

ПРИЧИНА И СЛЕДСТВИЕ В БИОЛОГИИ

Э. Майр

(Гарвардский университет)

Продолжение. Начало в предыдущих номерах.

Будучи по профессии биологом, я, разумеется, не могу предпринять такой анализ причины и следствия в биологических явлениях, какой провел бы логик. Вместо этого мне хотелось бы сосредоточить внимание на особых трудностях, связанных с классической концепцией причинности в биологии. Эти трудности начинают терзать исследователей при первых же попытках создать единое понятие причины. Крайне механистическое представление Декарта о жизни и та логическая крайность, до которой его идеи были доведены Гольбахом и Де Ла Меттри, неизбежно вызывают обратную реакцию, приводящую к созданию виталистических теорий, время от времени входящих в моду вплоть до наших дней. Среди наиболее видных представителей этого направления достаточно назвать Дриша (энтелехия), Бергсона (жизненный порыв) и Леконта дю Нуи. Хотя точки зрения этих исследователей в каких-то деталях различны, все они сходятся в том, что живые существа и жизненные процессы не поддаются причинному объяснению в рамках физических и химических явлений. Наша задача заключается в том, чтобы задать вопрос, оправданно ли это мнение, и в случае отрицательного ответа установить источник заблуждений.

Принято считать, что причинность независимо от ее определения в терминах логики содержит три элемента: 1) объяснение прошедших событий (причинность *a posteriori*); 2) предсказание грядущих событий; 3) истолкование телеологических, т. е. «целенаправленных», явлений.

Три аспекта причинности (объяснение, предсказание и телеология) должны составлять основные вехи любого обсуждения причинности и совершенно справедливо были выделены в качестве таковых Нагелем [1]. Биология может внести существенный вклад в обсуждение всех трех аспектов причинности. Но прежде чем перейти к детальному разбору этого вклада, я должен сказать несколько слов о биологии как науке.

Биология. Термин *биология* подразумевает некую однородную и единую науку. Однако события последних лет со все большей ясностью показывают, что биология — наука в высшей степени сложная. В сущности «биологией» называют две в значительной мере самостоятельные области науки, различающиеся по методу, проблематике и основным концепциям. Едва зайдя за уровень чисто описательной биологии, мы находим две сильно различающиеся области, которые можно было бы назвать *функциональной*

и *эволюционной* биологией. Разумеется, эти две области во многих точках соприкасаются и перекрываются. Любой биолог, работающий в одной из этих областей, должен иметь представление о другой области, если он хочет избежать ярлыка ограниченного специалиста. Однако его собственные исследования обычно бывают посвящены проблемам в какой-либо одной из этих областей. Мы не можем обсуждать понятия причины и следствия в биологии, не охарактеризовав предварительно эти две области.

Функциональная биология. Специалист в этой области имеет дело прежде всего с действием и взаимодействием структурных элементов — от молекул до органов и целых особей. Он непрерывно задается вопросом: «Как?» — как действует тот или иной элемент, как он функционирует? Этот подход объединяет анатома, изучающего сочленения, с молекулярным биологом, исследующим роль молекулы ДНК в передаче генетической информации. Функциональный биолог стремится выделить тот частный элемент, который он изучает, и в каждом данном исследовании он обычно имеет дело с одной особью, одним органом, одной клеткой или одной частью клетки. Он пытается исключить все переменные или управлять ими и повторяет свои опыты при постоянных или варьирующих условиях до тех пор, пока не убедится, что он выяснил функцию изучаемого им элемента. Эксперимент служит ему основным методом исследования, и его подход к изучаемым явлениям по существу сходен с подходом физика или химика. И в самом деле, вычленив в достаточной мере изучаемое явление из всей совокупности процессов жизни, он может достигнуть идеала — свести свое исследование к чисто физическому или химическому эксперименту. Несмотря на некоторую ограниченность этого метода, нельзя не согласиться, что подобный упрощенный подход абсолютно необходим для достижения тех целей, которые ставит себе такой биолог. Бурное развитие биохимии и биофизики оправдывает этот прямой, хотя и явно упрощенный подход.

Эволюционная биология. Биолог-эволюционист пользуется другими методами, и его интересуют иные проблемы. Он главным образом задает вопрос: «Почему?» Спрашивая: «Почему?», мы всегда должны сознавать двусмысленность этого вопроса. Он может означать: «Как же это происходит?», но его можно понять и в телеологическом смысле: «Для чего?» Ясно, что эволюционист, задавая этот вопрос, имеет в виду первое из этих значений. Любой организм, особь или вид является продуктом длительной истории, истории, насчитывающей более двух миллиардов лет. Как сказал Макс Дельбрюк [2], «зрелого физика, впервые сталкивающегося с проблемами биологии, ставит в тупик то обстоятельство, что в биологии нет «абсолютных явлений». Каждое явление представляется иным в разных местах и в разное время. Любое животное, растение или микроорганизм, которое изучает биолог, — лишь одно звено в эволюционной цепи изменяющихся

