

Д.А. ГРАДОВ  
В.В. КУРЯЧКИН  
В.М. КУРЯЧКИН

# ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АЛГОРИТМЫ



Гладков Л.А.  
Курейчик В.В.  
Курейчик В.М.

# Генетические алгоритмы



МОСКВА  
ФИЗМАТЛИТ ®

УДК 621.3+681.3

ББК 74.263.2

Г 52

Гладков Л. А., Курейчик В. В., Курейчик В. М. **Генетические алгоритмы** / Под ред. В. М. Курейчика. — 2-е изд., исправл. и доп. — М.: ФИЗМАТЛИТ, 2010. — 368 с. — ISBN 978-5-9221-0510-1.

Рассмотрены основные стратегии, принципы и концепции нового направления «Генетические алгоритмы». Описаны фундаментальные основы генетических алгоритмов и эволюционного моделирования. Проанализированы архитектуры генетического поиска и модели генетических операторов. Приведены конкретные примеры решения основных задач оптимизации на основе генетических алгоритмов и дано большое число контрольных вопросов и упражнений.

Для студентов вузов, обучающихся по направлению «Информатика и вычислительная техника», специальности «Информационные технологии в образовании», для специалистов, занятых разработкой интеллектуальных САПР, разработкой новых информационных технологий в науке, технике, образовании, бизнесе и экономике.

Допущено УМО вузов по университетскому политехническому образованию в качестве учебника для студентов вузов, обучающихся по направлению 210100 «Информатика и вычислительная техника», специальности 230104 «Системы автоматизированного проектирования».

© ФИЗМАТЛИТ, 2006, 2010

© Л. А. Гладков, В. В. Курейчик,  
В. М. Курейчик, 2006, 2010

ISBN 978-5-9221-0510-1

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение . . . . .	5
<b>1. Генетика и основы эволюции . . . . .</b>	<b>9</b>
1.1. Краткие исторические сведения . . . . .	9
1.2. Кроссинговер . . . . .	12
1.3. Мутация. . . . .	14
1.4. Селекция . . . . .	18
1.5. Особенности механизма эволюционной адаптации. . . . .	20
1.6. Выводы . . . . .	34
1.7. Контрольные вопросы. . . . .	35
1.8. Упражнения . . . . .	37
Глоссарий к разделу 1 . . . . .	38
Список литературы к разделу 1 . . . . .	40
<b>2. Методы оптимизации . . . . .</b>	<b>42</b>
2.1. Постановка оптимизационных задач . . . . .	42
2.2. Технологии локального поиска . . . . .	49
2.3. Выводы . . . . .	64
2.4. Контрольные вопросы. . . . .	65
2.5. Упражнения . . . . .	66
Глоссарий к разделу 2 . . . . .	70
Список литературы к разделу 2 . . . . .	73
<b>3. Основные понятия и структура генетических алгоритмов. . . . .</b>	<b>74</b>
3.1. Определения и понятия генетических алгоритмов . . . . .	74
3.2. Генетические операторы . . . . .	79
3.3. Теоретико-множественные операции над популяциями и хромосомами . . . . .	95
3.4. Простой генетический алгоритм . . . . .	104
3.5. Основные гипотезы генетических алгоритмов . . . . .	111
3.6. Введение в аксиоматическую теорию генетических алгоритмов . . . . .	120
3.7. Выводы . . . . .	126
3.8. Контрольные вопросы. . . . .	126
3.9. Упражнения . . . . .	128

---

Глоссарий к разделу 3 . . . . .	131
Список литературы к разделу 3 . . . . .	135
<b>4. Совместные схемы локального и генетического поиска . . . . .</b>	<b>137</b>
4.1. Модифицированные генетические операторы . . . . .	137
4.2. Архитектуры и стратегии генетического поиска . . . . .	149
4.3. Генетическое программирование . . . . .	170
4.4. Новые структуры генетических операторов . . . . .	175
4.5. Параллельные генетические алгоритмы . . . . .	188
4.6. Выводы . . . . .	192
4.7. Контрольные вопросы . . . . .	193
4.8. Упражнения . . . . .	195
Глоссарий к разделу 4 . . . . .	197
Список литературы к разделу 4 . . . . .	199
<b>5. Оптимизационные задачи на графах . . . . .</b>	<b>200</b>
5.1. Генетические алгоритмы разбиения графов . . . . .	200
5.2. Решения задачи о коммивояжере . . . . .	221
5.3. Задачи раскраски, построения клик и независимых множеств графов . . . . .	230
5.4. Определение планарности графов на основе генетического поиска . . . . .	242
5.5. Определение изоморфизма графов . . . . .	268
5.6. Генетический алгоритм определения паросочетаний графа . . . . .	276
5.7. Квантовый алгоритм построения Гамильтонова цикла . . . . .	279
5.8. Нечеткие генетические алгоритмы решения задач оптимизации и проектирования . . . . .	281
5.9. Выводы . . . . .	298
5.10. Контрольные вопросы . . . . .	298
5.11. Упражнения . . . . .	299
Глоссарий к разделу 5 . . . . .	300
Список литературы к разделу 5 . . . . .	301
Заключение . . . . .	303
Приложения . . . . .	305
Приложение 1. Элементарные сведения из теории алгоритмов . . . . .	305
Приложение 2. Примеры реализации основных генетических операторов . . . . .	319
Приложение 3. Задания к лабораторным работам . . . . .	338
Приложение 4. Методические указания к выполнению курсовой работы . . . . .	351
Приложение 5. Примеры тестовых заданий по курсу . . . . .	356

## Введение

На базе фактов и законов (аксиом) с помощью логического вывода создаются научные теории. Однако особую роль играют аналогичные механизмы научного поиска, объединенные термином «интуиция».

*А. Сухотин*

Большинство задач науки и техники относятся к обширному классу проблем поиска оптимальных решений, т. е. к оптимизационным задачам.

Часть задач оптимизации относится к классу комбинаторных и они, в большинстве случаев, имеют не одно, а множество решений различного качества. Существует множество алгоритмов для решения таких задач. Ядром всех комбинаторных алгоритмов являются операции полного или сокращенного перебора подмножеств решений. Стратегия комбинаторного перебора в различных алгоритмах реализуется по-разному. Для поиска лучшего решения, как правило, осуществляются направленный, случайный и комбинированный переборы всевозможных значений параметров задачи. В этой связи разрабатывается большое число точных, переборных и эвристических методов решения этих задач. До последнего времени не существовало эффективного механизма поиска решений на множестве альтернатив, что затрудняло получение качественных результатов за приемлемое время.

В конце 1960-х годов американский исследователь Джон Холланд в качестве принципов комбинаторного перебора вариантов решения оптимизационных задач предложил использовать методы и модели механизма развития органического мира на Земле. Поскольку основные законы эволюции живых организмов были исследованы генетикой, то и предложенный механизм получил название «генетические алгоритмы» (ГА). Первый ввел в обиход термин «генетический алгоритм» Д. Багли (США) в своей диссертации в 1967 г.

