

<https://doi.org/10.3176/biol.1974.3.01>

УДК 519.95

Виктор АЛАДЬЕВ, Тойво ОРАВ

К ПРОБЛЕМЕ КИБЕРНЕТИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ ПРОЦЕССОВ РАЗВИТИЯ

При изучении биологических систем, характеризующихся развитием — воспроизводством, дифференцированием, отмиранием большого количества элементов системы, изменением их функционирования и взаимодействия с внешней средой, большую роль играет моделирование их в целом или отдельных сторон их функционирования. Значительное распространение нашли количественные модели развития на основе статистических и аналитических методов [1], однако в последнее время предпринимаются и многочисленные попытки кибернетического моделирования развития. Принципиальное значение подобные модели могут иметь при изучении реализации генетической информации в онтогенезе многоклеточных организмов, а также при поиске новых подходов к разрешению проблем биофизики и биохимии (американские ученые Линг и Коуп предполагают, что деятельность клеточных мембран и ионное равновесие клетки наилучшим образом объясняется, если живую клетку рассматривать как твердый полупроводник, а мембрану как поверхность, разграничивающую эти полупроводники; цит. по [2]). Такое объяснение основано на современных представлениях о том, что в живой клетке макромолекулы и электролиты находятся не в свободно растворенном виде, а в кристаллическом состоянии.

Используемый для кибернетического моделирования аппарат можно разбить на две большие группы [3-5]: однородные структуры (ОС) и системы Линденмайера (*L*-системы). Обзор моделей развития на основе ОС можно найти в [5], а на основе *L*-систем — в [6-8]. В настоящей работе мы попытаемся оценить их с точки зрения наибольшей адекватности биологической реальности и обсудить некоторые предполагаемые нами пути прогресса в этом направлении.

1. На содержательном уровне ОС можно себе представить как клеточную бумагу, в каждую ячейку которой помещено по идентичному конечному автомату [5]. Каждый автомат связан со своими соседями и получает от них информацию в дискретные моменты времени так, что состояние любого автомата в момент времени $t+1$ определяется своим собственным состоянием и состоянием своих соседей в момент t . Имеется состояние покоя S_0 : если сам автомат и все его соседи в момент t были в состоянии S_0 , то и в момент $t+1$ автомат сохранит состояние покоя S_0 . В настоящей модели можно усмотреть некоторую аналогию с клеточной тканью, если за клетку брать отдельный автомат с набором конструкций в качестве генотипа и аксиоматизировать следующие основные свойства биологической клетки:

- 1) все клетки в организме имеют одинаковый генотип, т. е. один и тот же набор инструкций ее работы;
- 2) развитие клеток в ткани существенно зависит от обмена информацией между клетками;
- 3) организм сам регулирует наиболее важные стороны своего развития, т. е. развитие в основном управляется изнутри, а не извне (следует сказать, что последнее справедливо не для всех сторон процессов развития).

На основе такого математического аппарата построен ряд моделей развития [3-8] и в ряде случаев дана их биологическая интерпретация. На начальном этапе кибернетического моделирования, когда вызывала сомнение его принципиальная возможность, подобный подход был, пожалуй, единственным. Более того, сами ОС зародились именно как средство такого моделирования. Однако, моделируя на ОС процессы развития, мы совершенно игнорировали основу этих процессов — размножение клеток. Действительно, деление клеток в таких моделях могло осуществляться только на границах «организма», а внутренние его клетки **принципиально** не имели такой возможности, так как ОС всегда привязана к системе координат в пространстве E^n и вклинивание между клетками новой встречает непреодолимые трудности. Поэтому уже сейчас можно отметить, что ОС (несмотря на то что они допускают ряд интересных обобщений, существенно расширяющих их возможности [9]) не могут служить в дальнейшем основой для моделирования процессов развития. Это, однако, не исключает возможности применения ОС для биологического моделирования — они используются, например, для моделирования нервных тканей, эволюционных процессов, а также некоторых актов поведения простейших и более сложных организмов и их сообществ.

