Оптнер, 1969, с. 129). Принятие решения означает запуск определенной программы воздействия на вход системы для запуска компенсаторного процесса и последующей оптимизации выхода системного процесса.

Обратная связь до тех пор не дает команды к действию эффекторов, пока не выработана модель воздействия (не выработаны время, место, формы воздействия). «Модель воздействия определяет последовательность реализации решения и представляет избранный курс действия в форме входа в систему» (Оптнер, 1969, с. 145).



Рис. 6. Обратная связь как управляющее устройство

Речь идет о том, на какой объект и какое именно воздействие должно осуществиться в зависимости от характера отклонения управляемой переменной от штатного значения. Например, для терморегуляции гомойотермных животных характерны два типа реакции. При перегреве «по-тоотделение вызывается с помощью периферических реакций вегетативной нервной системы... При охлаждении... животные дрожат» (Меннинг, 1982, с. 165). В зависимости от масштабов отклонения состояния от нормы меняется как сила компенсаторных реакций, так и способ (программа) восстановления внутренней среды. «Если же отклонения во внутренней среде организма достигают таких величин, которые не могут быть скомпенсированы гомеостатической саморегуляцией, включается второй механизм в виде специализированного поведения» (Данилова, Крылова, 1989, с.226). «...При более длительном охлаждении одного дрожания оказывается недостаточно, и крыса для создания теплоизоляции начинает строить себе гнездо» (Меннинг, 1982, с. 165). Дополнив блок-схему обратной связи этими компонентами, мы пришли к довольно полному варианту, который фактически рассматривает уже не одну обратную связь, а несколько (рис. 7).

Каждая из них оценивает уровень одного и того же параметра (в примере – температуру тела), но активирует разные программы компенсаторных воздействий на систему. Для осуществления каждой из этих программ используются разные системы органов. Например, более полный список функций защиты организма млекопитающего от переохлаждения включает сокращение кожного кровообращения, усиление эндогенного термогенеза, мышечный тремор, формирование скоплений из нескольких животных, строительство убежищ. Каждая из реакций выступает дополнительным контуром одной и той же (множественной) обратной связи (рис. 8).

Представленная кибернетическая схема обратной связи (см. рис. 7) была фактически сформулирована задолго до появления первых работ Н. Винера – в трудах школы П. К. Анохина (1979). Для нас наиболее интересны два аспекта. Во-первых, эта теория впервые была предложена для описания биосистемы – поведенческого акта. Во-вторых, с ее помощью удается ликвидировать



Рис. 7. Полная схема обратной связи

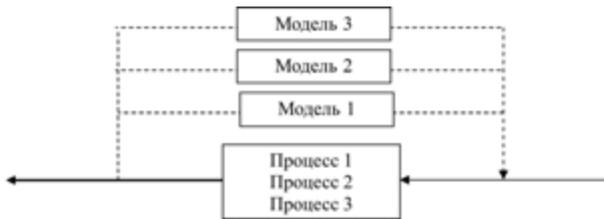


Рис. 8. Общая схема множественной обратной связи

ровать главный недостаток одноконтурной обратной связи – инерционность. «Способ управления с помощью обратной связи является наиболее типичным примером саморегуляции в системе. К недостаткам этого способа регуляции относится запаздывание корректирующих реакций» (Меницкий, 1979, с. 82); «отрицательная обратная связь нарушает устойчивость системы, если сигнал приходит по каналу обратной связи с большим... запаздыванием...» (Новосельцев, 1989, с. 66). Как указывает автор кибернетической теории, в сложных случаях система «может быть стабилизирована двумя обратными связями, но не одной» (Винер, 1983, с. 174). Однако детальное описание такого способа регуляции мы находим лишь в отношении понятия «функциональная система» П. К. Анохина.

### ДВУХКОНТУРНАЯ ОТРИЦАТЕЛЬНАЯ ОБРАТНАЯ СВЯЗЬ

«Функциональная система представляет собой конкретный физиологический аппарат саморегуляции и гомеостаза» (Анохин, 1979, с. 37). Этот понятийный аппарат используется для описания регуляции различных физиологических процессов и поведения.

