

Таким образом, согласно оценкам Куна, эволюция вполне могла осуществиться за время, протекшее с эпохи возникновения жизни на Земле.

Дальнейшая эволюция — возникновение многоклеточных организмов из одноклеточных и возникновение всего многообразия видов — связана с возможностью слияния систем с различными белками. Можно привести соображения в пользу того, что это требовало меньшего времени, чем создание первых клеток (см. ниже). Дальнейшее обсуждение проблем, рассмотренных в изложенной работе Куна, приведено в следующем параграфе. В работе [58] выполнены расчеты, иллюстрирующие описанную модель эволюции.

Чернавский и Чернавская предложили несколько отличную модель [59] (подробное изложение см. в [90]). В этой работе проведен строгий анализ основных положений теории и развития математическая теория самоорганизации макромолекул, химической и биологической эволюции, основанная на анализе устойчивости возникающих состояний системы. В расчетах используется метод фазовых портретов. Важным моментом этой теории является предположение об антагонистических взаимодействиях между равноправными объектами, описываемых уравнением

$$\dot{x}_i = ax_i - b \sum_{j \neq i} x_i x_j, \quad (9.37)$$

где $a, b > 0$. Наличие антагонистических взаимодействий означает нелинейность, которая может вести к эволюции. Анализ уравнений типа (9.37) приводится ниже.

§ 9.7. ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ И ЦЕННОСТЬ ИНФОРМАЦИИ

Модельная теория Куна, изложенная в предыдущем параграфе, естественно, не претендует на то, чтобы реконструировать истинный путь эволюции на Земле. Как пишет Кун, задача теории состоит в том, чтобы «описать модель, экспериментальная проверка которой позволяет лучше познать принципы, важные для эволюции» [55]. Эта модель основана на действительно важных принципах. Первый принцип — необходимая реализация маловероятных событий в больших популяциях, размножающихся в открытой системе, далекой от равновесия. Второй принцип — определяющее значение ценности информации при возникновении вторичной и третичной структуры, агрегации и т. д. Третий принцип — организующее значение периодичности, наличие чередующихся стадий синтеза и распада, определяемых сменой дня и ночи. Последний принцип впервые введен в рассмотрение в работе Куна.

Остановимся на втором принципе. Ценность информации, содержащейся в макромолекуле в соответствии с теорией Эйнена, можно представить селективной ценностью, выражаемой через кинетические параметры. Для осуществления эволюции кинетические процессы должны быть автокаталитическими и, тем самым, нелинейными. Здесь важно положение, отмеченное на стр. 494: автокатализ должен определяться узнаванием достаточно протяженной системы мономерных звеньев, а не отдельных звеньев. Только при этом условии селективная ценность обретает смысл ценности информации, заложенной в макромолекулярной цепи.

Ценность информации впервые появляется в модели Куна при рассмотрении селекции D- или L-рибозы, необходимой для образования стереоспецифической цепи пра-тРНК, обладающей определенной вторичной структурой. Тем самым, возникновение хиральности считается очень ранним событием. В принципе появление хиральности можно отнести и к более поздней стадии. Преимущество хиральности для структурирования РНК очевидно, однако необходимо объяснить, каким образом хиральность может быть зафиксирована. Вообще говоря, возможно одновременное образование двух энантиомерных популяций, одна из которых состоит из D-звеньев, а другая — из L-звеньев. В целом система рацемична, подобно, например, месторождению кристаллического кварца, в котором встречаются с равной вероятностью правые и левые кристаллы. Однако при случайном, флуктуационном превышении численности одной развивающейся популяции над другой возможно эволюционное предпочтение первой популяции и ее преимущественное развитие (ср. [33]). Приведем иллюстративные расчеты.

