

## ДЕТЕРМИНИРОВАННЫЕ МЕХАНИЗМЫ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА КАК ПЕРКОЛЯЦИОННОЙ РЕШЕТКИ

Гараева А.Я., А.Э. Сидорова, В.А. Твердислов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова  
ул. Ленинские Горы, 1, стр. 2, г. Москва, 119234, РФ; e-mail: sky314bone@mail.ru

Поступила в редакцию: 26.07.2019

**Аннотация.** Системно изложена роль естественного отбора в биологической эволюции, отражающая современные биологические концепции. Предложен и разработан новый подход к теоретическому обобщению и математическому описанию этой ключевой проблемы биологии, основанный на представлениях о физическом явлении «протекания». Естественный отбор оптимальных вариантов в эволюционном потоке мутаций рассмотрен в качестве перколяционного фильтра – физического инструмента, составляющего механизм отбора. Показано, что при отсутствии дрейфа процесс закрепления мутаций определяется только детерминированными механизмами отбора, т.е. наличием в популяции поддерживающих и запрещающих мутаций и их взаимодействием с новыми мутациями.

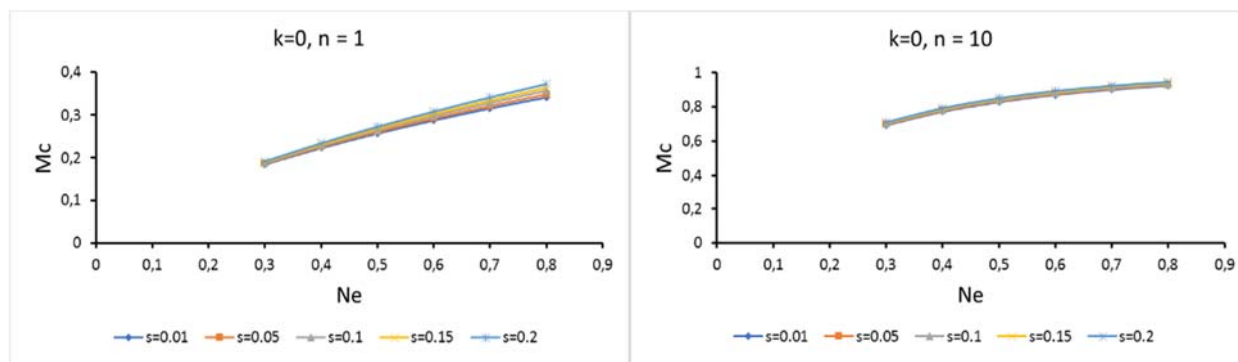
**Ключевые слова:** естественный отбор, самоорганизация, флуктуации, бифуркации, перколяции, мутации.

Естественный отбор в процессе эволюции Жизни на Земле – особая форма когерентного поведения элементов сложной системы, где критерием отбора служит развитие системы при изменении ее структуры. В ходе отбора, как правило, усиливается роль генетических и снижается значимость внешних регуляторов онтогенеза. Это определяет способность популяции как сложной системы к самоорганизации под воздействием внешних возмущений и внутренних флуктуаций [1]. Комбинаторный источник изменчивости практически неисчерпаем, но ограничен надежными структурными элементами генетической системы и совокупностью взаимодействующих мутаций [2]. Поэтому организмы способны реализовать лишь небольшую часть теоретически допустимых траекторий развития, что делает биологическую эволюцию достаточно прогнозируемым и детерминированным процессом (в границах процессов самоорганизации). В процессе закрепления мутаций работает блочный принцип эволюции, потому что эффект новых мутаций зависит от спектра предыдущих мутаций (геномы не способны адаптивно эволюционировать сразу по многим генам [3]). Последовательность закрепления мутаций определяет «вектор отбора», т.е. обратимость или необратимость процессов эволюции после очередной точки бифуркации. С физической точки зрения это кинетическая необратимость, свойственная перколяционным системам.

В физике перколяции – это явление протекания жидкостей через пористые материалы, при котором существует хотя бы один непрерывный путь через соседние проводящие узлы. Перколяции могут наблюдаться в системах, состоящих из большого числа подобных элементов или непрерывных областей, которые работают по принципу триггера [2]. Явление перколяции определяется механизмами протекания: параметрами структуры, через которую протекает поток (узлов и связей в решетке), протекающей подвижной среды и порога перколяции (критической концентрации протекающей среды) [4]. Теория перколяции находит применение в описании разнообразных систем. Различают случайные и скоррелированные перколяции.