Происходящее в процессе жизнедеятельности смещение каких-либо показателей состояния внутренней среды обнаруживается рецепторным аппаратом, который включает «механизм поддержания постоянства отдельных компонентов» (Там же, с. 35). Это состояние воспринимается как потребность – особое биологическое состояние, обусловленное неудовлетворенностью требований организма, необходимых для его нормальной жизнедеятельности (Словарь..., 1987, с. 290). Потребность накладывает отпечаток на дальнейшее поведение животного, формируя

мотивационное возбуждение. «Мотивация... играет преимущественную роль в... активном подборе информации, необходимой для выработки решения и действия..., представляет собой фактор, по которому классифицируется избыточная внешняя информация» (Анохин, 1979, с. 48). Подготовка поведенческого акта проходит в контексте обстановочной афферентации (восприятия информации о состоянии внешней среды), которая «подготавливает специфическую форму именно той реакции, которая могла бы быть приспособительной... только в данной обстановке. Речь идет о способности коры больших полушарий произвести синтез многочисленных... афферентных воздействий и только после этого формировать приспособительный поведенческий акт... Совокупность обстановочных афферентаций... создает... предпусковую интеграцию возбуждений, которые хотя и находятся в скрытом состоянии, однако могут быть немедленно выявлены, как только подействует пусковой раздражитель» (Там же, с. 69, 47, 49). Для запуска подготовленной поведенческой реакции необходимо действие сигнального раздражителя – пусковая афферентация, которая «приурочивает выявление скрытых возбуждений к определенному моменту, наиболее выгодному с точки зрения успеха приспособления» (Там же, с. 50). Поведенческий акт может начаться без видимых внешних стимулов, как, например, начинается поиск пищи голодными животными или осуществляется терморегуляторное поведение осывающими животным. Иногда «спонтанное изменение поведения имеет ритмический характер» (Меннинг, 1982, с. 134).

Мотивация, обстановочная и пусковая афферентации составляют полный набор раздражителей, необходимых для разворачивания поведенческой реакции; их единство названо афферентным синтезом. «Афферентный синтез... неизбежно заканчивается «принятием решения», то есть избирательным возбуждением того комплекса нейронов, который может сформировать на периферии... адекватный... поведенческий акт» (Анохин, 1979, с. 62). Принятие решения – это очередной этап формирования поведенческого акта. «Мы имеем выбор вполне определенного акта и исключение всех остальных потенциальных возможностей» (Там же, с. 60). При этом реализуется «...физиологический механизм активации хранящихся в памяти следов (энграмм) тех внешних воздействий, которые способны удовлетворить имеющиеся у организма потребности, и тех действий, которые способны привести к ее удовлетворению» (Батуев, 1991, с. 83). (Так схема пополняется процессом активации памяти.) «Принятие решения является переходным моментом, после... все комбинации возбуждений приобретают... афферентный характер» (Анохин, 1979, с. 63). Принятие решения перерастает в «афферентный синтез», когда про-

исходит формирование сложного комплекса эфферентных возбуждений, программы действия. В это время «...действие уже сформировано как центральный процесс, но внешне еще не реализуется» (Данилова, Крылова, 1989, с. 203). Представленное описание обратной связи ничем, кроме детальности, не отличается от ранее рассмотренной блок-схемы (см. рис. 7). В соответствии с ней поведенческому акту остается только осуществиться. Однако рассматриваемая схема имеет еще и второй многокомпонентный контур обратной связи.

В процессе принятия решения «одновременно с эффекторной «командой» формируется некоторая афферентная модель, способная предвосхитить параметры будущих результатов и сличить в конце действия эти предсказания с параметрами истинных результатов» (Анохин, 1979, с. 66). Формируется акцептор действия, лабильный критерий для оценки результатов действия. Теперь выработанный поведенческий акт может осуществиться.

Во время и после выполнения запрограммированного действия происходит быстрая оценка его результатов – обратная афферентация. В принципе здесь мы имеем дело с обычной обратной связью, но со вторым ее контуром, ориентированным на немедленную оценку успешности поведения. Новым оказывается и экстренно построенный критерий, и параметр, который оценивается. «...Обратная афферентация... информирует об этих результатах совершенного действия... Система получает непрерывную обратную информацию о приспособительном результате... Параметры результатов обладают способностью информировать мозг о полезности совершенного действия и составляют в целом обратную аффертацию... Конечный приспособительный результат и его рецепторный аппарат составляют центральную пару... интегративных образований... Механизм аппарата акцептора действия имеет универсальное распространение и вряд ли возможен какой-либо даже самый простой поведенческий акт, который мог бы сложиться без предварительного формирования этого аппарата» (Там же, с. 72–73, 29, 65, 35, 78).

