

От редакции

В прошлом году исполнилось 90 лет Илье Аркадьевичу Аршавскому — старейшему и крупнейшему нашему физиологу. В научной судьбе Ильи Аркадьевича решающим событием оказалась встреча в 1929 г. с А. А. Ухтомским. В числе десяти соискателей И. А. Аршавский был направлен Н. И. Бухариным в Ленинград, в «повышенную аспирантуру» (так тогда называлась докторантура). Предполагалось, что аспиранты будут проходить подготовку под руководством И. П. Павлова. Однако один из них — И. А. Аршавский — изъявил желание учиться не у Павлова, а у Ухтомского. Эта встреча повлияла на весь жизненный путь молодого ученого, определив не только направление научных поисков, но и мировоззрение. И. А. Аршавский — один из немногих, к сожалению, учеников Ухтомского, чьи научные исследования действительно развивают взгляды учителя. Об этом свидетельствует, в частности, и предлагаемая ниже вниманию читателей статья. Илье Аркадьевичу приходилось жить и работать в трудные годы. Но как истинный ученик Ухтомского он был неизменно верен высоким нравственным принципам в жизни и науке.

Область научных интересов Ильи Аркадьевича необыкновенно обширна: это исследования механизмов онтогенеза и физиология растений, закаливание детей и создание нейрокомпьютеров, геронтология и одомашнивание животных... — все трудно перечислить. Объединяются эти разнообразные исследования оригинальным подходом И. А. Аршавского, наиболее полно воплотившемся в негэнтропийной теории онтогенеза. 90 лет — это возраст патриарха, но все, кто знаком с Илеей Аркадьевичем, отмечают совсем не «патриархальные» остроту и живость его ума, ироничность и огромный интерес ко всему происходящему в мире.



И. А. Аршавский. Фото 90-х гг.

И. А. АРШАВСКИЙ

К ИСТОРИИ СОЗДАНИЯ СИСТЕМНОГО ПРИНЦИПА В БИОЛОГИИ (значение этого принципа в понимании основных механизмов индивидуального развития)

Проблема живого организма как целостной живой системы не только не получила окончательного решения, но даже не рассматривалась достаточно глубоко и обстоятельно ни философией, ни той специальной дисциплиной, которая известна как «общая теория систем». И это при всем том, что проблеме целостности, в особенности ее философским аспектам, посвящено очень много работ.

Вот уже несколько десятилетий не ослабевает внимание исследователей к общей теории систем, предложенной Л. Бергаланфи, контуры которой впервые обозначились в 1947—1950 гг. Задача этой теории — найти общие черты, характеризующие как биологические (организмы, популяции, виды, экологические сообщества и т. п.), так и небологические системы (сложные инженерные комплексы, системы управления производством или масштабными операциями в технологии и экономике в целом). Но что такое «система», согласно представлениям общей теории систем? Определение самого создателя теории Бергаланфи гласит: «Система — комплекс элементов, находящихся во взаимодействии» (см.: [1]). Содержание, которое вкладывают многие авторы в это понятие, полностью выражается в приведенной формулировке. Однако ни при качественной формулировке понятия системы, ни при математическом его определении нет никакого указания на механизмы, с помощью которых достигается (или обеспечивается) целостность системы. А между тем, с нашей точки зрения, система может существовать как некоторое целое только в том случае, когда ее «связывают» определенные законы, детерминирующие целостность.

Ограничимся лишь одним примером, призванным продемонстрировать сложность проблемы. Так, чтобы понять один из основных признаков системы — ее целостность, дается следующее определение: «Целостность, на наш взгляд, представляет собой частный случай упорядоченности и организованности» (см.: [2]). Можно видеть, что одно неизвестное здесь объясняется двумя другими неизвестными. Разве биология имеет ясное представление о механизмах, обеспечивающих упорядоченность и организованность, чтобы считать, что целостность является их следствием? Далее мы постараемся показать, что механизмы, определяющие целостность живых систем, одновременно определяют их упорядоченность и организованность. Трудность понимания природы процессов, осуществляющих целостность живых систем, привела, как известно, к возникновению так называемых организмических теорий, в частности к теории холизма. Ее создатель Ян Смэтс (J. Smuts) считал, что множество элементов, образующих замкнутое тело, приобретает свойство целостности благодаря действию особого нематериального и непознаваемого фактора, названного им «полем» (см. [3]).

* * *

Понятие системы стало одним из основных в кибернетике с тех пор, как последняя приобрела статус самостоятельной научной дисциплины, которая определяется как «наука об общих законах получения, хранения, передачи и преобразования информации в сложных управляющих системах. При этом под управляющими системами здесь понимают не только технические, но и любые биологические, административные и социальные системы. Примером очень сложной управляющей системы является нервная система живых организмов, в особенности организма человека, а также аппарат управления в человеческом обществе» [4, с. 78]. Как и общая теория систем, кибернетика обращает внимание на общие черты, характеризующие живые и неживые системы. Особенно подчеркивается общность принципов управления, которые через механизмы «обратной связи» как бы реализуют целостность как одних, так и других систем. Ниже мы постараемся показать, сколь специфичны и существенно различны механизмы управления и осуществления целостности в живых и неживых системах, в том числе создаваемых человеком.