В мире сейчас успешно развиваются три основные научные школы по генетическим алгоритмам. К ним относятся американская, европейская и российская школы. В американской школе отметим таких

ученых, как Д. Холланд, Д. Гольдберг, Д. Коца, Л. Чамберс и др. В европейскую школу входят такие ученые, как Р. Клинг, П. Банерджи, Э. Фалькенауер и др. В российской отметим И. Букатову, Д. Батищеву, И. Норенкова, авторов книги и многих др. Интерес к этой области исследований в мире с каждым годом возрастает. Для дальнейшего успешного развития этого направления в России необходимы учебники и монографии различных школ. Хочется надеяться, что этот пробел в ближайшее время будет восполнен.

Предлагаемое учебное пособие частично восполняет этот пробел. Учебное пособие предназначено для студентов, обучающихся по всем специальностям направлений «Информатика и вычислительная техника» и «Информационные системы», а также может быть полезно студентам других специальностей, желающим углубить свои знания в области методов оптимизации. Кроме того, пособие может быть полезно специалистам и инженерам соответствующих специальностей, оно может быть использовано при повышении квалификации и переподготовке специалистов по информационным технологиям.

Учебное пособие помимо оригинальных научных исследований авторов включает хорошо методически проработанные исследования Д. Холланда, Д. Голдберга, Дэвиса, Л. Чамберса (США), а также других российских и зарубежных ученых. Материалы каждого раздела пособия подготовлены на основе анализа существующей литературы, список которой приведен в конце каждого раздела. В учебном пособии содержатся материалы курсов лекций «Методы генетического поиска», «Эволюционное моделирование» и «Генетические алгоритмы», которые авторы читают в Таганрогском государственном радиотехническом университете. Частично материалы учебного пособия были апробированы при чтении лекций профессором В. М. Курейчиком в Мичиганском государственном университете (США) в 1992, 1993, 1994 годах.

Учебное пособие включает материал, который, в отличие от документаций на программные системы, содержит концепции, принципы, стратегии и методы генетического поиска, а также процедуры использования средств программных систем для решения конкретных задач проектирования на основе генетических алгоритмов.

Учебное пособие состоит из одной книги. Центральной частью пособия являются разделы 2–5, где приведены фундаментальные математические основы генетических алгоритмов, описаны процедуры генетического поиска, в которых шаг за шагом комментируется решение практических задач проектирования с момента постановки задачи до описания алгоритма и выполнения процедур работы.

Учебное пособие включает следующие разделы:

- генетика и основы эволюции (раздел 1);
- методы оптимизации (раздел 2);
- основные понятия и структура генетических алгоритмов (раздел 3);
- совместные схемы локального и генетического поиска (раздел 4);
- оптимизационные задачи на графах (раздел 5).

## Комплексная цель и задачи изучения учебника

### Цель учебника:

- дать представление о фундаментальных основах, общих принципах и законах, истории и основных этапах развития современной генетики, основных принципах теории эволюции Ч. Дарвина;
- изучить базовые формы и механизмы генетической изменчивости организмов, ознакомиться с основополагающими законами и принципами популяционной генетики и эволюционной изменчивости;
- рассмотреть основные математические модели процесса эволюции в естественных сообществах, изучить различные стратегии генетического поиска на базе различных моделей эволюции;
- дать представление об основных понятиях и определениях теории генетических алгоритмов, ознакомиться с различными моделями генетических алгоритмов;
- изучить структуру генетических алгоритмов, получить представление о простом генетическом алгоритме, рассмотреть основные гипотезы генетических алгоритмов,
- ознакомиться с основными видами генетических операторов, новыми модификациями основных генетических операторов;
- изучить базовые принципы и основные подходы к построению совместных схем локального и генетического поиска оптимальных решений;
- ознакомиться с наиболее распространенными архитектурами и стратегиями генетического поиска оптимальных решений;
- получить представление о генетическом программировании и его базовыми принципами, рассмотреть многоуровневые схемы организации генетического поиска.

В результате освоения учебника студент должен быть готов продемонстрировать следующие **компетенции** и **уровень подготовки**:

- 1) знание основных естественнонаучных понятий, определений и терминов, заимствованных из биологии, генетики, теории эволюции и используемых в теории эволюционного моделирования, а также в процессе создания и практического использования генетических алгоритмов;
- 2) умение идентифицировать основные формы и механизмы генетической изменчивости, действующие в естественных организмах и системах;
- 3) навыки по составлению и модификации математических моделей, позволяющих симулировать эволюционные процессы, протекающие в естественных популяциях и биологических системах;
- 4) возможности использования методов формализации параметров и построения математической модели решаемой задачи;
- 5) знание основных определений и понятий теории генетических алгоритмов, базовой структуры генетических алгоритмов;

- 6) навыки по составлению математических моделей решаемых задач и подбору необходимых генетических операторов, выбору необходимой архитектуры и структуры генетического поиска;
- 7) возможности использования основных гипотез генетических алгоритмов для оценки вероятности «выживания» лучших решений в процессе генетического поиска;
- 8) знание основных методов и схем локального поиска;
- 9) умение в зависимости от специфики решаемой задачи строить новые или использовать существующие модификации основных генетических операторов;
- 10) навыки по модификации и составлению новых архитектур, стратегий и схем совместных локального и генетического поисков для решения практических задач оптимизации;
- 11) возможности использования различных моделей эволюции и уровней иерархии для повышения эффективности генетического поиска.

Самостоятельная работа с учебником предусматривает проработку лекций, подготовку к выполнению и сдаче лабораторных работ, тестирование, а также изучение литературы, формулировку цели работы, объекта и задач исследования, методов, источников и средств библиографического поиска, использованных для достижения поставленной цели.

Авторы благодарны членам научно-педагогической школы «Интеллектуальные САПР» Таганрогского государственного радиотехнического университета за обсуждение результатов работы. Выражаем искреннюю благодарность сотрудникам, аспирантам и студентам кафедры САПР за помощь в апробации алгоритмов и программ, ректору Таганрогского государственного радиотехнического университета Захаревичу В. Г. за поддержку исследований. Особо отметим работу рецензентов — профессоров Попова Э. В., Емельянова В. В., Еремеева А. П., чьи пожелания и замечания способствовали улучшению качества пособия.

Мы понимаем, что пособие не свободно от недостатков. Все замечания и предложения будут с благодарностью приняты.

*Авторы*

# 1. ГЕНЕТИКА И ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ

Все в биологии имеет смысл лишь в свете эволюционного учения.

*Ф. Добжанский*

Я понимаю под эволюцией все изменения (большие и малые), видимые и невидимые, адаптивные и неадаптивные.

