

## О СТРУКТУРЕ САМОВОСПРОИЗВОДЯЩИХСЯ СИСТЕМ

В. А. ГЕОДАКЯН

В сб.: *Развитие концепции структурных уровней в биологии*. М., Наука. 1972, с. 371–379.

Самым фундаментальным признаком живых систем является способность к самовоспроизведению. Поэтому самовоспроизводящиеся системы занимают центральное положение среди биологических систем. Рассмотрение структур основных самовоспроизводящихся систем—нуклеопротеида, клеточного ядра, клетки, организма и популяции—показывает, что внутри каждой из этих систем можно заметить четкую дифференциацию на две *сопряженные подсистемы*. В популяции это два пола, в организме—два вида клеток, половые и соматические, в клетке—ядро и цитоплазма, в ядре—аутосомы и половые хромосомы, в нуклеопротеиде—ДНК и белок.

Случайно ли это? Какой принцип лежит в основе этой дифференциации? И что она дает системе? Ведь существуют аналогичные структуры без указанной дифференциации: популяции без половой дифференциации (гермафродитные животные), организмы без дифференциации на сомату и гаметы, клетки без дифференциации на ядро и цитоплазму, ядра без половых хромосом, и т. д. Однако почему-то во всех прогрессивных, в эволюционном смысле, структурах дифференциация наблюдается.

С точки зрения термодинамики живые системы являются *открытыми рабочими* системами. Они обмениваются со средой веществом, энергией, информацией. Их контакт со средой имеет информационную (в широком смысле этого слова) природу. Они производят работу против деградирующих (энтропийных) сил внешней среды. Поэтому представляется интересным сопоставить формы их *контакта со средой* с формами контакта других рабочих систем, неживых, физико-химических, с целью выявления общих черт и различий между ними.

Для неживых, физико-химических систем контакт со средой имеет, как правило, энергетическую природу, т. е. или система совершает работу против внешних сил, или наоборот, внешние силы совершают работу над системой. При этом каждой форме энергетического контакта со средой соответствуют канал связи определенной физической природы и два сопряженных параметра системы—*экстенсивности* и *интенсивности* [1].

Величина параметров экстенсивности зависит от размеров системы; это факторы емкости, объемные или, по терминологии Онзагера, «обобщенные термодинамические потоки» [10], [11]. Это количественные параметры системы—обобщенные *заряды*.

Величина параметров интенсивности не связана с размерами системы: это потенциалы, или «обобщенные термодинамические силы», по Онзагеру. Они являются качественными параметрами рабочей системы, движущими силами, осуществляющими процесс,—обобщенными *потенциалами*.

При соединении двух систем соответствующим каналом связи производится работа, причем их параметры экстенсивности складываются, а параметры интенсивности выравниваются.

Понятие экологической ниши имеет смысл не только для живых но для любых систем. Если под экологической нишей понимать совокупность диапазонов существования системы по разным факторам среды, то экологическую нишу можно характеризовать, с одной стороны, числом факторов среды, к которым система чувствительна,—*мерность* ниши, с другой стороны—величиной диапазона существования системы по данному фактору—*ширина* ниши. Факторами экологической ниши являются всевозможные параметры интенсивности (потенциалы)—температура, давление и различные концентрации (химических веществ, паразитов, хищников, жертв, особой своего и всех других видов и т. д.).

<i>Рабочая система (природа канала связи)</i>	<i>Параметры</i>	
	<i>экстенсивности</i>	<i>интенсивности</i>
механическая	объем	давление
тепловая	энтропия	температура
электрическая	электрический заряд	электрический потенциал
химическая	масса	химический потенциал

Экологические ниши живых систем отличаются от экологических ниш физико-химических систем прежде всего своей *многомерностью* и сравнительно *малой шириной* диапазонов по факторам среды. Иными словами, живые системы по сравнению с неживыми более требовательны к условиям среды.

