

где

$$\bar{E}_{l \neq m} = \sum_{l \neq m} E_l x_l / \sum_{l \neq m} x_l = \sum_{l \neq m} E_l x_l / (n - x_m).$$

Условие селекционного равновесия $\bar{E} = W_m$ дает «равновесную долю» отобранного вида, т. е. его относительное выживание

$$\frac{x_m}{n} = \frac{W_m - \bar{E}_{l \neq m}}{E_m - \bar{E}_{l \neq m}}. \quad (17.13)$$

Стационарная доля ошибочных (мутировавших) цепей $1 - x_m/n$ пропорциональна $1 - Q_m$:

$$1 - \frac{x_m}{n} = \frac{E_m - W_m}{E_m - \bar{E}_{l \neq m}} = \frac{A_m - D_m - A_m Q_m + D_m}{E_m - \bar{E}_{l \neq m}} \equiv \frac{A_m (1 - Q_m)}{E_m - \bar{E}_{l \neq m}}. \quad (17.14)$$

При $Q_m = 1$ $x_m = n$, т. е. произошел бы полный отбор «главных копий», но дальнейшая эволюция прекратилась бы. Для эволюции необходимы мутации, т. е. значение Q_m , меньшее 1, но большее некоторого Q_{\min} . Значение Q_{\min} находится из условия $x_m = 0$, т. е. согласно (17.13), $W_m = \bar{E}_{l \neq m}$. Имеем

$$1 > Q_m > Q_{\min} = \frac{D_m + \bar{E}_{l \neq m}}{A_m} = \varepsilon. \quad (17.15)$$

Фактор качества Q определяется точностью узнавания мономера при матричной редупликации. Если узнавание данного звена независимо от узнавания других звеньев, т. е. если нет кооперативности узнавания, то вероятность образования безошибочной копии, содержащей ν звеньев, есть

$$Q = q^\nu, \quad (17.16)$$

где q — вероятность точного воспроизведения одного звена. Сравнивая (17.16) с (17.15), находим

$$\nu_{\max} < \frac{\ln \varepsilon}{\ln q} \approx \frac{\ln \varepsilon}{1 - q}, \quad (17.17)$$

так как при q , близком к 1, $\ln q \approx 1 - q$. Неравенство (17.17) есть условие порога, устанавливающее верхний предел для количества информации, содержащегося в устойчивой саморепродуцирующейся системе.

§ 17.3. Игровые модели и информационные аспекты самоорганизации

Основная проблема, решаемая модельной теорией Эйгена,— это проблема возникновения упорядоченной структуры из исходного хаоса, проблема возникновения информации. Как мы видели, появление упорядоченности и ее отбор и поддержание возможны в открытой авткаталитической (матричной) системе, находящейся вдаль от равновесия.

Случайную самоорганизацию хаоса и возникновение необратимой эволюции трудно себе представить. В самом деле, число различных полинуклеотидных цепей длиной в $\nu = 100$ звеньев, построенных из четырех нуклеотидов, равно $4^{100} \approx 10^{60}$. Случайный выбор цепи с определенной первичной структурой имеет ничтожную вероятность и, следовательно, не реализуем.

Не учитывая матричного автокопирования, даже очень крупные физики (Вигнер) приходили к выводу о невозможности добиологической самоорганизации, о ее противоречии основным положениям физики. Мы видим, что противоречие это кажущееся. В модельной системе Эйгена самоорганизация возможна. Поясним возникновение порядка из беспорядка с помощью игровых моделей.

Рассмотрим модель Эренфестов (1907). Имеется шахматная доска, на которой произвольным образом расположены черные и белые шашки, заполняющие все клетки. Имеем две октаэдрические кости, на одной из них указаны номера горизонтальных рядов 1, ..., 8, на другой — буквы, указывающие вертикали, a, \dots, h . Правило игры состоит в том, что, бросив обе кости, мы заменяем шашку, координаты которой получены при бросании, шашкой другого цвета. Результат игры не зависит от начального распределения: на доске через достаточное число бросаний будет примерно поровну черных и белых шашек. Число это, соответствующее одному поколению, равно 64. Игра Эренфестов моделирует установление равновесия. Распределение вероятностей оказывается гауссовым, с максимумом при $N/2 = 64/2$. В этой игре ярко проявляется ограничение флуктуаций. Если возникает отклонение от равновесного распределения, вероятность уменьшения этого отклонения возрастает пропорционально отклонению. Система является саморегулируемой в смысле возвращения к устойчивому равновесию. Это — общий закон поведения системы вблизи равновесия.

Изменим теперь правила игры: шашка, определяемая бросанием костей, не заменяется на шашку другого цвета, но удваивается за счет любой шашки другого цвета. В этом случае равномерное распределение неустойчиво — если начальному состоянию отвечали 32 белых и 32 черных шашки, то после примерно 64 бросаний на доске останутся шашки одного цвета. Случайное отклонение от равномерного распределения усиливается и определяет судьбу системы. В этой игре упорядоченность возникает из неупорядоченности, но не вследствие селекционного преимущества для одного из двух цветов, а вследствие случайного избытка популяции. Игра моделирует «выживание выживающих», но не дарвиновскую эволюцию (см. с. 538).

Третья игра моделирует поведение, промежуточное между устойчивым и неустойчивым. Это игра в «беспорядочное блуждание». На этот раз бросаем не кости, а монету. Если выходит герб — заменяем произвольную черную шашку на белую, если решка — наоборот. Неопределенность элементарного события может прямо повлиять на макроскопическое распределение. Система будет беспорядочно колебаться между крайними случаями (все шашки черные или все шашки белые).

