

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-

пественно скрытый характер, что определяется высокой степенью гетерозиготности. Средняя гетерозиготность у беспозвоночных 13,4%, у позвоночных 6,6%. Доля гамет дрозофилы, содержащих мутантные гены, достигает 25%. Разнообразие признаков, по которым идет отбор, определяется не единичными маловероятными мутациями, но изменчивостью, достигающей процентов и десятков процентов. Геном каждой особи возникает в результате случайной рекомбинации двух родительских геномов.

Эволюция укладывается в истекшие четыре миллиарда лет, так как она имеет направленный характер — естественный отбор, видообразование, макроэволюция происходят вследствие возникающих неустойчивостей предшествующих состояний. Однако мультистационарность любого такого состояния не означает, что популяция может изменяться в любом направлении. Эволюция канализована уже сложившимся устройством организма и ограниченными возможностями его изменения. Все наземные позвоночные имеют четыре конечности, потому что они произошли от кистеперых рыб, имевших четыре соответствующих члена. Путь эволюции до некоторой степени задан уже сделанными шагами. Филогенез неразрывно связан с онтогенезом.

Дарвин писал: «Мы ясно видим, что природа условий имеет подчиненное значение по сравнению с природой организма в определении каждой частной формы изменений,— может быть, не большее значение, чем природа искры, которой поджигается масса горючего вещества, имеет для определения природы пламени».

Сейчас начался процесс объединения теории эволюции с физикой, с кибернетикой, с теорией информации. Эволюция трактуется с позиций синергетики как явления самоорганизации в открытой системе, реализуемые за счет оттока энтропии в окружающую среду. Эволюцию можно рассматривать феноменологически как совокупность взаимодействующих *марковских процессов*. Цепи Маркова характеризуются стохастическими матрицами, элементы которых  $P_{ij}$  выражают вероятности появления признаков  $j$ , если в предыдущем звене (поколении) эти признаки были  $i$ . В эволюции происходит изменение матриц во времени. Направленность, определяемая уже сложившимся организмом, состоит в обращении большинства недиагональных членов матриц в нули.

Как уже отмечалось, самоорганизация в диссипативной системе имеет характер неравновесных фазовых переходов. По-видимому, это справедливо для видообразования и возникновения высших таксонов.

Образование новых видов означает появление двух или более репродуктивно изолированных популяций из исходной. Виды дискретны в этом смысле. Рассмотрим, следуя работе Белинцева и Волькенштейна, простейшую модель. Допустим, что исходный, дикий тип характеризуется аллелью А, мутант — аллелью В. Возможные генотипы потомства АА, АВ, ВВ. Им свойственны

разные коэффициенты приспособленности, которые мы обозначим  $w_1, w_2, w_3$ . Динамика частоты  $p$  гена А (частота гена В равна  $1 - p$ ), согласно основным положениям популяционной генетики, описывается уравнением

$$\frac{dp}{dt} = \psi(p) = p(1-p) \frac{(w_1 - w_2)p + (w_2 - w_3)(1-p)}{w_1 p^2 + 2w_2 p(1-p) + w_3(1-p)^2} - \mu p + \nu(1-p), \quad (17.21)$$

где  $\mu$  — частота мутаций  $A \rightarrow B$ ,  $\nu$  — частота обратных мутаций  $B \rightarrow A$ . Время измеряется в числе поколений. При выводе (17.21) предполагается, что  $\mu, \nu \ll 1$ ,  $w_1 - w_2, w_2 - w_3 \ll w_3$ . Перепишем уравнение (17.21) в виде

$$\frac{dp}{dt} = G^{-1}(p) (a_0 - a_1 p - a_2 p^2 - a_3 p^3), \quad (17.22)$$

где

$$G(p) = w_1 p^2 + 2w_2 p(1-p) + w_3(1-p)^2 > 0, \\ a_0 = \nu w_1, \quad a_1 = \mu w_1 - \beta, \quad a_2 = \beta(3q - 1)/q, \quad a_3 = \beta(1 - 2q)/q, \\ \beta = w_2 - w_3, \quad 0 < q = (w_2 - w_3)/(w_1 - w_2) < 1.$$

Предполагается, что  $\beta \ll w_i, \nu \ll \mu$ .

