

намьку генов, по-видимому, не могут быть нейтральными. Сейчас мы слишком мало об этом знаем.

Нейтрализм на молекулярном уровне непосредственно связан с рассмотренными в предыдущем параграфе пунктуализмом и неадаптационизмом. Точечные замены в белках градуальны — белок изменяется звено за звеном, а не как целое. Следовательно, эти замены не пунктуальны и не имеют значения для видообразования. Нейтральность следует из пунктуализма, и наоборот. То же относится к неадаптационизму — нейтральные мутации в биополимерах не адаптивны.

Нейтральная теория никак не противоречит теории Дарвина, которая рассматривает эволюцию фенотипов, а не молекул.

## § 17.8. Информационные аспекты эволюции

В ходе эволюции происходит возрастание количества информации. Информация возрастает либо путем ее выделения из маскирующего шума, либо путем создания новой информации в результате запоминания случайного выбора (Кастлер).

Фазовое пространство информационной системы содержит устойчивые и неустойчивые области. Первым соответствует информация, вторым — энтропия. В термодинамическом процессе информация может возрастать (скажем, при кристаллизации жидкости), но это не новая, а известная *a priori* информация, ранее скрытая «энтропийным шумом». Для возникновения информации необходима мультистационарность, возможность выбора одного из нескольких устойчивых состояний. Такая система является уже не термодинамической, но диссипативной. Выбор состояния имеет характер неравновесного фазового перехода. В ходе эволюции возникновение новой информации определяется «запоминанием» мутаций и генетических рекомбинаций. Новая информация создается при появлении на свет каждой новой особи. Новая информация создается при возникновении нового вида и высшего таксона.

Шмальгаузен впервые перевел теорию эволюции на информационный язык. Биогенез получает информацию о состоянии популяции посредством обратных связей и, тем самым, «включает в себя специфический механизм преобразования этой информации в управляющие сигналы и средства передачи последних на популяцию». Соответствующая схема показана на рис. 17.11. Генетическая информация передается от поколения к поколению только после ее преобразования в биогенезе, частью которого является сама популяция.

Однако Шмальгаузен подчеркивал, что для эволюции существенно не количество, а *качество*, или *ценность информации*. «Во всех случаях, когда производится сравнение и отбор информации, это происходит на основе их оценки по качеству...».

Как определить ценность информации?

В качестве меры ценности может быть принята величина

$$V = \log_2(P/P_0), \quad (17.29)$$

где  $P_0$  и  $P$  — вероятности достижения некоторой цели до и после получения информации. Формула (17.29) близка к предположению Харкевича.

Поскольку здесь фигурирует понятие «цели», очевидно, что это определение, в отличие от определения количества информации, не универсально — «цели» у разных рецепторных систем