Но принципиальная разница между ними не в этом, а в том, что живая система, в отличие от неживой, взаимодействуя со средой, может изменить положение диапазона в поле фактора среды, т. е. *адаптироваться* (в широком смысле этого слова)—изменить свою экологическую нишу.

Работу самовоспроизводящихся систем наглядно можно представить как движение в пространстве обобщенных координат. К последним следует отнести, прежде всего, время и набор экологических факторов. Одна составляющая движения, направленная вдоль координаты времени, представляет собой вектор передачи генетической информации от поколения к поколению, она реализует связи между *поколениями*, *внутренние взаимодействия* системы, или тенденцию *наследственности*. Вторая составляющая движения, направленная вдоль обобщенной координаты факторов среды, представляет собой вектор экологических сдвигов, она осуществляет связи со *средой*, *внешние взаимодействия* системы, или тенденцию *изменчивости*.

Предлагается новая точка зрения, согласно которой в основе дифференциации самовоспроизводящихся генетических систем на сопряженные подсистемы лежит *специализация* по внутренним и внешним взаимодействиям.

Системы	Подсистемы	
	внутренняя	внешняя
Популяция	Женский пол	Мужской пол
Организм	Гаметы	Сома
Клетка	Ядро	Цитоплазма
Клеточное ядро	Аутосомы	Половые хромосомы
Нуклеопротеид	ДНК	Белок

Так как в основе нашего рассмотрения лежит идея взаимодействия системы со средой, то выделение внутренней и внешней подсистем необходимо понимать не в геометрическом (морфологическом) смысле, а в информационном, т. е. потоки информации от среды, о происшедших изменениях в ней, попадают сначала во внешние подсистемы, а потом уже во внутренние.

Существует определенная *аналогия* между параметрами экстенсивности физико-химических рабочих систем и внутренними подсистемами самовоспроизводящихся генетических структур, с

одной стороны, и между параметрами интенсивности и внешними подсистемами—с другой.

Так же, как каждой форме контакта физико-химических рабочих систем со средой соответствует пара сопряженных параметров, в генетических рабочих системах на каждом уровне структурной организации мы находим аналогичным образом сопряженную друг с другом пару подсистем, т. е. на каждом уровне организации отношения между внутренними и внешними подсистемами аналогичны отношениям между параметрами экстенсивности и интенсивности при совершении определенного вида работы физико-химической системой.

Внешние подсистемы, реализуя непосредственную связь со средой, играют роль информационных потенциалов, движущих сил, инициирующих процессы. Внутренние подсистемы, отделенные от среды внешними, представляют собой информационные емкости, инерцию, консервативность системы. Например, в свободно скрещивающейся популяции число самок определяет количество потомства (фактор экстенсивности), а число самцов—величину или скорость изменения среднего генотипа (качественный фактор, фактор интенсивности). Так же, как при соединении двух объемов ( $V_1$  и  $V_2$ ) газа, имеющих разные давления ( $P_1$  и  $P_2$ ) или двух тел с разной температурой ( $T_1$  и  $T_2$ ), конечные объем и энтропия будут равны сумме исходных ( $V = V_1 + V_2$ ;  $S = S_1 + S_2$ ) тогда как конечные давления и температуры усреднятся  $P = (P_1 * V_1 + P_2 * V_2) / V$ ,  $T = (T_1 * S_1 + T_2 * S_2) / S$ , так и при соединении двух популяций в одну количество потомства (пропорционально числу самок) сложится аддитивно, в то время как «качество» потомства (определяется числом самцов) усреднится.

В понятиях термодинамики необратимых процессов внутренние подсистемы олицетворяют «обобщенные термодинамические потоки», количественные характеристики рабочих систем, в то время как внешние—«обобщенные термодинамические силы», качественные характеристики.

В биологических категориях внутренние подсистемы генетических систем осуществляют больше тенденции *наследственности* и сохранения, а внешние—*изменчивости* и адаптации к условиям. Или же, если рассматривать альтернативные тенденции *универсальности* и *специализации*, внутренние подсистемы (их элементы) представляют тенденцию универсальности и, следовательно, менее специализированы, а внешние—более специализированы.

