

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 компартментацией 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,

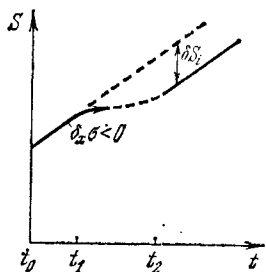


Рис. 17.4. Зависимость энтропии S от времени для процесса отбора при постоянных общих потоках мономерных единиц. В интервале $t_0 t_1$ — стационарное состояние ($\sigma = \text{const}$); интервал $t_1 t_2$ — область неустойчивости; при $t > t_2$ возникает новое стационарное состояние

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).

Эти процессы разыгрывались на границе моря и суши, молекулы синтезировались в порах (компартаментах) глинистых минералов, в которые проникали энергизованные мономеры. Периодичность состояния среды определяла чередование умножения молекул и их отбора, чередование конвергентной и дивергентной фаз. Далее происходило удлинение, т. е. усложнение цепей, причем на каждом этапе формы, способные к умножению, функционально связаны с условиями среды. Возникало ступенчатое расширение жизненного пространства.

Следующая фаза, по Куру, состояла в образовании ассоциатов из молекул пра-тРНК. Отбирались лишь те молекулы, которые структурно соответствовали друг другу. Возникало практически безошибочное умножение ассоциатов, несмотря на частые ошибки в отдельных молекулах. По существу, реализовался тот же прием, что и при промышленной сборке машин из отдельных деталей. Детали контролируются заранее, порознь, до сборки.

Кур подчеркивает важнейшее значение самосборки не только в современных живых системах, но и в добиологической эволюции.

Последующая эволюция, по Куру, состояла в возрастании независимости системы от весьма специфического окружения вследствие ее возрастающей сложности. Информационные аспекты возрастания сложности рассмотрены далее (§ 17.9). Это происходило опять-таки путем чередования дивергентных и конвергентных фаз. Конвергентная фаза означала уточнение имеющейся организации, дивергентная — перестройку системы и создание новой информации. В результате такой перестройки расширилось жизненное пространство. Ассоциаты увеличивались, проникали в более крупнопористые области. Далее они служили катализаторами (матрицами) для синтеза второго сорта макромолекул (белков), которые создавали компартменты, закупоривая поры в минералах и препятствуя диффузионному разделению матричных молекул. Создавалась обратная связь между полинуклеотидами, ответственными за синтез полипептидов, и этими полипептидами. Возникали мембраны, которые делали систему независимой. Возникал — в качестве побочного продукта эволюционного развития — генетический код. Соответственно появлялись примитивные ферменты.

Последующие стадии состояли в перестройке генетического аппарата — в разделении механизма репликации и механизма синтеза ферментов. Это привело к появлению третьего, наиболее позднего сорта макромолекул — полидезоксиривонуклеопротеидов (ДНК).

Такие системы, достигшие определенного уровня сложности, наталкиваются на границу генетически переносимого количества информации. Оно составляет около 10^7 бит. Оптимальное значение ошибки при репликации нуклеиновой кислоты — 10^{-6} . Это — системно-обусловленная граница. Ее преодоление было достигнуто в природе созданием пола и генетической рекомбина-

пии. Построение полового аппарата потребовало уже чрезвычайно рафинированных структурных элементов — своего рода взрывной эволюции органоидов клетки. В этом и состоял переход от прокариот к эукариотам. Переход скачкообразный (типа фазового!), так как не существует промежуточных систем.

В теории Куна предлагаются простые оценки времени, необходимого для последовательных фаз добиологической и биологической эволюции (см. § 17.6). Как мы видели, гиперцикл в этой модели образуется позже, чем мембраны.

Чернавская и Чернавский отмечают, что предположение о наличии специфических ферментативных (полимеразных) функций у случайно синтезированных полипептидов, фигурирующее в теории Эйгена и в теории Куна, неудовлетворительно. Такое предположение вводит в модель событие, вероятность которого чрезвычайно мала. Чернавские предлагают модель добиологической эволюции, отличную от описанных. Допускается возможность синтеза белка на молекуле полинуклеотида как на гетерогенном катализаторе. Самый способ такого синтеза предопределяет форму белковой молекулы и, тем самым, ее функцию.