форм, ни одна из которых не остается сколько-нибудь постоянной». Едва ли можно до конца понять какую-нибудь структуру или функцию в организме, не изучив ее становления в ходе эволюции. Основная задача биолога-эволюциониста заключается в том, чтобы найти причины имеющихся у данного организма признаков, и в частности приспособлений. Его поражает невероятное многообразие органического мира. Он хочет знать причины этого многообразия, а также путь, которым оно было достигнуто. Он изучает силы, вызывающие изменения в фауне и флоре (частично зафиксированные палеонтологией), и этапы развития удивительных приспособлений, столь характерных для органического мира.

Мы можем охарактеризовать эти две области биологии в несколько ином плане, воспользовавшись языком теории информации. Специалист в области функциональной биологии имеет дело со всеми аспектами реализации запрограммированной информации, содержащейся в ДНК-м коде оплодотворенной зиготы, тогда как биолога-эволюциониста интересуют история этих кодов и законы, управляющие их изменениями от поколения к поколению. Иными словами, его интересуют причины этих изменений.

Многие давние спорные вопросы в области философии естествознания можно значительно точнее сформулировать на языке теории информации. Например, как показано И. И. Шмальгаузенем в СССР и независимо от него мною, невозможность наследования приобретенных признаков становится совершенно ясной, если построить модель передачи генетической информации с периферии (от фенотипа) к ДНК половых клеток.

Однако при всем том не следует переоценивать эти генетические коды. Их характерная черта состоит в том, что заключенная в них программа не предопределяет все и вся в организме. Такие явления, как обучение, память, негенетическое структурное изменение и регенерация, показывают, в какой мере «открыты» эти программы. Но даже и эти явления весьма специфичны, если говорить о том, чему может «обучиться» организм, на какой стадии жизненного цикла происходит обучение и как долго сохраняется в памяти выученное. Таким образом, хотя программа может быть в некоторой своей части совершенно неспецифичной, однако диапазон возможных отклонений в ней зафиксирован. Поэтому коды в некоторых отношениях высокоспецифичны, в других же они лишь определяют «нормы реакции» или общие способности и потенции.

Я попытаюсь показать эту двойственность кодов на примере различий в способности к «распознаванию особей своего вида» у двух видов птиц. Птенца желтушника выкармливают приемные родители, например какие-нибудь певчие птицы из воробьиных. Как только птенец перестает нуждаться в помощи приемных родителей, он начинает искать других слетков своего вида, хотя никогда раньше их не видел. Напротив, молодой гусенок,

только что вылупившийся из яйца, принимает за родителей первый же попавшийся ему на глаза движущийся (и предпочтительно также издающий звуки) объект, за которым он может следовать и который он может запечатлеть в мозгу. В первом случае запрограммирован определенный «образ», а во втором — просто способность к импринтингу. Подобные различия в специфичности наследуемой программы характерны для всего органического мира.

Вернемся к основной теме нашего исследования и поставим вопрос о том, идентичны ли понятия *причины* в функциональной и эволюционной биологии.

И вновь Макс Дельбрюк [2] напоминает нам, как еще в 1870 г. Гельмгольц постулировал, что «поведение живых клеток должно быть объяснимо в терминах движения молекул, подчиняющегося определенным законам взаимодействия сил». В настоящее же время, как справедливо отмечает Дельбрюк, мы не можем даже объяснить поведение отдельного атома водорода. Он напоминает, что «любая живая клетка несет в себе опыт экспериментирования ее предков на протяжении миллиарда лет».

Трудности, возникающие при рассмотрении понятия причинности в биологии, можно проиллюстрировать на следующем примере. Давайте зададим вопрос: в чем причина перелетов птиц? Или более конкретно: почему славка, живущая в саду моего загородного дома в Нью-Гемпшире, начинает свой перелет на вечером 25 августа?

Я могу перечислить четыре в равной степени законные причины этого перелета:

1. *Экологическая причина.* Славки, будучи насекомоядными птицами, должны мигрировать на юг, так как, оставшись на зиму в Нью-Гемпшире, они погибнут от голода.

2. *Генетическая причина.* В процессе эволюции вида славка приобрела генетическую конституцию, в которой заложена способность правильно реагировать на соответствующие воздействия внешней среды. Так, совка, гнездящаяся рядом со славкой, не обладает такой конституцией и не реагирует на эти воздействия. В результате она ведет оседлый образ жизни.

3. *Внутренняя физиологическая причина.* Славка летит на юг, так как она привыкла к определенной длине дня. Как только число дневных часов уменьшится до определенного уровня, она готова мигрировать.