Пусть x_1 и x_2 — числа молекул пра-РНК в системе, построенных соответственно из D- и L-мономеров, обозначаемых m_1 и m_2 . Скорости образования x_1 из m_1 и x_2 из m_2 одинаковы, одинаковы и скорости их распада. Кинетические уравнения, описывающие развитие системы, имеют вид

$$\left. \begin{aligned} \dot{x}_1 &= \kappa x_1 \omega_1 - \lambda x_1, \\ \dot{x}_2 &= \kappa x_2 \omega_2 - \lambda x_2, \end{aligned} \right\} \quad (9.38)$$

где κ и λ — константы скоростей полимеризации и распада соответственно, а

$$\omega_1 = \frac{m_1}{m_1 + m_2}, \quad \omega_2 = \frac{m_2}{m_1 + m_2}$$

— вероятности встречи матриц 1 и 2 соответственно с мономерами m_1 и m_2 . При любых значениях m_1 и m_2

$$x_1 x_2 = x_1(0) x_2(0) \exp [(\kappa - 2\lambda) t]. \quad (9.39)$$

Система стационарна лишь при $\kappa = 2\lambda$. Условию стационарности отвечает рацемат, $\omega_1 = \omega_2 = 0,5$, т. е. $m_1 = m_2$.

Если концентрация мономеров поддерживается постоянной и свободные мономеры содержатся в большом избытке, то нетривиальное развитие системы возможно при $\kappa > 2\lambda$ и неравенстве $m_1 \neq m_2$ в результате флуктуации. Допустим, без ограничения общности, что

$$\omega_1 = 0,5 + \alpha, \quad \omega_2 = 0,5 - \alpha,$$

где $\alpha = \text{const}$. Тогда из (9.38) получаем

$$\left. \begin{aligned} x_1 &= x_1(0) \exp[(\kappa/2 - \lambda)t] \exp \kappa \alpha t, \\ x_2 &= x_2(0) \exp[(\kappa/2 - \lambda)t] \exp(-\kappa \alpha t) \end{aligned} \right\} \quad (9.40)$$

С течением времени популяция x_1 станет доминирующей:

$$\frac{x_1}{x_2} = \frac{x_1(0)}{x_2(0)} \exp 2\kappa \alpha t.$$

Если мономеры поступают в открытую систему в количествах, пропорциональных их расходованию при полимеризации, т. е. m_1 и m_2 пропорциональны соответственно x_1 и x_2 , то уравнения (9.38) приобретают нелинейную форму

$$\left. \begin{aligned} \dot{x}_1 &= \kappa \frac{x_1^2}{x_1 + x_2} - \lambda x_1, \\ \dot{x}_2 &= \kappa \frac{x_2^2}{x_1 + x_2} - \lambda x_2. \end{aligned} \right\} \quad (9.41)$$

Аналогичные уравнения написаны Аджено [60] для модели, в которой хиральность фиксируется уже на биологической стадии в результате полового размножения и генетического обмена. Решение системы (9.41) имеет вид [60]

$$\left. \begin{aligned} x_1 &= 1/2 \{ [A^2 \exp[2(\kappa - \lambda)t] + 4B \exp[(\kappa - 2\lambda)t]]^{1/2} + A \exp[(\kappa - \lambda)t] \}, \\ x_2 &= 1/2 \{ [A^2 \exp[2(\kappa - \lambda)t] + 4B \exp[(\kappa - 2\lambda)t]]^{1/2} - A \exp[(\kappa - \lambda)t] \}, \end{aligned} \right\} \quad (9.42)$$

где $A = x_1(0) - x_2(0)$, $B = x_1(0)x_2(0)$. Условие (9.39), конечно, соблюдается. Если $x_1(0) > x_2(0)$, т. е. $A > 0$, то при $\lambda < \kappa < 2\lambda$ с течением времени $x_1 \rightarrow \infty$, $x_2 \rightarrow 0$, при $2\lambda < \kappa$ $x_1 \rightarrow \infty$, $x_2 \rightarrow \infty$, но $x_1/x_2 \rightarrow \infty$. При $\kappa < \lambda$ $x_1 \rightarrow 0$, $x_2 \rightarrow 0$.

Мы видим, что вопреки утверждениям работы [60] отбор энантиомеров в принципе возможен и на добиологической стадии.

