

ДИНАМИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ МОРФОГЕНЕЗА¹

Р. ТОМ

(Институт высших исследований, Бюр-сюр-Ивет)

Термин «морфогенез». Как полагают некоторые ревнители чистоты французского языка, термин «morphogénèse» следует употреблять лишь в тех случаях, когда речь идет о возникновении новых органических форм в процессе эволюции, тогда как в английском языке термин «morphogenesis» имеет более широкий смысл, поскольку он означает главным образом формирование взрослого организма из зародыша. И все же некоторые английские и американские исследователи противопоставляют термину *морфогенез* термин *образование пространственной структуры* (pattern formation). При этом под «морфогенезом» понимают лишь процессы, сопровождающиеся пространственными перемещениями глобального характера, как, например, гастрюляция или нейруляция у амфибий, а под «образованием пространственной структуры» — формообразовательные процессы более статического характера, например формирование кости или рост волос или перьев на коже. Подобное разграничение этих терминов может показаться довольно произвольным, а значение его — сомнительным. В настоящей работе мы будем употреблять термин «морфогенез» в соответствии с его этимологией в самом общем смысле, а именно для обозначения любого процесса возникновения (или разрушения) формы, причем мы оставим в стороне как природу субстрата рассматриваемых форм, так и природу сил, вызывающих подобные изменения.

Возникновение теории и область ее применения. Предлагаемая здесь теория имеет два источника. Это, с одной стороны, мои собственные топологические и аналитические исследования по проблеме так называемой структурной устойчивости: пусть дана некая «форма», геометрически определяемая, например, графиком функции $F(x)$; требуется выяснить, обладает ли эта функция «структурной устойчивостью», т. е. сохраняет ли эта возмущенная функция ту же топологическую форму, если первоначальная функция F переводится малым возмущением в $G = F + \delta F$. С другой стороны, разработке этой теории способствовало чтение руководств по эмбриологии, в частности книг Уоддингтона, представления которого о «креодах» и «эпигенетическом ландшафте», как мне кажется, хорошо укладываются в абстрактную схему, содержащуюся

¹ В английском издании статья опубликована на французском языке. — Прим. ред. 10 Зак. 741

в моей теории структурной устойчивости дифференцируемых функций и отображений. Это означает, что теория носит весьма абстрактный и общий характер и что область ее приложения выхлупит далеко за пределы эмбриологии или даже биологии. Она используется, в частности, в геометрической оптике, гидродинамике и газовой динамике (устойчивость фронтов волны И ударных волн). Несколько более спекулятивным, хотя тем не менее полезным, является установление соответствия в физиологическом плане между «морфогенетическим полем» и функциональным полем физиологов; применительно к высшей нервной деятельности человека таким полем в пространстве активностей нейронов можно считать *слово* (речь), а изучение «устойчивых» сочетаний слов открывает путь к созданию геометрической теории языка.

Независимость от субстрата. Основная идея нашей теории, состоящая в том, что морфогенетические процессы можно в какой-то степени попятть, не касаясь особых свойств субстрата форм или природы действующих сил, может показаться неприемлемой, особенно экспериментаторам, привыкшим резать по живому и находиться в непрерывной борьбе с сопротивляющейся им объективной реальностью. Между тем эта мысль не нова — ее почти исчерпывающе сформулировал д'Арси Томпсон в своей классической работе «О росте и форме». Однако идеи этого провидца далеко опередили свое время и не привлекли к себе должного внимания; они зачастую формулировались в чересчур откровенно геометрической манере и им недоставало математического и динамического обоснования, которое могли бы обеспечить лишь современные исследования. Чтобы проиллюстрировать эту относительную независимость морфогенеза от наших представлений о субстрате, я приведу два примера:

1. Рассмотрим сначала оплодотворенное и развивающееся в оптимальных условиях яйцо лягушки; на основании руководств по эмбриологии мы можем с очень большой точностью предсказать (разумеется, если не произойдет непредвиденных отклонений от нормы) все изменения, которые должен претерпеть этот организм, и описать морфологию его развития.

2. Рассмотрим затем скалистый уступ, образовавшийся в определенный момент времени t_0 в результате тектонического сброса; допустим, что нам известны петрографический состав этой скалы и все микроклиматические условия данного района (ветры, осадки, температура и т. д.). Можно ли предвидеть окончательную форму, которую примет скала под действием денудации?

Мы отлично знаем, из чего состоит скала и какие силы на нее действуют; тем не менее геоморфология не может сколько-нибудь точно предсказать скульптурную форму, которую примет скала под действием денудации. В первом случае, для развивающегося яйца лягушки, предсказание может быть весьма точным, хотя в наших знаниях о субстрате и механизмах морфогенеза (если не считать некоторых общих биохимических представлений

о синтезе белков) гораздо больше пробелов. Следовательно, в случае морфогенеза наша способность предсказывать события очень мало зависит от наших знаний о субстрате.