4. *Внешняя физиологическая причина.* Славка отправилась в путь 25 августа, потому что в этот день над нашей местностью прошли холодные массы воздуха, принесенные северными ветрами. Резкое падение температуры и связанное с этим ухудшение погоды подействовали на птиц, уже находившихся в состоянии общей физиологической готовности к перелету, и они начали перелет именно в этот день.

Среди названных нами четырех причин перелета этой птицы можно выделить комплекс причин, прямо вызвавших перелет: это физиологическое состояние птиц, связанное с фотопериодичностью, и падение температуры. Их можно назвать *непосредственными* причинами перелета. Две другие причины — недостаток пищи зимой и генетическая конституция вида — можно назвать *основными*, или *первичными*. Именно эти причины возникли и исторически вошли «в плоть и кровь» системы в результате естественного отбора на протяжении многих тысяч поколений. Очевидно, что задача функциональной биологии заключается в анализе непосредственных причин, тогда как эволюционная биология занята изучением первичных причин. Так обстоит дело почти с каждым биологическим явлением, которое мы захотели бы изучать. Всегда есть какие-то непосредственные и первичные причины, причем для того, чтобы до конца понять данное явление, необходимо выявить и объяснить как те, так и другие.

Различия между этими двумя категориями причин можно также выразить, сказав, что непосредственные причины определяют реакции особи (и ее органов) на факторы внешней среды, тогда как первичные причины ответственны за эволюцию того частного ДНК-го кода, которым обладает каждая особь любого вида. Эти различия, по-видимому, не столь существенны с точки зрения логики. Однако биологи знают, что многих ожесточенных споров о «причине» какого-нибудь биологического явления можно было бы избежать, если бы противники поняли, что один из них имеет в виду непосредственные, а другой — первичные причины этого явления. Я могу иллюстрировать сказанное цитатой из Леба [3]: «Ранние исследователи объясняли рост ног у головастика лягушки или жабы приспособлением к жизни на земле. Но благодаря опытам Гудер— нача мы знаем, что рост ног можно вызвать в любое время, даже у только что вылупившегося головастика, который еще не может жить на суше, если давать животному с кормом щитовидную железу».

Вернемся теперь к определению «причины» в формальной логике и посмотрим, насколько оно совпадает с понятиями «причины» в функциональной и эволюционной биологии. Мы можем, например, определить причину как «условие (необходимое, но недостаточное), без которого явление не могло бы произойти», или как «одно из множества в совокупности достаточных условий, без которого явление не могло бы произойти» [4]. Подобные определения вполне адекватно описывают причинные связи в некоторых областях биологии, в частности в тех, которые рассматривают химические и физические основы явлений. В строго формальном смысле такие определения приложимы и к более сложным явлениям. Однако в областях биологии, связанных с изучением сложных явлений, польза от таких определений невелика. Вряд ли кто-нибудь среди ученых сомневается

в причинном характере всех биологических явлений, т. е. в том, что любое уже свершившееся явление можно в конечном счете объяснить с точки зрения его причины. И тем не менее такое объяснение во многих случаях неизбежно будет столь неспецифичным и столь формальным, что его ценность, несомненно, окажется сомнительной. При изучении какой-либо сложной системы едва ли можно считать откровением следующее объяснение: «Явление *A* обусловлено сложным рядом взаимодействующих факторов, одним из которых служит *B*». А часто ничего более сказать нельзя. Мы еще вернемся к этой трудности в связи с проблемой предсказания. Однако прежде следует рассмотреть проблему телеологии.

Телеология. Никакое обсуждение причинности не будет полным, если оно не затрагивает проблему телеологии. Эта проблема берет свое начало от «конечных» причин, входивших еще в аристотелеву классификацию причин. Эта категория причин создана в результате размышлений об упорядоченном и целенаправленном развитии особи от яйца до «конечной» стадии взрослого организма и о развитии вселенной от ее начала (хаоса?) до современного упорядоченного состояния. Конечная причина была определена как «причина, ответственная за упорядоченное достижение заранее известной конечной цели». Всякое целенаправленное поведение относили к категории «телеологических», но к этой же категории относили и многие другие явления, которые по своей природе не были обязательно целенаправленными.

Исследователи научного наследия Аристотеля справедливо обращали внимание на то, что Аристотель — по своему образованию и по призванию — был прежде всего биологом и что именно его увлеченность биологическими явлениями оказала решающее влияние на его представления о причинах и привела к тому, что помимо материальной, формальной и эффективной причин он ввел еще и категорию конечной причины. Мыслители от Аристотеля до наших дней ломали голову над явным противоречием между механистическим толкованием естественных процессов и кажущейся целенаправленной последовательностью процессов роста, размножения и поведения животных. Такой разумный ученый, как Бернард [5], выразил этот парадокс в следующих словах:

«Существует, так сказать, заранее установленный план каждого существа и каждого органа, согласно которому любое явление само по себе зависит от общих сил природы, но если его рассматривать вместе с другими явлениями, то создается впечатление, что какая-то невидимая сила направляет это явление на тот путь, по которому оно следует, и приводит его на занимаемое им место.