*М. Кимура*

## 1.1. Краткие исторические сведения

1. Основоположителем генетики является Иоганн Грегор Мендель, который в середине XIX в. открыл общий закон природы и вывел формулы расщепления признаков в гибридном потомстве. Известны три знаменитых закона И. Менделя:

1) **закон однородности и реципрокности** (взаимность, эквивалентность). Первое гибридное поколение оказывается полностью однородным;

2) **закон расщепления**. При скрещивании гибридов первого поколения в потомстве происходит расщепление признаков по фенотипу 3:1, а по генотипу в отношении 1:2:1<sup>1)</sup>;

3) **закон независимой комбинации**. Закон справедлив для потомков родителей, отличающихся более чем одной парой признаков, и говорит о том, что признаки наследуются независимо друг от друга.

И. Мендель пришел к выводу, что наследственность прерывиста (дискретна), что наследуется не большая совокупность свойств, а отдельные признаки. Он предположил, что в половых клетках есть какие-то материальные структуры (позже их назвали **генами**), ответственные за формирование признаков. Одна из основных заслуг И. Менделя — его гипотеза о материальных задатках, которые в двойном комплекте находятся в клетках и которые зародыш получает от обоих родителей. Такие задатки (**хромосомы**) играют важную роль в явлениях наследственности. Они представляют собой нитевидные

---

<sup>1)</sup> Фенотип и генотип — см. глоссарий.

структуры, находящиеся в клеточном ядре. Каждый вид характеризуется вполне определенным числом хромосом, во всех случаях оно четное и их можно распределить попарно. При делении половых клеток и в процессе оплодотворения каждая хромосома ищет себе подобную хромосому. Они сближаются, располагаются параллельно друг другу и почти сливаются. Затем они расходятся. Но во время контакта почти все хромосомы обмениваются частями. Получается двуядерная клетка. После этого ядра сливаются и образуется одно ядро с нормальным двойным набором хромосом. Получившаяся клетка (**зигота**), многократно делясь, образует зародыш, из которого и развивается организм. Соответственно **гетерозиготой** называется особь, в которой все аллели отличаются, а **гомозиготой** — особь, в которой все аллели данного гена одинаковы.

2. В клетках существует сложный и важный механизм перераспределения хромосом. Каждая клетка организма имеет одинаковое число хромосом. У потомков содержится то же самое число хромосом, причем ровно половина от отца, а половина — от матери. Хромосомы передают наследственные признаки. Ч. Вильсон в 1900 г. определил, что хромосомы состоят из генов. Модель хромосомы в настоящее время — это нить, на которую, словно бусины, нанизаны гены. Определяют гомологичные и негомологичные хромосомы.

Гомологичными хромосомами называются пары одинаковых хромосом, несущие гены одинаковых признаков. Две гомологичные хромосомы (одна от отца, а другая от матери) сближаются при созревании половых клеток и обмениваются частями. Это явление назвали **crossover** (**кроссинговер**). Он происходит случайным образом между разными генами с разной частотой.

3. В 1809 г. Ж. Б. Ламарк определил **эволюцию** как возникновение новых форм путем постепенного изменения старых. При этом происходит усложнение форм. Он считал, что организмы изменяются под прямым воздействием окружающей среды, что причиной эволюции являются «упражнения» органов и внутреннее стремление к прогрессу.

4. Ч. Дарвин определил в живой природе существование общего принципа — **естественного отбора**. Он различал две стороны эволюционного учения: учение о материале для эволюции и факторах. Движущая сила эволюции — естественный отбор.

5. Одним из основателей генетики является датский генетик В. Иогансен. Он впервые ввел термины ген, генотип, фенотип, аллель. **Ген** — независимая, комбинирующаяся и расщепляющаяся при скрещиваниях единица наследственности, отвечающая за появление какого-либо признака. **Генотип** — совокупность всех генов, находящихся в хромосомах организма. Он содержит всю наследственную информацию и передает ее от поколения к поколению на основе генетической программы. На ее основе формируется

совокупность всех внешних и внутренних признаков, характеризующая организм, называемая **фенотипом**.

**6.** В настоящее время считается, что гены определяют механизм наследования. Он связан с отбором. Через отбор происходит направленное влияние окружающей среды на наследственную изменчивость. Отметим, что наследственная изменчивость случайна. Под воздействием окружающей среды отбираются признаки, которые лучше других соответствуют условиям жизни. Г. де Фриз наследственные изменения отдельных генов назвал **мутациями**. Мутации служат элементарным материалом для эволюционного процесса.

В процессе эволюции в результате естественного отбора наследственных мутаций возникают адаптации. **Адаптация** — это процесс приспособления строения и функции организмов к условиям внешней среды. Считается, что развитие природы идет по пути возникновения все новых и новых механизмов адаптации.

Приведем факторы, которые меняют генетический состав природной **популяции**:

1. **Мутационный процесс.** Согласно закону Г. Харди и В. Вайнберга равновесие устанавливается после первого скрещивания. В каждом поколении возникают новые мутации, происходит скрещивание, вызывающее новое равновесие и т. д. Следовательно, благодаря мутационному процессу состояние равновесия непрерывно меняется.
2. **Изоляция.** Чем меньше размер популяции, тем более вероятно, что в ней проявятся скрытые изменения.
3. **«Волны жизни».** Изоляция ведет к уменьшению величины популяции. Объем популяции может меняться в зависимости от окружающей среды, т. е. на основе обратной связи.
4. **Отбор.** Факторы 1, 2, 3 — ненаправленные, они изменяют состав популяции случайным образом. Фактор 4 в отличие от них действует в определенном направлении, которое наилучшим образом соответствует условиям жизни.

**7.** Классическая генетика к началу 1940-х годов пришла к пониманию **дискретности** таких качеств, как наследственность и изменчивость. Это стало возможным в первую очередь благодаря формированию теории гена в работах школы Т. Моргана. Основные положения этой теории можно сформулировать следующим образом.

1. Все признаки организмов находятся под контролем генов.
2. Гены — элементарные единицы наследственной информации — находятся в хромосомах.
3. Гены могут изменяться, т. е. мутировать.
4. Мутации отдельных генов приводят к изменению отдельных элементарных признаков, или фенотипов.

**8.** В 1953 г. с работ М. Уотсона и Ф. Крика началась новая наука — молекулярная генетика. Биохимические особенности живых организмов наследуются по законам, которые открыл И. Мендель. Все

биохимические реакции в клетках управляются сложными белковыми веществами — ферментами. Существует следующая гипотеза: один ген — один фермент. Следовательно, функция гена состоит в образовании какого-либо одного фермента. В генах «записаны» планы строения белков — планы всех наследственных признаков. В процессах наследования признаков определяющую роль играет поведение хромосом при делении клеток.