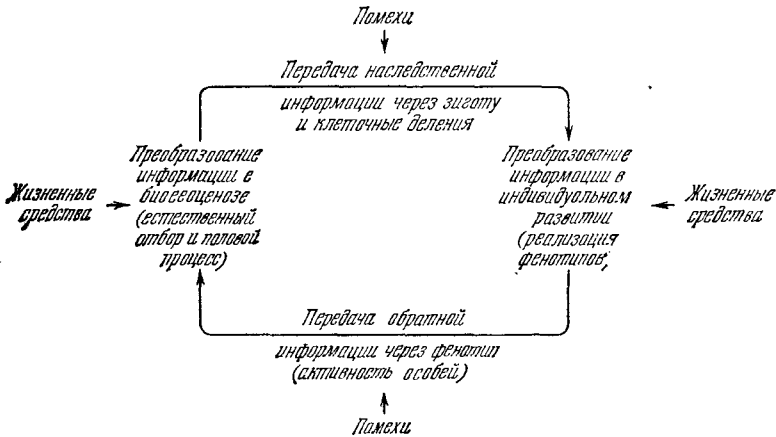


Рис. 17.11. Общая схема регулирующего механизма эволюции по Шмальгаузену

различны, и то, что ценно для одной системы, может не иметь никакой ценности для другой. Таким образом, ценность информации связана с ее рецепцией. Говоря об информации в § 9.1, мы рецепции не касались. Предполагалось лишь, что рецептор умеет отличить одну букву от другой. Рецепция информации есть неравновесный и необратимый процесс перехода рецепторной системы из неустойчивого в одно из возможных устойчивых состояний. Наличие «цели» означает наличие неустойчивости и выбор результирующего состояния. При этом в рецепторе возникает новая информация — происходит запоминание полученного сообщения. В зависимости от запаса уже имеющейся информации система характеризуется тем или иным уровнем рецепции. Для чтения стихов Пушкина нужно по меньшей мере знать русский язык.

На данном уровне рецепции ценностью обладает лишь избыточная, новая информация. Избыточной называется повторная информация, передача которой уменьшает вероятность разрушения информации шумом. Далее вместо того, чтобы пользоваться формулой (17.29), мы будем считать мерой ценности избыточность, т. е. незаменимость сообщения.

Допустим, что имеется текст, написанный по-русски. Зная лишь число букв в алфавите, мы находим количество информации, приходящееся на одну букву:

$$I_1 = \log_2 32 = 5 \text{ бит.}$$

На следующем уровне рецепции нам известны вероятности появления букв  $p_i$ . Для вычисления  $I_2$  следует пользоваться формулой Шеннона (с. 303)

$$I_2 = - \sum_{i=1}^{32} p_i \log_2 p_i = 4,35 \text{ бит.}$$

На втором уровне сообщение обладает избыточностью

$$R_2 = 1 - I_2/I_1 = 0,13.$$

На следующих уровнях рецепции учитываются двойные, тройные и т. д. корреляции букв.

Избыточность

$$R_j = 1 - I_j/I_1. \quad (17.30)$$

Для русского языка информации и избыточности равны

$I_1$	$I_2$	$I_3$	$I_4$	...
5,00	4,35	3,51	3,01	... бит
$R_1$	$R_2$	$R_3$	$R_4$	...
0	0,13	0,30	0,40	...

На четвертом уровне 40% букв избыточно. Это значит, что для понимания текста достаточно 60% случайно распределенных букв сообщения. Возрастание избыточности означает возрастание неизбыточности, т. е. ценности, незаменимости, неизбыточности букв.

Шредингер назвал организм аperiодическим кристаллом. Информационный смысл этих слов состоит в том, что аperiодическая система содержит гораздо большее количество ценной информации, чем эквивалентная периодическая система, характеризуемая большой избыточностью.

Определяя ценность информации как степень неизбыточности, будем рассуждать следующим образом. Допустим, что сообщение содержит  $N_1$  «букв» и количество информации  $N_1 I_1$ . На  $j$ -м уровне рецепции полученная информация уменьшится до  $N_j I_j$ . Заменим уменьшение информации с  $I_1$  до  $I_j$  уменьшением числа букв в сообщении с  $N_1$  до  $N_j$ , что эквивалентно пренебрежению избыточными буквами. Общую информацию считаем постоянной. Тогда

$$N_j/N_1 = I_j/I_1 = 1 - R_j.$$

Соответственно возросшая относительная ценность информации

равна  $I_1/I_j$  или  $(1 - R_j)^{-1}$ . Для русского языка

$V_1$	$V_2$	$V_3$	$V_4 \dots$
1,00	1,15	1,43	1,67 \dots

На этой основе рассмотрим рецепцию генетической информации, содержащейся в ДНК. На первом уровне количество информации в цепи, содержащей  $n$  нуклеотидов, равно

$$I_1 = \log_2 4^n = 2n \text{ бит.}$$

«Целью» является синтез белка. Количество информации в синтезированной белковой цепи равно

$$I_2 = \log_2 20^{n/3} = 1,44n \text{ бит.}$$

Избыточность, определяемая вырождением кода, равна  $R_2 = 1 - I_2/I_1 = 0,28$ . На следующем уровне учтем нейтральность мутаций — возможность замены ряда аминокислотных остатков родственными им без изменения свойств белка.