Мы допускаем, что жизненные процессы связаны с физико-химическими проявлениями, но нельзя не признать, что это не позволяет объяснить

самую их суть, ибо случайное сочетание физико-химических явлений не может привести к образованию каждого организма по твердо установленному (заранее) плану и к возникновению удивительной соподчиненности и гармоничной согласованности жизненных процессов... Детерминизм может быть лишь физико-химическим детерминизмом. Жизненная сила и жизнь относятся к миру метафизики».

Что же представляет собой этот x , этот очевидно целенаправленный агент, эта «жизненная сила» в органических явлениях? Лишь в наше время были предложены удовлетворительные объяснения этого парадокса.

Многие дуалистические, телеологические и виталистические теории прошлого попросту подменяли неизвестное x другим неизвестным, y или z , так как назвать неизвестный фактор «энтелехией» или «жизненным порывом» еще не значит объяснить его. Я не буду тратить времени на демонстрацию того, сколь ошибочными были эти попытки в своем большинстве. Даже несмотря на то, что некоторые наблюдения, положенные в основу этих общих схем, вполне правильны, из них были сделаны совершенно неверные, противоестественные выводы.

Так в каких же случаях можно говорить о цели и целенаправленности в природе и в каких нельзя этого делать? На этот вопрос мы теперь можем дать четкий и недвусмысленный ответ. Индивидуум, который, выражаясь языком теории информации, «запрограммирован», может действовать целенаправленно. Однако исторические процессы *не могут* действовать целенаправленно. Птица, начинающая свой перелет; насекомое, находящее свое растение-хозяина; животное, спасающееся от хищника; самец, старающийся привлечь внимание самки, — все они действуют целенаправленно, поскольку они соответствующим образом запрограммированы. Когда я говорю о запрограммированном индивидууме, я употребляю это выражение в широком смысле. Запрограммированное счетно-решающее устройство также представляет собой «индивидуум» в этом смысле, равно как и пара птиц, чьи инстинктивные и приобретенные в результате обучения реакции подчиняются, так сказать, единой программе.

Полностью индивидуальная, но при этом также видоспецифичная программа, закодированная в ДНК любой зиготы (оплодотворенной яйцеклетки), которая регулирует развитие центральной и периферической нервной системы, органов чувств, гормонов, физиологии и морфологии, представляет собой *программу* счетно-решающего устройства, определяющего поведение этой особи.

Естественный отбор всемерно благоприятствует выработке кодов, гарантирующих такое поведение, которое повышает приспособленность. Программа поведения, гарантирующая мгновенную правильную реакцию на потенциальный источник пищи, потенциального врага или потенциа-

ного партнера для спаривания, безусловно, обеспечит большую приспособленность в дарвиновском смысле, чем программа, не предусматривающая таких реакций. Равным образом программа поведения, допускающая соответствующее обученной совершенствование поведенческих реакций посредством различного рода обратных связей, обеспечивает большую вероятность выживания, чем программа, лишенная этих свойств.

Целенаправленное действие особи, поскольку оно обусловлено свойствами ее генетического кода, целенаправленно не более и не менее, чем действия счетно-решающего устройства, которое реагирует на различные сигналы в соответствии с заложенной в него программой. Это, если можно так сказать, чисто механистическая целенаправленность.

Мы, биологи, уже давно чувствовали, что называть такое запрограммированное целенаправленное поведение *телеологическим* несколько двусмысленно, потому, что это слово используется, кроме того, совсем в другом смысле для обозначения конечной стадии эволюционных приспособительных процессов. Когда Аристотель говорил о конечных причинах, он имел в виду, в частности, изумительную приспособленность, наблюдаемую в растительном и животном царствах. Его интересовало то, что более поздние авторы называли «замыслом» или «планом» в природе. Он считал, что конечными причинами можно объяснить не только мимикрию или симбиоз, но и все другие приспособления животных и растений друг к другу и к физической внешней среде. Представители школы Аристотеля и их последователи спрашивали себя, какой целенаправленный процесс мог привести к возникновению столь упорядоченного плана в природе.

Теперь очевидно, что термины *телеология* и *телеологический* применялись для обозначения явлений двух различных типов: 1) выработки и усовершенствования на протяжении всей истории растительного и животного царств все обновляющейся программы и все совершенствующейся информации, закодированной в ДНК; 2) испытания этих программ и расшифровки этих кодов на протяжении всей жизни каждой особи. Имеются существенные различия, с одной стороны, между целенаправленными поведенческими реакциями или процессами развития особи или системы, которые управляются программой, и с другой — постоянным совершенствованием генетических кодов. Это совершенствование генома представляет собой эволюционное приспособление, регулируемое естественным отбором.

