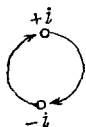


пическом уровне (см. § 9.1). В модели Эйгена, описанной в § 17.2, мы имеем дело с выделением заранее имевшейся информации из маскировавших ее шумов и с созданием новой информации. Первый процесс моделируется наличием априорно максимальной селективной ценности у «главных копий», второй — возникновением 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.

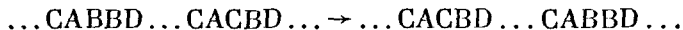
§ 17.4. Гиперциклы

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.

Двойная мутация, конечно, маловероятна. Единичная замена звена меняет W_i , но при большом числе звеньев v это изменение очень мало. Относительное изменение скорости матричного синтеза при замене одного звена имеет порядок величины v^{-1} . Допустим, что в результате замены селективная ценность W_i увеличилась на соответствующую малую величину. Отбор требует времени. Если за время преимущественного выживания главных копий появится вторая мутация, возвращающая W_i к прежнему значению, то новая главная копия не возникнет. Следовательно, величина W_i не выражает истинную ценность информации в случае простой или комплементарной репродукции.

Как бы ни были малы вероятности мутаций, через достаточное время в системе будут накапливаться цепи, вырожденные по значению W_m , но различающиеся первичной структурой. Если цепи длинные, то число таких вырожденных макромолекул велико. В конечном счете наиболее вероятному состоянию системы будет соответствовать максимальное разнообразие первичных структур цепей с одинаковыми значениями W_m . Следовательно, селекционное равновесие не только неустойчиво, но неизбежно должно вырождаться.

Для эволюции макромолекул необходима автокаталитическая система, использующая информацию цепи, т. е. репродуцируемая путем узнавания не отдельных единиц, но первичной структуры цепи в целом или значительной ее части.

Все изложенное относилось к полинуклеотидным цепям. Мы видим, что сколько-нибудь длинные цепи (по оценке Эйгена с $v > 100$) сами по себе не эволюционируют.

Макромолекулы белка содержат большой объем информации, чем соответствующие полинуклеотиды, так как они обладают различными третичными (и четвертичными) структурами. Однако белки не способны к автокатализу, к саморепродукции. Они содержат большое количество информации, имеющей малую селективную ценность.

Эйген приходит к заключению об эволюционной необходимости автокаталитического гиперцикла, построенного из элементарных полинуклеотидных циклов $\pm i$ (с. 544) с каталитическим участием белков, синтезируемых с помощью этих же полинуклеотидов.

Рассмотрим последовательность реакций, в которой продукты каждой стадии подвергаются дальнейшему превращению. Если в такой последовательности какой-либо продукт совпадает с реагентом предшествующей стадии, система образует реакционный цикл, являющийся как целое катализатором. В сущности, мы уже имели дело с каталитическим циклом, рассматривая ферментативные реакции (рис. 17.2). Другой пример — цитратный цикл, или цикл Кребса (с. 424).

Каталитический гиперцикл Эйгена состоит из носителей информации — полинуклеотидных циклов I_1, I_2, \dots, I_n , инструктирующих свою собственную репродукцию и трансляцию при син-

тезе ферментов E_j , которые выполняют роль полимераз — служат катализаторами для репродукции последующего носителя информации I_{j+1} (рис. 17.3).

В гиперциклах используется вся информация полинуклеотидных цепей или значительная ее часть. Гиперцикл обладает следующими свойствами:

1. Он обеспечивает устойчивое и контролируемое сосуществование всех видов, объединенных циклическими связями.
2. Он обеспечивает когерентный рост всех участников.
3. Гиперцикл конкурирует с любой отдельной репликативной единицей, не принадлежащей к циклу.
4. Гиперцикл может увеличиваться или уменьшаться, если это изменение дает селективное преимущество.
5. Гиперциклы могут соединяться в сети более высокого порядка.

6. Гиперциклы конкурируют друг с другом. Внутренние связи и кооперативные свойства гиперцикла могут развиваться до оптимальной функции.

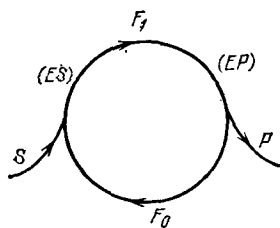


Рис. 17.2. Цикл в ферментативном процессе

«Фенотипические» преимущества, т. е. те вариации, которые дают прямое преимущество мутанту, немедленно стабилизируются. С другой стороны, «генотипические» преимущества, благоприятствующие возникновению последующего продукта, требуют пространственного разделения для конкурентной фиксации.

Для гиперциклов селекционные преимущества всегда являются функциями

численности популяции вследствие нелинейности. Поэтому гиперцикл, будучи однажды установленным, нелегко заменяется новым, так как новый вид всегда возникает в малом числе копий. Информация, зафиксированная в гиперцикле, нелегко утрачивается.

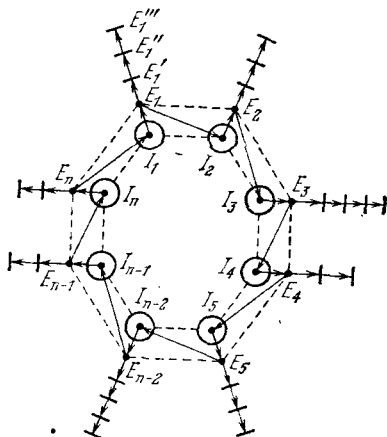
Эти свойства гиперциклов иллюстрируются модельными численными расчетами. Гиперциклы, содержащие достаточное число звеньев, характеризуются предельными циклами на фазовых портретах. Все компоненты гиперцикла сосуществуют, испытывая коррелированные нелинейные колебания. Этим обеспечивается взаимная стабилизация компонент.