Мне могут возразить, что я сравниваю несравнимое, ставя на одну доску биологический процесс и процесс, происходящий в неживой природе. Однако лишь при таком сравнении выявляется очень важный момент, который сознают очень немногие, а именно что морфогенез в неживой природе значительно менее изучен и столь же мало понятен, как морфогенез в мире живых существ. Морфогенез в живых системах привлекает внимание биологов уже на протяжении нескольких веков. Напротив, к проблемам морфологии в физической химии ученые почти неизменно относились с пренебрежением. Типичным примером может служить весьма важная проблема пространственного распределения вещества по двум фазам — об этом известно очень мало, и, насколько я знаю, не существует никакой теории, объясняющей древовидный рост кристаллов. Пренебрежительное отношение физико-химиков к такого рода вопросам легко объяснимо: ведь речь идет о явлениях чрезвычайно лабильных, трудно воспроизводимых и не поддающихся математической формализации. Собственно говоря, сущность любой формы, любой морфологии выражается дискретностью свойств среды, а ничто так не раздражает математика, как отсутствие непрерывности, ибо функции, лежащие в основе любой количественной модели, которой можно пользоваться, должны быть аналитическими, а следовательно, и непрерывными. Если, бросая камень в лужу, вы захотите узнать, что при этом происходит, то гораздо полезнее провести опыт и заснять его на пленку, чем пытаться строить теории по этому поводу. Даже лучшие специалисты по уравнению Навье — Стокса, безусловно, не могли бы сказать об этом больше. Важно преодолеть это отставание, однако не следует удивляться тому, что морфогенез в живой природе, о котором мы знаем гораздо больше, который протекает более медленно и регулируется более строго, не помогает нам понять некоторые быстро протекающие и мимолетные явления морфогенеза в неживой природе.

Детерминизм. Существует в принципе два типа механических моделей: классическая детерминистская модель и существенно недетерминистская квантовая модель, детерминизм которой проявляется лишь статистически. Обычно считают, что явления на субатомном уровне соответствуют квантовым моделям (и, следовательно, недетерминированы), тогда как макроскопические явления соответствуют классическим моделям и в силу этого строго детерминированы. Эта распространенная точка зрения, как мне кажется, в корне ошибочна. Я не буду обсуждать здесь неопределенность на квантовом уровне, но и на макроскопическом уровне многие явления обнаруживают известную нестабильность, возникающую вследствие нарушения исходной симметрии; так, например, однородный диск, свободно падающий из начального гори-

зонтального положения, описывает спиральную траекторию; вода из цилиндрического сосуда вытекает через расположенное в центре дна отверстие так, что возникает вращательное движение жидкости, причем направление этого вращения а priori неизвестно и его нельзя предсказать. Во всех подобных случаях незначительное изменение начальных условий может повлечь за собой весьма существенные отклонения на заключительных стадиях процесса. Все перечисленные явления можно считать детерминистскими, но это чисто метафизическая точка зрения, не поддающаяся никакой экспериментальной проверке. Если ограничиться свойствами, поддающимися регулированию в эксперименте, то эту детерминистскую гипотезу можно заменить эмпирическим представлением о «структурной устойчивости»: процесс P можно считать структурно устойчивым, если небольшое изменение начальных условий переводит его в процесс P' , изоморфный процессу P , т. е. малая деформация пространства—времени (на геометрическом языке ϵ -гомеоморфизм) переводит процесс P' снова в процесс P . Подобные соображения естественным образом приводят нас к понятию «креода» Уоддингтона и вообще к понятию «морфогенетического поля»; морфогенетическое поле в области U в пространстве—времени определяется заданием некоторой «универсальной модели», существенной чертой которой является самовоспроизведение определенного процесса. В силу этого данный процесс обладает структурной устойчивостью; следовательно, в понятии морфогенетического поля нет ничего таинственного: это понятие означает лишь, что некий процесс происходит в соответствии с заданной а priori моделью и притом так, что имеет место структурная устойчивость. При анализе любого естественного процесса сначала приходится вычленять те части области, в которых процесс обладает структурной устойчивостью, — «креоды» процесса, островки детерминизма, разделенные зонами, где процесс недетерминирован или структурно неустойчив. Вводя динамические модели, мы пытаемся затем разложить каждый креод на «элементарные креоды», связанные с тем, что я называю «элементарными катастрофами», после чего объединяем эти элементарные креоды в глобальную устойчивую фигуру под действием некой присущей динамической системе сингулярности — «организующего центра». Что касается организации различающихся между собой креодов, то эта проблема представляется более сложной, поскольку она в принципе недетерминирована. Среди всех возможных конфигураций различных креодов одни более устойчивы, чем другие: это те креоды, которые являются наиболее «важными». Эта трудная проблема по существу сравнима с расшифровкой текста на незнакомом языке. Теперь мы перейдем к описанию нашей динамической модели.