Число незаменимых остатков  $N < 20$ . Имеем

$$I_3 = \log_2 N^{n/3} < I_2.$$

На четвертом уровне учтем возможность замены белка как целого, например протеазы. Если в системе фигурируют цепи, ДНК двух сортов, содержащие  $n_1$  и  $n_2$  звеньев, синтезируются два белка с  $n_1/3$  и  $n_2/3$  звеньями. Пусть  $n_1 = 0,75n_2$ ,  $N = 8$  для обоих белков. Тогда

$$I_1 = 2n_1 + 2n_2 = 4,67n_1 \text{ бит,}$$

$$I_2 = 1,44n_1 + 1,44n_2 = 3,36n_1 \text{ бит,}$$

$$I_3 = n_1 + n_2 = 2,33n_1 \text{ бит,}$$

$$I_4 = n_1 \text{ бит.}$$

Избыточности равны 0,28, 0,50, 0,79, относительные ценности 1,00, 1,40, 2,00, 4,80.

Условные ценности кодонов ДНК можно определить по степени незаменимости кодируемых ими аминокислотных остатков. Бачинский установил значения функциональной близости аминокислотных остатков (ФБА), характеризующие их взаимозаменяемость:

$$\text{ФБА} = 2N_{ij}/(N_i + N_j),$$

где  $N_{ij}$  — числа позиций в изофункциональных белках, в которых у одних белков находится аминокислота  $i$ , у других —  $j$ ;  $N_i, N_j$  — встречаемости остатков. Соответствующая таблица построена. Условные ценности кодонов определяются по результатам их точечных мутаций. Имеется, например, кодон ААА, кодирующий Лиз. Мутационные замещения и отвечающие им значения ФБА

имеют вид

ЦАА Лиз — Гли 18    АЦА Лиз — Тре 19    ААЦ Лиз — АсН 17  
 ГАА Лиз — Глу 17    АГА Лиз — Арг 25    ААГ Лиз — Лиз 100  
 УАА Лиз — Терм 4    АУА Лиз — Иле 5    ААУ Лиз — Асн 17

Тихой мутации ААА — ААГ приписываем произвольно ФБА = 100. Суммируем полученные значения и делим сумму на 300. Получаем условную величину  $q$ , тем большую, чем больше

Т а б л и ц а 17.3. Ценности кодонов *хуз*

$x \setminus i$	А	Ц	Г	У	z
А	Лиз 0,81 Асн 0,79 Лиз 0,81 Асн 0,79	Тре { 0,55 0,55 0,57 0,55	Арг 0,70 Сер 0,80 Арг 0,70 Сер 0,80	Иле 0,64 Иле 0,65 Мет 1,25 Иле 0,65	А Ц Г У
Ц	Гли 0,86 Гис 0,94 Гли 0,86 Гис 0,94	Про { 0,60 0,61 0,60 0,61	Арг { 0,51 0,61 0,51 0,61	Лей { 0,49 0,57 0,50 0,57	А Ц Г У
Г	Глу 0,76 Асп 0,77 Глу 0,76 Асп 0,77	Ала { 0,52 0,52 0,52 0,52	Гли { 0,57 0,55 0,57 0,55	Вал { 0,53 0,54 0,55 0,54	А Ц Г У
У	Терм Тир 0,98 Терм Тир 0,98	Сер { 0,56 0,56 0,54 0,56	Терм Цис 1,12 Трп 1,82 Цис 1,12	Лей 0,68 Фен 0,86 Лей 0,69 Фен 0,86	А Ц Г У

взаимозаменяемость остатков. Для ААА  $q = 0,74$ . Степень незаменимости, условную ценность, представим как

$$v = (q + 0,5)^{-1}.$$

Для ААА  $v = 0,81$ . В табл. 17.3 указаны эти условные значения.