В терминах кибернетики одна подсистема—это «*постоянная память*» системы (женский пол, гаметы, ядро, аутосомы, ДНК), в то время как другая—«*оперативная память*» (мужской пол, соматические клетки, цитоплазма, половые хромосомы, белки).

Такая дифференциация системы на постоянную и оперативную память создает структуру «*стабильного ядра*» и «*лабильной оболочки*» в информационных взаимоотношениях системы со средой. Или, если рассматривать потоки, передающие генетическую информацию от поколения к поколению, емкости постоянной памяти образуют *осевую* (наследственную) линию, тогда как емкости оперативной памяти составляют «*боковую*» (экологическую) линию, «вынос» части информации навстречу факторам среды.

Учитывая многомерность экологической ниши, взаиморасположение подсистем в ней для данного момента времени условно можно представить в виде двух вписанных один в другой замкнутых контуров. Внутренний контур отделяет постоянную память от оперативной, а внешний—оперативную память от среды (граница ниши). Чтобы представить картину во времени, направим вектор времени перпендикулярно плоскости контуров. Получится бесконечное тело неправильного и переменного сечения. Движение в такой системе можно описать двумя составляющими: *осевой* (наследственная) и *радиальной* (экологическая). Радиальная составляющая—«*боковой вынос*» информации навстречу факторам среды—осуществляется оперативной памятью системы. Осевая составляющая—поток информации от поколения к поколению—поддерживается постоянной памятью системы. В радиальной составляющей можно выделить, в свою очередь, *центробежный* поток информации—от системы к среде и *центростремительный* поток—от среды к системе.

Центростремительные потоки информации, поступающие от среды, попадают сначала в оперативную память системы, преобразуются там, подвергаются отбору, и только после этого

часть информации поступает в постоянную память системы.



Такая структура систем предполагает существование каких-то барьеров между подсистемами, препятствующих смешению всей информации. Описанный способ хранения генетической информации в двух объемах, сообщающихся между собой каналом связи контролируемого сечения, дает системе особые свойства, повышающие ее устойчивость.

Для того чтобы обеспечить информационный контакт системы со средой в основном через оперативную память, необходимо, чтобы элементы оперативной памяти обладали большей дисперсией признаков, по сравнению с элементами постоянной памяти, т. е. первые должны быть разнообразнее вторых.

Осуществление преимущественного контакта среды с оперативной памятью за счет сдвига средних значений признаков, а не дисперсий признаков, не решает задачу, так как в этом случае возникают затруднения с альтернативными признаками [2].

Необходимость переработки новой информации в оперативной памяти до того, как она сможет попасть в постоянную, делает постоянную память системы инерционной. Инерционность постоянной памяти, ее отставание от оперативной в получении новой информации от среды, придает ей (или ее элементам) черты совершенства и, напротив, элементы оперативной памяти приобретают черты прогрессивности.

Такое разделение и специализация подсистем по альтернативным задачам сохранения и изменения обеспечивают оптимальные условия для реализации основного метода эволюции живых систем— метода отбора, т. е. в известном смысле—метода проб и ошибок. Они дают возможность системе пробовать различные варианты решения эволюционных задач с минимальным риском закрепления неудачных решений.

Предлагаемые представления менее всего очевидны для популяции. Этому вопросу нами было посвящено специальное исследование [2], основные положения которого заключаются в следующем.

Если рассматривать каналы информации, связывающие мужской и женский пол с потомством в свободно скрещивающейся популяции, то можно видеть, что сечение «канала связи» самца с потомством во много раз превосходит сечение «канала связи» самки, т. е. самец в принципе имеет возможность передавать свою генетическую информацию значительно большему числу потомков, чем самка. Это приводит к тому, что количество потомства зависит от количества самок (фактор экстенсивности, заряд) в популяции и не зависит от количества самцов (фактор интенсивности). С другой стороны, информационная ценность редких вариантов самцов становится несравненно большей, чем самок. Это обстоятельство, в сочетании с большей дисперсией признаков у мужского пола, создает условия, при которых скорость качественных сдвигов в наследственности популяции определяют в основном самцы (потенциал). Такая «асимметрия» придает дифференциации полов характер специализации на постоянную и оперативную память вида.