Сборка на поверхности биспирального полинуклеотида формирует комплементарную структуру белка, образующую «чехол» полинуклеотида. Чехол может обладать репликазной функцией, если комплементарное соответствие между чехлом и ДНК (РНК) не полное и в комплексе возникает механически напряженная конформация. При этом важную роль может играть периодическое изменение внешних условий. Образующиеся нуклеопротеидные комплексы уже способны к авторепродукции, не дающей, однако, закрепления «положительных» признаков: на дочерней биспирали может синтезироваться оболочка, препятствующая репликации. Возможно, что в системе возникают первичные адапторы типа тРНК. При неполной комплементарности в комплексе наличествуют пустоты, в которые проникают молекулы, комплементарные, с одной стороны, к биспиралам, с другой, — к одним или нескольким аминокислотам. Адаптор обладает необходимой для этого конформационной гибкостью. Такой механизм может служить первичным механизмом трансляции, возникающим еще до образования универсального генетического кода.

Модель представлена в математической форме путем написания соответствующих (нелинейных) кинетических уравнений и исследования фазовых портретов.

Возникновение генетического кода может определяться двумя механизмами. Во-первых, в согласии с теорией Эйгена, возможно преимущественное выживание объектов с белковой оболочкой, обеспечивающей наибольшую скорость репликации. В результате такого отбора может возникнуть совокупность объектов с одинаковыми белковыми чехлами, но с различными последовательностями нуклеотидов. Одной последовательности аминокислот будет соответствовать несколько последовательностей нуклеотидов. Однако в этом случае эволюция может прекратиться в результа-

те «обратного вырождения». Возможно возникновение адапторов, комплементарных к одинаковым последовательностям нуклеотидов и к разным блокам аминокислот. Это приведет к ошибкам в синтезе белков. Согласно Чернавским, обратное вырождение преодолевается антагонистическими взаимодействиями. При взаимодействии молекул с различными последовательностями нуклеотидов могут перемешиваться наборы их адапторов. В результате нарушится синтез белка во встретившихся объектах и они оба погибнут, чего не произойдет при встрече тождественных объектов.

Учет антагонистических взаимодействий приводит к уравнениям

$$\frac{dx_i}{dt} = k_i x_i - x_i \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n a_{ij} x_j. \quad (17.18)$$

Переменные x_i представляют численности или концентрации конкурирующих единиц, например гиперциклов Эйгена. Для одного из простейших случаев при $n = 2$ получаем

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1(1 - x_2), \quad \frac{dx_2}{dt} = \frac{k_2}{k_1} x_2 \left(1 - \frac{k_1}{k_2} x_1\right). \quad (17.19)$$

Фазовый портрет системы (17.19) при $k_2 = 2k_1$ приведен на рис. 17.5. Особая точка — седло — имеет координаты $x_1 = 2, x_2 = 1$, неустойчивый узел — координаты $x_1 = x_2 = 0$. В зависимости от начальных условий система будет стремиться к одному из двух устойчивых состояний: 1) $x_1 \rightarrow \infty, x_2 \rightarrow 0$ и 2) $x_1 \rightarrow 0, x_2 \rightarrow \infty$.

Гольдавский и Морозов предложили сходную модель эволюционного процесса, приводящего к асимметризации системы, т. е. к фиксации одного из хиральных изомеров (см. § 2.7). Если исходить из автокаталитической системы и взаимной деструкции хиральных D - и L -молекул при их взаимодействии, то получается отбор одного из вариантов. Динамическое уравнение «хиральной поляризации» имеет вид

$$\frac{d\eta}{dt} = \varepsilon(1 - \eta^2), \quad (17.20)$$

где ε — фактор преимущества, равный

$$\varepsilon = (k_L - k_D)/(k_L + k_D),$$

k_L, k_D — константы скоростей для реакций оптических изомеров,

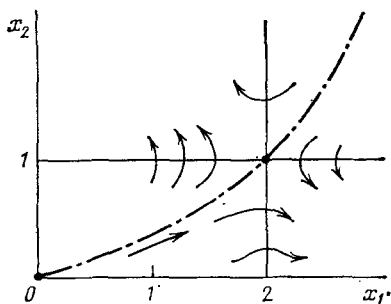


Рис. 17.5. Фазовый портрет системы (17.19)

η — параметр «хиральной поляризации»:

$$\eta = ([L] - [D]) / ([L] + [D]),$$

$[L]$, $[D]$ — концентрации L - и D -молекул. Безразмерное время

$$\tau = 1/2(k_L + k_D)t.$$

В работах Эбелинга и Фейстеля была предложена модель, объединяющая теорию Эйгена с представлениями о компартментах, о коацерватах, возникающих на ранней стадии эволюции.