Идеи кибернетики — едва ли не с момента ее возникновения — стали широко применяться в биологии как за рубежом, так и в нашей стране. Однако первым, кто использовал теорию информации и концепцию обратной связи для понимания не только целостности живых систем, но и механизмов их развития, был, по-видимому, И. И. Шмальгаузен. Программа индивидуального развития, закодированная якобы уже в зиготе, как полагал Шмальгаузен, реализуется через механизм обратной связи (см. [5]). В свете сложившихся представлений биология мыслит организм скорее как некую мозаику или совокупное множество, состоящее из генов и соответствующих им фенотипов. На это указывал И. И. Шмальгаузен, который в 1938 г. (впротивовес суммативным представлениям об организме) обратил внимание на проблему организма как целого в индивидуальном и историческом развитии (см. [6]). Он, однако, как и его современники, не заметили, что еще в 20-х гг. А. А. Ухтомский в своих работах не только впервые создал системный принцип в биологии задолго до возникновения общей теории систем и кибернетики, но и раскрыл физиологические механизмы, обеспечивающие целостность живых систем.

* * *

Исторически физиология складывалась как наука, которая ставила перед собой задачу анализа механизмов осуществления функций в отдельных органах или (как принято говорить) в системах органов — дыхательной, сердечно-сосудистой, пищеварительной и т. д. Сущность физиологической науки в основном и заключается в расчленении живого организма как объ-

екта ее исследования на отдельные части. Едва ли возможно объяснить свойства целого через анализ особенностей его частей. Каковы же основания для вывода о том, что А. А. Ухтомского следует считать пионером в создании системного принципа в биологии, а также признать его первым исследователем, сумевшим раскрыть физиологические механизмы, обуславливающие целостность организма как живой системы?

Еще в 1927 г., т. е. задолго до появления системологических концепций и создания общей теории систем, Ухтомский писал: «Группа тел в пространстве, получив кинетическую энергию, приходит в движение и может тогда производить работу...» [7, с. 233]. «Если тела, входящие в группу, ничем не связаны между собой, их взаимные перемещения могут быть чрезвычайно разнообразны, а о получающейся работе можно предсказать с определенностью лишь то, что она будет продолжаться, пока не израсходуется количество доставленной энергии. О такой, ничем не связанной группе тел, с беспорядочным движением и неопределенной работой, в механике говорят, что она обладает "полным числом степеней свободы". И о ней, конечно, не приходится говорить как о "механизме" или "машине", т. е. о системе, как принято сейчас говорить» [там же]. И далее: «Группа тел заслуживает названия механизма или машины лишь тогда, когда тела, входящие в группу, так связаны между собой, что доставка энергии производит в них определенные движения и работу, в особенности когда доставленная энергия может произвести лишь одно определенное движение и одну определенную работу. В этом случае в механике говорят, что группа представляет из себя "полносвязную систему", или "систему сполными связями". В полносвязной системе отдельные тела так сочленены между собой, что оказываются исключенными все движения, кроме одного, и в направлении этой единственной оставшейся "степени свободы" разражается приложенная энергия и совершается работа» [там же]. Таким образом, для того, чтобы совокупность элементов могла бы называться системой и быть целостной, она должна быть полносвязной. Это — важнейшая черта неживых систем, на что обратил внимание Ухтомский и что вообще не акцентируется в фигурирующих сегодня дефинициях понятия системы.

Что же определяет полносвязность и тем самым — взаимодействие элементов, образующих систему? По этому поводу Ухтомский писал: «В технических механизмах полносвязность достигается самою формою сочлененных тел: скрепляющее сочленение ножиц допускает передвижение лезвий только в одной плоскости; ползун, скользящий в станине машины, может двигаться только в одном определенном направлении, шатун относительно ползуна может колебаться лишь в одной плоскости, и все это потому, что сама форма соприкасающихся поверхностей тормозит движение во всех других направлениях, кроме одного. Необходимо отдать себе отчет в том, что именно исключение (торможение) множества движений с сохранением свободы для немногих или для одного впервые дает системе тел значение механизма» [8, с. 126]. И далее: «Чем же отличается физиологический механизм в теле животного от технического механизма? Во-первых, тем, что он образуется на самом ходу реакции (в последовательной смене поведенческих актов — *И. А.*), и, во-вторых, тем, что в техническом механизме однажды избранная для эксплуатации степень свободы обеспечивается конструкцией раз навсегда, тогда как в рефлекторном приборе на одних и тех же конструкциях может быть осуществлено последовательно столько переменных механизмов, сколько есть налицо степеней свободы, каждый же из последовательно осуществляемых механизмов достигается постольку, поскольку активно тормозятся все имеющиеся налицо степени свободы, кроме одной» [там же].