В нашем представлении естественный отбор можно сопоставить явлению перколяции [2]. Сеть неустойчивых перколяций стохастична и непрерывно изменяема, а потому не является каналом для передачи информации и основой устойчивого развития системы. Неустойчивые траектории отфильтровываются отбором. Устойчивые (коррелированные) перколяции составляют траекторию эволюции вида или сообщества. Выход популяции или вида на устойчивую траекторию эволюции – пример динамического единства генетического и популяционного уровней, связанных обратными связями в эволюции популяции. В нашем представлении перколяционный фильтр – это физический инструмент, составляющий механизм отбора оптимальных вариантов в потоке мутаций. По сути, естественный отбор не активирует адаптивную приспособленность популяции, а определяет закономерность прохождения новых мутаций в зависимости от наличия ранее зафиксированных в популяции мутаций (фильтрационные свойства перколяционной решетки).

Самоорганизация поддерживается системой взаимодействий на горизонтальных уровнях – в популяциях. Узлы в перколяционной решетке (особи в популяции - носители и преобразователи мутаций) работают как триггерная вентильная система в потоках мутаций. Триггерные свойства узлов определяют детерминированную составляющую процесса закрепления новых мутаций (пропустить/не пропустить). Взаимодействие мутаций в чередующихся поколениях и случайные процессы дрейфа определяют коллективное поведение узлов и связей (мутаций) в пространстве перколяционной решетки. По мере накопления малых флуктуаций (мутаций) и формирования связей между мутациями, малые флуктуации преобразуются в гигантские, и система переходит на новый уровень – обретает новую структуру с новыми функциями – новый вид.



**Рисунок 1.** Графики зависимости фиксации новых мутаций (в долях от общего количества мутаций) от размера клона носителей мутаций в 1 и 10 поколениях при отсутствии дрейфа ( $k = 0$ ) и различных значениях коэффициента отбора

В данном подходе популяция рассматривается как неоднородная среда, обладающая набором мутаций. В качестве параметров системы отбора рассматриваются:

- доли мутаций от общего количества мутаций в клоне ( $M_c$ ), а также доли запрещающих ( $M_R$ ) и разрешающих ( $M_B$ ) прохождения новых мутаций;
- $M_c$  и  $M_R$  рассматриваются вне зависимости от их направленности (положительные, отрицательные и нейтральные мутации в разные временные промежутки могут менять знак в зависимости от параметров среды);
- эффективный размер популяции ( $N_e$ ) – это размер кластера носителей мутаций (принимается значение в интервале 0,3-0,80 [5-7]),
- минимальное количество поколений, необходимое для закрепления мутации (принимается равным  $n = 10$  [8]).

- коэффициент отбора (для природных популяций) принимается равным  $0,1 < s < 0,2$  [9]).

При отсутствии дрейфа процесс закрепления мутаций определяется только закономерностями отбора, т.е. наличием в популяции поддерживающих и запрещающих мутаций и их взаимодействием с новыми мутациями.

Состояние перколяционной решетки отбора, при котором формируется минимально достаточное количества носителей новой мутации (минимальный кластер), в нашей модели связано с формированием нижнего порога перколяционной решетки отбора - долей новых мутаций, которые фиксируются в популяции под воздействием детерминированных процессов отбора для минимально воспроизводящей численности клона ( $N_e = 0,3$ ) в 1-ом поколении популяции. В этом случае в 1-ом поколении  $M_c$  меняется незначительно в зависимости от значения коэффициента отбора и составляет: 0,188 при  $s = 0,05$ , 0,189 при  $s = 0,1$ , 0,191 при  $s = 0,15$ , 0,193 при  $s = 0,2$  (рис. 1).

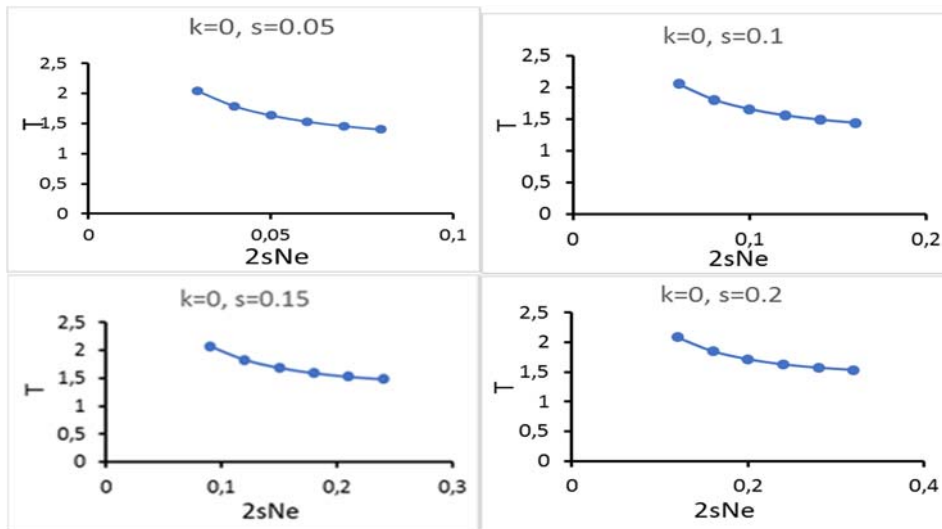
Среднее число поколений между последовательными фиксациями мутаций только под воздействием детерминированных процессов отбора [10] определяется как