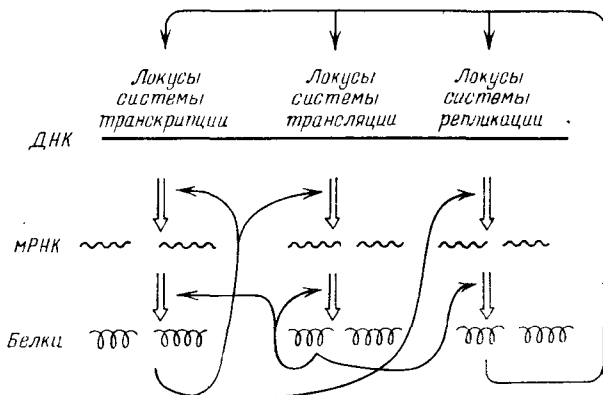


Рис. 17.6. Схема сайзера

Они образовывали химические микрореакторы, в которых и строились каталитические циклы и сети. Эволюция реализуется как результат конкуренции микрореакторов. Введение в рассмотрение пространственной неоднородности позволяет преодолеть трудности, связанные с возникновением гиперциклов. Микрореакторы играют роль «праклеток».

В более поздней работе тех же авторов добиологическая и биологическая эволюция посредством саморепродукции и мутаций рассматривается как автоволновой процесс в «пространстве фенотипов». Автоволна движется вследствие усиления посредством точной репродукции и распространения посредством репродукции ошибок, т. е. мутаций. Движение автоволны имеет скачкообразный характер. Теория процесса должна быть стохастической.

Идеи Эйгена модифицированы и дополнены в моделях сайзеров (Ратнер и Шамин, 1982). В гиперцикле фигурируют неуниверсальные процессы репликации, идущие с участием специализированных ферментов. В сайзерах единым образом учитываются возможности участия белков в репликации, транскрипции и трансляции, что показано схематически на рис. 17.6. Сайзеры обладают рядом преимуществ перед гиперциклами, совмещая одновременное выполнение следующих требований: способность к воспроизведению, замкнутость генетических процессов коллектива, структурная устойчивость, наличие широкого спектра дина-

мических свойств, подобных свойствам биологических систем, простота организации. Дальнейшие исследования таких моделей представляют очевидный интерес.

Кратко описанные здесь модели свидетельствуют о перспективности физических подходов к эволюции, основанных на идеях синергетики. Нельзя считать эти модели воспроизводящими реальные процессы добиологической эволюции. Они показывают, однако, что физико-математическое моделирование эволюции возможно. На основе этих моделей можно утверждать, что современная физика достаточна для понимания важнейших биологических явлений. Конечно, это лишь начальный этап построения теории, установления физических основ теоретической биологии.

§ 17.6. Биологическая эволюция

Биологическая эволюция представляет часть эволюции Вселенной. Биологическая эволюция локализована в ничтожно малой области мирового пространства — на Земле. Нет никаких данных о существовании жизни вне Земли. Напротив, протяженность биологической эволюции во времени соизмерима с временем существования Вселенной, оцениваемым величиной порядка $1,5 - 2 \cdot 10^{10}$ лет. Жизнь на Земле возникла около $3,9 \cdot 10^9$ лет назад. Возраст самой Земли оценивается в $4,5 \cdot 10^9$ лет. Мы уже говорили о принципиальном сходстве космической и биологической эволюции (§ 1.3).

Как могло хватить этого времени для создания столь сложной биосферы? Как могло хватить материала, поставляемого мутациями?

Современная теория эволюции, объединяющая теорию Дарвина с генетикой, отвечает на эти вопросы.

Теория Дарвина, принадлежащая к высшим достижениям научной мысли, исходит из следующих четырех положений (Майр).

1. Окружающий мир постоянно изменяется. Происходит вымирание видов и возникновение новых видов.

2. Эволюционный процесс непрерывен и постепенен, в нем нет скачков.

Первое положение безусловно, со вторым дело обстоит не так просто.

3. Родственные виды происходят от общего предка, что справедливо и для высших таксонов, вплоть до типов. В конечном счете все многоклеточные организмы произошли от одноклеточных, эукариоты от прокариот.

4. Эволюция происходит путем естественного отбора. Имеется наследственная изменчивость, значительная в каждом поколении. В результате борьбы за существование фиксируются организмы, наиболее приспособленные к условиям среды. В этом состоит механизм эволюции.

Материал для эволюции не ограничен. Природные популяции обладают громадным запасом изменчивости, имеющей преиму-