Но для дальнейшего прогресса кибернетического моделирования процессов развития ОС, на наш взгляд, не смогут уже дать новых плодотворных идей. Это подтверждается и тем, что все реже в литературе встречаются модели развития, реализованные на ОС, все больше теория ОС развивается в техническом направлении [10] и как чисто математический объект [4, 11]. Такое положение говорит о том, что, вероятно, и другие исследователи пришли к выводам, подобным нашим.

2. По всей вероятности, по тем же соображениям А. Линденмайер [8], базируясь на идеях ОС, ввел свои системы, известные сейчас под названием систем Линденмайера или просто L -систем. Суть их состоит в следующем. Пусть G есть конечный алфавит множества состояний клетки, а G^* означает множество всех одномерных слов из элементов G . G^* включает и пустое слово, обозначаемое через Λ . Тогда L -система есть упорядоченная четверка $\langle G, g, \delta, gs \rangle$, где $g \in G$ есть постоянное воздействие внешней среды на слово (клетку), δ — функция, дающая по состояниям любых трех прилегающих клеток непустое конечное множество слов в алфавите $G \setminus g$, на которые заменяется внутренняя клетка из трех прилегающих и gs — начальная клетка, из которой начинается процесс развития. Таким образом, рассматривается система правил δ , которые порождают из одного начального однобуквенного слова (зиготы) множество одномерных слов (имитирующих развитие организма) в некотором конечном алфавите G .

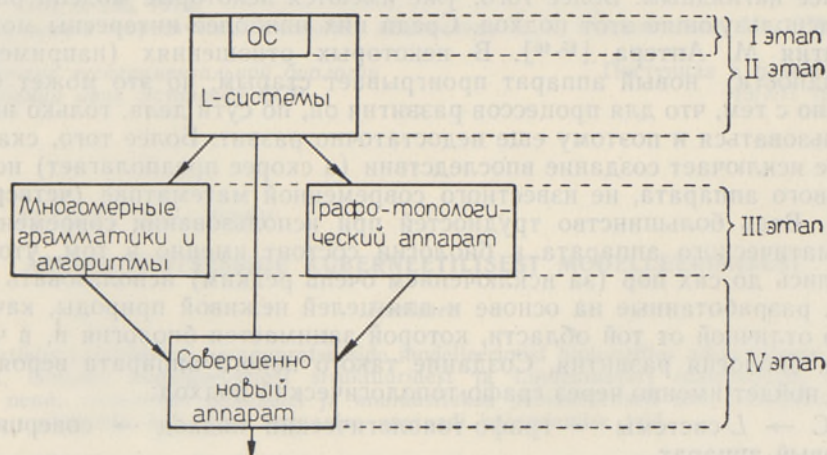
Правила порождения слов разрешают вставки любого количества букв в любые места слова. При этом допускаются и недетерминированные переходы. Таким образом, L -системы существенно расширяют одномерные ОС [12] в смысле множества порождаемых слов. С точки зрения биологической адекватности они получают вполне удовлетворительные

интерпретации в объеме, о котором упоминалось выше. L -системы уже хорошо проявили себя при описании целого ряда биологических процессов [6-8] и являются, по всей вероятности, в настоящее время наиболее разработанным и адекватным в биологическом плане аппаратом для описания процессов развития. В отношении самого аппарата L -системы более абстрактны, чем ОС, хотя бы потому, что они не привязаны жестко к системе координат и, по сути дела, являются одним из типов формальных грамматик, которые в настоящее время интенсивно изучаются. Следует отметить, что и ОС могут рассматриваться как некоторый тип формальных грамматик (τ_n -грамматики) [12].

3. Использование ОС и L -систем даст, по всей вероятности, еще много интересных результатов. Однако вряд ли на основе упомянутых формальных аппаратов может получить развитие качественно новый аппарат, как это было в случае появления L -систем на основе одномерных ОС, так как оба они весьма чувствительны к проблеме размерности пространства и у них отсутствует по отношению к биологии развития интуитивное качество, присущее любой хорошей формальной теории, которое обычно называют изящностью.