Ценности совместно вырожденных кодонов могут заметно различаться. Проводя усреднение по всем совместно вырожденным кодомам, находим условные ценности аминокислотных остатков, характеризующие степень их заменимости (табл. 17.4). Наиболее ценен ц, соответственно, незаменим остаток Трп. Как мы видели, это справедливо и для терминальных мутаций.

Биологическое развитие — как онтогенез, так и филогенез — идет в направлении возрастающей сложности биологической системы. Увеличение сложности означает увеличение числа разно-

родных элементов системы и связей между ними. Возрастает незаменимость элементов системы и, значит, ценность информации.

О возрастании ценности информации в биологическом развитии свидетельствует ряд фактов. Рекапитуляция означает возрастание незаменимости информации в эмбриогенезе. На ранних

Т а б л и ц а 17.4. Ценности аминокислотных остатков в белках

Остаток	<i>v</i>	Остаток	<i>v</i>	Остаток	<i>v</i>
1. Три	1,82	8. Лиз	0,81	15. Про.	0,60
2. Мет	1,25	9. Асп	0,79	16. Лей	0,58
3. Цис	1,12	10. Асп	0,77	17. Гли	0,56
4. Тир	0,98	11. Гли	0,76	18. Тре	0,55
5. Гис	0,94	12. Иле	0,65	19. Вал	0,54
6. Гли	0,86	13. Сер	0,64	20. Ала	0,52
7. Фен	0,86	14. Арг	0,61		

стадиях онтогенеза это проявляется очень ярко. Определенный участок бластулы или ранней гаструлы тритона ответствен за образование глаза. Этот участок — *презюмтивный глаз*. Если его пересадить в зародыш, находящийся на более поздней стадии развития, судьба презюмтивного глаза будет зависеть от места пересадки — на голове хозяина он может образовать мозг или глаз, в других областях зародыша — те органы и ткани, которые характерны для этих областей при нормальном развитии. На стадии нейрулы презюмтивный глаз становится *детерминированным глазом* — соответствующий участок образует глаз при пересадке в любой локус зародыша. *Тотипотентность* заменяется *унипотентностью* в ходе развития, т. е. возрастает незаменимость. Сходные процессы происходят при филогенезе, при видообразовании.

Незаменимость элемента системы может означать уменьшение ее приспособленности — выход из строя незаменимого элемента может привести организм к гибели, так как функция этого элемента не может быть реализована другим. Однако возрастание сложности системы вследствие роста незаменимости ее элементов делает организм более автономным и, тем самым, увеличивает его приспособленность.

Можно думать, что при биологическом развитии должна возрастать ценность информации, т. е. незаменимость элементов сообщения уже на простейшем молекулярном уровне структуры. Воспользуемся значениями *v* табл. 17.4 и вычислим разности суммарных ценностей цитохромов с ряда организмов (табл. 17.5).

Эти данные дают некоторые основания думать, что ценность белковой цепи возрастает в ходе филогенеза. Конечно, нельзя считать, что состав цитохрома с может отражать большее совершенство человеческого мозга по сравнению с мозгом животного.

Большая ценность означает лишь, что человек прошел более долгий путь эволюции.

Для гемоглобинов не получается корреляция между ценностью и положением в эволюционном древе. По-видимому, это объясняется меньшей древностью гемоглобина, чем цитохрома *c*, и, соответственно, большей долей нейтральных мутаций.

В ходе биологического развития возрастает не только ценность информации, наличествующей в организме, но и способ-

Т а б л и ц а 17.5. Разности суммарных ценностей цитохромов *c*

Человек	0,00	Кит	-0,88	Пингвин	0,00
Резус	-0,10	Кенгуру	-0,88	Курица	-0,05
Осел	-0,34	Собака	-1,06	Утка	-0,30
Лошадь	-0,43	Слон	-1,22	Эму	-0,30
Свинья	-0,58	Летучая мышь	-1,25	Голубь	-0,58
Кролик	-0,66			Черепаша	-0,80

ность биологической системы к отбору ценной информации. Эта способность достигает наиболее высокого уровня у высших животных, органы чувств которых предназначены для такого отбора. лягушка реагирует лишь на движущееся насекомое, летучая мышь, пользуясь ультразвуковой эхолокацией, воспринимает лишь отраженные, а не прямые сигналы. Отбор ценной информации лежит в основе всей творческой деятельности человека.