В стационарном состоянии  $dp/dt = 0$  и

$$a_0 = \varphi(p) = a_1 p + a_2 p^2 + a_3 p^3. \quad (17.23)$$

Изменению условий существования популяции отвечает изменение параметров  $\beta, q, \mu, \nu$ , от которых зависит темп эволюции и ее конечный результат. На рис. 17.7 приведена диаграмма стационарных состояний  $p$  при разных значениях  $\beta$  в случае  $q < 1/3$  ( $a_2 < 0, a_3 > 0$ ) и  $\beta < \mu w_1$  ( $a_1 > 0$ ). Кубическое уравнение (17.23) имеет три действительных положительных

положительных корни. Они совпадают в критической точке при  $\beta = \beta_{кр}$ . При  $\beta < \beta_{кр}$  имеются три стационарных значения — устойчивые  $p_1$  и  $p_2$  и неустойчивое  $p_3$ . Стационарная система может пребывать в двух локально устойчивых состояниях, существенно различающихся значениями  $p$  — частоты гена. Переход между этими состояниями по-

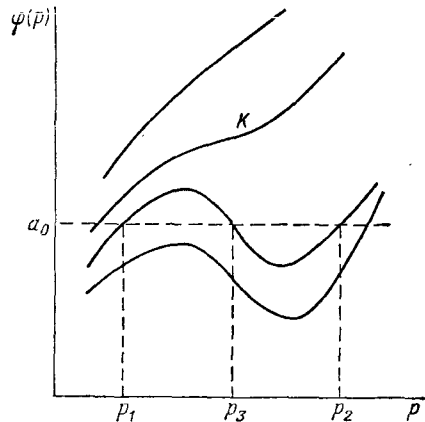


Рис. 17.7. Диаграмма стационарных состояний  $p$

добен фазовому переходу первого рода. Ситуация, весьма сходная с рассмотренной в § 15.5. При  $a_1 = 0$ , т. е. при  $\beta = \mu w_1$ , получает-ся переход, подобный фазовому переходу второго рода.

Рассматривая распределенную систему, включим в уравнение диффузию, т. е. миграцию особей:

$$\frac{\partial p}{\partial t} = \psi(p) + DV^2p. \quad (17.24)$$

Коэффициент диффузии  $D = \bar{r}^2/2$ , где  $\bar{r}$  — среднее расстояние, на которое мигрируют особи. Анализ этого уравнения показывает, что возможно появление устойчивого пространственно неоднородного распределения  $p(r)$ . Могут возникать две пространственно разделенные фазы, каждая из которых отвечает устойчивому состоянию. Это — простейшая модель аллопатрического видообразования.

Конечно, признаки вида не могут определяться мутированием одного гена. Описанная модель относится, однако, не к структурным, а к регуляторным генам, скажем, к генам гомеотическим.

Коротко рассказанная здесь работа требует дальнейшего развития. Однако уже сейчас имеются веские основания полагать, что видообразование имеет характер фазового перехода. Это положение снимает, по-видимому, противоречие между так называемыми градуализмом и пунктуализмом в эволюционной теории.