Какие же видятся нам пути появления такого аппарата?

Прежде всего нам нужно четко представить себе, какие недостатки имеются у предыдущих аппаратов. Хорошо известно, что описание поведения одной клетки можно выразить на языке конечных автоматов [13]. Так как совокупность клеток развивается не только за счет изменения самих клеток, а скорее благодаря обмену информацией между ними, то математический аппарат для описания процессов развития на клеточном уровне вероятнее всего следует искать в дискретной области. Более того, основные трудности до сих пор встречались именно в связи с размерностью пространства и спецификой процессов развития, когда клетка в значительной степени зависит от информации, получаемой от своих непосредственных соседей, делится в окружении своих соседей и новая клетка устанавливает связи с новым окружением путем контакта (за исключением граничных клеток).



Возможные пути появления более адекватного математического аппарата для моделирования процессов развития представлены на схеме. Как мы уже говорили, на **первом** этапе развился аппарат ОС, на **втором** появились L -системы. Эти этапы тесно связаны, так как

L-системы выросли непосредственно из ОС. На третьем этапе необходимо избавиться от трудностей, связанных с размерностью, которая до сих пор служит основным препятствием на пути моделирования такого важного феномена, как деление и смерть внутренних клеток многомерного многоклеточного организма. Нам представляются три возможности такого решения:

- 1) разработка специальных многомерных грамматик и алгоритмов, допускающих максимальное параллельное выполнение операций и вставку в любое место слова любых конечных подслов;
- 2) использование идей и понятий графо-топологического аппарата;
- 3) разработка совершенно нового математического аппарата, наилучшим образом приспособленного для биологии развития.

На что же реально в настоящее время имеет смысл ориентироваться? Прежде всего о первой возможности. Разработка алгоритмов и грамматик, оперирующих с многомерными словами, представляет действительно большой интерес и не только с точки зрения биологии развития. В них заинтересованы и сама теория алгоритмов, теория вычислений, проблема распознавания образов и тому подобное. Однако здесь опять возникают вопросы, связанные с размерностью. Да это и понятно, так как трудно себе представить такие грамматика и алгоритмы не имеющими общих черт с ОС или *L*-системами. Удовлетворительное решение этой проблемы пока не представляется возможным, хотя уже имеется целый ряд работ по двумерным грамматикам [14], оставляющих, однако, нашу проблему в стороне. Наш поиск удовлетворяющих таким свойствам многомерных грамматик и алгоритмов пока ни к чему не привел. Тем более не имеет смысла рассчитывать на создание в ближайшее время совершенно нового аппарата, наилучшим образом приспособленного к нуждам биологии развития. Как показывает история, такой фундаментальный аппарат не создается быстро да и притом на почти пустом месте. Остается возможность использования идей графо-топологического аппарата. Наиболее пригодным в настоящее время представляется именно дискретный графо-топологический подход, который действительно учитывает все указанные трудности предыдущих систем, хотя и является еще более абстрактным и менее наглядным. Более того, уже имеются некоторые модели развития, использующие этот подход. Среди них наиболее интересны модели развития М. Аптера [15, 16]. В некоторых отношениях (например, в наглядности) новый аппарат проигрывает старым, но это может быть связано с тем, что для процессов развития он, по сути дела, только начал использоваться и поэтому еще недостаточно развит. Более того, сказанное не исключает создание впоследствии (а скорее предполагает) некоего нового аппарата, не известного современной математике (четвертый этап). Ведь большинство трудностей при использовании современного математического аппарата в биологии состоит именно в том, что мы пытались до сих пор (за исключением очень редким) использовать системы, разработанные на основе и для целей неживой природы, качественно отличной от той области, которой занимается биология и, в частности, биология развития. Создание такого нового аппарата вероятнее всего пойдет именно через графо-топологический подход:

ОС → *L*-системы → графо-топологический подход → совершенно новый аппарат.