9. В настоящее время ген определяют как структурную **единицу наследственной информации**, далее неделимую в функциональном отношении. Его рассматривают как участок молекулы ДНК, кодирующий синтез одной макромолекулы или выполняющий какую-либо другую элементарную функцию. Комплекс генов, содержащихся в наборе хромосом одного организма, образует **геном**. Ген — сложная структура, состоящая из мутирующих элементов, разделяемых при рекомбинации.

## 1.2. Кроссинговер

1. Рекомбинация сцепленных генетических факторов свойственна всем группам организмов, исследованным к настоящему времени. Генетическая рекомбинация реализует несколько типов перераспределения наследственных факторов:

- рекомбинация хромосомных и нехромосомных генов;
- рекомбинация целых негомологичных хромосом;
- рекомбинация участков хромосом, представленных непрерывными молекулами ДНК.

При решении задач оптимизации возможно моделирование процессов рекомбинации. В этом случае любое решение рассматриваемой задачи представляется как некоторая информация, способная к обновлению посредством введения элементов другого решения. В задачах оптимизации условно считают, что хромосомы являются закодированным представлением альтернативных решений. Хромосомы, представляющие собой отображения решений, должны быть гомологичны, так как являются взаимозаменяемыми альтернативами. Новый механизм решения оптимизационных задач в отличие от существующих механизмов осуществляет не замену одного сгенерированного решения на другое, что осуществимо простой оценкой исходных решений в соответствии с принятым критерием, а получение новых решений посредством обмена между ними информацией.

Каждый участок хромосомы (альтернативного решения) несет определенную функциональную нагрузку. Желательно создание такой комбинации участков хромосом, которая составляла бы наилучшее из решений, возможное при исходном генетическом материале. Поэтому целью рекомбинации является накопление в конечном решении всех лучших функциональных признаков, какие имелись в наборе исходных решений.

2. Рассмотрим рекомбинацию участков хромосом, представленных непрерывными молекулами ДНК. Здесь может быть выделено несколько подтипов рекомбинации:

- *регулярная (общая) рекомбинация*, представляющая собой кроссинговер, т. е. обмен гомологичными участками в различных точках гомологичных хромосом, приводящий к появлению нового сочетания сцепленных генов;
- *спрайт* — специфическая рекомбинация, т. е. обмен генных носителей, часто разных по объему и составу, на коротких специализированных участках;
- *нереальная рекомбинация*, реализующая негомологичные обмены. Негомомологичный обмен в целом не представляет интереса, так как появляются нереальные решения исследуемой задачи.

Схему реализации кроссинговера покажем на рис. 1.1.

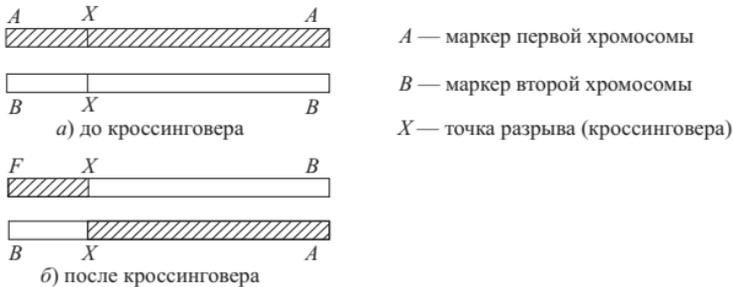


Рис. 1.1. Схема реализации кроссинговера

Т. Морган предположил, что кроссинговер может происходить не только в одной, но и в двух и даже большем числе точек. На рис. 1.2 представлена экспериментально установленная схема двойного кроссинговера между хромосомами ( $w$  и  $f$ ).

Как видно на рис. 1.2, б, точки разрыва определяются в местах пересечения хромосом. Первая хромосома, потомок, содержит по краям две части хромосомы  $f$  и в центре — одну часть из хромосомы  $w$ . Вторая хромосома, потомок, содержит по краям две части хромосомы  $w$  и в центре — одну часть из хромосомы  $f$ . В настоящее время существует большое число схем реализации механизма кроссинговера. Таким образом, в общей схеме реализации кроссинговера

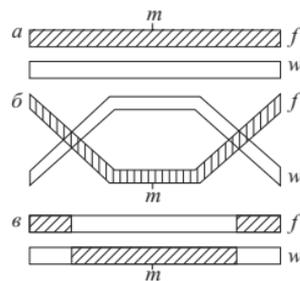


Рис. 1.2. Схема двойного кроссинговера: а) до кроссинговера; б) во время кроссинговера; в) после кроссинговера

можно выделить два варианта обмена информацией. В первом варианте используется одна точка разрыва, а во втором — две и более точек разрыва.

### 1.3. Мутация

1. По Г. Менделю, расщепление при независимом наследовании и при кроссинговере определяет генетическую изменчивость организмов вследствие комбинаторики существующих генов (аллелей). **Генетическая изменчивость** — это изменения, произошедшие в структуре генов и передаваемые по наследству. **Изменчивость** — разнообразие признаков и свойств у особей и групп особей любой степени родства. Различают изменчивость направленную и ненаправленную.

2. **Направленная**, или **определенная**, **изменчивость** обычно массовая и приспособительная. В данном случае наследуется не изменение признака, а способность к изменению, но в разной степени. Определенная изменчивость есть продукт эволюции, способность к ней возникает в результате отбора в течение многих поколений. Но само изменение признака под влиянием какого-нибудь фактора внешней среды исчезает с гибелью организма, потомки должны обрести его заново. Только в этом смысле определенная изменчивость является ненаследуемой. Это — наследственность, проявляющаяся в фенотипе не всегда, а лишь при воздействии определенного фактора внешней среды.

3. **Ненаправленная**, или **неопределенная**, **изменчивость** возникает независимо от природы вызвавшего ее фактора, причем изменяющийся признак может изменяться и в сторону усиления, и в сторону ослабления. При этом она не массовая, а единичная. Различают два типа неопределенной изменчивости — **комбинативную** и **мутационную** изменчивость.

Источником комбинативной изменчивости являются новые сочетания материнских и отцовских хромосом, возникающие при образовании потомства. При этом хромосомы иногда обмениваются частями (кроссинговер), так что число комбинаций генов в каждом новом поколении резко возрастает. Возможное число генотипов определяется выражением

$$g = \left[ \frac{r(r+1)}{2} \right]^m,$$

где  $r$  — число аллелей,  $m$  — число генов.

**Мутационная изменчивость** — процесс изменения генетической структуры организма, его генотипа. При этом изменяется число хромосом, или их строение, или же структура слагающих хромосому генов. Как и комбинативная изменчивость, мутационная — процесс ненаправленный (признаки могут изменяться случайным образом), немассовый (одновременное возникновение какой-нибудь одной мутации у целого

ряда особей в популяции невозможно) и неприспособленный повышать и понижать жизнеспособность их носителей.

Неопределенная изменчивость — материал для процесса эволюции. Изменения организмов, по Ч. Дарвину, отбираются факторами внешней среды. При этом с большей вероятностью выживают и оставляют потомство носители полезных в данной среде признаков, возникших в результате мутации или рекомбинации определяющих эти признаки генов.