Описание модели. Отправным пунктом нам будет служить биохимическая интерпретация клеточной дифференцировки¹. Возьмем ограниченное пространство и поместим в него k химических веществ s_1, s_2, \dots, s_k в концен-

трациях, равных соответственно c_1, c_2, \dots, c_k . В результате происходящих между этими веществами химических реакций концентрации c_i , меняются по дифференциальному закону, который записывается в виде уравнений

$$dc_i / dt = X_i(c_1, \dots, c_k) \quad (1)$$

Мы не будем пытаться выписать в явном виде члены, стоящие в правой части этих уравнений, с помощью законов химической кинетики (закон действия масс и т. п.); нас здесь интересует лишь следующий факт: уравнения (1) определяют в k -мерном евклидовом пространстве R^h с координатами (c_1, \dots, c_k) векторное поле X с составляющими X_i . Изменение смеси с течением времени будет описываться перемещением представляющей ее состояние точки $c_i(t)$ по траектории дифференциальной системы, определяемой уравнениями (1). Как правило, такая система стремится к некоторому единственному предельному состоянию c_i^0 ; бывают, однако, случаи, когда существует несколько таких предельных состояний. Возможно также появление в качестве предельного состояния замкнутой траектории и даже более сложной фигуры (например, некоторая поверхность или — в случае большего числа измерений — некоторое многообразие); связное множество таких предельных точек называется *центром притяжения* системы уравнений (1). Если A — один из таких центров притяжения, то множество траекторий поля, притягивающихся к A , образует в пространстве R^h область, называемую («бассейном») *центра притяжения* A . Если в системе имеется несколько непересекающихся центров притяжения, то между ними возникает конкуренция. В некоторых простых случаях области действия, отвечающие разным центрам притяжения, отделяются «гиперповерхностями» типа «гребня», регулярно расположенными в пространстве; однако в более сложных, но тем не менее «структурно устойчивых» случаях (устойчивых к малым возмущениям) области действия двух разных центров притяжения A_1 и A_2 могут взаимно проникать друг в друга топологически весьма сложным образом. При этом выбор между конечным стремлением к A_1 или A_2 осуществляется практически случайно, и можно оценить возможность каждого исхода лишь статистически, измеряя локальную плотность каждой из областей. В этом случае мы вправе говорить о «борьбе» или «конфликте» между двумя центрами притяжения.

Приняв все это, мы теперь «локализуем» наше построение следующим образом: если x — система координат в области U , в которой определен наш процесс, то концентрации c_i — функции координат (x, t) , удовлетворяющие в принципе, системе уравнений в частных производных

¹ Идею истолкования клеточной дифференцировки в терминах «устойчивого режима метаболизма», т. е. центров притяжения в биохимических кинетических системах, часто приписывают Дельбрюку и Сци. тларду. В действительности она была предложена — в своей локальной и, на мой взгляд, единственно правильной форме — Уоддингтоном в его «Введении в современную генетику» еще в 1939 г.

$$\frac{\partial c_i}{\partial t}(x, t)_j = X_j(c_j, x, t) + k\Delta c_i \quad (\Delta \text{ — оператор Лапласа}),$$

где член $k\Delta c_i$ описывает выравнивающее действие диффузии. В дальнейшем всюду его величина считается малой по сравнению с X_i и он рассматривается как возмущение величин X_i . Если векторное поле X_i структурно устойчиво (по крайней мере в окрестности того центра притяжения, который определяет локальный режим рассматриваемой области), то это не оказывает качественного влияния на ход развития. Таким образом, каждой точке x области U отвечает некоторое векторное поле в R^k , или, иначе говоря, «динамическая система»; задав для каждой точки x области U и такое векторное поле, мы получим то, что можно назвать «полем локальных динамических систем». Допустим, что в каждой точке x локальная динамическая система уже достигла «предельного состояния», т. е. центра притяжения этой локальной системы. Этот последний, будучи структурно устойчив, определяет поведение системы в каждой точке, принадлежащей некоторой системе точек в окрестности точки x ; таким образом, вся область U оказывается разделенной на участки U_i , связанные с центрами притяжения A_j и разделенные поверхностями ударных волн, которые образуют так называемую совокупность *катастрофических точек* процесса. Эта совокупность и определяет *морфологию* процесса.