Самым важным аспектом в механизме контроля результата поведения выступает природа контролируемого параметра. Оказывается, обратная афферентация развивается на базе вовсе не той характеристики состояния организма, что вызвала мотивационное возбуждение, но на базе другого показателя состояния особи, тесно связанного с первым. Так, дефицит глюкозы в крови (при истощении запасов гликогена печени) вызывает чувство голода и пищевое поведение, которое прекращается при наполнении желудка. Механорецепторы в стенках желудка сигнализируют о степени его наполнения. «...Пачечная активность нейронов отражает ожидание пищевого подкрепления... Когда пища попадает в желудок и... становится реальным подкреплением, сигналы об этом снижают



Рис. 9. Полная блок-схема поведенческого акта

пищевую мотивацию» (Данилова, Крылова, 1989, с. 212). Этот эффект характерен для других жизненных отправлений. «Терминирующие стимулы... вызывают окончание поведенческой реакции... Вид успешно построенного гнезда... заставляет птицу прекратить работу» (Грин и др., 1990, с. 302). Механизм обратной аффертации вершит архитектуру поведенческого акта (рис. 9).

Важно отметить, что в состав обратной аффертации могут быть «избирательно включены как близко, так и отдаленно расположенные структуры организма» (Анохин, 1979: с. 38). Эти структуры (органы, ткани, клетки) в первую очередь обслуживают другие функции, но могут получить роль компонентов обратной аффертации; они неспецифичны – для одного и того же поведенческого акта могут быть использованы разные структуры. «Акцептор действия... есть временное образование, сформированное экстренно по поводу данной ситуации» (с. 67)

Если результат поведения соответствует модели акцептора действия, то происходит временное торможение мотивационного возбуждения и специфические поведенческие реакции прекращаются. Наступает «...покой после достижения цели... животные больше не реагируют на исходящие от цели раздражители и не проявляют больше поискового поведения» (Меннинг, 1982, с.129). Когда соответствие результата и критерия действия не достигнуто, развиваются новые реакции компенсации. «Если информация о результатах не совпадает с теми параметрами, которые были закодированы в решении, цели и акцепторе действия... происходят немедленные компенсаторные приспособления» (Анохин, 1979, с. 79).

Полная структура обратной связи поведенческого акта имеет два контура. Первый контур воспринимает отклонение от нормы основной (целевой) переменной внутренней среды организма и вызывает построение поведенческого акта для его компенсации; ключевым значением здесь служит «встроенный» критерий нормы. Второй контур воспринимает отклонение от нормы сигнальной переменной состояния организма и либо

тормозит, либо не блокирует повторную реализацию поведенческого акта; второй критерий формируется непосредственно в процессе подготовки поведенческого акта.

Для правильной интерпретации моделирования двухконтурной обратной связи важно отметить следующие моменты.

- Между основной и сигнальной переменными имеется тесная, эволюционно выверенная корреляционная связь: поступление сигнала по второй петле обратной связи означает скорую нормализацию внутренней среды биосистемы.
- Основная переменная является жизненно важной характеристикой состояния биосистемы, сигнальная переменная неспецифична, она может формироваться с использованием разных структур.
- Основная переменная инерционна, сигнальная переменная имеет много более высокую скорость изменения.

Адаптивный смысл этого дуэта вполне ясен. Многие важнейшие характеристики внутренней среды организма (уровень глюкозы в крови, температура тела), популяции (численность) или экосистемы (звенья трофических цепей) требуют для своего восстановления довольно продолжительное время. Поэтому контроль инерционной величины превратился бы в попеременную борьбу то с ее избытком, то с ее дефицитом. Второй контур контролирует скоростную сигнальную переменную и осуществляет точную настройку состояния динамической системы, обеспечивая ей стационарность.

Анализируя структуру динамической системы поведения (рис. 10), нетрудно убедиться, что она не имеет специфических компонентов, универсальна и приложима к широкому спектру управляемых систем. На указанную особенность разработанной схемы обращал внимание и ее автор, П. К. Анохин, когда рассматривал регуляцию экологических и эволюционных процессов. Почему эта идеализация редко используется для объяснения биологических явлений? Образцы такого способа управления обнаруживаются в биосистемах любого уровня организации.

Из примеров на уровне организма можно назвать явление фотопериодизма. Вегетативный период лиственных пород завершается осенью в ответ на снижение продолжительности дня (сигнальная переменная), хотя достаточно высокий уровень температуры среды все еще обеспечивает нормальный метаболизм (основная переменная).

Пример на уровне популяции животных: репродуктивное поведение самок многих млекопитающих заканчивается после копуляции (сигнальная переменная – концентрация гормона прогестерона в крови), хотя еще не родились молодые животные (основная переменная), «ради которых» и осуществлялась спаривание.