Чтобы избежать путаницы между этими двумя совершенно различными типами целенаправленности, Питтендрей [6] ввел термин *телеономический* для описания всех целенаправленных систем, «не связанных с аристотелевой телеологией». Это негативное определение не только переносит центр тяжести на термин «система», но и не дает возможности четко разграничить две различные аристотелевы телеологии. По-видимому, применение

термина *телеономический* следует стоого ограничить, используя его лишь для систем, действующих на основе какой-то программы или закодированной информации. Телеономия в биологии обозначает, по выражению Дж. Гекели [7], «кажущуюся целенаправленность организмов и их признаков».

Столь четкое отделение телеономии, которая имеет поддающуюся анализу физико-химическую основу, от телеологии, имеющей дело со всеобщей гармонией органического мира в более широком плане, весьма полезно, потому что эти два совершенно различных явления часто смешивают друг с другом.

Развитие или поведение особи целенаправленно, а естественный отбор, разумеется, нет. Когда Маклеод [8] писал: «Наиболее вызывающим у Дарвина было то, что он вновь ввел цель в природу», он выбрал неподходящее слово. Слово *цель* совершенно не подходит для эволюционных изменений, которые в конечном счете рассматривал Дарвин. Если организм высокоприспособлен к условиям своей среды, то это обусловлено не какой-то целью, которую ставили себе его предки или какой-либо внешний агент, например «Природа» или «Бог», сотворившие некий верховный замысел или план. Как справедливо сказал Симпсон [9], Дарвин «вымел подобную финалистическую телеологию через парадную дверь».

Подводя итоги нашему обсуждению, можно сказать, что между телеономией и причинностью нет противоречия, но что научная биология не нашла никаких доводов, которые бы служили подтверждением телеологии в духе, соответствующем разнообразным виталистическим или финалистическим теориям [9—11]. Все так называемые телеологические системы, которые обсуждает Нагель [12], на самом деле служат примерами телеономии.

Проблема предсказания. Третья важная проблема, связанная с причинностью в биологии, — это проблема предсказания. В классической теории причинности пробным камнем для любого причинного объяснения служит возможность использовать его для предсказания будущих событий. Эта точка зрения сохраняется и в современных теориях [13]: «Теория может предсказывать в той же степени, в какой она может описывать или объяснять». Это утверждение ясно свидетельствует о том, что его автор — физик, ибо ни один биолог не отважился бы на такое заявление. Теория естественного отбора позволяет довольно точно описывать и объяснять явления, но она не дает возможности делать надежные предсказания, если не считать таких тривиальных и бессмысленных заявлений, как, например, «более приспособленные особи оставят в среднем более многочисленное потомство». Скрайвен [14] совершенно справедливо подчеркнул, что один из самых существенных вкладов эволюционной теории в философию состоял в том, что она продемонстрировала независимость объяснения от предсказания.

Хотя предсказание и не является неотъемлемой частью причинности, все же каждый ученый стремится к тому, чтобы его причинные объяснения позволили в то же время предсказывать грядущие события с большой точностью. Мы различаем много видов предсказания в биологических объяснениях, так что определить понятие «предсказание» в биологии весьма затруднительно. Сведущий зоогеограф может довольно точно предсказать, какие животные будут найдены на еще не исследованном горном хребте или острове. Точно так же палеонтолог с большой вероятностью предскажет, какие ископаемые можно будет обнаружить во вскрываемом геологическом разрезе. Можно ли считать такое правильное угадывание результатов прошедших событий гениальным предвидением? Это сомнение распространяется и на таксономические предсказания, рассматриваемые ниже. Однако использовать термин *предсказание* для будущих событий представляется совершенно законным. Я приведу четыре примера, чтобы проиллюстрировать диапазон различных категорий предсказания:

1. *Предсказание в классификации.* Если я определил на основе расположения щетинок и относительных размеров головы и глаз, что данная плодовая мушка относится к виду *Drosophila melanogaster*, то я могу «предсказать» многие другие черты строения и поведения, которые я обнаружу при дальнейшем изучении этой мушки. Если я найду новый вид с диагностическими признаками, характерными для рода *Drosophila*, то я сразу же смогу «предсказать» целый ряд его биологических свойств.

2. *Предсказание большей части физико-химических процессов на молекулярном уровне.* Можно весьма точно предсказать большую часть основных биохимических процессов, протекающих в организмах, например пути обмена веществ, а также биофизические явления в простых системах, например физиологическое действие света, тепла и электричества.

Примеры 1 и 2 показывают, что причинные объяснения позволяют делать весьма точные предсказания. Однако в биологии существует множество других обобщений или причинных объяснений, на основании которых нельзя сделать точных прогнозов. Ниже приводятся соответствующие примеры.