Отметим, что А. А. Ухтомский впервые в истории физиологии не только экспериментально обосновал основной принцип деятельности нервной системы, но, как указывалось выше, раскрыл физиологический механизм, обуславливающий целостность организма как системы (интегрированность при всех самых разнообразных проявлениях деятельности нервной системы организма, пока он существует). Принцип доминанты (как назвал его Ухтомский) — основной и единственный механизм, т. е. правило, которому подчиняются все формы деятельности нервной системы без исключения.

В 1908 г. в совместной работе, посвященной изучению рефлекса антагонистических мышц (см. [9]), А. А. Ухтомский и Н. Е. Введенский установили исключительно важный и совершенно новый в физиологии факт, получающий подтверждение в современных электрофизиологических исследованиях нервной системы: возбуждение, возникающее при раздражении того или иного афферентного нерва или соответствующего рецептивного поля, поступая в центральную нервную систему, широко распространяется в ней в виде диффузной волны. Опираясь на этот факт, Ухтомский впоследствии обосновал представление, согласно которому нервную систему в физиологическом отношении следует рассматривать как своего рода диффузную нервную сеть, хотя в морфологическом отношении она имеет нейронную структуру и исключительнейшую гетерогенность форм составляющих ее нейронов. Этот факт должен представлять особый интерес для современной биологии и особенно нейрокибернетики, рассматривающей нервную систему как совокупность элементов, образующих сеть.

Каким же образом возбуждение, пришедшее в ЦНС как бы разлившись в ней в виде диффузной волны, приводит в деятельное состояние лишь определенные ее разделы? Согласно Ухтомскому, сопряженное торможение (симультанное и сукцессивное) является тем физиологическим механизмом, который исключает хаотичность и обеспечивает строгую координированность при осуществлении разнообразных адаптивных форм поведения целостного организма. С точки зрения принципа доминанты, важнейшая характеристика интеграции — это способность осуществлять в каждый текущий период времени одну определенную адаптивную форму поведения, будь то состояние покоя или некоторая активная форма поведения в среде. В этом плане механизм сопряженного торможения играет первостепенную роль в обеспечении этой способности. Сопряженное торможение в соответствующих нервных центрах имеет, как сейчас хорошо известно, не деполяризационную, а гиперполяризационную, т. е. анаболическую природу. Без открытия явления сопряженного торможения в нервных центрах, не входящих в состав образующейся доминанты, понять физиологический механизм, обеспечивающий целостность организма как системы, было бы невозможно.

Из сказанного вытекает, что представления Ухтомского о механизмах осуществления целостности и представления Ч. Шеррингтона, рассматривающего рефлекс как единицу в деятельности нервной системы, существенно различны. По словам Шеррингтона, рефлекс — это элементарная реакция или единица в нервной интеграции (*unit reaction*). Простой рефлекс — это степень координации, при которой один эффекторный орган реагирует на раздражение рецептора, причем предполагается, что все прочие части организма индифферентны и в этой реакции не участвуют. При этом мыслится, что из суммы отдельных единиц возникает целое, к тому же координированно функционирующее. Как же получается, что организм, обладающий множеством рефлексов — как условных, так и безусловных, в каждый текущий отрезок времени осуществляет лишь одну рефлекторную реакцию? Ухтомский считал, что из механического объединения отдельных рефлексов нельзя выстроить координированное целое, характеризующее деятельность нервной системы. Он полагал, что было бы крайне неправомерно пытаться строить целое из выделенных частей. Напротив, частность приобретает смысл лишь постольку, поскольку раскрывается ее роль в целом, которое и координирует ее с подобными же другими частностями.

Элементы, образующие нервную систему, составляют единое и неразрывное целое, вследствие чего каждый рефлекс, как бы он ни был строго локализован, следует представлять как выражение деятельности всей в целом нервной системы. Координация деятельности и локализация ответа достигается благодаря тому, что состояние возбуждения, вызвано ли оно экзогенными (под влиянием афферентной импульсации) или эндогенными (гуморально-гормональными) причинами, — возникает лишь в той совокупности нервных центров, названной Ухтомским «конstellацией», которая должна обеспечить соответствующую адаптивную поведенческую реакцию на текущие требования, независимо от их генеза. Центры, разнесенные пространственно от коры до последних сегментов спинного мозга, объединяясь функционально, образуют констелляцию.

Каждая очередная доминанта автоматически предусматривает некий результат, ради достижения которого она и возникает. Именно в этом и заключается существо доминанты как основного принципа деятельности нервной системы.