Рис. 10. Обобщенная блок-схема двухконтурной обратной связи

Пример на уровне биогеоценоза: нормальное размножение мелких млекопитающих ведет к росту популяции, который прекращается по достижении некоторого уровня плотности (сигнальная переменная – уровень стресса) из-за несозревания, прохолостания молодых животных и роста эмбриональной смертности, хотя кормовая база (ведущая переменная) еще не подорвана и не ограничивает дальнейшего роста численности.

Пример на уровне социума: люди обучаются специальности по предложенным в школах и вузах программам (сигнальная переменная – успеваемость), предполагая, что этого будет достаточно для успешной работы (основная переменная – занятость, зарплата).

Редко встречаясь в теоретической биологии, эта модель тем более не имеет хождения в практике моделировании биосистем. Использование предложенной схемы дает возможность определить ключевые количественные характеристики динамики биосистемы, имеющие глубокий биологический смысл, и на этой основе смоделировать ее поведение. Конкретный состав основных компонентов модели таков:

- численный уровень основной переменной системы,
- численный уровень сигнальной переменной,
- пороговые величины ( $\max$ ,  $\min$ ) ведущей переменной внутренней среды (критерий 1),
- пороговые значения сигнальной переменной, вызывающие торможение мотивации и прекращение целенаправленной (поведенческой) реакции (критерий 2),
- зависимость уровня сигнальной переменной от результатов поведенческого акта (уравнения, включающие логические операторы),
- зависимость уровня основной переменной от результатов поведения – от величины сигнальной переменной (уравнения),
- выраженность обстановочной афферентации (оценка благоприятствования окружающей среды для удовлетворения потребности).

## ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ

В качестве примера моделирования ниже рассмотрена блок-схема терморегуляторного поведения обыкновенной гадюки во время остывания. Многим известно, что змеи свертываются «клубком». Такое поведение связано с попыткой сэкономить тепло, если теплое солнце днем вдруг закрылось облаками. Детальное исследование этого процесса показывает (Коросов, 2006), что в стремлении стабилизировать снижающуюся температуру тела (основная переменная,  $T_{вт}$ ) гадюка многократно меняет позу от менее – к более компактной и округлой. При этом уменьшается площадь внешней поверхности «клубка», с которой происходит излучение тепла, в результате его экономия может достигнуть 20%. В натурном эксперименте удалось установить, что стимулом к очередной смене позы является снижение температуры покровов тела (сигнальная переменная,  $T_{пт}$ ) на  $1,5^{\circ}\text{C}$  по сравнению с температурой внутренних областей тела ( $T_{вт}$ ). Когда змея охлаждается до индивидуальной минимальной добровольной температуры ( $T_{мин.} \approx 18^{\circ}\text{C}$ ), она покидает место и переходит подземное укрытие.

При анализе полученных данных стремились представить имеющуюся информацию в терминах двухконтурной обратной связи, в результате были выявлены и ведущая переменная, и быстро изменяющаяся сигнальная (рис. 11). Температура внутренних тканей ( $T_{вт}$ ) играет роль основной переменной состояния, ее первый критерий Минимальная добровольная температура  $T_{мин.} \approx 18^{\circ}\text{C}$ . Температура покровов ( $T_{пт}$ ) – это сигнальная переменная. Она контролируется критической температурой (второй критерий,  $T_k$ ), которая устанавливается после каждой смены позы (более 10 раз за час) на новом уровне  $T_k = T_{вт} - 1,5^{\circ}\text{C}$ . Пока  $T_{пт}$  находится в допустимых пределах, гадюка остается неподвижной; охлаждение ниже этого порога  $T_{пт} < T_k$  вызывает очередное стягивание колец тела. Представленная схема отрицательной обратной связи позволила выполнить количественное описание динамики остывания гадюки, во целом совпадающее с натурными

данными (Коросов, 2006). Аналогичные алгоритмы могут быть использованы для моделирования выхода гадюки на поверхность почвы и поиска оптимальных укрытий для прогревания в условиях прямой инсоляции.



Рис. 11. Схема регуляции смены позы гадюки посредством двухконтурной обратной связи

## ВЫВОДЫ

1. Структура отрицательной обратной связи может быть простой (одноконтурной), дублированной (множественной) и сложной (двухконтурной).
2. Двухконтурная обратная связь обеспечивает быструю и точную настройку контролируемой переменной внутренней среды биосистемы.
3. Исследование механизмов гомеостаза биосистем с помощью схемы двухконтурной обратной связи дает возможность количественно оценить критические уровни наблюдаемых переменных, определяющих поведение биосистемы.
4. Терморегуляторное поведение рептилий можно успешно описать в терминах двухконтурной отрицательной обратной связи.