Такой подход позволяет объяснить с единой точки зрения многие непонятные явления, связанные с дифференциацией, полов: целесообразность дифференциации, избыточное зарождение и повышенную смертность мужского пола, большее разнообразие самцов, адаптивные изменения соотношения полов в популяции и др.

Поскольку эволюционные изменения при этом прежде затрагивают самцов, а затем передаются самкам, то появляется возможность связать половой диморфизм по признаку с филогенетической тенденцией этого признака. Эту связь можно использовать в некоторых случаях для предсказания направления эволюции признака [3].

На организменном уровне организации элементами являются клетки (орган не самовоспроизводится, поэтому не относится к генетическим системам). Все клетки организма делятся на гаплоидные (гаметы) и диплоидные (соматические). Прежде всего обращает на себя внимание большое разнообразие (морфологическое и физиологическое) соматических клеток по сравнению с однообразием гамет. Очевидна также специализация этих подсистем в осуществлении задач наследственности и изменчивости. Гаметы представляют консервативную тенденцию, а соматические клетки, наоборот, тенденцию изменчивости. Потоки информации от среды в течение всей жизни воспринимают соматические клетки (организмы растут, развиваются, стареют и пр.), и только после переработки в оперативной памяти суммарная за жизнь, итоговая информация может попасть в постоянную память, в гаметы (в форме элиминации, дискриминации или привилегии данной особи или в форме передачи каких-либо мутагенных влияний).

Интересным примером влияния соматических клеток (физиологии) на гаметы может служить вскрытая нами отрицательная обратная связь, регулирующая соотношение полов потомства [4]. Если самка гуппи находится в аквариуме в окружении большого числа самцов, то среди ее мальков преобладают самки. И, наоборот, при нехватке самцов в аквариуме в потомстве появляется избыток самцов [5], [6]. Следовательно, существует механизм компенсации соотношения полов.

На клеточном уровне организации бросается в глаза прежде всего дифференциация на ядро и цитоплазму. Морфология клеток делает довольно очевидными соотношения между ядром, цитоплазмой и средой, как в смысле последовательности попадания информации (среда → цитоплазма → ядро), так и в смысле большего разнообразия цитоплазм (клетки разных тканей) и однообразия ядер и т. д. Известны исследования, в которых показано, что ядра в любой клетке организма (по крайней мере у определенных видов) содержат всю генетическую информацию (постоянная память), в то время как цитоплазма клетки определяет специализацию данного сорта клеток (оперативная память), определяет, какую часть генетической информации необходимо извлечь из ядра в каждом отдельном случае.

Менее четкая картина дифференциации наблюдается в самом ядре, в хромосомном наборе, между аутосомами и половыми хромосомами. Прежде всего не у всех видов существует (или открыта) такая дифференциация. Далее, морфология ядра не дает основания считать аутосомы «ядром», а половые хромосомы—«оболочкой»—т. е. нет видимых барьеров между подсистемами и т. д.

Однако в пользу взгляда на аутосомы и половые хромосомы как на постоянную и оперативную память ядра можно привести большую лабильность и изменчивость половых хромосом по сравнению с аутосомами. Среди ядер с ненормальным числом хромосом подавляющее большинство составляют отклонения, связанные с половыми хромосомами (у человека известен даже набор XXXXY) [8].

При действии ультразвука прежде всего разрушаются половые хромосомы. А радиоактивные вещества половые хромосомы метят интенсивнее аутосом (в особенности У-хромосому). Далее, по дисперсии размеров половые хромосомы (прежде всего У-хромосома) также превосходят аутосомы. Есть указания на преимущественно периферическое расположение половых хромосом в ядре (у человека [9]).