Мутационная изменчивость связана с процессом образования мутаций. **Мутация** — генетическое изменение, приводящее к качественно новому проявлению основных свойств генетического материала. Считается, что при мутации происходят внезапные скачкообразные изменения в структуре генотипа.

4. Мутационная теория создана Г. де Фризом. Ее основные положения следующие:

- мутации — дискретные изменения наследственности;
- мутации в природе спонтанны;
- они передаются по наследству;
- мутации встречаются редко;
- они могут быть вредными, полезными, нейтральными и т. п.

5. Существует много систем классификации мутаций, их можно разделить

- 1) по способу возникновения: спонтанные мутации, индуцированные мутации. Возникают редко. Процесс зависит от внутренних и внешних факторов;
- 2) по адаптивному значению выделяют мутации: положительные, отрицательные, нейтральные;
- 3) по изменению генотипа мутации бывают: генные (точковые), хромосомные, геномные;
- 4) по локализации в клетке: ядерные, цитоплазматические.

6. В задачах оптимизации, как считают авторы, наибольший интерес представляют модели мутаций третьего вида. В этой связи рассмотрим их подробнее.

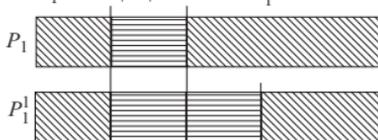
6.1. **Генные мутации** затрагивают, как правило, один или несколько генов. При этом один ген (или их последовательность) может превратиться в другой, может выпасть либо дублироваться, а группа генов может развернуться на 180 градусов.

6.2. **Хромосомные мутации** приводят к изменению числа, размеров и организации хромосом. Существуют внутривхромосомные перестройки и межхромосомные перестройки.

Внутривхромосомные перестройки подразделяются на дупликации, делеции и инверсии:

• **дупликация**, т. е. удвоение. При этом один из участков хромосомы представляется более одного раза. Например:

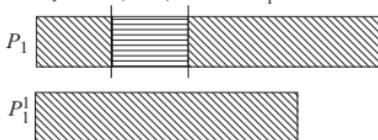
$$P_1: ABC|D|EFGH \rightarrow P_1^1: ABCDDEFGH$$



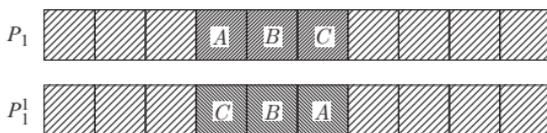
здесь и далее метка | — означает точку или место разрыва хромосомы.

• **делеция**, т. е. удаление внутреннего участка хромосомы. Например:

$$P_1: ABC|DE|FGH \rightarrow P_1^1: ABCFGH$$

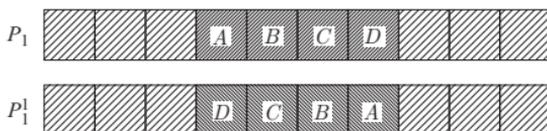


• **инверсии** — повороты участка или всей хромосомы на 180 градусов. Инвертированный участок при нечетной длине хромосомы включает центральный ген (перцентрическая инверсия) или не включает его при четной длине хромосомы (парацентрическая). Например, перцентрическая инверсия запишется так:



здесь длина участка инвертированной хромосомы  $L(P_1) = 3$ .

A парацентрическая инверсия, например, такова:



здесь  $L(P_2) = 4$ .

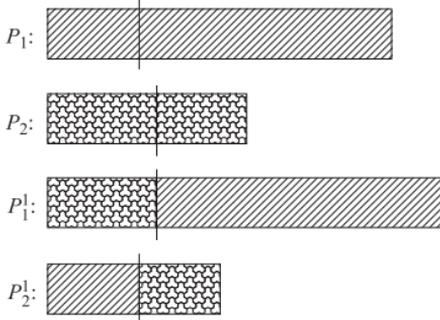
Межхромосомные перестройки часто называют **транслокациями**. При этом участок хромосомы перемещается (транслоцируется) на другое место хромосомы. Выделяют следующие типы транслокаций: реципрокные, нереципрокные (транспозиции), децентрические (полицентрические) и центрические (робертсоновские).

**Реципрокные** — взаимный обмен участками негомологичных хромосом. В отличие от кроссинговера, при транслокации происходит обмен участков хромосом различной длины. Например,

$$P_1: AB|CDEFGH$$

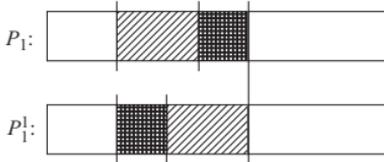
$$P_2: MNO|PQR$$

$$P_1^1: MNOCDEFGH$$

$$P_2^1: ABPQR$$


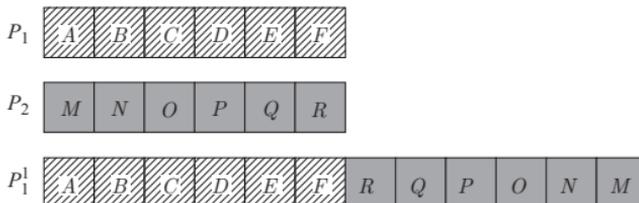
**Нереципрокные (транспозиции)** — участок хромосомы изменяет свое положение или включается в другую хромосому без взаимного обмена. Например,

$$P_1: A|BC|DEF|GH$$

$$P_1^1: ADEFBCGH$$


**Дицентрические (полицентрические)** — слияние двух (или более) фрагментов хромосом, несущих участки с центромерами.

**Центрические (робертсоновские)** — происходят при слиянии двух центромер хромосом с образованием одной мета- или субметацентрической хромосомы при инверсии второй хромосомы. Например:



7. В естественных системах роль мутаций заключается в том, что именно они генерируют новые функции, затем происходит дупликация, закрепляющая обе функции, а далее начинается отдельная эволюция исходной и новой функций. Мутация при постоянстве целевой функции оказывается решающим фактором адаптации. Установлено, что в неизменных условиях биологические виды дают более высокую адаптивность.

В общем же эволюция стремится к усреднению (так как происходит все более однородное смешивание разного по качеству генетического материала). Поэтому для получения наилучших результатов в качестве одного из методов используется селекция.

## 1.4. Селекция

1. Применение селективных методов означает методический отбор генетического материала в соответствии с принятым критерием, что должно повысить скорость получения конечного результата и его качество. Отметим, что ускорение мутационного процесса ведет к получению все более разнообразного генетического материала.

**Селекция** представляет собой форму искусственного отбора, где в отличие от естественного отбора эволюция направляется факторами внешней среды. Селекция как наука создана Ч. Дарвином, который выделял три формы отбора:

- 1) естественный отбор, вызывающий изменения, связанные с приспособлением к новым условиям;
- 2) бессознательный отбор, при котором в процессе эволюции сохраняют лучшие экземпляры;
- 3) методический отбор, при котором проводится целенаправленное изменение популяций в сторону установленного идеала.

