

## ОБ ЭВОЛЮЦИИ И КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ

К. Х. Уоддингтон  
(Эдинбургский университет)

и

Р. Левонтин  
(Чикагский университет)

Об эволюционном прогрессе часто говорят как о приобретении новой генетической информации. В настоящее время количество генетической информации, содержащейся в том или ином геноме, можно оценить числом пар нуклеотидов, т. е. на основе общего количества ДНК. Однако в действительности между этим показателем и эволюционным прогрессом нет четкой зависимости. Известно, что многоклеточные животные в общем содержат значительно больше ДНК, чем бактерии. Однако среди многоклеточных животных количество ДНК на одну клетку варьирует от вида к виду независимо от филогенетического положения этих видов. Самое большое количество ДНК на геном обнаружено не у наиболее высоко развитых организмов; например, среди позвоночных наибольшим содержанием ДНК на клетку отличаются некоторые амфибии. Есть основания полагать, что эти различия обусловлены в основном «избыточным копированием» (amplification), т. е. образованием в геноме многих копий одного локуса—явлением, о котором еще очень мало известно.

Во время неофициального обсуждения на вилле Сербеллони Уоддингтон выдвинул положение, которое затем в более строгой форме было сформулировано Левонтином (его можно было бы назвать «теоремой Сербеллони»).

Согласно этому положению, любая тенденция к увеличению количества информации в геноме в процессе эволюции находится под контролем, поскольку уровень прогресса под влиянием естественного отбора обратно пропорционален количеству единиц информации.

Это положение первоначально было выдвинуто на чисто умозрительных основаниях такого, например, типа: всегда легче достигнуть определенной цели, если для этого нужно управиться с небольшим количеством вещей, чем если таких вещей много. Более формальное рассуждение выглядит следующим образом.

Допустим, что диапазон изменчивости данного признака укладывается в ряд от 0 до  $2A$ , и предположим далее, что существует  $n$  идентичных локусов, определяющих этот признак. Для простоты допустим также аддитивность действия генов из разных локусов и аллелей каждого локуса. Тогда каждый локус характеризуется эффектами 0,  $a$  и  $2a$  соответственно для гомозиготы  $bb$ , гетерозиготы  $Bb$  и гомозиготы  $BB$ . При таком обозначении аддитивная генетическая дисперсия в каждом локусе составит  $\sigma_{Gi}^2 = a^2 p_i q_i$ .

Но согласно гипотезе  $a = \frac{A}{n}$ ,

так что  $\sigma_{Gi}^2 = \frac{A^2}{n^2} p_i q_i$

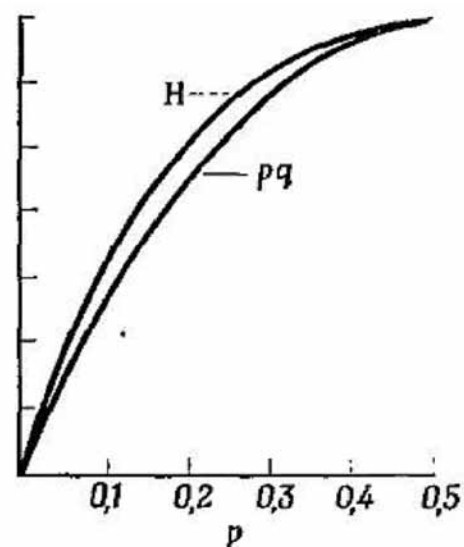
и общая аддитивная генетическая дисперсия для всех локусов составит

$$\sigma_G = \sum_i \frac{A^2}{n^2} p_i q_i = \frac{1}{n} A^2 (\bar{p}\bar{q} - \sigma_p^2).$$

Итак, мы видим, что для данного полного фенотипического ряда  $A$  аддитивная генетическая дисперсия обратно пропорциональна числу локусов, определяющих данный признак. Она уменьшается также для некоторой фиксированной средней частоты генов, если существует значительная дисперсия по частоте генов от локуса в соответствии с основной теоремой Фишера о естественном отборе уровень прогресса при отборе соответствует аддитивной дисперсии, наше интуитивное положение оказывается правильным.

К этому вопросу можно подойти и с другой стороны: любое промежуточное значение признака может быть получено и без аддитивной дисперсии, путем накопления некоторого числа локусов, гомозиготных по  $B$ , и некоторого числа локусов, гомозиготных по  $b$ , в нужном отношении. Если  $p$  локусов фиксированы по  $b$  и  $q$  локусов — по  $B$ , то  $\sigma_p^2 = \bar{p}\bar{q}$  и, по-видимому, не существует генетической дисперсии, которая создавала бы основу для действия естественного отбора.

Когда мы обращаемся к вопросу о количестве информации, содержащейся в геноме, то сталкиваемся с трудностями определения. Если рассматривать геном как предложение, в котором



Фиг. 1

буквы представляют собой аллели каждого гена, то можно использовать данное Шенноном определение информации

$$H_i = - [p_i \ln p_i + q_i \ln q_i],$$

где  $p_i$  и  $q_i$ , как и прежде,— частоты альтернативных аллелей в  $i$ -м локусе. Но произведение  $p_i q_i$ , использованное в формуле дисперсии, очень близко к  $H$  по форме.

На фиг. 1 нанесены произведение  $pq$  и  $H$  с таким масштабом, что их значения совпадают при  $p = 0,5$ . Таким образом, формула генетической дисперсии может быть представлена в следующем виде:

$$\sigma_{G_i}^2 = \frac{kA^2}{n^2} H_i,$$

где  $k$  — произвольная постоянная. В результате общая генетическая записана как

$$\sigma_G^2 = \frac{kA^2}{n^2} \bar{H},$$

так что если среднее количество информации в одном гене фиксировано, то скорость изменения популяции под влиянием естественного отбора уменьшается по мере того, как информация распространяется на все большее число генов.