3. *Предсказание исхода сложных экологических взаимодействий.* Если сказать, что «заброшенное пастбище на юге Новой Ашлии зарастет тополе-листной березой (*Betula populifolia*) и веймутовой сосной (*Pinus strobus*)», то это нередко окажется правильным. Однако еще чаще пастбище зарастает почти одной только веймутовой сосной или же, напротив, сосна отсутствует, а пастбище зарастает вишней (*Prunus*), виргинским можжевельником (*Juniperus virginianus*), кленами, сумахом и некоторыми другими видами.

Другой пример также иллюстрирует невозможность предсказания. Если два вида мучных хрущаков (*Tribolium confusum* и *T. castaneum*) поместить

вместе в какую-либо однородную среду (на просеянную пшеничную муку), то один из этих видов всегда вытеснит другой. При высокой температуре и влажности побеждает *T. castaneum*, а при низкой температуре и влажности — *T. confusum*. При промежуточных условиях исход конкуренции не определен и поэтому не может быть предсказан (табл. 1).

Таблица 1

КОНКУРЕНЦИЯ ДВУХ ВИДОВ *Tribolium* [15]

Условия		Число опытов	Число опытов, в которых победил	
температура, °C	влажность, %		<i>T. confusum</i>	<i>T. castaneum</i>
34	70	30	—	30
29	70	66	11	55
24	70	30	21	9
34,29	30	60	53	7
24	30	20	20	—

4. *Предсказание эволюционных событий.* Возможно, что в биологии труднее всего предсказать дальнейший ход эволюции. Кто бы мог сказать, глядя на рептилий пермского периода, что большая часть наиболее процветающих групп вымрет (причем многие довольно быстро) и что от одной из наименее примечательных ветвей произойдут млекопитающие? Какой исследователь фауны кембрия предсказал бы революционные изменения в жизни морей последующих геологических эр? Нельзя предсказать и исход микроэволюции. Животноводы и эволюционисты вновь и вновь сталкиваются с тем, что независимые и параллельные линии, подвергнутые одному и тому же давлению отбора, реагируют на него с разной скоростью и в форме различных коррелированных реакций.

Как и во многих других областях науки (если не считать некоторые основные химические или физические процессы), предсказание биологических явлений почти всегда носит статистический характер. Мы можем с большой точностью сказать, что среди 1000 новорожденных будет немногим более 500 мальчиков. Но мы не можем предсказать пол данного, еще не родившегося ребенка,

Причины неопределенности в биологии. Не претендуя на исчерпывающее изложение всех возможных причин неопределенности, я могу перечислить четыре класса таких причин. Хотя они до некоторой степени перекрываются, каждый из них можно рассматривать в отдельности.

1. *Случайность события, не связанная с его значением.* Хорошей иллюстрацией этого класса причин неопределенности служит спонтанная мутация, вызванная «ошибкой» в репликации ДНК. Появление данной мутации

никак не связано с эволюционными потребностями отдельного организма или той популяции, к которой он принадлежит. Точные результаты определенного давления отбора непредсказуемы, поскольку реакция на него зависит от мутаций, рекомбинаций и гомеостаза в ходе развития, причем относительная роль каждого из этих факторов варьирует. В определении генетического состава на всех ступенях участвует в качестве одного из основных компонентов этот вид случайности. Сказанное относительно мутационного процесса справедливо также для кроссинговера, распределения хромосом, отбора гамет, выбора партнера и выживания зигот на ранних стадиях развития. Однако ни лежащие в основе этих явлений молекулярные процессы, ни механические перемещения, ответственные за эту случайность, не связаны с их биологическими проявлениями.

2. *Уникальность всех существ на более высоких уровнях биологической интеграции.* Уникальность биологических существ и явлений составляет одно из основных различий между биологией и физическими науками. Физикам и химикам зачастую бывает весьма трудно понять эту подчеркиваемую биологами уникальность, хотя последние достижения в современной физике облегчают понимание этой особенности. Если физик говорит: «Лед плавает в воде», то его утверждение справедливо для любого куска льда и для любого водоема. В подобных случаях отдельные представители данного класса обычно лишены индивидуальности, столь характерной для органического мира, в котором уникальна каждая особь, каждая стадия жизненного цикла, каждая популяция, каждый вид и каждая более высокая таксономическая категория, любые взаимоотношения между особями, все естественные сообщества видов и все этапы эволюции. В отношении к человеку справедливость этих положений очевидна. Однако они в равной мере приложимы ко всем животным и растениям, размножающимся половым путем. Уникальность, разумеется, не может полностью исключить предсказание. Мы можем весьма точно предсказать многие признаки и особенности поведения как человека, так и других организмов. Однако в большинстве случаев эти предсказания (не считая тех, которые относятся к систематике) носят чисто статистический характер. Уникальность особенно присуща эволюционной биологии. В мире уникальных явлений совершенно невозможно выявить общие законы, подобные существующим в классической механике.