Без более точной гипотезы кажется практически невозможным определить положение ударных волн, разделяющих сферы действия различных центров притяжения; даже в теоретически наиболее простых случаях, например рассматриваемых гидродинамикой, эта проблема имеет лишь весьма частные решения. Тем не менее если нас интересует не количественный аспект, а только качественная (топологическая) структура разграничивающих поверхностей, то проблема становится более доступной. С помощью более общей гипотезы — «условий Максвелла» (которое в какой-то степени отражает равенство «локальных потенциалов», отвечающих каждому из центров притяжения, расположенных по одну и по другую стороны разграничивающей поверхности) — можно показать, что эти разграничивающие поверхности образованы лишь небольшим числом устойчивых сингулярностей, всегда одних и тех же (во всяком случае, если локальная динамическая система имеет градиентный тип $X = \text{grad } V$). Для этого случая я составил полный список таких сингулярностей, которые одновременно представляют собой «элементарные катастрофы» (кризисы развития) в пространстве — времени (R^4). Эти элементы появляются, когда локальная динамическая система ($X = \text{grad } V$) находится в «критическом» состоянии, вызванном, например, разрушением центра притяжения или его разделением на несколько таких центров (явление, которое Анри Пуанкаре назвал «бифуркацией»). Можно составить перечень всех сингулярностей потенциала V , которые существуют в структурно

устойчивом виде в R^4 , и построить алгебраическую модель, соответствующую поверхностям катастрофы. Ниже приведен этот перечень.

1. *Складка*. Разрушение центра притяжения и поглощение его центром притяжения с меньшим потенциалом.

2. *Сборка*. Разделение центра притяжения на два отдельных центра. В гидродинамике это приводит к явлению Римана — Гугоньо (образование ударной волны со свободной границей).

3. *Ласточкин хвост или крунодальная точка*. Поверхность «фронта волны» образует борозду, дном которой служит ударная волна. Примером такой ситуации из области эмбриологии может служить образование бластопора в процессе гастрюляции у амфибий.

4. *«Бабочка»*. Эта сингулярность шестого порядка на V возникает в результате отслоения, «вздутия» ударной волны со свободной границей.

5. *Гиперболическая «омбилическая точка»*. Сингулярность, представленная гребнем распадающейся волны.

6. *Эллиптическая «омбилическая точка»*. Сингулярность, представляющая собой кончик «шипа» типа заостренной пирамиды с треугольным основанием.

7. *Параболическая «омбилическая точка»*. Элемент в виде структуры, переходной между гиперболическим и эллиптическим типом. Он имеет форму гриба, образуемого разбивающейся струей.

Три последние сингулярности связаны с сингулярностями потенциала V более сложного типа (точка «коранга» два). В гидродинамике они определяют морфологию возбуждения, а в биологии, по всей вероятности, регулируют формообразование в процессе захвата (фагоцитоз у одноклеточных организмов) и в половом процессе (образование и выброс гамет).

Во всех этих случаях можно представить себе следующую геометрическую схему: в точке (x, t) области U локальная динамическая система имеет сингулярность данного алгебраического типа (s) . Далее, каждой деформации критической динамической системы s можно поставить в соответствие некоторую точку евклидова пространства W , связанного с этой сингулярностью s ; это пространство, с помощью которого параметризуются все возможные определяемые с точностью до гомеоморфизма деформации сингулярной динамической системы, составляет то, что я называю «универсальной разверткой» (*déploiement universel*) сингулярности s . При этом переход от исходной ситуации, когда локальная динамическая система находится в критическом состоянии s , в состояние X_0 определяется отображением F_t области U в W (волна роста), а конечные превращения определяются пересечением образа $F_t(U)$ с «универсальным множеством катастроф», связанным с сингулярностью s в W . Таким образом, идея «эпигенетического ландшафта», высказанная Уоддингтоном около 20 лет назад, получает математическое обоснова-

ние. Доведя эту схему до крайности, можно было бы сказать, что взрослый организм представляет собой лишь часть «универсальной развертки» зародышевой динамической системы, господствующей в яйцеклетке. «Элементарные катастрофы», перечень которых приведен выше, соответствуют сингулярностям динамической системы коразмерности 4; связанное с ними пространство W имеет размерность меньше четырех. Лишь эти сингулярности, связанные с градиентными динамическими системами, могут быть устойчивы в нашем пространстве — времени; не потому ли их находят и в неживой природе? Однако ясно, что одних этих сингулярностей недостаточно для того, чтобы объяснить все развитие живого организма. Первая трудность связана с устойчивостью конфигурации «креодов», а prig независимых друг от друга; ее можно объяснить (иногда) существованием некой сингулярности — «организующего центра» — коразмерности больше четырех, которая не затрагивается волной роста $F_t: U \rightarrow W$. Однако подобное развитие требует участия гомеостатических механизмов, удерживающих «волну» F_t в строго определенной области пространства W . Именно такие системы и выявляются в зародышевом развитии: в раннем развитии мы видим лишь сингулярности типа «элементарных катастроф», тогда как более сложные органоогенезы, происходящие, например, при развитии глаза или кости, наблюдаются гораздо позднее.