Здесь нам хотелось бы привести непосредственно относящиеся к нашему выводу слова К. Х. Уоддингтона, что «...основная теория должна быть сходна с топологией *n*-мерного пространства» [17]. Поэтому уже сейчас мы должны очертить наиболее существенные на клеточном уровне ком-

поненты многоклеточных развивающихся организмов и искать наиболее адекватный им математический аппарат. И это настолько важный вопрос для биологии развития, что нельзя проявлять какую бы то ни было слабость и пытаться и дальше описывать процессы развития главным образом с помощью терминов обычных понятий кибернетики и математики.

В заключение выражаем благодарность за очень полезное обсуждение затронутых в настоящей работе вопросов проф. Э. В. Евреинову.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кузьмин В. И., Лебедев Б. Д., Чуев Ю. В., Проблемы кибернетики, **24**, 1971.
2. Niemi M., Korhonen L. K., Solubiologia. Helsinki, 1970.
3. Аладьев В., Орав Т., Числовая модель регуляции осевой структуры. Изв. АН ЭССР. Биол., **20**, № 3, 1971.
4. Аладьев В., К теории однородных структур. Таллин, 1972.
5. Aladyev V., Survey of research in the theory of homogeneous structures and their applications, Mathematical Biosciences (to appear).
6. Herman G., Lin W., The daughter of Celia, the French flag, the firing squad, Department Report no. 46—72, State University of New York at Buffalo, 1972.
7. Herman G., Int. J. Systems Sci., **3**, No. 2, 1972.
8. Lindenmayer A., Rozenberg G., Developmental Systems and Languages, IVth Annual ACM Symp. on Theory of Computing, Denver, 1972.
9. Аладьев В., К проблеме передачи информации в ограниченных однородных структурах. Изв. АН ЭССР, Физ.-Матем., **23**, № 2, 1974.
10. Евреинов Э., Косарев Ю., Однородные универсальные вычислительные системы высокой производительности. Новосибирск, 1966.
11. Essays on Cellular Automata, ed. A. W. Burks. University of Illinois Press, Urbana, 1970.
12. Аладьев В., τ_n -грамматики и порождаемые ими языки. Изв. АН ЭССР, Биология, **23**, № 1, 1974.
13. Stahl W., In: Natural Automata and Useful Simulations. Macmillan, 1966.
14. Rosenfeld A., Milgram D., Array automata and array grammars. Tech. Rept. 70—141 (November, 1970); Tech. Rept. TR-171 (September, 1971); Tech. Rept. TR-193 (June, 1972), University of Maryland.
15. Аптер М., Кибернетика и развитие. М., 1970.
16. Apter M., A formal model of development. ENSV TA Toimet., Füüs. Matem., **22**, No. 3, 233, 1973.
17. На пути к теоретической биологии. (Замечания К. Х. Уоддингтона). М., 1970.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
19/XII 1973

Viktor ALADJEV, Toivo ORAV

ARENGUPROTSSESSIDE KÜBERNEETILISEST MODELLEERIMISEST

Resüme

Artiklis vaadeldakse arenguprotsesside modelleerimist bioloogilise adekvaatsuse seisukohalt, lähtudes homogeensetest struktuuridest ja Lindenmayeri süsteemidest, peatatakse nende süsteemide puudustel ja analüüsitakse põhimõtteliselt uue, arengubioloogilisteks uurimisteks kohasema formaalse aparaadi kujundamise teid.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut

Toimetusse saabunud
19. XII 1973

Victor ALADYEV, Toivo ORAV

ON THE CYBERNETIC MODELLING OF DEVELOPMENT PROCESSES

Summary

The modelling of development processes on the grounds of homogeneous structures and Lindenmayer's systems is discussed from the point of view of biological adequacy. The defects of these systems have been shown, and the ways of elaborating a formal apparatus, new in principle and most suitable for development investigations, have been analysed.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Experimental Biology

Received
Dec. 19, 1973