3. *Исключительная сложность.* Физик Эльзассер сказал на одном из недавних симпозиумов: «Примечательной чертой всех организмов является их почти неограниченная структурная и динамическая сложность». Это верно. Всякая органическая система обладает столь большим числом обратных связей, гомеостатических механизмов и потенциальных множественных путей обмена веществ, что описать ее полностью невозможно.

Более того, чтобы исследовать такую систему, необходимо разрушить ее, так что анализ станет бесполезным.

4. *Появление новых свойств на высших уровнях интеграции.* Обсуждение щекотливой проблемы «появления» в связи с поднимаемыми вопросами завело бы нас слишком далеко. Мне придется лишь догматически сформулировать общий принцип: «Если два существа объединяются на более высоком уровне интеграции, то не все свойства нового существа можно логически вывести или предсказать на основании свойств этих двух компонентов». Эта трудность присуща не одной только биологии, но она, несомненно, является одним из главных источников неопределенности в биологии. Не следует забывать, что неопределенность означает не отсутствие причины, а лишь непредсказуемость.

Все четыре причины неопределенности, как по отдельности, так и в сочетании друг с другом, снижают точность предсказания.

В связи с этим можно задать вопрос, обусловлена ли предсказуемость в классической механике и непредсказуемость в биологии количественными или качественными различиями. Существует немало доводов за то, что эти различия в основном носят количественный характер. Классическая механика находится, так сказать, на одном конце непрерывного спектра, а биология — на другом. Возьмем классический пример газовых законов. Можно считать, что эти законы носят статистический характер, однако число молекул газа, подчиняющихся этим законам, столь велико, что действия отдельных молекул приводят к некоему предсказуемому — можно сказать «абсолютному» — результату. Если же взять 5 или 20 молекул, то они проявят определенную индивидуальность. Различия в размерах изучаемых «популяций» также, конечно, участвуют в создании различия между физическими науками и биологией.

Выводы. Вернемся к нашему исходному вопросу и попытаемся суммировать некоторые из наших выводов о природе связей между причиной и следствием в биологии.

1. Причинность в биологии сильно отличается от причинности в классической механике.

2. Объяснение всех биологических явлений, кроме самых простых, обычно строится из ряда причин. Так обстоит дело, в частности, с теми биологическими явлениями, которые можно понять лишь в свете их эволюционной истории. Каждый такой ряд причин напоминает скобки, в которых содержится много неизвестного и много такого, что, вероятно, никогда не удастся исследовать до конца.

3. Вследствие многочисленности альтернативных путей, возможных для большинства биологических процессов (за исключением чисто физико-химических процессов), и случайности многих биологических процессов, в

частности на молекулярном уровне (а также в силу других причин), причинность в биологических системах не дает возможности предсказывать или в лучшем случае позволяет делать предсказания лишь статистического характера.

4. Существование сложных информационных кодов в ДНК зародышевой плазмы допускает телеономическую целенаправленность. Вместе с тем эволюционные исследования не позволили обнаружить никаких доказательств «целенаправленности» эволюционных линий, как это постулируют те сторонники телеологии, которые видят «план и замысел» в природе. Гармония живой вселенной, поскольку она существует, представляет собой, так сказать, «апостериорный» продукт естественного отбора.

Наконец, причинность в биологии не противоречит на самом деле причинности в классической механике. Как показала современная физика, причинность в классической механике представляет собой лишь очень простой, частный случай причинности. Например, предсказуемость нельзя рассматривать как необходимый компонент причинности. Сложность биологической причинности не оправдывает использования ненаучных теорий, например виталистических или телеологических; она лишь должна вдохновлять всех тех, кто пытается создать более широкую основу для понятия причинности.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Nagel K.*, Lecture presented at the Massachusetts Institute of Technology in the Hayden Lectures Series, 1960—1961.
2. *Delbruck M.*, Trans. Conn. Acad. Arts Sci., 33, 173 (1949).
3. *Loeb J.*, The organism as a whole, Putman, New York, 1916.
4. *Scriven M.*, неопубликованные данные.
5. *Bernard C.*, Lemons sur les phnomcnes do la vie. vol. 1, 1885.
6. *Pittendrigh C. S.*, in: Behaviour and Evolution, A. Roc and G. G. Simpson, eds., Yale Univ. Press. New Haven, Conn., p. 394, 1958.
7. *Huxley J.*, Zool. Jahrb. Abt. Anal, und Ontog. Tiere, 88, 9 (1960).
8. *Maeleod R. B.*, Science, 125, 477 (1957).
9. *Simpson G. G.*, Ibid., 131, 966 (1960).
10. *Simpson G. G.*, Sci. Monthly, 71, 262 (1950).
11. *Koch L. F.*, Ibid., 85, 245 (1957).
12. *Nagel E.*, The structure of science. New York, 1961.
13. *Bunge M.*, Causally, Harvard Univ. Press. Cambridge, Mass., p. 307, 1959.
14. *Scriven M.*, Science, 130, 477 (1959).
15. *Park T.*, Physiol. Zool., 27, 177 (1954).