Более того, сингулярности, связанные с градиентными динамическими системами, очень просты, и даже в неживой природе можно наблюдать локальные динамические системы «рекуррентного» типа (их траектории замкнуты или «почти замкнуты»), К сожалению, математическое изучение «бифуркаций» этих многомерных центров притяжения и топологической природы возникающих при этом катастроф только началось (оно, кстати, сопряжено со значительными трудностями). Один момент все же можно считать установленным: в то время как катастрофы, связанные с градиентными динамическими системами, определяются множествами типа полиэдров, катастрофы, связанные с уменьшением размерности центра притяжения (например, в результате явления резонанса), в общем приводят к множествам катастроф, очень сложным в топологическом отношении и имеющим древовидную форму. Именно в этом проявляется общность динамического происхождения дендритных форм, наблюдаемых в неживой природе (рост некоторых кристаллов) и в живых организмах (деревья, система кровообращения; сюда же можно отнести «классификационные схемы» в структуре памяти). В общем виде можно сказать, что возникновение новой «фазы» в первоначально гомогенной среде приводит к явлению, которое мы называем «обобщенной катастрофой»; всякий процесс, в котором нарушается начальная симметрия, становится поэтому структурно неустойчивым и приводит к некоторой обобщенной катастрофе. Такие процессы не поддаются форма-

лизации, но не следует забывать, что даже если сам процесс структурно неустойчив, его конечный результат может быть вполне детерминированным. Становится понятным, почему обобщенные катастрофы столь часто встречаются в ходе зародышевого развития (можно сравнить гастрюляцию у амфибий, обусловленную обычными катастрофами, с гастрюляцией у птиц или млекопитающих, вызываемой обобщенными катастрофами). Гибель всякого живого организма сопровождается переходом динамической системы, описывающей его локальный метаболизм, от рекуррентной конфигурации к градиентной — это также типичная обобщенная катастрофа.

Экспериментальная проверка. Мы не будем продолжать дальнейшее описание нашей модели, так как это потребовало бы значительных усилий, не способствуя сколько-нибудь значительному прояснению существа дела. Я коснусь вопроса, который, по-видимому, интересует всех: возможна ли экспериментальная проверка этих моделей? Я вынужден ответить на этот вопрос отрицательно, по крайней мере в данный момент.

В самом деле, при изучении некоего естественного процесса P возможны два варианта:

1. Изучаемый процесс структурно устойчив и целиком входит в некоторый «креод»; в этом случае P допускает представление с помощью некоторой раз и навсегда заданной качественной модели, а эксперимент служил бы лишь для подтверждения структурной устойчивости креода. Разумеется, можно попытаться изучить внутреннюю структуру креода: разложив креод на «элементарные катастрофы» и связав конфигурацию этих катастроф с действием некоего «организующего центра» (иногда поддерживающего креод извне), можно попытаться проанализировать динамические процессы, обеспечивающие устойчивость креода. Однако такой анализ зачастую носит произвольный характер; нередко он приводит к созданию нескольких моделей, выбор между которыми обусловлен лишь соображениями экономии или изящества математического решения. Кстати, теория катастроф еще не настолько хорошо разработана, чтобы на ее основе можно было создать количественную модель, — в качестве единственного известного примера можно привести элементарную катастрофу, определяемую эволюцией ударной волны в гидродинамике. Этот единственный пример лишь подчеркивает трудности проблемы.

2. Процесс P структурно неустойчив и содержит в себе несколько креодов (например, два креода C_1 и C_2 , разделенные зонами неустойчивости или неопределенности). В этом случае можно было бы в принципе объяснить неопределенность действием некоторой обобщенной катастрофы, которая сама по себе не поддается формализации. Поэтому единственный возможный путь построения модели — использование статистики. Это означает, что мы должны принимать во внимание не один процесс, а целую совокупность процессов, морфологические проявления которых поддаются статистиче-

ской обработке (кстати, именно такой метод используют в количественной биологии). Но здесь опять-таки обнаруживается, что теория обобщенных катастроф недостаточно разработана, чтобы на ее основе можно было создать модель. Я лично думаю, что с этой точки зрения обычная квантовая механика представляет собой не что иное, как статистику гамильтоновских катастроф.