В учении об отборе Ч. Дарвин показал, что основой является отбор наилучших форм, требующий таких условий, как:

- полный выбор исходного материала;
- правильная постановка цели;
- проведение селекции в достаточно широких масштабах и возможно более жесткий отбор материала;
- отбор по одному основному признаку.

**2. Естественный отбор** — процесс, направленный к повышению (или понижению) вероятности оставления потомства одной формой организмов по сравнению с другими. Отбор, прежде всего, действует в пределах каждой популяции, отбирая те или иные входящие в ее состав генотипы.

При относительной стабильности внешних условий преобладающие генотипы все время будут сохранять свое доминирующее положение. Напротив, все отклонения от этой группы будут уничтожаться. Такая форма отбора названа *центростремительным* или *стабилизирующим*

*отбором*. Однако при изменении условий существования может произойти отбор, ведущий к замене одних количественно преобладающих генотипов другими. Эта форма отбора названа *движущей*, или *ведущей*.

Естественный отбор — единственный направляющий эволюцию элементарный фактор. Его действие всегда направляется складывающимися условиями существования.

Рассмотренные выше факторы по степени влияния на эволюцию можно упорядочить следующим образом:

- 1) естественный отбор;
- 2) изоляция;
- 3) колебание численности популяции;
- 4) мутационные процессы.

**3.** В современной селекции широко применяют массовый и индивидуальный отбор. Для создания генетически устойчивых видов, обладающих желаемыми признаками, необходимо знать генетическую структуру исходных популяций. Массовый отбор, производимый по фенотипу, является менее эффективным, чем индивидуальный.

При индивидуальном отборе популяцию делят на отдельные части, причем для размножения выбирают носителей желаемых свойств. Иногда отбор ведут по боковым родственникам.

**Инбридинг** — близкородственное скрещивание — позволяет быстро выделить части, несущие желаемые гены. Здесь применяется жесткий отбор экземпляров, а также введение в части популяции нового генетического материала.

Рассмотрим схему селекции. Вначале создают несколько частей популяций, несущих желаемые признаки. Затем из них получают межлинейные гибриды первого поколения. Экземпляры, дающие наилучшие комбинации признаков, отбирают для последующего размножения. При скрещивании различных видов гибриды первого поколения часто превосходят лучшую из родительских форм. В последующих поколениях, даже уже во втором, эти признаки ослабевают и потом затухают. Их закрепление в поколениях — одна из важнейших генетических задач селекции.

**4.** Подобную схему селекции можно использовать при решении оптимизационных задач. В соответствии с принятым критерием даем оценку каждому из альтернативных решений, отбираем и закрепляем те решения, которые получили наиболее высокую оценку.

Генетический материал обладает такими универсальными свойствами, как дискретность, непрерывность, линейность и относительная стабильность, выявляемыми в ходе генетического анализа.

**Дискретность** — существование гена, хромосомы, генома — проявляется в виде множества аллелей, соответствующих гену, множества генов, соответствующих группе сцепления (хромосоме), множества групп сцепления, соответствующих геному. Это значит, что можно

выделять в исходном генетическом материале отдельные фрагменты, контролирующие те или иные функции.

**Непрерывность** — физическое единство групп сцепления — проявляется в существовании множества генов, обнаруживающих сцепление между собой. Это свойство находит выражение также в различных типах эффекта положения гена. Это свойство означает, что определенные комбинации генов совместно контролируют некоторую функцию.

**Линейность** — одномерность записи генетической информации — проявляется в определенной последовательности генов в пределах группы сцепления.

**Относительная стабильность генетического материала** — его способность к изменениям — проявляется в мутациях, что означает способность генов к воспроизведению и изменению с последующим воспроизведением измененных вариантов.

Повышение разрешающей способности генетического анализа возможно с помощью:

- анализа большого числа особей;
- применения кроссинговера;
- ускорения мутационного процесса;
- применения селективных методов.

Все эти приемы имеют большое значение в живой природе и могут найти применение при решении технических задач. Легко видеть, что увеличение числа хромосом (решений) приводит к росту разнообразия генетического материала, что означает увеличение исходного набора контролируемых генами функций, а это, в свою очередь, позволяет провести более широкий отбор альтернатив и тем самым улучшить конечное решение.

## 1.5. Особенности механизма эволюционной адаптации

1. Основной эволюционных процессов в органическом мире служит популяция. **Популяция** — это многочисленная совокупность особей определенного вида, в течение длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенный участок географического пространства, внутри которого осуществляется та или иная степень случайного свободного скрещивания. Надстройкой популяции является вид.

**Вид** состоит из нескольких популяций, каждая из которых эволюционирует самостоятельно. В популяции нет тождественных особей. Каждая особь является носителем уникального генотипа, который управляет формированием фенотипа.

Элементарным носителем генотипа в организме каждой особи является клетка. Но поскольку жизнь клетки намного меньше жизни особи, то фактическим носителем генотипа является череда поколений клеток. Рождение новых поколений клеток обеспечивается биосинтезом клеток. В процессе биосинтеза генотип особи не меняется.

2. Существование каждой особи ограничено некоторым интервалом времени, по завершении которого особь погибает. При этом генотип особи исключается из генофонда популяции. Существенным фактором является то, что при жизни особь может передать наследственную информацию — генотип — потомству. Существуют два **механизма передачи наследственной информации** при рождении потомства:

- **бесполое размножение**; основано на равном делении ядер клеток, при котором происходит простое копирование наследственной информации без какого-либо изменения;
- **половое размножение**; основано на редукционном и последующем равном делениях ядер клеток двух родителей, в результате чего потомок получает копии наследственной информации обоих родителей.

В настоящее время установлено, что наследственные факторы — гены — являются специфическими молекулами ДНК или функционально обособленными участками таких молекул и что устойчивая передача генов от родителей к потомкам зависит, в первую очередь, от способности молекул ДНК к авторепродукции.

3. Участки молекул, занимаемые отдельными генами, называются **локусами**. Для многих локусов известно не одно, а несколько устойчивых состояний генов. Такие состояния генов называют аллеломорфными генами, аллеломорфами, или просто **аллелями**. Например, моделью, поясняющей понятия локусов и аллелей, может быть следующая запись:

A	B	C	D	E	F
1	2	3	4	5	6

Здесь *A, B, C, D, E, F* — код гена; ген *A* расположен в локусе 1; ген *B* — в локусе 2; *C* — 3 и т. д., причем гены *ABCDEF* могут принимать устойчивые различные состояния, например,  $A = \{00, 01, 11\}$ .