Другая модель, предложенная Франком [61] и Зеелигом [62], исходит из антагонистичности взаимодействий — встреча D- и L-цепей означает их гибель, неспособность к дальнейшему размножению. Нелинейные уравнения в этом случае имеют вид

$$\left. \begin{aligned} \dot{x}_1 &= \kappa x_1 - \lambda x_1 x_2, \\ \dot{x}_2 &= \kappa x_2 - \lambda x_1 x_2. \end{aligned} \right\} \quad (9.43)$$

Условия $\dot{x}_1 = \dot{x}_2 = 0$ дают стационарные значения $x_1^0 = x_2^0 = \kappa/\lambda$. Это неустойчивое решение типа седловой точки на плоскости x_1, x_2 (см. стр. 401). В зависимости от начальных условий будет нарастать содержание x_1 или x_2 и, соответственно, падать содержание x_2 или x_1 .

Как уже указывалось на стр. 509, уравнения типа (9.43) используются в теории происхождения жизни, предложенной в работах [59] для объяснения селекции первичного кода, и при рассмотрении последующих этапов эволюции.

Проведенное здесь рассмотрение проблемы хиральности полезно для понимания информационных аспектов эволюции. Хиральность дает количество информации, равное одному биту на звено, т. е. N бит в цепи из N звеньев. Однако суть дела заключается не в количестве информации, а в ее ценности для развития, находящей свое выражение в иллюстративных уравнениях (9.40) или (9.42). Во всех этих моделях ценность хиральности предполагалась абсолютной в том смысле, что размножаются лишь цепи, построенные из звеньев одинаковой хиральности. Можно представить себе иную ситуацию, в которой размножаются цепи с разным содержанием D- и L-звеньев, но полностью хиральные цепи обладают максимальной селективной ценностью. В этом случае применима теория Эйгена, модифицированная таким образом, чтобы учесть ценность информации, необходимой для формирования третичной структуры цепи.

Значение ценности информации при образовании вторичной и третичной структуры РНК проявляется не только в молекулах тРНК. В работе Шпигельмана по эволюции Q β -РНК *in vitro* (см. стр. 497) были изолированы реплицирующиеся молекулы РНК, содержащие 218 нуклеотидов [63]. Удалось определить полную последовательность звеньев как в основной цепи этой РНК, так и в ее реплике (комплементарной цепи), и прийти к определенным представлениям о вторичной структуре [64].

Надо отметить, что качественные представления, близкие к идеям Эйгена и Куна, были выдвинуты независимо в работе Шноля [65]. Шноль определяет кинетическое совершенство биологической эволюционирующей системы как меру эффективности использования свободной энергии для синтеза объектов эволюции, как меру скорости синтеза, степени изменчивости и

устойчивости и совершенства воспроизведения вариантов структуры, возникающих в результате флуктуаций. Эти слова не содержат физических определений, но Шноль справедливо исходит из доминирующей роли кинетических, а не термодинамических закономерностей в эволюции. Правда, в дальнейшем изложении Шноль отходит от этого принципа и пытается трактовать матричный синтез биополимеров на термодинамической, а не на кинетической основе: «процесс соединения мономеров в цепь должен быть эндергоническим, поскольку, будь этот процесс экзергоническим, способность к самопроизвольному соединению мономеров приводила бы к чрезмерно частым ошибкам в порядке чередования мономерных звеньев в полимерной цепи». Это утверждение более чем спорно, оно не учитывает ни кинетики процесса, ни особенностей его протекания в открытой системе.

Шноль вводит в рассмотрение понятие предельно совершенной системы. На добиологическом этапе предельное совершенство означает максимальную возможную скорость преобразования веществ окружающей среды в синтезируемые цепи. Матрица действует как предельно совершенный катализатор, направляющий процесс по уникальному маршруту реакции и обеспечивающий его максимальную скорость.

По существу, количественное выражение сходных представлений дано в изложенных выше теориях, надо думать, не единственно возможных.

Проведем общее рассмотрение информационных аспектов эволюции. Следуя за Шмальгаузенем [66—68], определим основные понятия, которыми оперирует теория биологической эволюции.

Материальной основой биологической эволюции являются наследственность и мутационная изменчивость. Регулирующий механизм эволюции — естественный отбор, определяемый, согласно Дарвину, взаимодействием организма с внешней средой. Действие этого механизма состоит в борьбе за существование, приводящей к отбору наиболее приспособленных особей. Внешней средой, регулятором, является биогеоценоз [3]. Наименьшей эволюционирующей системой является популяция особей, принадлежащих к данному виду. Популяция есть объект, управляемый регулятором — биогеоценозом.