Наконец, рассматривая как систему нуклеопротеид, с подсистемами ДНК и белок, мы видим во многом аналогичную картину. О большей лабильности белков по сравнению с ДНК говорят температуры их денатурации, которые у белков значительно ниже, чем у ДНК.

Морфологическое строение известных нуклеопротеидов вирусов также говорит о том, что ДНК (или РНК у некоторых вирусов) в них представляет «ядро», а белки—«оболочку».

Поэтому со средой прежде всего взаимодействуют белки, т. е. опять мы имеем схему ДНК ↔ белок ↔ среда.

Центробежный поток информации, ДНК → белок, хорошо изучен. Это поток информации, осуществляющий синтез белков и определяющий поведение системы. Большой интерес представляет обратный, центростремительный поток информации: среда → белок → ДНК, в

особенности звено белок → ДНК. Многими исследователями вообще отрицается существование такого потока. Конечно, можно представить, что в процессе эволюции, когда образовались более высокие уровни организации (клетки, организмы) и появились соответствующие обратные связи, то обратные связи на нижележащих уровнях (в данном случае на молекулярном) утратили свое значение и исчезли. Однако существуют факты, которые очень трудно объяснить, не допустив наличия центростремительных потоков белок → ДНК. К ним можно отнести прежде всего явления, связанные с образованием адаптивных ферментов, антител и др.

Сопряженные пары подсистем не исчерпываются только приведенными структурами. Уже сейчас можно привести (или возможно, что будут открыты в будущем) и другие генетические системы, построенные аналогичным образом. Например, между парами бактерия—фаг, ген—признак и др. существуют, видимо, во многих отношениях такие же взаимоотношения.

Можно думать также, что дифференциация систем на сопряженные подсистемы имеет место не только в самовоспроизводящихся структурах, но также во многих биологических рабочих системах и вообще во всех управляемых самоорганизующихся системах. Например, такие биосистемы, как ко-фермент—апофермент, антиген—антитело, подкорка—кора головного мозга, симпатическая—парасимпатическая вегетативная нервная система и др., обладают чертами, характерными для постоянной и оперативной памяти. Эти же черты можно отметить у небиологических управляемых самоорганизующихся рабочих систем. Отмечались, например, аналогичные соотношения между наукой и производством, с одной стороны, и вскрытыми нами взаимоотношениями подсистем в популяции, с другой [7], и т. д.

Предлагаемая точка зрения на дифференциацию различных самоорганизующихся систем как на общую тенденцию выделения сопряженных подсистем (службы сохранения и службы изменения) представляет интерес также, как нам кажется, и в методологическом отношении.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бур Я. де. Введение в молекулярную физику и термодинамику. М., 1962.
2. Геодакян В. А. Роль полов в передаче и преобразовании генетической информации.— «Проблемы передачи информации», 1965, т. I, № 1.
3. Геодакян В. А., Смирнов Н. Н. Половой диморфизм и эволюция низших ракообразных.— «Проблемы эволюции», 1968, т. 1.
4. Геодакян В. А. О существовании обратной связи, регулирующей соотношение полов.— «Проблемы кибернетики», 1965, вып. 13.
5. Геодакян В. А., Кособутский В. И., Билева Д. С. Регуляция соотношения полов отрицательной обратной связью.— «Генетика», 1967, № 9.
6. Геодакян В. А., Кособутский В. И. Природа обратной связи, регулирующей пол.— «Генетика», 1969, т. 5, № 6.
7. Гуревич Г. А. Доклад на секции организации Совета по кибернетике, 1966.
8. Штерн К. Основы генетики человека. М., 1965.
9. D. E. Barton, F. N. David, M. Merrington. The positions of the sex chromosomes in the human cell in mitosis. Ann. Hum. Genet. Lond. 1964, vol. 28.
10. Miler O. Thermodynamic Theory of Irreversible Processes. «American Journal of Physics», 1956, vol. 24, № 6.
11. Onsager I. Reciprocal Relations in Irreversible Processes. «Physical Review», 1931. vol. 37, 38.