4. Каждая особь в течение жизни подвергается воздействиям внешней среды. В некоторых случаях эти воздействия могут привести к перестройкам молекул ДНК, переносящих наследственную информацию. Изменение первоначальной последовательности генов в молекулах ДНК приводит к изменению свойств этой молекулы, а, следовательно, и наследственной информации. Изменение наследственной информации в течение жизни одной особи, как мы уже отмечали, является мутацией, а сама особь — мутантом. Частота возникновения отдельных мутаций всегда относительно низка —  $10^{-4}$ – $10^{-6}$  на поколение. Мутационный процесс осуществляет неопределенную изменчивость.

Внешние воздействия вызывают мутации отдельных индивидов. Закрепление генотипа мутанта в популяции происходит при скрещивании

этого мутанта с другой особью и образовании потомства. В малочисленной популяции в результате свободного скрещивания генотип мутанта быстро размножается и вызывает резкие изменения в структуре генофонда популяции. И, наоборот, в достаточно многочисленной популяции генотип мутанта вскоре «растворяется» среди других генотипов.

Таким образом, мутационный процесс приводит к изменению (реорганизации) наследственной информации, а **колебание численности** управляет «давлением» возникающих мутаций на генофонд популяции. Эти два фактора являются своего рода «поставщиками» материала для эволюции.

Рассмотрим известную модель прогноза численности популяции, приведенную Ф. Хедриком. Пусть  $P^t$  и  $P^{t+1}$  — численности популяций в поколениях  $t$  и  $t + 1$ . Тогда отношение численностей популяций в поколениях  $t + 1$  и  $t$  запишется так:

$$R = \frac{N_{t+1}}{N_t}. \quad (1.1)$$

Величину  $R$  иногда называют скоростью замещения или средним числом потомства для одного родителя. Если  $R = 2$ , то в каждом следующем поколении численность популяции удваивается. Если  $R = 3$ , то утраивается.

Из выражения (1.1) получим

$$N_{t+1} = RN_t. \quad (1.2)$$

Следовательно, численность последующего поколения зависит от численности предыдущего поколения и скорости замещения. Если предположить, что (1.2) справедливо и для следующих поколений, то

$$N_{t+2} = RN_{t+1}$$

или

$$N_{t+2} = RRN_t = R^2N_t.$$

Итак, начальная численность  $N_0$  популяции  $P^0$  связана с численностью популяции в поколении  $t$  следующим образом:

$$N_t = R^t N_0.$$

Например, пусть первоначально численность популяции равна 100 особям ( $N_0 = 100$ ), а скорость замещения равна 3, тогда предполагаемая численность популяции через 5 поколений составит

$$N_5 = 3^5 \cdot 100 = 243\,000.$$

При тех же условиях, но при  $R = 2$  получим

$$N_5 = 2^5 \cdot 100 = 32\,000.$$

Можно определить разницу изменения численности популяции в разные отрезки времени:

$$\Delta N = RN_t - N_t = N_t(R - 1).$$

Если происходит непрерывный рост численности популяции, то изменение ее численности описывают дифференциальным уравнением

$$\frac{\partial N}{\partial T} = rN,$$

здесь  $r$  — мгновенная скорость роста, величина, характеризующая рост численности популяции.

**5.** Под эволюцией понимаются медленные, постепенные количественные и качественные изменения объекта. При этом каждое новое состояние объекта, как правило, имеет по сравнению с предыдущим более высокий уровень развития и организации. Эволюция приводит к формированию адаптаций (приспособлений) организмов к условиям их существования. В науке под адаптацией понимают процесс накопления и использования информации в системе, направленный на достижение ее (системы) оптимального состояния, при первоначальной неопределенности и изменяющихся внешних условиях.

В связи с развитием теории эволюции данные идеи все более используются при моделировании мышления и поведения человека, создании систем принятия решений в неопределенных и нечетких условиях, решении оптимизационных задач большой размерности. Для описания концепций популяционной генетики Ф. Хедрик предлагает использовать различные модели. Они представляют собой вербальное, графическое или математическое описание событий. Преимущество моделей перед простым описанием состоит в том, что они охватывают как сам процесс, так и его составные части. Из многочисленных теорий эволюционного развития авторы планируют использовать и рассматривать шесть моделей (видов) эволюции.

**5.1.** Модель эволюции Дарвина — это условная структура, реализующая процесс, посредством которого особи некоторой популяции, имеющие более высокое функциональное значение, получают большую возможность для воспроизведения потомков, чем «слабые» особи. Такой механизм часто называют **методом «выживания сильнейших»**.

**Движущими силами эволюции по Ч. Дарвину** являются:

- **неопределенная изменчивость**, т. е. наследственно обусловленное разнообразие организмов каждой популяции;
- **борьба за существование**, в ходе которой устраняются от размножения менее приспособленные организмы;
- **естественный отбор** — выживание более приспособленных особей, в результате которого накапливаются и суммируются полезные наследственные изменения и возникают новые адаптации.

Существует спектр путей развития, по которым может пойти эволюция Дарвина. Возможный путь развития здесь определяет случайность. Эволюция по Дарвину состоит из следующих положений:

- в природе все подвержено неопределенной наследственной изменчивости, производится потомство, отличающееся по многим признакам;
- все организмы в природе размножаются в геометрической прогрессии, но численность всех организмов в среднем остается более или менее постоянной, она колеблется около средней величины;
- основой отбора является метод «выживания сильнейших».

Моделирование эволюции может предоставить алгоритмические средства для решения оптимизационных задач. В общих чертах, эволюция может быть описана как многоступенчатый итерационный процесс, состоящий из случайных изменений и последующей затем селекции. Таким образом, существует взаимосвязь между определением эволюции и оптимизационными алгоритмами. На рис. 1.3 приведена условная *упрощенная схема модели эволюции Дарвина*.



Рис. 1.3. Условная упрощенная схема модели эволюции Дарвина

На основе данной схемы можно составить примерный алгоритм модели эволюции по Дарвину.

1. *Популяция*. Пусть существует популяция особей (например, табун лошадей) на некоторой территории обитания (степь). Табун (популяция) насчитывает 50 взрослых лошадей (особей).
2. *Наследственность*. Каждый год в табуне (популяции) рождаются жеребята (новое поколение, потомство).
3. *Изменчивость*. Все родившиеся жеребята (потомки) отличаются друг от друга и от родителей цветом, размерами, ростом, физическими данными (скорость, выносливость и т. д.).
4. *Отбор*. Наибольшие шансы выжить и закрепиться в табуне (популяции) имеют физически более мощные жеребята (способность

к самозащите, возможность победить соперников, способность к воспроизводству), обладающие большей скоростью (возможность спастись от хищников), выносливостью (способность преодолевать большие расстояния в поисках пищи). Тогда как слабые, больные жеребята (особи), а также жеребята, имеющие какие-либо отклонения (чересчур короткие или длинные ноги, слишком низкий или слишком высокий рост и т. д.), как правило, погибают. В то же время в ходе эволюции могут появляться особи с так называемыми «полезными» отклонениями от доминирующего в табуле (популяции) «стандарта» (генотипа), которые позволяют их носителям успешнее выживать в существующих условиях.