Шмальгаузен предложил кибернетическую трактовку этих регуляторных взаимоотношений [66, 67]. Биогеоценоз получает «информацию» о состоянии популяции посредством неких «обратных связей» и, тем самым, «включает в себя специфический механизм преобразования этой информации в управляющие сигналы и средства передачи последних на популяцию» [67]. Соответствующая схема показана на рис. 9.7.

Наследственная информация передается от предыдущего поколения к последующему только после ее преобразования в биогенозе. Сама популяция является неотъемлемой частью биогеноза. Механизм наследственной передачи содержится в отдельных особях, а изменения биогеноза относятся к популяции в целом. Информация об этих изменениях передается через размножение отбираемых особей, потомство которых влияет в ту же популяцию. Популяция меняется, эволюционирует, но информация об этом изменении передается через размножение особей.

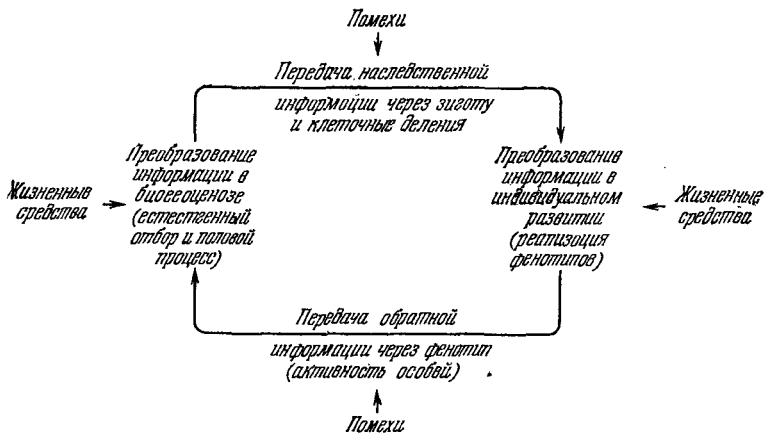


Рис. 9.7. Общая схема регулирующего механизма эволюции по Шмальгаузену.

Термин «информация» употребляется здесь не в количественном смысле, и концепция Шмальгаузена имеет чисто биологический, но не физический характер. Шмальгаузен подчеркивал, что для эволюции существенно не количество информации, содержащейся в хромосоме, клетке, особи, популяции, но качество, или ценность, информации. «Во всех случаях, когда проводится сравнение и отбор информации, это происходит на основе их оценки по качеству... В биологии основное значение приобретает качественная оценка информации» [66].

Эти положения согласуются с физической теорией эволюции, исходящей из понятия ценности информации (селективная ценность по Эйгену). Попытаемся дать характеристику ценности (качества, содержания) информации (см. стр. 94, 510) [91].

Ценность информации, содержащейся в каком-либо сообщении, определяется результатами рецепции этого сообщения некоторой системой [91, 92]. Тем самым, ценность должна определяться применительно к рецепторной системе, к процессу, в ней

программируемому. Соответственно информация имеет ценность лишь в неравновесных условиях — в равновесии рецепции информации нет. Рецепторная система является открытой по отношению к поступающей информации. Рецепция информации означает переход рецепторной системы из неустойчивого в одно из устойчивых состояний (которое может быть и равновесным). Таким образом, ценность информации определяется неравновесностью и неустойчивостью рецепторной системы.

В результате внесения в цитоплазму информационной молекулы мРНК синтезируется белковая цепь. Система неустойчива и обладает громадным числом устойчивых состояний — в зависимости от внесенной мРНК в системе будет транслироваться тот или иной «текст». Если цепь мРНК содержит N нуклеотидов, то количество информации в ней на уровне «текста» равно $\log_2 4^N = 2N$ бит. На том же уровне синтезируемая белковая цепь содержит информацию, равную $\log_2 20^{N/3} = 1,44 N$ бит. Уменьшение количества информации при рецепции определяется вырождением кода. На данном уровне рецепции совместно вырожденные кодоны считаются тождественными. Как мы увидим, на другом уровне рассмотрения, учитывающем последствия мутаций, это уже не так (см. § 9.8).

