[536.7 + 57] (049.3)

ТЕРМОДИНАМИКА СЕТЕЙ И БИОЛОГИЯ

Schnakenberg I. Thermodynamic Network Analysis of Biological Systems.—2nd, corrected and updated ed.— Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1981.— 149 p.— (Universitext).

Биологические системы характеризуются принципиальной нелинейностью протекающих в них динамических процессов. Они обладают высокой организационной и функциональной сложностью, состоят как из континуальных, так и дискретных частей. Соответственно физико-математический анализ и моделирование биологических систем встречаются с немалыми трудностями. Термодинамика сетей (network thermo-

dynamics), развитая применительно к биологии в работах А. Качальского, Остера и Перельсона (1972—1973), представляет собой феноменологическую теорию сложных систем, построенную на основе глубокой аналогии между электрическими сетями и произвольными динамическими системами — механическими или термодинамическими, включая системы химических реакций. Эта теория, исходящая из общих идей, выдвинутых в 1966 г. Мейкснером, применяет графы, выражающие топологию динамического поведения системы. Метод состоит в нахождении изоморфизма между термодинамической системой и топологической структурой графа. На топологическую структуру накладывается структура аналитическая или алгебраическая, эквивалентная уравнениям термодинамики. Конечным результатом является нахождение расчетного алгоритма, позволяющего получить динамические уравнения непосредственно из графа. Граф дает больше информации, чем эти уравнения сами по себе. Термодинамика сетей позволяет исследовать нелинейные системы с прямыми и обратными связями, состоящие из дискретных элементов. Реализуется возможность обобщенного рассмотрения «машинной» динамики, динамики автоматического регулирования. Метод явным образом выделяет обратимые и необратимые процессы, протекающие в системе.

Система подразделяется на субсистемы, в каждой из которых происходит либо обратимое запасание энергии, либо ее диссипация. Это разделение имеет не пространственный, но функциональный смысл. Каждая подсистема характеризуется входами и выходами, полюсами, т. е. рассматривается наподобие электрического многополюсника. Между подсистемами существуют идеальные энергетические связи, такие, как идеальные проводники в электрических сетях, идеально жесткие стержни в механических устройствах и т. д. Система в целом включает все источники (например, электрические батареи) и тем самым рассматривается как замкнутая. Скорость переноса энергии может быть выражена как произведение обобщенной силы и обобщенного потока. Эти величины подчиняются законам, подобным законам Кирхгофа. Уместно привести здесь соответствующую таблицу переменных, заимствованную из статьи:

Переменные, характеризующие состояние системы

Вид энергии	Поток	Сила	Интегрированная переменная (обобщенное смещение)	Интегрированная переменная (обобщенный момент)
Электрическая	Ток	Вольтаж	Заряд	Поток
Гидродинамическая	Объемный поток	Давление	Объем	Момент давления
Диффузионная	Поток массы	Химический потенциал	Масса, число молей	—
Химическая	Скорость реакции	Сродство	Координата реакции	—
Механическая	Сила	Скорость	Момент	Смещение
Механическая вращательная	Момент силы	Угловая скорость	Угловой момент	Угол поворота

Oster G. F., Perelson A. S., Katchalsky A. Network Thermodynamics: Dynamic Modelling of Biophysical Systems.— Quart. Rev. Biophys. February 1973, v. 6, p. 1.

Устанавливаются переменные и конститутивные соотношения между ними, а затем и топология системы посредством метода графов.

Таким образом, термодинамика сетей является существенным расширением неравновесной термодинамики.

Рецензируемая книга Шнакенберга содержит систематическое изложение применений термодинамики сетей к биологическим проблемам. Книга состоит из семи разделов: 1. Введение, 2. Модели, 3. Термодинамика, 4. Сети, 5. Сети для мембранного транспорта, 6. Сети обратных связей, 7. Устойчивость.

В кратком введении автор обсуждает роль и возможности физики в трактовке биологических проблем и приходит к выводу, что они сводятся к комбинации модельных исследований с термодинамической трактовкой биологических систем.

В разделе 2 рассмотрена большая совокупность важных биофизических моделей: кинетика ферментативных реакций по Михаэлису и Ментен, мембранный транспорт, возбуждение мембраны нейрона (уравнения Ходжкина и Хаксли), кооперативная модель нервного возбуждения, модель Лотки (автокатализ) и Вольтерры (хищник-жертва), модель контроля метаболических цепей. Все это изложено ясно и лаконично.

Раздел 3 содержит простое и убедительное рассмотрение классической термодинамики, включая неравновесную. Далее автор переходит к сетям. Их общая теория

изложена в разделе 4, раздел 5 посвящен специально мембранному транспорту. — Это — одна из важнейших проблем современной биофизики. Термодинамика сетей безусловно способствует ясному пониманию сложных процессов, происходящих при активном транспорте ионов, при генерации мембранного потенциала. Раздел 5 заканчивается оригинальным рассмотрением генерации потенциала в фоторецепторных клетках, проведенным автором.

В разделе 6, посвященном автокаталитическим процессам, имеющим особо важное значение для биологии и биофизики, термодинамика сетей находит новые интересные применения. Наконец, в заключительном разделе теория применена к проблемам устойчивости открытых систем. Эти проблемы также стоят в центре внимания современной биофизики.

Книга написана просто и хорошо. Она предназначена для студентов. В конце каждого раздела приведены задачи для самостоятельного решения. Имеется библиография.

Термодинамика сетей представляет незаурядный интерес для физиков и биофизиков.

М. В. Волькенштейн.