$$T \approx \frac{\exp(2sN_e)-1}{2\langle M_c \rangle sN_e} \tag{1}$$

где  $\langle M_c \rangle$  – среднее значение доли зафиксированных мутаций ( $M_c$ ) для заданного  $N_e$ ,  $k = 0$  и  $s$  (табл. 1, рис. 2). В таблице представлен расчет для  $s = 0,2$ . Аналогичные расчеты проведены для всех значений  $T$ .

**Таблица 1.** Данные для расчета среднего числа поколений между последовательными фиксациями мутациями

$N_e$	$\langle M_c \rangle$	$k$	$s$	$2sN_e$	$T$
0,3	0,5099	0	0,2	0,12	2,089
0,4	0,585	0	0,2	0,16	1,8549
0,5	0,649	0	0,2	0,20	1,8549
0,6	0,694	0	0,2	0,24	1,6281
0,7	0,7346	0	0,2	0,28	1,5710
0,8	0,7682	0	0,2	0,32	1,5340



**Рисунок 2.** Графики зависимости среднего числа поколений между последовательными фиксациями мутаций при отсутствии дрейфа ( $k = 0$ ) от размера клона носителей мутаций и коэффициента отбора

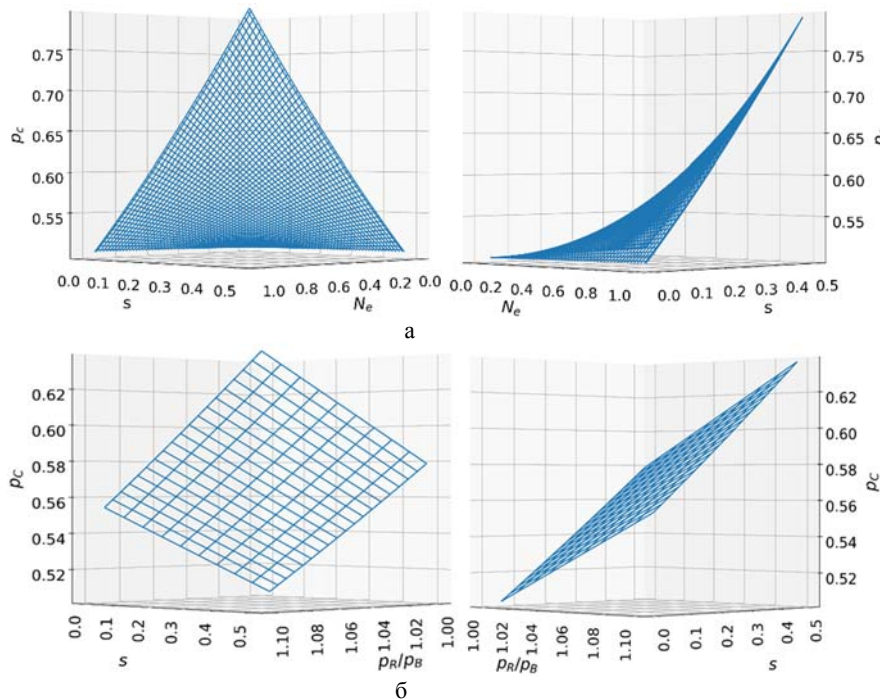
Представленные графики и данные таблицы демонстрируют, что в среднем значение количества поколений, в течение которых способны зафиксироваться мутации под управлением только отбора (при разных значениях  $s$  и  $N_e$ ), составляет 2 поколения. Полученные данные согласуются с необходимым для закрепления мутации количеством поколений ( $n = 10$  [8]).

Вероятность фиксации мутаций в общем случае, в соответствии с уравнением  $p_C = \frac{N_e s}{\{1 - \exp(-2N_e s)\}}$  [8], возрастает до 0,8, (рис. 3, а). С учетом наличия в популяции ранее закрепившихся поддерживающих и запрещающих мутаций, вероятность фиксации новых мутаций определяется в соответствии с уравнением

$$p_C = \frac{N_e s}{\{1 - \exp(-2N_e s)\}} \cdot \frac{p_R}{p_B} \tag{2}$$

где вероятность поддерживающих мутаций должна удовлетворять условию  $p_R > 0.5$ .