Далее «текст» первичной структуры белка транслируется в пространственную функциональную структуру. При этом аминокислотные остатки, близкие по гидрофобности (см. [7], § 4.6), оказываются взаимозаменяемыми. На этом уровне рецепции происходит дальнейшее уменьшение количества информации. Вследствие взаимозаменяемости близких по функции белков (например, протеаз) ее количество уменьшается еще сильнее на уровне рассмотрения функциональности белка.

Ценность на одном уровне отличается от ценности на другом уровне. Яркий пример такой же свертки информации дает язык. При переходе от информации, записанной буквами (безотносительно к природе и смыслу текста), к информации, учитывающей корреляции между буквами и словами, и, наконец, к осмысленному тексту все большая часть информации оказывается избыточной (см. [93], гл. IV).

Таким образом, уровень рецепции является важнейшей характеристикой ценности информации. Именно неизбыточная информация имеет ценность на данном уровне рецепции, и, следовательно, мерой ценности может служить количество неизбыточной информации. Закон сохранения, связывающий энтропию и информацию

$$I + S = \text{const} = I_{\max} = S_{\max},$$

справедлив лишь при условии, что I и S определяются на одном и том же уровне. Смысл этого закона состоит в том, что энтро-

пия означает информацию, которой не хватает для полного описания системы. При возрастании I убывает S и наоборот (см., например, [69, 94]). Величины I и S имеют здесь макроскопический смысл. Так, при испарении жидкости исчезает макроскопическая информация о местонахождении молекул в определенной части фазового пространства. Соответственно возрастает S . Макроскопическая информация превращается в микроскопическую информацию, например, в информацию о корреляциях между скоростями молекул в газе, возникающих при их соударениях. Но это уже не информация — ее нельзя ни зарегистрировать, ни «запомнить» вследствие неустойчивостей, определяемых соударениями, которые и рожают энтропию (см. стр. 86).

Фазовое пространство системы содержит устойчивые и неустойчивые области. Через последние проходят сепаратрисы. Устойчивым областям отвечает информация, неустойчивым — энтропия. Для макроскопических систем при достаточно высокой температуре фазовый объем неустойчивых областей значительно больше, чем устойчивых.

Возникновение информации (в отличие от трансляции полученной информации) определяется возможностью выбора пути перехода из неустойчивого состояния в одно из нескольких устойчивых. Система, творящая информацию, должна обладать множественными стационарными состояниями (см. стр. 492). Это — диссипативная система, в которой малые флуктуации возрастают до макроскопического уровня. Такими системами являются Вселенная в целом, и Солнечная система, и Земля, и биосфера, и человек в своей творческой деятельности.

Рецепция информации может происходить двумя путями. Во-первых, как в приведенном примере с мРНК, рецепторная система может приобретать и перекодировать, транслировать, информацию. Во-вторых, малое количество информации, воздействующей на триггерную систему, может индуцировать создание новой информации. Оба процесса необратимы, в обоих случаях рецепторная система неравновесна и неустойчива. Но аналитическое рассмотрение ценности информации возможно лишь в первом случае [95].

Финализм в биологии (см. [7], § 1.2) исходит из рассмотрения цели — готовности системы к восприятию информации, т. е. к переходу в устойчивое состояние путем трансляции поступившей информации. Наличие цели означает неустойчивость. Свобода воли, свойственная высшим животным и человеку, означает возможность выбора пути к одному из многих устойчивых состояний. Любой вид творчества есть результат выбора [91, 92, 96].

Утверждение Шредингера о том, что организм есть аперiodический кристалл, — не только констатация конденсированного

состояния и аperiodичности. Аperiodическая система содержит значительно большее количество ценной неизбежной информации, чем эквивалентная периодическая система. Весь аperiodический кристалл является одной «элементарной ячейкой».

Итак, ценность информации определяется неравновесностью и неустойчивостью рецепторной системы и уровнем рецепции, причем ценна лишь неизбежная информация. Рецепция информации есть необратимый процесс. Можно определить количественно ценность информации как повышение вероятности достижения некоторой цели в результате получения сообщения ([96], см. также [97, 98]).