С механизмом доминанты Ухтомский связывал проблему хронотипа. При своем возникновении доминанта представляет собой некую целостную систему, которая, говоря современным языком, образует *центральную программу* (своего рода алгоритм, инструкцию, предписание), предусматривающую не только последовательность отдельных действий организма в среде, но и конечный их результат, ради целенаправленного достижения которого и образуется доминанта. Конечный результат действия, или, как говорил Ухтомский, — разрешающий акт доминанты с самого начала включается составной частью в центральную программу, которая предписывает синхронное возбуждение некой совокупности нервных центров (констелляции), пространственно разнесенных по разным уровням нервной системы, при одновременном (симультанном) сопряженном торможении всех прочих. Образующаяся констелляция, в которую входит соответствующее ведущее звено, определяющее лабильность прочих нервных центров, как полагал Ухтомский, представляет собой пространственно-временную организацию. В ней временные интервалы осуществляющихся возбуждений в каждом центральном звене преобразуются в зависимости от содержания каждой текущей очередной доминанты. Поскольку возникающее целенаправленное поведение состоит из отдельных последовательно осуществляющихся актов (компонентов), которые не всегда могут быть предусмотрены образующейся центральной программой (основным алгоритмом), по ходу реализуемого поведения одна констелляция (пространственно-временная организация) сменяется другой. В основном алгоритме предусматриваются как бы вспомогательные алгоритмы, или, как это принято еще называть, — последовательно осуществляемые шаги, приводящие к завершению доминанты.

Мы должны подчеркнуть, что доминанта как конstellация центральных звеньев характеризуется прежде всего наличием в ней специфического ведущего звена. Последнее, пока не завершится доминанта, находится все это время в состоянии возбуждения, в то время как другие отдельные звенья могут «выключаться» из состояния возбуждения, а иные, ранее не представленные в конstellации, «включаться» в нее.

Таким образом, возникающая при образовании каждой очередной доминанты цель поведения, предусматривающая его конечный результат, является вместе с тем и его причиной. Мы выразили функцию основного принципа деятельности нервной системы, открытого Ухтомским и названного им доминантой, в терминах и понятиях кибернетики аналогично тому, как это принято при характеристике процессов управления в технических системах и в особенности в системах ЭВМ. Мы подчеркиваем аналогию, но не тождество по существу.

* * *

Говоря о роли А. А. Ухтомского в создании системного принципа в физиологии, необходимо также остановиться на проблеме «обратной связи», которая была якобы осознана и поставлена только в 1935 г. в связи с созданием учения о функциональных системах. Однако развитие представлений об «обратных связях» имеет в физиологии значительно более давнюю историю. В физиологии эти представления развивались, во-первых, в связи с исследованием механизмов осуществления координации двигательной активности организма в среде; во-вторых, — в связи с исследованием механизмов регуляции и поддержания постоянства внутренней среды.

Ухтомский развивал представления об «обратных связях», не называя их такими словами, в рамках созданного им учения о доминанте. Еще в 1911 г. он довольно подробно и обстоятельно останавливается на этой проблеме в своей магистерской диссертации (см. [10, с. 87]).

Необходимо отметить, что Ухтомского интересовало не столько то, что сегодня принято называть «отрицательной обратной связью», сколько то, что сегодня считают «положительной обратной связью». Именно последняя является фактором корроборации образующейся очередной доминанты. Из его работ следует, что одни лишь отрицательные обратные связи не могут быть механизмом координирования работы нервных центров без одновременного функционирования положительных. И последним он придавал едва ли не ведущую роль.

Опираясь на открытый им механизм интеграции, Ухтомский впервые в истории физиологии и биологии дал определение живого организма как целостной функциональной, или динамической системы: «Принцип доминанты может быть естественно изложен как приложение к организму начала возможных перемещений или как общее, а вместе и очень конкретное выражение тех условий, которые, согласно Peto, превращают группу более или менее разрозненных тел в *полносвязную систему* (подчеркнуто нами — *И. А.*), действующую как механизм с однозначным действием» [11, с. 197]. Так был раскрыт физиологический механизм, позволяющий понять, каким образом совокупность разнообразных и, казалось бы, состоящих из разрозненных тел с потенциально огромным числом степеней свободы может быть превращена в интегрированное целое, т. е. в полносвязную систему, способную реализовать в каждый текущий период времени лишь одну степень свободы (в биомеханическом смысле) или лишь одну определенную поведенческую активность (в биологическом смысле). Ухтомский вначале охарактеризовал живой организм не просто как систему, а как функциональную или динамическую систему — подобно тому, как это сделал Дж. Когилл (см. [12, с. 637]). Однако, поскольку слова «функциональная система» стали использовать не только некорректно, но и бессодержательно, искажая суть системного принципа, он впоследствии перестал их употреблять в своих работах. Вот почему слова «функциональная система» ученый заменил другим словом — «орган»: «Обычно с понятием "орган" наша мысль связывает нечто морфологически отлитое, с какими-то постоянными статическими признаками. Мне кажется, что это совершенно не обязательно, и в особенности духу новой науки было бы свойственно не видеть здесь ничего обязательного. Органом может служить, по моему убеждению и с моей точки зрения, всякое сочетание сил, могущее привести при прочих равных условиях всякий раз к одинаковым результатам» (см.: [13]). «Орган — это прежде всего механизм с определенным однозначным действием... Всякий раз, как имеется лицо симптомокомплекс доминанты, имеется и определенный ею вектор поведения. И ее естественно назвать "органом поведения"» [там же].