Теория Эйгена была сопоставлена с опытами по «эволюции в пробирке» Шпигельмана (1965—1971) и Вейсмана (1976). В этих опытах изучались мутанты $Q\beta$ -фага. Теория Эйгена хорошо моделирует их селекцию.

Как могли возникнуть гиперциклы — системы уже достаточно сложные? В сущности, это основной вопрос, относящийся к теории Эйгена. Согласно Эйгену и Шустеру, первая самовоспроизводящая структура с устойчивым содержанием информации — молекула типа тРНК, построенная из примерно 100 нуклеотидов.

Ранее (1972) это предположение было сделано Куном (см. § 17.5). Эти молекулы «пра-тРНК» отбирались как квазивид. Они были устойчивы к гидролизу, так как обладали не только вторичной, но и третичной структурой (с. 271). В этой структуре фиксировалась хиральность. Несколько таких молекул, обладающих сходными функциями, но различной специфичностью,

Рис. 17.3. Самоинструктурируемый каталитический гиперцикл: I_j — носители информации, т. е. $\pm j$ -циклы РНК; E_j — ферменты, кодируемые I_j и катализирующие образование посетителей I_{j+1} ; E'_j, E''_j — ферменты, катализирующие паразитные процессы



требовалось для построения системы трансляции. Такая система могла возникнуть из одного квазивида, но эквивалентные партнеры должны были развиваться одновременно. Это невозможно сделать, объединив такие молекулы в самовоспроизводимую макромолекулу большего размера, вследствие порога для ошибок. Это невозможно также сделать посредством компартментации из-за сильной конкуренции внутри компартмента. Следовательно, процесс требует установления функциональных связей между всеми единицами. Эти связи должны допускать конкуренцию с ошибочными копиями, иначе информация не могла бы сохраняться. Эти связи должны «выключать» конкуренцию между теми единицами, которые должны интегрироваться в новую функциональную систему, и обеспечивать их кооперацию. Наконец, интегрированная функциональная система должна с успехом конкурировать с любыми другими менее эффективными системами. Эти три требования могут быть выполнены лишь в гиперциклах.

На ранних стадиях эволюции, характеризуемых неточной репликацией и трансляцией и малым содержанием эффективно реплицируемых единиц, гиперциклическая организация дает существенные преимущества.

Эйген и Шустер предлагают конкретные модели для возникновения генетического кода. В частности, приводятся аргументы в пользу того, что начало трансляции способствуют первичные структуры, обогащенные ГЦ. Трансляция возникла благодаря достаточному содержанию протеиноидов — белковоподобных ве-

пещь (см. с. 537). Возникшая система трансляции могла далее улучшаться, но она уже не допускала новой трансляционной системы с альтернативной конфигурацией. Таким образом создавался и далее совершенствовался единый генетический код. Последующие стадии эволюции связаны с компартиментацией и генетической рекомбинацией, причем фактор качества Q и максимальное количество звеньев в функциональных цепях v_{\max} возрастают в ходе эволюции.

Эти соображения разумны, но вопрос о возникновении гиперцикла, генетического кода, аппарата трансляции остается в теории Эйгена открытым. Мы не можем считать, что эти события произошли случайно, с очень малой вероятностью. Если бы это было так, то само возникновение жизни имело бы исчезающе малую вероятность. Мы ищем модельное истолкование добиологической и биологической эволюции, объясняющее их закономерное возникновение.

§ 17.5. Другие модели добиологической эволюции

Рассмотрим прежде всего термодинамические аспекты эволюции. Модель Эйгена, объясняющая отбор пра-тРНК с наибольшей селективной ценностью, описывает механизм флуктуационного уменьшения энтропии в диссипативной системе. Мутация,

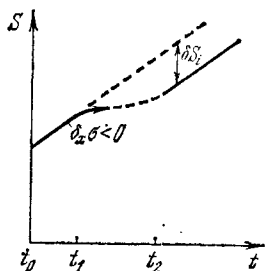


Рис. 17.4. Зависимость энтропии S от времени для процесса отбора при постоянных общих потоках мономерных единиц. В интервале $t_0 t_1$ — стационарное состояние ($\sigma = \text{const}$); интервал $t_1 t_2$ — область неустойчивости; при $t > t_2$ возникает новое стационарное состояние

отвечающая возрастанию селективной ценности, приводит к возрастанию упорядоченности. Это показано схематически на рис. 17.4.

В 1972 г. Кун предложил наглядную модель добиологической эволюции, непосредственно учитывающую суточную периодичность в состоянии среды. Такая периодичность означает периодическое изменение температуры и увлажнения — чередование растворения вещества и высыхания раствора. В начале образовывались сравнительно короткие полинуклеотидные цепи — пра-тРНК, — приобретающие третичную структуру. Периодическое изменение состояний среды действовало как фактор отбора — сохранялись те молекулы, которые не гидролизировались в стадии увлажнения. Отбирались цепи, способные к репликации. При этом возникала хиральность, знак которой определялся случайным начальным событием (см. с. 45).