Восприятие художественного произведения, т. е. текста, одномерного во времени (литература, музыка), двумерного или трехмерного в пространстве (соответственно живопись и скульптура), означает рецепцию ценной информации, программирующей эмоции и мысли рецептора [92]. Неустойчивость здесь выражается в готовности к восприятию текста, уровень рецепции связан с «тезаурусом», т. е. с запасом предварительной информации у рецептора. Сложность проблемы состоит в том, что восприятие художественного произведения содержит оба элемента — и трансляцию получаемой информации, и создание новой информации в ходе ассоциативных процессов (эмоциональных и интеллектуальных). Последнее именуется *сотворчеством*.

Опираясь на понятие свертки информации путем отсева неизбежной информации, можно считать, что ценность информации, содержащейся в элементе какого-либо сообщения, тем больше, чем больше последствия замены данного элемента для рецепторной системы. В этом смысле ценность слова в научном тексте значительно ниже, чем в тексте художественном. Одно и то же научное положение можно выразить многими способами без изменения его содержания. Напротив, замена слова в стихотворении даже синонимом резко изменяет структуру стиха [92]. На этой основе в следующем параграфе рассмотрена ценность информации в кодах.

Согласно теориям Эйгена и Куна, химическое и биологическое развитие, т. е. эволюция, идут в направлении возрастания ценности информации, определяемой как селективная ценность. Однако констатация этого положения в модельных теориях еще не означает решения проблемы, т. е. построения количественной физической теории.

Очевидно, что эволюция не могла бы проходить в обозримые сроки, если бы она состояла в непрерывном переборе любых мутантных форм. Все известное нам сейчас о функционировании геномов эукариотов свидетельствует о том, что на данном этапе эволюционного развития возможен большой, но ограниченный набор мутаций, который сужается в ходе дальнейшей эволюции,

но не беспредельно. В этом смысле эволюция есть стохастический процесс. Реализуются цепи Маркова, описываемые стохастическими матрицами, содержащими множество нулей (см. [46]). Иными словами, если какое-либо событие уже осуществилось, то вероятности многих последующих событий, которые до того были принципиально возможны, становятся исчезающе малыми. Сама стохастическая матрица эволюционирует в направлении сужения набора реализуемых мутаций.

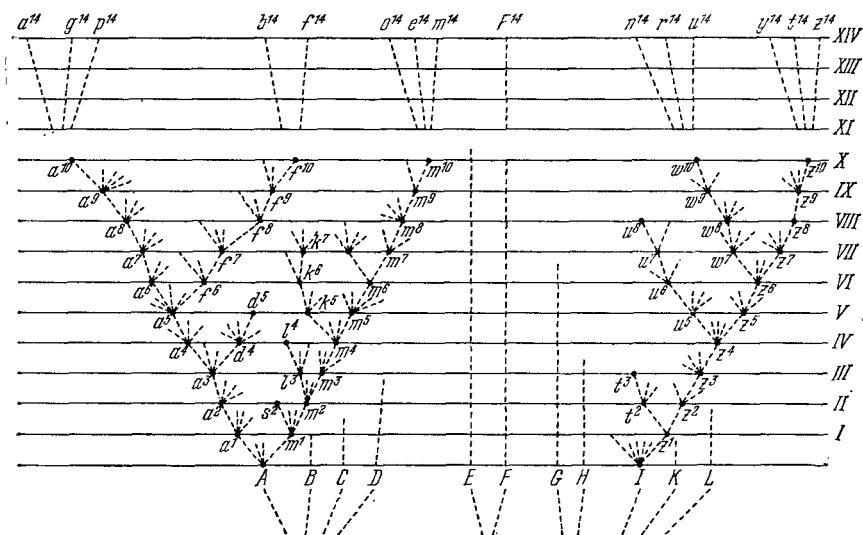


Рис. 9.8. Схема происхождения видов по Дарвину.

A, B, ..., L—виды обширного рода. Пунктирные линии, выходящие из *A* и *I*,—изменяющиеся потомки этих видов. Промежутки между горизонтальными линиями отвечают 1000 или большему числу поколений. a^1, m^1 и т. д.—ясно обозначившиеся разновидности. a^{10}, f^{10}, m^{10} —новые виды и т. д., F^{10} —вид, сохранившийся без изменений.