Различие между тремя играми демонстрируется значениями вероятности для указанных крайних случаев. Заполнение доски только черными или только белыми шашками при беспорядочном

блуждании требует в среднем 32-х поколений ($32^2 \approx 1000$ бросаний), если исходное распределение было равномерным. Во второй игре такое состояние устанавливается через одно поколение (64 бросания). В игре Эренфестов для достижения крайнего состояния нужно около 10^{19} бросаний, так как вероятность такого состояния есть $(1/2)^{64} \approx 10^{-19}$.

В этих играх нет условий для отбора: метаболизма, самовоспроизведения (автокатализа) и мутаций. Эйген предлагает модельную «игру в бисер» для пояснения предложенной им теории.

Имеем четыре сорта стеклянных шариков, скажем, синих, желтых, красных и зеленых, расположенных на клетках шахматной доски. Считаем «рождение» и «смерть» независимыми процессами. «Смерть» моделируется игрой Эренфестов — шарик убирается с клетки, координаты которой выпали при бросании кости. Результат следующего бросания соответствует второй игре, т. е. моделирует «рождение» — шарик выпавшей клетки удваивается, ему подобный помещается в клетку, освободившуюся при предыдущем бросании. «Смерть» и «рождение» чередуются, и общее число шариков остается неизменным (64). Введем теперь в игру селективные преимущества. Если бросание двух октаэдрических костей приводит к «рождению», то мы бросаем еще раз обычную кубическую кость и удваиваем синий шарик, если на этой кости выпало любое число очков; удваиваем красный, если выпало 1, 2, 3, 4, 5, но не 6 очков; удваиваем желтый, если выпало 1, 2, 3, 4 очка, и удваиваем зеленый, если выпало 1, 2, 3 очка. Таким образом, вероятность «размножения» для синих шариков наибольшая, для зеленых — наименьшая. Существовало, что в фазе «рождения» кости бросаются до тех пор, пока не станет возможным удвоение шариков. Это моделирует регуляцию посредством поддержания постоянным общего числа шариков.

«Игра в бисер» является моделью дарвиновской эволюции. Очевидно, что «выживать» будут в конечном счете лишь синие шарики — вся доска заполнится ими. Это показывают расчеты на ЭВМ. В этой игре нет, однако, мутаций. Для учета мутаций рассмотрим измененный вариант игры. Имеем лишь два сорта шариков — синие и желтые. Синие шарики удваиваются в 4 раза быстрее, чем желтые. Припишем синим шарикам определенную вероятность ошибочной репродукции — замены синего шарика на желтый. Желтые, напротив, размножаются без ошибок — вероятность возникновения синего шарика из желтого пренебрежимо мала. Расчеты для вероятностей ошибки 0, 25, 50 и 75% показывают, что в двух последних случаях синие шарики вымирают; при ошибке 25% их число в среднем превышает число желтых, но желтые не вымирают; и при точной репродукции синие быстро вытесняют желтые. Таким образом, имеется пороговое значение процента ошибок, при котором еще возможно преимущественное размножение синих шариков.

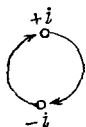
Возникновение упорядоченности в этих играх означает создание информации — запоминание случайного выбора на макроско-

пическом уровне (см. § 9.1). В модели Эйгена, описанной в § 17.2, мы имеем дело с выделением заранее имевшейся информации из маскировавших ее шумов и с созданием новой информации. Первый процесс моделируется наличием априорно максимальной селективной ценности у «главных копий», второй — возникновением новых «главных копий» в результате мутаций. Таким образом, оптимум $E \rightarrow W_m$ означает выявление информации, сдвиг $W_m \rightarrow W_{m+1}$ — создание новой информации.

Выявленная и созданная информация остается в системе — система эту информацию «запоминает». Запоминание информации есть процесс неравновесный и необратимый. Мы видим, что развивающаяся система является и создателем, и рецептором информации — «запоминание» производится рецептором (см. § 17.9). «Запоминание» есть свойство диссипативной системы. Система, близкая к равновесию, «не помнит» случайные от него отклонения, флуктуации. Напротив, диссипативная система может обладать памятью именно в том смысле, что она способна запоминать случайный выбор — создавать и воспринимать информацию.

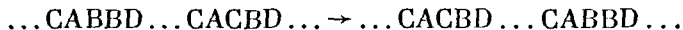
§ 17.4. Гиперциклы

Вернемся к модели Эйгена. Для того чтобы приблизить ее к природе, будем считать, что макромолекулы не автокопируются, но синтезируют комплементарные цепи. Система описывается чередованием «плюс»- и «минус»-копий (+i и -i). Отбор происходит среди коллективов $\pm i$, представляемых циклами



Теория при этом не изменяется.

Естественный отбор среди таких циклов не может, однако, привести к возникновению отобранных длинных макромолекул. Во-первых, вероятность безошибочного включения мономера в полинуклеотидную цепь q (см. с. 541) не превышает 0,99. Следовательно, уже при $v = 100$ имеем $Q = q^v = (0,99)^{100} = 0,36$. Во-вторых, селективная ценность, выражаемая величиной W_i , не однозначно коррелирует с первичной структурой цепи. В цепи могут возникать мутации и матричный синтез может происходить с ошибками без того, чтобы параметр W_i изменился. Матричная редупликация основана на узнавании отдельных единиц и их ближайших соседей. Таким образом, например, двойная мутационная замена



не должна сказываться на значении W_i , т. е. на скорости синтеза цепи как целого.