Принимая во внимание эту невозможность экспериментальной проверки нашей модели, я допускаю, что со строго эмпирических позиций — à la Бэкон — ее можно отбросить как бесполезную спекуляцию. С точки зрения ближайшего будущего науки я могу лишь оправдать такую оценку; однако если иметь в виду более далекие перспективы, то эту модель, как мне кажется, следовало бы поддержать, учитывая два соображения:

1. Каждый экспериментатор работает в какой-либо специальной области. Мы принимаем как данную а priori классификацию наук — это разделение изучаемых нами явлений на области физики, химии, биологии... А чем обусловлено это разделение, если не расчленением поля нашего восприятия на «креоды», кажущиеся нам обособленными? Бесполезно было бы противопоставлять нашей качественной модели модели количественные, считая их единственно научными и полезными. Ибо *любая количественная модель подразумевает качественное разделение реальных явлений*, предварительное выделение «системы», рассматриваемой как устойчивая и экспериментально воспроизводимая. Даже статистические модели исходят из определения «совокупностей» устойчивых и воспроизводимых процессов. Это расчленение, осуществляемое нами в процессе восприятия почти бессознательно, используется любым ученым независимо от того, что он об этом думает, подобно тому как герой Мольера говорил прозой, не зная этого. Разве не представило бы интереса, учитывая все это, вновь подвергнуть изучению это расчленение и ввести его в рамки некой общей и абстрактной теории, вместо того чтобы слепо принимать его как неизбежную черту реальной действительности?

2. Конечная цель науки заключается не в том, чтобы собирать без разбора любые эмпирические данные, а в том, чтобы организовать эти данные в более или менее формализованные системы для первичного обобщения и объяснения. Для этого необходимо иметь а priori какие-то представления о том, как происходят те или иные явления, т. е. надо иметь модели. До настоящего времени построение модели в науке — это прежде всего вопрос удачи, результат «счастливой догадки». Но придет время, когда само построение моделей станет если не наукой, то по меньшей мере искусством. Моя попытка описать динамические модели, совместимые с морфологическими данными, представляет собой первый шаг на пути к созданию этой «Общей теории моделей», которую рано или поздно придется создать.

Для тех, кто интересуется философией, я добавлю, что наша модель открывает интересные перспективы в области изучения психики и самого механизма познания. На мой взгляд, наша психическая жизнь представляет собой не что иное, как следствие катастроф, которые претерпевают центры притяжения динамических систем, образуемых стационарной активностью наших нейронов. Динамика, присущая нашему мышлению, не отличается существенным образом от динамики, свойственной окружающему миру. Таким образом, становится возможным объяснить, как в результате взаимодействия (couplage) структур, имитирующих внешние силы, в нашем сознании могут возникать соответствующие понятия, в чем, собственно, и состоит процесс познания.

Аналогичным образом можно показать, какие перспективы открывает наша модель при рассмотрении давней проблемы — проблемы биологической целесообразности.

Целесообразность в биологии. В настоящее время более или менее общепризнано, что не существует особого «живого состояния материи»: жизнь нельзя дробить до бесконечности, поскольку, как это хорошо известно, клетка представляет собой элементарную единицу живой материи. Жизнь скорее можно представить в виде некоторой глобальной структуры, характеризующейся одновременно наличием элементарных подсистем, но в то же время некой целостной и устойчивой (пространственной и биохимической) конфигурацией. Эта конфигурация должна обладать «структурной устойчивостью» и играть роль «организующего центра» по отношению к различным субкреодам, направляющим эволюцию элементарных систем. Следовательно, мы можем согласиться с положением виталистов (например, Дриша) о том, что любое микроявление, присущее живому организму, возникает в соответствии с некоторым глобальным «планом» или «программой»; однако столь же верным оказывается также утверждение, что эволюция каждой из этих подсистем осуществляется своим особым путем, под влиянием локального детерминизма, в принципе сводимого к физическим и химическим явлениям. Таким образом, виталистическую и механистическую точки зрения никак нельзя считать несовместимыми (причем из этих двух точек зрения, как это ни невероятно, «метафизической» является именно механистическая точка зрения, поскольку она постулирует сводимость всех явлений к физико-химическим процессам, а это не подтверждается экспериментально).

Я полагаю, что телеологические утверждения в биологии оправданы; справедливо говорить, как это делал в свое время Вольтер, что наши глаза созданы для того, чтобы видеть, а ноги — чтобы ходить. Какой смысл можно вложить в такого рода утверждения? Только динамический анализ зародышевого развития позволяет, как мне кажется, уточнить смысл таких утверждений. Я отважусь представить здесь такой анализ, носящий, однако, чисто спекулятивный характер.