КОММЕНТАРИИ К. Х. УОДДИНГТОНА

В связи с очень интересной статьей Майра хочется сделать некоторые замечания. Майр проводит грань между неприемлемой и приемлемой формами телеологического объяснения; первая из них — собственно телеологическая или виталистическая, а вторая — «телеономическая» или, если использовать введенный мною термин, «квазителиологическая». Но проведя это различие между типами гипотез, Майр затем приходит к утверждению о существовании соответствующих различий между типами явлений. «Развитие или поведение особи, — пишет он, — целенаправленно (в приемлемом смысле. — К. У.), а естественный отбор, разумеется, нет». И под этим «нет» он, по-видимому, имеет в виду «не может быть», поскольку в другом месте он пишет: «Однако исторические процессы не *могут* действовать целенаправленно». Уже в течение нескольких лет я настаиваю на том, что в теории эволюции, как и в теории развития [2, 3], следует использовать объяснения квазителиологического типа.

Если запустить какой-либо процесс (например, смешать два реагирующих между собой химических вещества), то он в конечном счете придет к какому-то концу. О «телеологии» начинают говорить, когда при этом в конечном результате возникает что-либо интересное, например нечто сложное и в то же время определенное. При этом возможны три основных типа объяснения: 1) конечный результат сам действует как причина, направляя процесс таким образом, что он завершается этим преддетерминированным конечным состоянием, — это аристотелева телеология, которую мы отвергаем, потому что входящее в нее представление о причинности лежит вне принятого нами круга идей; 2) некий нематериальный агент направляет процесс к преддетерминированному концу — это «витализм», который мы также отвергаем; 3) конечный результат процесса определяется его исходными свойствами — это «механицизм», а наш приобретенный за последние годы опыт работы с такими механическими системами, как счетно-решающие устройства, наводит на мысль, что «механистическое» объяснение более перспективно, чем это казалось сначала. Мы можем запустить какой-то процесс таким образом, чтобы он приводил к некоему установленному заранее конечному состоянию, вводя в исходное состояние ряд условий, которые действуют как «программа», и возвращая этот процесс на правильный путь посредством отрицательных обратных связей в случае отклонения. И наоборот, если какой-либо процесс характеризуется программой и обратными связями, можно сделать вывод, что он придет к какому-то конечному состоянию, которое в принципе можно установить по характеру программы и обратных связей (степень точности, с которой устанавливается конечное состояние, зависит, разумеется, от особенностей программы и обратных связей).

Майр принимает теорию [4], согласно которой онтогенетическое развитие зависит от какого-то квазителеологического механизма такого рода, причем и программа и обратные связи введены в генотип, созданный естественным отбором. Но в природе таких квазителеологических механизмов нет ничего, что исключало бы предположение о квазителеологической природе эволюционного процесса. Очевидно, что он характеризуется программой, содержащейся в теореме естественного отбора. Этого уже достаточно, чтобы в какой-то степени определить природу конечного состояния, к которому будет идти эволюция; она должна привести к повышению эффективности биосистемы в целом, проявляющейся в нахождении путей к воспроизведению. Несомненно, существует множество типов обратных связей, которые позволили бы более точно определить конечный результат. На два типа таких обратных связей я уже обращал внимание: 1) связь, благодаря которой поведение организма влияет на характер давлений отбора, действующих на сам организм (грубо говоря, животное выбирает среду, прежде чем среда оказывает на него селективное действие); 2) связь, обусловленная тем, что отбор предшествующих поколений на стабильность или лабильность развития влияет на характер фенотипического эффекта, который может возникнуть в результате новой мутации. Существуют и многие другие типы обратных связей. Например, возрастание фенотипического разнообразия популяции, связанное с необходимостью приспособления к различным местам обитания, в конечном счете уравнивается возникновением преград, препятствующих скрещиванию между отдельными разновидностями.

Мне представляется в настоящее время неправомерным говорить, как это делает Майр, что естественный отбор не является целенаправленным процессом. Разумеется, сам по себе он не более целенаправлен, чем процесс образования межатомных химических связей. Но подобно тому, как этот последний процесс лежит в основе белковых синтезов, которые в свою очередь объединяются в квазителеологический механизм зародышевого развития, естественный отбор представляет собой основной механизм другого квазителеологического процесса — эволюции. Сейчас нам следует использовать наши новые представления о природе квазителеологических механизмов для того, чтобы углубить понимание эволюционных процессов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Mayr E., Science, 134, 1501 (1961).
2. Waddington C. H., The Strategy of Genes, Allen and Unwin, London, 1957.
3. Waddington C. H., The Nature of Life, Allen and Unwin, London, 1961.
4. Waddington C. H., Organisers and genes, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1940. (К. Уоддингтон, Организаторы и гены, ИЛ, М., 1947.)