Как мы видели (с. 306), для получения одного бита информации нужно затратить энергию, не меньшую  $kT \ln 2$ . Эта величина есть цена одного бита любой информации — как ценной, так и не представляющей ценности, не являющейся незаменимой. Отбор ценной информации не требует дополнительных энергетических расходов. Для этого достаточно, например, такого устройства каналов в мембране рецепторной клетки, чтобы через них проходили молекулы или ионы определенной формы и размеров. Энергетические расходы, связанные с созданием специализированных каналов или рецепторных участков мембран, были понесены ранее, на предшествующих стадиях биологической эволюции.

Таким образом, живая система способна отбирать ценную информацию, не внося за это особой «платы». Иными словами, живая система развивается, приближаясь к состоянию, в котором она «платит» по  $kT \ln 2$  за один бит именно ценной информации и не «платит» ничего за не воспринимаемую информацию, лишенную ценности.

Изложенные здесь представления требуют развития и уточнений. Можно думать, что аминокислотные остатки в разных областях белковой глобулы различаются незаменимостью — ценностью. В области активного центра остатки более незаменимы. Вне активного центра заменимость велика, ценность мала. Соот-

ответственно в этой области происходят беспорядочный дрейф замещений, быстрая эволюция, основанная на нейтральных мутациях или мутациях, слабо уменьшающих адаптацию (нейтралистская теория Кимуры, с. 558). Информационные представления несомненно окажутся полезными при дальнейшем развитии теории эволюции.

Возникновение белка на заре жизни означает создание новой информации. Как это следует из нейтральной теории, структура белка в целом исходно есть запоминание случайного выбора. При последующем «редактировании» происходила подлинная эволюция активной части белка. Надо подчеркнуть, что во многих случаях важная роль в «редактировании» принадлежала ионам металлов, прежде всего цинка, железа, меди и молибдена (ср. § 6.9).

Таким образом, структура любого белка является в некотором смысле реликтовой — она несет память о своем случайном происхождении.

В ходе эволюции многократно создавались новые белки. Как показывают структурные исследования, во многих случаях новый белок содержит структурные элементы —  $\alpha$ -спирали,  $\beta$ -ленты и т. д. — своих предшественников. Именно здесь применима гипотеза «конструктор», предложенная Чернавским. Белки и, тем более, геномы строятся из уже выработанных ранее структурных элементов, образующих новые комбинации.

Изложенные здесь представления требуют, конечно, развития и уточнения. В частности, нейтральная теория пока что не рассматривает конкретную природу мутационных замещений, ограничиваясь лишь аминокислотным составом.

Нейтрально замещаемые остатки имеют, очевидно, относительно малую ценность. В дальнейшей эволюции они могут оказаться адаптивными, ценность их повысится. Возникновение новой ценной информации возможно лишь при наличии «пула» информации, обладающей низкой ценностью.

## § 17.9. Сложность и эволюция

Рассмотрев некоторые информационные аспекты биологического развития, обратимся теперь к понятию сложности, тесно связанному с теорией информации. Мы привычно говорим о возрастании сложности биологических систем в ходе эволюции. Как бы ни определять сложность, очевидно, что многоклеточный организм сложнее одноклеточного, что человек сложнее синезеленой водоросли. Однако наука требует строгих определений.

Обычно, говоря о сложности, мы имеем в виду число компонентов, образующих систему. Такое определение фигурирует, например, в классическом труде фон Неймана, посвященном теории самовоспроизводящихся автоматов. При этом фон Нейман указывал, что при высокой сложности объекта его описание может быть сложнее, чем он сам. В сложных системах формальной