В связи с важностью рассматриваемой проблемы приведем определение «функциональных систем», которое дается теми, кто имеет отношение к созданию «учения» об этих системах: «...Теория функциональных систем рассматривает целостный организм не с точки зрения отдельных органов и процессов, а как сложную интеграцию *множества функциональных систем* (подчеркнуто нами — *И. А.*), каждая из которых своей динамической деятельностью обеспечивает полезный для организма результат. Эта интеграция в целом организме строит-

ся на основе иерархии различных функциональных систем. Результаты деятельности одних из них входят в качестве составных компонентов в результаты работы других систем на более высоком уровне» [14, с. 4].

Из приведенного можно видеть, что «функциональная система» является не механизмом целостности живого организма (хотя сами по себе слова, естественно, не раскрывают этот механизм), а лишь его частью. И таких составных частей в организме огромное множество. На основе каких физиологических механизмов из большого множества существующих в организме функциональных систем одна из них становится доминирующей? Такой вопрос в указанном «учении» и не ставится. Кроме того, согласно рассматриваемому «учению», каждая отдельная нервная клетка также оценивается как отдельная «функциональная система» (см. [15]). С этой точки зрения, каждая клетка в теле организма — тоже «функциональная система»... Какое же несметное их количество должно существовать в целостной живой системе, если только в нервной системе клеток более 20 млрд.!

Из сказанного следует, что так называемое учение о функциональных системах не имеет никакого отношения к системному принципу в биологии. Более того, оно перечеркивает самую суть системного принципа, поскольку наделяет отдельные компоненты организма (его подсистемы) свойствами, присущими ему как целостной живой системе. Представление об организме как о совокупном множестве рефлекторных единиц заменено представлением об организме как о совокупном множестве «функциональных систем». Аддитивный по существу своему принцип некорректно назван системным.

Мы были вынуждены очень кратко остановиться на данном учении о «функциональных системах», так как оно стало очень популярным, не смотря при этом на высказанную критику и признание его научной несостоятельности, что было отражено в специальном постановлении сессии Центрального совета Всесоюзного физиологического общества им. И. П. Павлова (см. [16]).

* * *

Самоорганизация индивидуального развития, его преобразование в разные периоды могут достигаться лишь системой в целом, а не отдельными компонентами. Каков же механизм осуществления целостности на самых ранних стадиях онтогенеза, начиная с момента возникновения организма в виде зиготы — в так называемый донервный период развития? На этот вопрос ответ дают две теории, если не считать концепцию закодированности целостности уже в программе, представленной в зиготе. Это, во-первых, теория физиологических градиентов Ц. Чайлда и, во-вторых, теория эмбрионального, или морфогенетического, поля А. Гурвича. Теория поля основывается на предположении о дистантных векторных взаимодействиях между всеми клетками зародыша.

В данной работе мы лишь слегка коснемся вопроса о роли принципа доминанты в самоорганизации упорядоченности развивающегося организма как некоей целостной живой системы, начиная с зиготы. Необходимо отметить, что для Ухтомского принцип доминанты имел общебиологическое значение и не обязательно был присущ только тем организмам, которые имеют нервную систему. Он писал: «Со своей стороны, я думаю, что доминанта — рабочий принцип более общего значения, чем собственно нервный принцип. Он дает о себе знать в организме еще до появления в последнем нервных элементов... Во всех случаях, когда еще одноклеточный организм оказывается способным поддерживать на некоторый интервал времени одну определенную и одностороннюю деятельность, — мы имеем достаточное основание для признания здесь доминантной реакции, ибо дело идет о преобладании определенного направления активности из всех фактически возможных в временным устранением прочих возможных» [11, с. 196].

Еще в 1947 г. автор настоящей статьи обратил внимание на то, что уже до образования нервной трубки на стадии зиготы представлен тот принцип регуляции ее отпращиваний, который Ухтомский назвал доминантой (см. [17]). То, что Ц. Чайлд называл физиологическим градиентом, а А. Г. Гурвич — эмбриональным полем, в физиологическом отношении суть механизм доминанты. Частным проявлением этого механизма является то, что принято называть «принципом полярности» или то, что в физиологическом выражении является сопряженным периелектротоническим контрастом, отражающим гетерогенность анимального и вегетативного полюсов цитоплазмы зиготы. То, что мы только что охарактеризовали как сопряженный периелектротонический контраст, для зиготы еще до дробления Ц. Чайлд называл «апико-базальным» или «анимально-вегетативным» градиентом. Надо отметить, что ведущую часть физиологического градиента, находящуюся в непосредственном контакте с теми или иными условиями среды, Ц. Чайлд обозначил понятием «доминантная область», не будучи знакомым с учением о доминанте А. А. Ухтомского. Добавим, что и сам Ухтомский обращал внимание на сходство физиологического градиента Чайлда с принципом доминанты. В последнее время в связи с активным развитием теории диссипативных структур вновь усилилось внимание к концепции морфогенетического поля А. Г. Гурвича (см. [18]).