В 1-ом поколении при  $N_e = 0,3$  значения  $p_C$  при  $p_R = (0,51 - 0,55)$  и  $p_B = 0,5$  для всех исследуемых значений  $s$  изменяются линейно (в плоскости прямоугольника) в интервале от 0,52 до 0,57 (в среднем для всех значений  $s$ ) (рис. 3 б). Это значение  $p_C$  соответствует условиям нижнего порога перколяционной решетки, поэтому значение доли новых мутаций ( $M_C$ ), соответствующее нижнему порогу, тоже растет.



**Рисунок 3.** Вероятности фиксации мутаций: а) в зависимости от размера клона и коэффициента отбора; б) в зависимости от коэффициента отбора и соотношения  $\frac{p_R}{p_B}$  в первом поколении при  $p_B = 0,5$  и  $N_e = 0,3$

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложен и разработан новый подход, основанный на представлениях о физическом явлении «протекания» мутаций в ходе естественного отбора как перколяционного фильтра. Показано, что при отсутствии дрейфа процесс закрепления мутаций определяется только детерминированными механизмами отбора, т.е. наличием в популяции поддерживающих и запрещающих мутаций и их взаимодействием с новыми мутациями. Состояние перколяционной решетки отбора, при котором формируется минимально достаточное количества носителей новой мутации (минимальный кластер), в нашей модели связано с формированием нижнего порога перколяционной решетки отбора долей новых мутаций, которые фиксируются в популяции под воздействием только детерминированных процессов отбора ( $k = 0$ ) для минимально воспроизводящей численности популяции ( $Ne = 0,3$  от общей численности популяции).

**Список литературы / References:**

1. Prigogine I., Stengers E. *Order of the chaos. New dialogue between man and nature*. Per., 1986, 432 p.
2. Sidorova A.E., Tverdislov V.A. Self-Organization as the Driving Force for the Evolution of the Biosphere. *MOSCOW UNIVERSITY PHYSICS BULLETIN*, 2012, vol. 68, no. 5, p. 405-410
3. Daniel M. Weinreich, Nigel F. Delaney, Mark A. DePristo, Daniel L. Hartl. Darwinian Evolution Can Follow Only Very Few Mutational Paths to Fitter Proteins. *Science*, 2006, vol. 312, pp. 111-114.
4. Эфрос А.Л. *Физика и геометрия беспорядка*. М.: Наука, 1982, 176 с. [Ephros A.L. *Physics and Geometry of Disorder*. Moscow: Science, 1982. 176 p. (In Russ.)]
5. Nei M., Imaizumi Y. Genetic structure of human populations. II. Differentiation of blood group gene frequencies among isolated populations. *Heredity*, 1966, no. 21, p. 183.
6. Crow J.F., Morton N.E. Measurement of gene frequency drift in small population. *Evolution*, 1955, vol. 9, p. 202.
7. Nunney L.D. Estimating the effective size of conserved populations. *Conservation Biology*, 1994, vol. 8, p. 175.
8. Эбелинг В., Энгель А., Файстель Р. *Физика процессов эволюции*. М.: Эдиториал УРСС, 2001, 211 с. [Ebeling V., Engel A., Feistel P. *Physics of evolutionary processes*. М.: Editorial URSS, 2001, 211 p. (In Russ.)]
9. Grant V. *Organismic evolution*. University of Texas at Austin Foreword by G.G. Simpson, W.H. Freeman [et al.], San Francisco, 1977, 418 p.
10. Santiago E., Caballero A. Joint prediction of the effective population size and the rate of fixation of deleterious mutations. *Genetics*, 2016, vol. 204, no. 3, pp. 1267-1279.

**DETERMINED NATURAL SELECTION MECHANISMS  
LIKE A PERCOLATION GRID****Garaeva A.Y., Sidorova A.E., Tverdislov V.A.***Lomonosov Moscow State University, Faculty of Physics  
Leninskie Gory str., 1/2, Moscow, 119234, Russia; e-mail: sky314bone@mail.ru*

**Abstract.** The role of natural selection in biological evolution, reflecting modern biological concepts, is presented systematically. A new approach to the theoretical generalization and mathematical description of this key problem of biology, based on ideas about the physical phenomenon of "flow", has been proposed and developed. The natural selection of optimal variants in the evolutionary mutation flow is considered as a percolation filter - a physical tool that makes up the selection mechanism. It is shown that in the absence of drift, the process of fixing mutations is determined only by determined selection mechanisms, i.e. the presence of supporting and prohibiting mutations in the population and their interaction with new mutations.

**Key words:** *natural selection, self-organization, fluctuation, bifurcation, percolation, mutation.*