

Об уточнении понятия адаптивности

Суслов В.В.

Институт цитологии и генетики СО РАН, Отдел системной биологии, Новосибирск, Россия
valya@bionet.nsc.ru

Key words: информация; эволюция; адаптация; отбор; сложность

Использование свойств информации в теории дарвиновой эволюции – это логически следующий шаг после формализации организмов, как систем управления (СУ) А.А. Ляпунова, выполненной В.А. Ратнером на базе расшифровки механизмов матричного воспроизводства генетических макромолекул, обеспечивающих функционирование молекулярно-генетических систем управления (МГСУ). Все теории эволюции базируются на одном, эмпирически найденном еще Ч. Дарвином и А.Р. Уоллесом свойстве, – полезности информации. В настоящей работе, используя формализацию В.И.Корогодина, к полезности добавлена нужность информации.

Не касаясь дискуссий о том, что такое информация (I), за точку отсчета примем то, что не оспаривается: I – это инструкция, записанная на носителе. В живых системах носитель – макромолекулы с матричным воспроизведением: ДНК, РНК. Такие молекулы способны к записи и передаче информации через процессы репликации, транскрипции (и обратной транскрипции) и реализации генетической информации через матричный процесс трансляции, чему в теории информации соответствует построение признака Q по информации I [1, 2]. Рождение новой информации I , зафиксированной на носителе (геноме) возникает в результате мутации. Отбор информацию не создает, а лишь оценивает [1]. Реализация информации, позволяющая оценить ее полезность, осуществляется при формировании признака Q .

Фактически, Q определенным конечным множеством способов (путей, процессов) направляет ресурсы R среды s на выживание носителя информации I (генома). Это отражено в репродуктивном вкладе P . Фишера ω [3] как оценка адаптивности Q и определяющей его информации I [1,2].

Согласно В.И. Корогодину [2], P – это вероятность использования ресурса R для достижения цели Z ($R \rightarrow Z$) с помощью признака $Q(I)$. Если вероятность P больше некоторой пороговой величины ($P > p$), то информация I полезна для достижения цели Z . В.И. Корогодин [2] формализовал полезность как $[R, s] \xrightarrow[p, P]{Q(I)} [Z, w]$, где w – побочный продукт достижения цели Z с использованием ресурса R . С этой точки зрения приспособленность Фишера ω – не единственная мера адаптивности, а лишь характеристика, задающая граничное условие адаптивности $\omega > 0$.

В.И. Корогодин также ввел для информации I понятие нужности, которую обозначим как U . Нужность определяется как количество (или вероятность) обращений к данной информации I [2] при условии, что имеется множество путей достижения одной и той же цели Z . Такие пути возникают в результате мутаций, изменяющих нуклеотидные последовательности. Так, прокариотический белок может быть синтезирован с гена, являющегося нормой G_0 в популяции, или с минорного варианта этого гена G^* в популяции. При равной полезности генетических инструкций

G_0 и G^* , потребность U максимальна для нормы G_0 (так как инструкция G_0 используется существенно чаще), а потребность U минорного варианта ниже. Учет потребности в адаптивной эволюции может привести к неожиданному результату – фиксации исходно низкополезного гена в популяции. В стационарных условиях среды высокий уровень полезности коррелирует с высокой величиной потребности. Чего нельзя сказать об изменяющейся среде.

Настоящая работа посвящена уточнению ключевого для дарвинизма понятия адаптивности путем изучения взаимосвязи между такими характеристиками генетических инструкций, как полезность и потребность.

Ранее было проведено компьютерное моделирование эволюционной динамики трофических сетей, формируемых консорциумом популяций $\{P_n\}$ прокариот [4]. Прокариоты находятся в среде, через которую идет стационарный проток неспецифического ресурса R из внешнего источника. Неспецифический ресурс равен нужен для выживания любой популяции консорциума. Кроме того, каждая популяция потребляет специфический трофический ресурс R_n . Каждый такой специфический ресурс R_n представляет собой побочные метаболические продукты w_m жизнедеятельности других популяций консорциума $\{P_n\}$. При этом консорциум характеризуется наличием трофических сетей. Каждая трофическая сеть представляет собой несколько популяций, связанных посредством множества метаболических продуктов $\{w_m\}$: одни популяции нарабатывают и выделяют в среду определенные метаболиты, а другие их потребляют (и наоборот). В работе [4] с использованием программного продукта «Эволюционный конструктор», предназначенного для моделирования эволюции популяций гаплоидных организмов, было показано следующее. (1) При варьировании поступления в консорциум неспецифического ресурса R происходил распад ряда прежних трофических сетей и образование новых. (2) Критически важным для выживания конкретной популяции $\{P_n\}$, характеризующейся определенным генотипом, являлось количество трофических подсетей, в которые включалась данная популяция посредством потребления различных метаболитов w_n . Согласно результатам работы [4], параметр ω (репродуктивный вклад в следующее поколение популяции, определяемый по Р. Фишеру [3]), оказался не оценкой адаптивности (т.е. способности популяции выживать, как принято в синтетической и эпигенетической теориях эволюции (СТЭ и ЭТЭ) [3]), а лишь ее граничным условием ($\omega > 0$ для невырождающихся популяций).