К понятию «морфогенетическое поле» А. Г. Гурвич обращался не только для объяснения механизма осуществления целостности, но и для понимания тех сил, которые, действуя на клетки, управляют их движением. Роль двигательного перемещения клеток в реализации морфогенетических процессов рассматривалась также в работах Дж. Гринкауса (см. [19]). Что же, однако, побуждает клетки совершать двигательное перемещение — внешне действующие или некие эндогенные силы? Ни теория физиологических градиентов, ни учение о морфогенетическом поле, ни концепция позиционной информации (см. [20]), якобы возрождающая проблему морфогенетических полей, ни тем более теория диссипативных структур, ответов на этот вопрос не дают.

Согласно общепринятым представлениям, индивидуальное развитие определяется программой, закодированной в геноме зиготы. Этот взгляд стал догмой не только для биологов-генетиков, но и нашел свое отражение в методологических работах. В программе якобы закодированы не только последовательность отдельных периодов индивидуального развития, но и его конечные результаты (*causa finalis*).

Мы уже обращали внимание на то, что генотип не является субъектом, детерминирующим индивидуальное развитие. Согласно данным нашего анализа, таковым является развивающийся фенотип как целостная система, использующая геном каждой клетки как объект-исполнитель и создатель тех его структур, какие требуются в зависимости от форм его взаимодействия с соответствующими условиями среды в различные возрастные периоды. Но если это так, то с помощью каких механизмов осуществляется преобразование наследственной информации в фенотип с его специфическими жизненными связями с внешней средой? Какие механизмы определяют двигательное перемещение клеток у развивающегося эмбриона, т. е. их двигательную активность? Какова роль последней в реализации морфогенетических процессов? Иначе говоря, какова роль энергетического правила двигательной активности, точнее — двигательного поведения, в реализации всего процесса индивидуального развития? Ответ на этот вопрос мы давали в своих работах (см. [21—23]).

Суть энергетического правила двигательного поведения заключается в том, что активность, осуществляемая живой системой (в границах физиологического стресса), есть фактор не обеднения ее пластическими и энергетическими веществами, а, напротив, дополнительного обогащения ими. Это открытие (сделанное нами, по-видимому, впервые) позволило подойти к пониманию истинных механизмов, детерминирующих процессы роста и развития.

С термодинамической точки зрения, живой организм — это открытая система, представляющая собой некий геометрически замкнутый объем, который обменивается с окружающей средой веществом, энергией и информацией, что возможно лишь при условии выполнения живыми организмами разнообразных форм двигательного поведения. У многоклеточных животных двигательное поведение в среде осуществляется скелетной мускулатурой; у одноклеточных и растений — содержащимися в цитоплазме их клеток сократительными белками (миофиламентами), представляющими собой в структурном отношении как бы прообраз актомиозинового комплекса. Данные наших сравнительно-онтогенетических исследований позволили определить роль скелетной мускулатуры в качестве одного из основных факторов, детерминирующих индивидуальное развитие, начиная с зиготы, в цитоплазме которой находятся указанные миофиламенты. Энергетическое правило скелетных мышц (или двигательного поведения) точнее назвать энергетическим правилом принципа доминанты в регуляции деятельности скелетных мышц.

В своей известной работе А. Н. Северцов [24] обратил внимание на то, что «помимо наследственного изменения органов, имеются еще и изменения поведения (*behavior*) животных без изменения их организации, которые играют большую роль в эволюционном процессе и служат могучими средствами приспособления животных к окружающей среде». (Речь идет, естественно, о двигательных формах поведения.) Это очень важная мысль, но в дальнейшем в этой работе она не развивается.

Что же побуждает зиготу — если не заложенная в ней программа — начать делиться и далее через самодвижение и самоорганизацию реализовать весь процесс индивидуального развития? Чтобы ответить на этот вопрос, мы в порядке экстраполяции, с учетом экспериментальных данных, полученных при исследовании механизмов, определяющих рост и развитие в онтогенезе, обратимся к такому классическому объекту, как амеба. В образующихся после деления дочерних клетках продолжают метаболитические процессы, как это было и в материнской клетке. Имеющее место обеднение энергетическими и пластическими субстратами побуждает только что «родившуюся» амебу по эндогенным (а не экзогенным!) причинам идти на активный поиск (именно активный!) тех веществ и энергии, необходимых ей для восполнения потерь, которые начались сразу же после «рождения»*. Поиск необходимого обеспечивается тем, что в

* Отметим, кстати, что впервые в истории физиологии (и биологии в целом) проблема активности и активного поиска была поставлена Ухтомским еще в 1921 г. в его небольшой работе [25].