Вследствие полового размножения мы имеем дело с сетью цепей Маркова. Каждая особь наследует мутировавшие признаки от двух родителей, четырех прародителей и т. д. и оставляет при спаривании с другой особью ряд потомков. Тем самым, родство особей имеет сетчатый характер в пределах вида. Повышение ценности информации, выражающееся в элиминации большого числа вариантов, приводит к физиологической изоляции особей, к возникновению видов. Общая схема происхождения видов, данная Дарвином [5], показана на рис. 9.8. В ней уже отражены описываемые здесь взаимоотношения. «Сетевой» характер взаимоотношений между эволюционирующими организмами показан на схемах Шмальгаузена [68] (рис. 9.9). Обособление видов означает элиминацию промежуточных форм и определяет темп

эволюции, значительно более быстрый, чем на ранних стадиях химической и биологической эволюции, предшествовавших биологическому видообразованию. Можно предположить, что разветвление эволюционного древа при видообразовании имеет смысл повышения ценности генетической информации вследствие все большей ее незаменимости. Сравнение ценности и количества информации в конечных ветвях эволюционного древа затруднительно — в этом отношении млекопитающее столь же совершенно и развито, как насекомое.

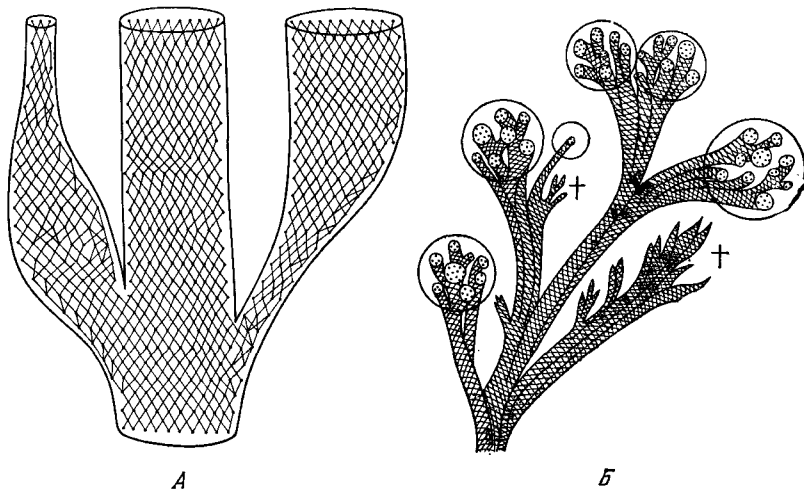
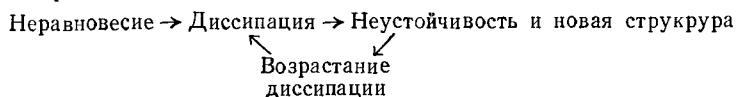


Рис. 9.9. Схемы, показывающие формы реального родства близких организмов по Шмальгаузену.

А. Обособление трех видов, из которых один (в центре) биологически стабилен, второй (справа) биологически прогрессивен, третий (слева) находится на пути к вымиранию. Особи обозначены точками, поколения — последовательными рядами точек. Б. Родство шести родов с различным числом видов. Имеются вымершие виды и роды, обозначаемые крестом.

Иллюстрируем важнейший для эволюции процесс элиминации большинства вариантов внешней аналогией. Шахматист в поисках наилучшего хода в данном положении не перебирает все возможные ходы, удовлетворяющие правилам игры, но отбрасывает подавляющее большинство ходов сразу. Выбор идет всегда между небольшим числом ходов, согласующихся с «условиями среды», т. е. со сложившейся на доске позицией.

Развитие партии, подобно биологическому развитию, основывается на наличии обратных связей между результатами развития и граничными условиями. Согласно [132] реализуется схема



По мере развития партии число возможных вариантов убывает. Начать партию можно многими способами, но в эндшпиле выбор хода почти однозначен.

Аналогия эта, конечно, очень условна. Эволюционирующая популяция обязательно содержит много вариантов, находящихся в согласии с условиями существования. Изменчивость всегда представлена в достаточно широких пределах (см. [99]). Именно этим обеспечивается возможность естественного отбора в результате изменений условий среды. Соответственно, достаточно широкое разнообразие вариантов в пределах вида поддерживается на всех этапах эволюции.