В основе нашей модели лежит представление о том, что всякая клеточная специализация характеризуется некоторым устойчивым режимом локального обмена веществ, т. е. обладает определенным центром притяжения A биохимической кинетической системы, связанной с рассматриваемой областью, а функциональное значение соответствующей ткани выражается в геометрической или топологической структуре этого центра притяжения A . Мы поясним это положение на нескольких примерах. Однако прежде следует ввести понятие: фигура глобальной регуляции живого существа. Например, животное характеризуется некоторой глобальной устойчивостью: если его подвергнуть действию раздражения s , то оно ответит на это реакцией r , которая в принципе предназначена для снятия возмущения, вызванного раздражением s . А раздражения в силу одного лишь того, что они исходят из окружающей среды, образуют многомерный геометрический континуум W . Начало координат O этого евклидова пространства W соответствует состоянию покоя (отсутствия возбуждения) животного; имеется бесконечное множество раздражений, тогда как число коррегирующих реакций r_j , напротив, в принципе ограничено. Это означает, что после воздействия на организм раздражения s точка, отражающая состояние организма, перемещается в некую точку s пространства W , а затем возвращается в начальное положение O , но траектория соответствующего перемещения строго определена и характерна для данной коррегирующей реакции $r(s)$. Таким образом, пространство W подразделяется на «области притяжения», связанные с каждой из реакций ряда r_j ; эту-то конфигурацию и называют «фигурой глобальной регуляции» данного животного.

Рассмотрим теперь яйцеклетку избранного нами вида животных: до оплодотворения обмен веществ в яйцеклетке протекает вяло и, следовательно, характеризуется неким центром притяжения v_0 низкой размерности; однако оплодотворение приводит в действие множество биохимических циклов и освобождает значительное число степеней свободы, так что размерность центра притяжения v_0 возрастает и он становится «многообразием» V достаточно большой размерности — это явление «безмолвной катастрофы», не оказывающей непосредственного морфогенетического действия, но приводящей к тому, что в эмбриологии называют «становлением компетенции».

Наша основная гипотеза состоит в следующем: в эктодерме ранней гаструлы состояние этого центра притяжения V еще не фиксировано и он совершает многочисленные колебания между состояниями с большей размерностью (s) и состояниями с меньшей размерностью (r). К тому же топология функционального пространства состояний s и состояний r , в которые в конечном счете вырождаются состояния s , такова, что она реализует модель фигуры глобальной регуляции данного вида, а именно соответствие $s \rightarrow r(s)$.

Полученная таким образом фигура слишком сложна, чтобы быть устойчивой; некоторые клетки при специализации утрачивают состояния s и сохраняют лишь состояния r ; к их числу относятся прежде всего эктодермальные клетки (которые сохраняют лишь состояния r , связанные с пищевыми рефлексам). У мезодермальных клеток также сохраняются лишь состояния r , связанные с двигательными рефлексам и с регуляцией биохимических процессов. Другие клетки, напротив, утрачивают состояния r , сохраняя только состояния s ; к ним относятся, например, нервные клетки, утратившие способность регулировать свой обмен веществ, но регистрирующие все, что с ними происходит, — качество, весьма важное для будущего органа памяти. (Разумеется, на самом деле регуляция в них происходит, но она носит катастрофический и недифференцированный характер и связана с нервным импульсом.) Развитие клеток третьего типа (эпидермальные клетки) носит характер старения; в процессе этого развития они подпадают под действие центра притяжения, расположенного посередине между s и r , и утрачивают компетенцию. Центр притяжения M мезодермы содержит группу евклидовых смещений D ; некоторые клетки в результате конечного вырождения совершенно утрачивают эту группу и становятся костными клетками (остеобластами).

В других случаях происходит менее полное вырождение и центр притяжения сохраняет некоторую однопараметрическую подгруппу группы D — такие клетки превращаются в мышечные клетки (миобласты). Геометрическая характеристика этого вырождения, перенесенная на некоторый метрический «креод», описывает образование кости и мышцы из этих клеток.

Аналогичным образом происходит образование клеток органов чувств: поле s разлагается в прямое произведение полей S_o, S_a, S_t и т. д. (зрительное, слуховое, тактильное и т. д.), причем каждое из этих полей переносит его определенным образом в некоторую предпочтительную зону нервной ткани. Например, если мы возьмем зрительное поле S_r , то в нем также действует группа смещений D а конечное вырождение приводит к возникновению метрически регулируемого креода, представляющего собой глазное яблоко. Действие группы D проявляется присутствием в этом креоде мезенхимы, образующей в конечном счете сосудистую оболочку глаза и склеру, к которой затем прикрепляются три пары мышц, «символизирующие» разложение группы D на три однопараметрические подгруппы. Эта группа D оказывает также компенсаторное действие на поле стационарной активности нейронов, способствующей приближенному восстановлению поля S_o после завершения образования мозга. Это явление общего характера: регуляторное поле $s \rightarrow r$ (s) претерпевает в ходе органогенеза ряд разрушений, «катастроф», связанных с образованием отдельных органов, но в конце концов восстанавливается в форме глобальной нервной деятельности. Так, например, типичный пищевой рефлекс F можно представить себе в виде следу-