мембрану одноклеточных (не только эу-, но и прокариот), как это сейчас известно, встроены рецепторы типа механо- и хеморецепторов. Понятно, что без последних найти в окружающей среде необходимое было бы невозможно. Двигательная активность, как уже указывалось выше, является фактором индукции избыточного анаболизма, выражающегося, в частности, в избыточном образовании цитоплазматической структуры. В результате масса цитоплазмы увеличивается пропорционально третьей степени, а площадь диффузионной поверхности клеточной мембраны — второй. Сказанное, естественно, относится к клеткам, имеющим кубовидную или иную объемную форму (у одноклеточных либо входящих в систему многоклеточных организмов). Указанное изменение соотношения между массой и площадью поверхности тела клетки приводит к тому, что ее обмен веществом и энергией со средой становится все менее эффективным. Возникает ситуация, при которой увеличивающаяся в массе цитоплазма не может получить требующееся для ее эффективного метаболизма вещество и энергию в достаточном количестве. Особенно существенно то, что все более и более лимитируется возможность выведения из клеток кислых продуктов обмена. Такое противоречие обрело бы клетку или одноклеточный организм на старение и смерть, если бы природа не нашла выход из создавшегося положения. Противоречие разрешается делением клетки на две, вследствие чего у каждой из них вновь увеличивается относительная площадь поверхности.

Итак, у одноклеточных эндогенно возникающая «цель» не только определяет поведение организма, но и начинает одновременно его онтогенетическое развитие. То же самое имеет место и у оплодотворенной яйцеклетки млекопитающих с той лишь разницей, что вещество и энергия заготовлены материнским организмом. Причина начала дробления, а значит, и онтогенетического развития, у зиготы в основном та же, что и у одноклеточного организма. Отметим, кстати, что зигота — уже целостная живая система, хотя и на начальной стадии развития.

В живом система образуется не как некое множество в порядке самосборки ее элементов. Напротив, возникнув как система (в виде зиготы), она далее самосоздает составляющие, неоднозначно дифференцированные ее элементы. Именно это позволяет понять утверждение, идущее еще от Аристотеля: «Целое больше суммы его частей». *Causa finalis* Аристотеля относится, как это следует из вышесказанного, лишь к каждому очередному целенаправленному поведению. *Causa materialis* (у Аристотеля — «материя» или «субстрат») может в наше время рассматриваться как причина лишь в том смысле, что в связи с метаболизмом происходит обеднение цитоплазмы субстратом. Это, в свою очередь, порождает другую причину — целенаправленное поведение (*Causa finalis*). И то и другое реализуется через *Causa efficiens* (причина движения, осуществляемая миофиламентами цитоплазмы одноклеточного организма или зиготы). *Causa formalis*, по Аристотелю, едва ли не основная причина развития. Осуществление материй формы и есть якобы цель развития, которая обеспечивается «специальной силой», названной Аристотелем энтелехией. Форма рассматривалась им как конечная цель, к которой якобы стремится все сущее, и вместе с тем энтелехия есть сила, реализующая эту цель. Из всего сказанного следует, что *Causa formalis* как причина вообще не существует. Образование той или иной формы в живых целостных системах является не причиной, а следствием. Последнее определяется лишь теми условиями среды, с которыми реально взаимодействуют особи, образующие тот или иной вид. Таким образом, по-видимому, впервые обнаружены истинные причины, обуславливающие начало индивидуального развития: не энтелехия, не поле, не физиологический градиент, а необходимость компенсации затрат вещества и энергии. Первая двигательная активность, направленная на восполнение образующегося дефицита, и является той естественной реальной причиной, которая определяет начало индивидуального развития, а через преобразование последнего — эволюцию в целом.

Как же осуществляется дальнейшее антенатальное развитие, в частности, после образования тканей скелетной мускулатуры и иннервирующих их нервных центров? Каждое очередное двигательное поведение, опирающееся на доминантный механизм, завершающийся в нервных центрах и на периферии (в самой скелетной мускулатуре) гиперполяризационным торможением, обуславливает, как уже говорилось, избыточное восстановление. Это торможение, в отличие от симультанно сопряженного, является сукцессивно сопряженным. В результате организм переходит на следующую ступень индивидуального развития, рекапитулируя то, что имело место у предков. При этом рекапитулируются не последовательные этапы взрослых форм филогенетического прошлого, как это принято считать в соответствии с биогенетическим законом Э. Геккеля, а те этапы онтогенетического развития, какие имели место у ближайших родительских поколений в прошлом. Рекапитуляция, согласно данным наших исследований, является не чем иным, как видовой памятью, опирающейся на открытый нами принцип индукции избыточности (тем самым, самоорганизации индивидуального развития) в связи с осуществлением каждой очередной двигательной активности. Таким образом, индивидуальное развитие определяет не программа, якобы закодированная в геноме

зиготы, а «программа», образующаяся как бы в ходе самого процесса индивидуального развития и опирающаяся на видовую память.