## Благодарности

Автор признателен В. А. Илюхе за обсуждение статьи и ценные замечания.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анохин П. К. Системные механизмы высшей нервной деятельности. М.: Наука, 1979. 453 с.
2. Батуев А. С. Высшая нервная деятельность. М.: Высшая школа, 1991. 256 с.
3. Блауберг И. В., Юдин Б. Г. Становление и сущность системного подхода. М.: Наука, 1973. 270 с.
4. Винер Н. Кибернетика. М.: Наука, 1983. 342 с.
5. Варшавский В. И. Коллективное поведение автоматов. М.: Наука, 1977. 407 с.
6. Волькенштейн М. В. Биофизика. М.: Наука, 1981. 576 с.
7. Гаазе-Раппопорт М. Г., Поспелов Д. А. От амебы до робота: Модели поведения. М.: Наука, 1987. 288 с.
8. Горяченко В. Д. К динамике взаимодействия популяций как объектов с запаздыванием // Динамика биологических систем. Вып. 1. Горький, 1977. С. 32–40.
9. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология. М.: Мир, 1990. Т. 2. 325 с.
10. Данилова Н. Н., Крылова А. Л. Физиология высшей нервной деятельности. М.: Изд-во МГУ, 1989. 399 с.
11. Джефферс Дж. Введение в системный анализ: применение в экологии. М.: Мир, 1981. с.
12. Жаков Л. А., Меншуткин В. В. Практические занятия по ихтиологии. Ярославль, 1982. 112 с.
13. Иванищев В. В., Михайлов В. В., Тубольцева В. В. Инженерная экология. Л.: Наука, 1989. 144 с.
14. Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.

15. Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию: Учеб. пособие. Петрозаводск, 2003. 304 с.
16. Коросов А. В. Имитация терморегуляторного поведения гадюки // Математические методы в экологии. Петрозаводск, 2001. С. 158–159.
17. Коросов А. В. Имитация экологических объектов в среде пакета Microsoft Excel // Экология. 2002. № 2. С. 144–147.
18. Коросов А. В. Имитационное моделирование в среде MS Excel (на примерах из экологии). Петрозаводск, 2002а. 212 с.
19. Коросов А. В., Калинин Н. М. Количественные методы экологической токсикологии. Петрозаводск, 2003. 56 с.
20. Коросов А. В. Нагревание и остывание живой крупной гадюки *Vipera berus* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Вып. № 9. Тольятти, 2006. С. 88–108.
21. Коросов А. В. Специальные методы биометрии. Петрозаводск, 2007. 364 с.
22. Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных. Методическое пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. 76 с.
23. Коросов А. В., Зорина А. А. Исследование динамики численности рыжей полевки с помощью функций последования // Экология. 2007. № 1. С. 49–54.
24. Ладенко И. С. Имитационные системы (методология исследований и проектирования). Новосибирск: Наука, 1981. 300 с.
25. Меницкий Д. Н. Принципы саморегуляции функциональных систем // Системный анализ механизмов поведения. М.: Наука, 1979. С. 81–91.
26. Меннинг О. Поведение животных. Вводный курс. М.: Мир, 1982. 360 с.
27. Назаров Л. Е. Применение многослойных нейронных сетей для классификации типов леса на основе анализа радиолокационных изображений // Исследования Земли из космоса. 2000. № 3. С. 63–70.
28. Новосельцев В. Н. Организм в мире техники. Кибернетический аспект. М.: Наука, 1989. 240 с.
29. Оптнер С. Л. Системный анализ для решения деловых и промышленных проблем. М.: Советское радио, 1969. 216 с.
30. Павлов Б. К. Причины ошибок долговременных прогнозов состояния популяций животных при использовании аналого-инерционных экстраполяций // Геологические и экологические прогнозы. Новосибирск: Наука, 1984. С. 177–180.
31. Павлов Б. К. Методология прогнозирования численности наземных животных // Прогнозирование экологических процессов. Новосибирск: Наука, 1986. С. 185–190.
32. Саранча Д. А. Биомоделирование. М.: Вычислительный центр РАН, 1995. 139 с.
33. Сена А. А. Единицы физических величин и их размерности. М.: Наука, 1988. 432 с.
34. Словарь физиологических терминов. М.: Наука, 1987. 447 с.
35. Шилов И. А. Экология. М.: Высшая школа, 2000. 512 с.
36. Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти, 2003. 463 с.
37. Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. М.: Мир, 1982. Т. 1–2. 800 с.