Параметр ω оказался граничным условием адаптивности и в долговременном (более 20 лет) эволюционном эксперименте с популяциями *E. coli* [5]. Выявление мутаций в генотипах и оценка ω для таких генотипов осуществлялись по изменению скорости роста популяций *E. coli*. Мутантные штаммы в этом эксперименте были основателями новых популяций. Для них в каждом поколении оценивалась адаптивность по Р. Фишеру (ω), характеризующая их репродуктивный вклад в следующее поколение. Оказалось, что мутации, сами по себе ведущие к падению ω , могли открывать новые возможности для эволюции в компаунде с другими мутациями, что и реализовывалось в следующих поколениях [5].

Описанный долговременный эксперимент [5], как показал проведенный анализ литературы, подтверждает полученные более 30 лет назад результаты компьютерного анализа, проведенного Ю.В. Чайковским [6], который изучал эволюционную динамику модельных клонов, чья адаптивность ω оценивалась по Фишеру.

В недавно выполненном цикле работ [7, 8] исследована эволюция активности стероидных рецепторов в той области их белковой молекулы, которая отвечает за

связывание стероидного гормона. Изучалась эволюция этих рецепторов в процессе филогенеза позвоночных [7], включая: (а) построение филогенетических деревьев и реконструкцию предковых молекул и (б) синтез генов, а также наработка с них соответствующих белков. Замечательный результат заключался в том, что были выявлены мутации, снижающие активность (или стабильность) белков-стероидных рецепторов, но в компаунде с другими мутациями, резко повышающих эти характеристики.

В работе [8] этот же результат был получен на другой основе. Описанные выше синтезированные гены стероидных рецепторов были встроены в геномы дрожжей, для которых был проведен отбор на усиление активности стероидных рецепторов по связыванию стероидного гормона.

Характерная особенность нового режима молекулярной эволюции, названного авторами работ [7, 8] «конформационным эпистазом» заключался в следующем. В процесс эволюции могут возникать и фиксироваться мутации, которые: (а) снижают специфическую активность белков, величина которой ранее являлась адаптивным признаком организма, но (б) дают возможность фиксации других замен уже как адаптивных.

Приведенные результаты свидетельствуют о необходимости дальнейшего развития теории адаптивной эволюции, учитывающей не только репродуктивный вклад ω в следующее поколение, но также другие характеристики генетической информации.

Финансирование: FWNR-2022-0020.

References

1. Чернавский Д.С. Синэргетика и информация. LENAND, URSS. 2017. 304 с.
2. Корогодин В.И., Корогодина В.Л. Информация как феномен жизни. В: Корогодин В.И. Феномен жизни. Т. 2. М.: Наука, 2012:173-338
3. Herron J., Freeman S. Evolutionary Analysis. Pearson. 2014. 864 p.
4. Lashin S.A. et al. Simulation of coevolution in community by using the "Evolutionary Constructor" program. *In Silico Biol.* 2007;7(3):261-275
5. Woods R.J. et al. Second-order selection for evolvability in a large *Escherichia coli* population. *Science.* 2011;331(6023):1433-1436
6. Чайковский Ю.В. Выживание мутантного клона. Сообщ. 1. Сообщ. 2. *Генетика.* 1977; 13(8):1467-1477, 1478-1488
7. Ortlund E.A. et al. Crystal structure of an ancient protein: evolution by conformational epistasis. *Science.* 2007;317(5844):1544-1548
8. Starr T.N. et al. Alternative evolutionary histories in the sequence space of an ancient protein. *Nature.* 2017;549(7672):409-413