В ряде наших работ мы подчеркивали, что каждая стадия, каждый этап индивидуального развития представляют собой единство настоящего, прошлого и будущего. Согласно принятой точке зрения, антеннальное развитие — это «установка на будущее» в том смысле, что оно является формой упражнений тех функций, которые якобы понадобятся организму лишь после его рождения. По нашим данным, функции развивающегося организма в антеннальном периоде (так же, как и в постнатальном) есть форма адаптации к тем специфическим условиям среды, которые создаются материнским организмом и с которыми он взаимодействует до и после рождения. В избыточности анаболических процессов, возникающих при каждом акте двигательного поведения целостного организма (в границах физиологического стресса), следует видеть своеобразную форму «установки на будущее» в том смысле, что она переводит развивающийся организм на следующую ступень структурной упорядоченности, неравновесности, негэнтропийности, кинетического совершенствования и тем самым обогащения его дополнительными энергетическими ресурсами, расширяя его адаптивные возможности в среде. «Установка на будущее» имеет место при возникновении каждой очередной доминанты, когда, как указывалось выше, «программируется» целенаправленное поведение, преследующее некую цель, т. е. полезный для организма результат. Н. А. Бернштейн очень удачно назвал эту цель — «модель потребного будущего».

С момента образования зиготы (уже целостного организма — системы) дальнейшее существование преобразование относится не только к образуемым самим организмом клеточным элементам, но и к характеристикам внутренней среды, различным в разные возрастные периоды (см. об этом [25]). Как отмечает Р. Том, гомеостаз — это отнюдь не стационарное состояние (см. [26]), поскольку если бы оно действительно имело место, то это означало бы прекращение обмена веществ, что наступает лишь после смерти организма.

Введенное в эмбриологию К. Х. Уоддингтоном понятие гомеорезиса — стабилизированного потока (см. [27]), в отличие от стабилизированного состояния (гомеостаза, как принято говорить в физиологии), характеризует как бы канализированную траекторию, которая, как вектор, направляет индивидуальное развитие к некой конечной цели. Мы уже подчеркивали, что биологический смысл и цель индивидуального развития заключается в достижении половозрелого периода и осуществления видовой миссии. Что касается содержания понятия «гомеорезиса», то правильнее всего назвать так регулируемое состояние целостности организма как живой системы в процессе его индивидуального развития.

Список литературы

1. *Берталанфи Л.* Общая теория систем: критический обзор // Исследования по общей теории систем. М., 1969. С. 143—165.
2. *Машиновский А. А.* Основные понятия и определения теории систем (в связи с приложением теории систем к биологии) // Системные исследования. М., 1979. С. 78—90.
3. *Smuts J.* Holism and Evolution. L.; N.-Y., 1927.
4. Энциклопедия кибернетики. Киев, 1974.
5. *Шмальгаузен И. И.* Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М., 1984.
6. *Шмальгаузен И. И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., 1938.
7. *Ухтомский А. А.* Парализ и доминанта // Собр. соч. Л., 1950. Т. 1. С. 232—292.
8. *Ухтомский А. А.* Очерк физиологии нервной системы // Собр. соч. Л., 1954. Т. 4. С. 3—220.
9. *Ухтомский А. А., Введенский И. Е.* Рефлексы антагонистических мышц при электрическом раздражении чувствующего нерва // Собр. соч. Л., 1950. Т. 1. С. 5—30.
10. *Ухтомский А. А.* О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний // Собр. соч. Л., 1950. Т. 1. С. 31—162.
11. *Ухтомский А. А.* Университетская школа физиологов в Ленинграде // Собр. соч. Л., 1954. Т. 5. С. 172—220.
12. *Когхилл Дж.* Анатомия и проблема поведения. М., 1934.
13. *Ухтомский А. А.* Доминанта как фактор поведения // Собр. соч. Л., 1950. Т. 1. С. 293—346.
14. Системогенез. М., 1980.
15. Системный анализ интегративной деятельности нейрона // Успехи физиол. наук. Т. 5. 1968. № 2. С. 3—92.
16. Информационные материалы Всесоюзного физиологического общества им. И. П. Павлова. Л., 1985. Вып. 3(5). С. 6—29.
17. *Аршавский И. А.* Попытка физиологического понимания и анализа факторов формообразования на ранних стадиях онтогенеза в свете учения Введенского—Ухтомского // Вестник ЛГУ. 1947. № 12. С. 47—61.

18. Белоусов Л. В., Чернявский Д. С. Концепция «морфогенетического» поля А. Г. Гурвича в свете диссипативных структур // Методологические вопросы теоретической биологии и биофизики. Пушкино, 1986. С. 98—104.
19. Тринкауз Дж. От клеток к органам. М., 1972.
20. Wolpert L. Positional information and special pattern of cellular differentiation // J. Theoretical Biol. Vol. 25. № 1. P. 1—47.
21. Arshavsky I. A. Muskuloskeletal Activity and Rate of Entropy in Mamals // Advances in Psychobiology. Willey, 1972. Vol. 1. P. 1—52.
22. Arshavsky I. A. Editorial (Focus for development: The energy rule of sceletal muscle) // Development Psychobiology. 1974. Vol. 7. P. 291—295.
23. Ариавский И. А. Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития (основы нег-энтропийной теории и онтогенеза). М., 1982.
24. Северцов А. Н. Эволюция и психика. М., 1922.
25. Русский физиологический журнал. 1921. № 3. С. 20.
26. Том Р. Динамическая теория морфогенеза // На пути к теоретической биологии. М., 1970. С. 38—47.
27. Уоддингтон К. Х. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. М., 1970. С. 11—31.