Дарвин считал видообразование постепенным, градуальным процессом. Отсутствие промежуточных форм в палеонтологической летописи объяснялось ее неполнотой. Однако в последующем столетии летопись эта чрезвычайно обогатилась. Были обнаружены практически непрерывные отложения, содержащие останки морских беспозвоночных. Выяснилось, что после длительного стазиса — неизменного состояния видов — за относительно короткое в геологическом масштабе время возникают новые виды и высшие таксоны. Эти факты легли в основу концепции *пунктуализма* (*punctuated equilibrium*), развитой Гулдом и Элдреджем. Ранее к сходным идеям пришел Северцов. Схема эволюционного процесса, предложенная им, показана на рис. 17.8. Так называемые *идеоадаптации* — приспособления группы к различным условиям, что приводит к распадению группы на некоторое число систематически подчиненных групп, — сменяются *ароморфозами* — более резкими прогрессивными изменениями признаков. На рис. 17.8 идеоадаптации изображены ветвлением эволюционного древа в плоскости, ароморфозы — подъемами (или спусками) на другие плоскости. Ароморфоз Северцова подобен фазовому переходу.

Палеонтологические исследования в разных случаях свидетельствуют как о медленных — градуальных, — так и об относительно быстрых — пунктуальных — переходах. Схемы градуализма и пунктуализма приведены на рис. 17.9. В сущности здесь нет противоречия. Констатируя фазовые переходы, мы остаемся в пределах термодинамики и не касаемся кинетики. Фазовый переход может происходить и быстро, и медленно, т. е. градуально. Физические модели этих процессов еще не построены.

Если новый вид возникает в результате фазового перехода, многие его признаки не являются адаптивными. Обычный вопрос «зачем?» оказывается лишенным смысла. Четвериков писал: «Систематика знает тысячи примеров, где виды различаются не

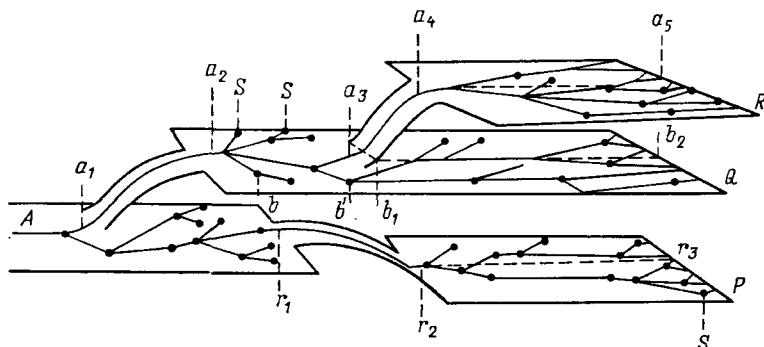


Рис. 17.8. Схема эволюционного процесса по Северцову

адаптивными, а безразличными (в биологическом смысле) признаками...».

Возможность пунктуального, скачкообразного видообразования, т. е. возможность фазового перехода, определяется динамикой генов, их регуляторными свойствами. В основе жизни лежит

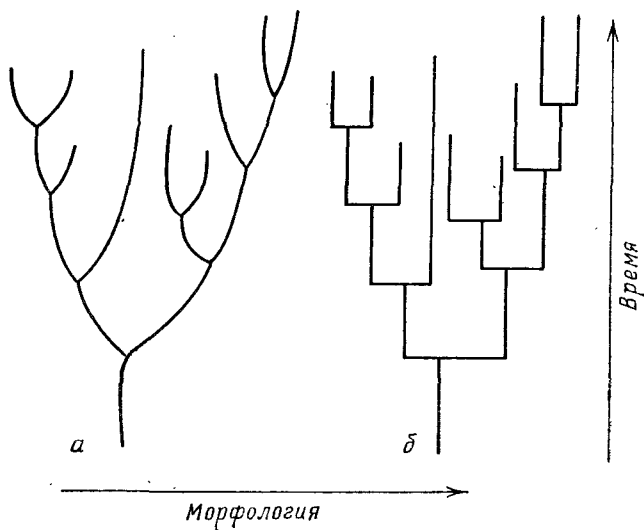


Рис. 17.9. Схемы градуальной (а) и пунктуальной (б) эволюции

поведение биологических макромолекул — нуклеиновых кислот и белков. Обратимся к рассмотрению их эволюции.