В действительности, поскольку нет «высшего разума», играющего эту партию, более перспективны аналогии с играми, основанными на случайных процессах [83].

Эволюция определяется поведением не только популяции, но биоценоза как целого. «Канализация» эволюции возникает в результате взаимодействия всех популяций растений и животных в данном биоценозе. Мутабельности взаимодействующих видов взаимно связаны. Переходя от стохастического рассмотрения к детерминистическому, основанному на решении дифференциальных уравнений, мы встречаемся с изменениями во времени не только переменных, описывающих популяции, но и соответствующих граничных условий, в свою очередь зависящих от этих переменных. При этом кинетические уравнения должны решаться с учетом запаздывания — состояние данной популяции зависит от числа актов размножения. В § 9.11 рассмотрены некоторые системы такого типа.

Генетические механизмы определяют оптимальную мутационную устойчивость эволюционирующей популяции. Рассмотрение генетических механизмов, проблем популяционной генетики выходит за рамки данной книги. Этим вопросам посвящена фундаментальная монографическая литература (см. [70—73]).

Здесь высказаны лишь некоторые качественные соображения. Количественная теория эволюции, основанная на информационных подходах, еще не построена.

Представления, изложенные в этом и предыдущих параграфах, раскрывают смысл «антиэнтропийности» живых организмов. Суть дела состоит не в том, что живые системы имеют высокую упорядоченность, как это считал Моно [74]. Упорядочены и кристаллы, и упорядоченность организма, выраженная в энтропийных единицах, невелика (см. стр. 92). Организм отличается от кристалла тем, что, будучи сложной открытой системой, находящейся вдали от равновесия, он обладает информационной структурой, развивающейся в пространстве и времени. Живой организм характеризует на всех уровнях строения «память», он «помнит» о своем филогенезе и онтогенезе. Соответ-

ственно, понятие энтропии и эквивалентное ему понятие количества информации недостаточны для описания живых систем. Именно в этом смысле организм можно считать «антиэнтропийным». Термодинамика оказывается недостаточной с того момента, когда для процесса становится существенным не количество, но ценность информации. Согласно теориям Эйгена и Куна этот момент наступает на стадии образования информационных макромолекул в добиологической эволюции. Конечно, в то же время нет никакого противоречия между существованием и развитием жизни и вторым началом термодинамики.

§ 9.8. ЦЕННОСТЬ ИНФОРМАЦИИ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД

Рассмотрим в связи с изложенным количество и ценность информации в кодонах [75]. Информация (количество информации) любого из 61 функциональных кодонов, определяемая безотносительно к кодированию аминокислотного остатка, равна $\log_2 61 = 5,93$ бита. Информация канонического аминокислотного остатка, вычисленная без учета кодирования, равна $\log_2 20 = 4,32$ бита. Информация кодона применительно к процессу кодирования или, что то же, информация остатка, вычисляемая с учетом вырождения, различна для разных кодонов или остатков. Она равна $\log_2(61/a)$, где a — степень вырождения кодона, принимающая значения 1, 2, 3, 4, 6. Соответственно получаем 5,93, 4,93, 4,35, 3,93, 3,35 бита. Кодоны АУГ (Met) и УГГ (Trp), будучи невырожденными, имеют наибольшую информацию 5,93 бита, наименьшая информация 3,35 бита отвечает шестикратно вырожденным триплетам, кодирующим Arg, Ser и Leu. Средняя информация, приходящаяся на кодон или на аминокислотный остаток, вычисляется по формуле Шеннона и составляет

$$-\sum_{i=1}^{20} \frac{a_i}{61} \log_2 \frac{a_i}{61} = 4,14 \text{ бита.}$$

Естественно, что эта величина меньше $\log_2 20$, так как кодовый словарь определяет неодинаковые вероятности появления различных остатков вследствие различного их вырождения. Отметим попутно, что средняя информация, приходящаяся на букву русского текста, равна 4,35 бита, на букву английского текста — 4,03 бита, т. е. весьма близка к найденным для «аминокислотного текста».

Ценность информации, содержащейся в нуклеотидном триплете, должна определяться применительно к кодированию аминокислотного остатка, к программированию синтеза белка. Информация, приходящаяся на один нуклеотид, равна $\log_2 4 =$