ющей цепи: 1) раздражение: вид жертвы (p); 2) моторное поле (r): схватить жертву, поднести ее ко рту и съесть; 3) висцеральное поле, управляющее моторикой пищеварительного тракта и деятельностью пищеварительных желез. Я считаю вполне вероятным существование такого поля в виде предпочтительных геометрических превращений $s \rightarrow r$ (s) обмена веществ уже в эктодерме ранней гастролы; затем оно локализуется в основном в энтодерме, но спорадически появляется и в других тканях. Когда настает время образования рта и зубов, оно индуцируется контактом эктодермы с энтодермой и с мезодермой, берущей начало от нервного гребня; затем поле F восстанавливается путем резонанса в компетентных тканях, находящихся в контакте с энтодермой, где оно порождает образование рта и зубов. «Креод» органогенеза можно было бы сравнить со «свободной границей» физиологической «ударной волны», определяющей начало активности поля F . Эта концепция объясняет до какой-то степени образование химер лягушки с тритоном в классическом опыте Шпемана, когда пересаженная эктодерма тритона участвовала в образовании ротовых структур хозяина, используя свой собственный генетический материал: между «фигурами регуляции» различных видов животных, даже филогенетически весьма далеких, несомненно, существует некий приближенный изоморфизм, поскольку ограничения, накладываемые регуляцией, гомеостатическими механизмами животных, в общем одинаковы для всех видов и компенсируются одинаковыми функциями; возникновение специфичных для каждого вида структур определяется лишь деталями катастроф, происходящих в ходе органогенеза. Восстановление — в виде нервной деятельности, канализованной в «креоды», — функциональных полей, разделившихся в ходе органогенеза, может показаться загадочным процессом виталистического духа. Однако я разработал абстрактную динамическую схему, которая может объяснить этот процесс, по крайней мере в теоретическом плане. Так, между такими различными органами, как мозг и половые железы, существует определенная функциональная гомология: мозг (или вообще нервная система) воссоздает исходные функциональные поля в виде устойчивой нервной деятельности; что касается половых желез, то в каждой гамете воссоздается «организующий центр» общей динамической системы данного вида, его специфическая «фигура регуляции». (В конце гаметогенеза обмен веществ блокируется, и эта глобальная фигура каким-то образом «кристаллизуется» в макромолекулярные структуры, а после оплодотворения она вновь может восстановиться в результате биохимических «вибраций» этих структур.)

Излишне указывать, что представленная здесь схема общей динамической системы организма носит гипотетический характер. Моя единственная цель заключалась в том, чтобы наметить некоторые концепции, в рамках которых можно искать объяснения этого весьма неясного и сложного вопроса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, синтез «виталистической» и «механистической» точек зрения в биологии невозможен без коренного пересмотра наших представлений о неживой природе. В биологии (и особенно в молекулярной биологии!) весьма свободно пользуются такими терминами, заимствованными из человеческой практики, как «информация», «код», «сообщение», «программа»... В чистой физике или химии использование этих терминов рассматривалось бы как крайнее проявление антропоморфизма. Согласно нашей модели, морфогенез обусловлен конфликтом, борьбой между двумя или несколькими «центрами притяжения» — ее, таким образом, можно представить как своего рода возврат к идеям первых материалистов Анаксимандра и Гераклита, имеющим 25-вековую давность. Взгляды этих философов расценивали как примитивное смешение понятий, поскольку они использовали термины социологического происхождения, например конфликт, несправедливость, для объяснения явлений физического мира. Такая оценка, на наш взгляд, совершенно несправедлива, ибо их интуиция была в сущности верна: динамические состояния, управляющие эволюцией явлений природы, по существу не отличаются от тех, которые управляют эволюцией человека, так что использование антропоморфных терминов в физике вполне оправданно. В той мере, в какой, говоря о «борьбе», мы имеем в виду определенное геометрическое состояние динамической системы, вряд ли можно возражать против использования этого термина для быстрого качественного описания данной динамической ситуации. В случае геометрической интерпретации таких терминов, как «информация», «сообщение», «план» (к чему стремится наша модель), отпадут также возражения и против этих терминов. Современная биология превратила естественный отбор в некий исключительный принцип — *deus ex machina* — всех биологических явлений; единственная ее ошибка состоит в том, что она при этом рассматривает организм (или вид) как некий несводимый функциональный элемент. На самом же деле устойчивость организма или вида сама зиждется на конкуренции между «полями», между еще более простыми «архетипами», борьба которых порождает структурно устойчивую геометрическую конфигурацию, обеспечивающую регуляцию, гомеостаз обмена веществ и устойчивость размножения. Именно анализируя эти подчиненные, более глубоко скрытые структуры, мы сможем лучше понять механизмы, определяющие морфогенез организма и эволюцию вида. «Борьба» происходит не только между организмами или видами, но также в каждый момент в любой точке отдельного организма. Вспомним слова Гераклита: «Следует знать, что борьба идет повсюду, что справедливость есть борьба и что все вещи порождаются борьбой и необходимостью».