5. *Эволюционная смена форм*. Именно такие особи, как правило, выживают в результате схемы эволюции Дарвина и они постепенно, поколение за поколением становятся преобладающим (доминирующим) видом в данной популяции.

**5.2. Модель эволюции Эйгена и Шустера, названная ими *моделью гиперциклов***. Она моделирует условную стадию эволюции. М. Эйген описал добиологическую фазу эволюции, в ходе которой происходят процессы отбора, выражающие свойства вещества в особых системах реакций. Они известны как каталитические циклы. М. Эйген отмечал, что в далеких от равновесия биохимических системах каталитические реакции объединяются, формируя сложные сети, в которых могут содержаться и замкнутые циклы. М. Эйген установил, что в условиях достаточного времени и непрерывного потока энергии каталитические циклы сцепляются, образуя замкнутые циклы, в которых ферменты, созданные в одном цикле, являются катализатором в последующем цикле. Он назвал гиперциклами те петли, в которых каждый узел представляет собой каталитический цикл. На рис. 1.4. показана условная упрощенная схема модели гиперциклов.

Гиперциклы способны к самовоспроизведению и коррекции ошибок при воспроизведении. Они могут хранить и передавать информацию. Следовательно, гиперциклы самоорганизуются, самовоспроизводятся и эволюционируют. Простейшая модель гиперциклов согласно Г. Хакену описывает автокаталитическое размножение биомолекул. Опишем модель Хакена. Пусть имеются два типа молекул: А и В. Все молекулы размножаются



Рис. 1.4. Условная схема эволюции на основе гиперциклов

путем автокатализа. Основная особенность состоит в том, что молекулы типа А выступают катализатором при размножении молекул типа В, и наоборот.

На рис. 1.5 приведен пример простейшего гиперцикла Эйгена, построенный Г. Хакеном. Здесь ИД — исходные данные, т. е. молекулы исходных веществ, поставляющих молекулы каждого типа, А и В. Очевидно, что гиперцикл может содержать молекулы 3, 4, ... типов. Гиперциклы подвергаются мутациям и молекулы могут размножаться путем автокатализа, вступать в конкурентную борьбу между собой.

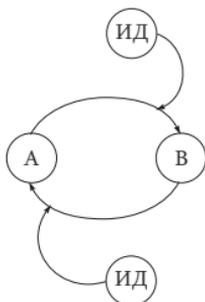


Рис. 1.5. Пример простейшего гиперцикла Эйгена

Приведем теперь модель эволюции Эйгена, которую он назвал **моделью квазивидов**. Эта модель описывает процесс возникновения простейших макромолекул, кодирующих наследственную информацию. В модели рассматривается эволюция популяции цепочек РНК, которые могут размножаться путем редупликации. На основе такой эволюции создается квазивид, т. е. распределение цепочек РНК в окрестности некоторой «оптимальной РНК». На рис. 1.6 приведена условная схема модели эволюции квазивидов.

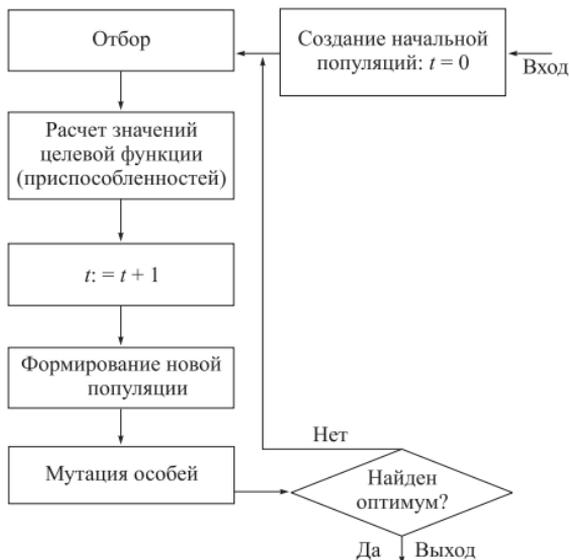


Рис. 1.6. Условная схема эволюции в модели квазивидов

Отдельная особь здесь задается геномом. Он представляет собой цепочку из  $n$  символов. Длина последовательности  $n$  и размер популяции не меняются в процессе эволюции. Геномы определяют приспособленность организмов. В простейшем случае оптимальная последовательность имеет максимальную приспособленность (целевую функцию).

Эволюционный процесс состоит из последовательности поколений  $t = 0, 1, 2, \dots$ . В результате эволюции отбирается не отдельный вид, а квазивид — распределение видов. В детерминированном случае можно оценить распределение особей в квазивиде, скорость сходимости к этому распределению и условия, при которых определяется оптимальная особь. Согласно Г. Хакену модель квазивидов — это базовая модель эволюции информационных последовательностей.

**5.3. Модель эволюции Ламарка.** Она основана на предположении, что характеристики, приобретенные особью (организмом) в течение жизни, наследуются его потомками. Эти изменения, как утверждал Ж. Ламарк, вызываются прямым влиянием внешней среды, упражнением органов и наследованием приобретенных при жизни признаков. Он объясняет одну из особенностей эволюции органического мира приспособляемостью. Прогрессивную эволюцию, появление форм, более сложных и совершенных, он объяснял «законом градаций» — стремлением живых существ усложнять свою структуру. Согласно Ж. Ламарку виды эволюционируют, приспособляясь и усложняясь, потому что у них существуют свойства — приспособляемость и усложняемость. Причины направленных изменений объясняются различно, но их можно свести к двум:

- направленное влияние внешней среды;
- способность самого организма.

Согласно Ж. Ламарку предполагается, что живые организмы способны сами находить верное решение, как себя улучшить, и, более того, сами же способны свое решение осуществлять. Направленная изменчивость здесь не причина, а всегда результат эволюционного процесса. Эта эволюция является концепцией искусственной эволюции, применимой в науке и технике, но не используемой в биологии. Авторы предлагают использовать некоторые принципы этого типа эволюции для решения оптимизационных задач. На рис. 1.7 приведена условная упрощенная схема модели эволюции Ламарка.

На основе данной схемы можно составить примерный алгоритм модели эволюции по Ламарку. Рассмотрим схему эволюции на уже знакомом нам сообществе особей (табун лошадей) из предыдущего примера.

1–2. *Популяция + Наследственность.* Как видно из схемы, первые два пункта у нас остались неизменными. Так же существует табун лошадей на некоторой территории обитания. Каждый год в табуне появляется потомство.

3. *Внешняя среда.* Происходит воздействие внешних факторов в виде сильной засухи в степях, где обитает наш табун. Трава в степи выгорела от засухи и табун в поисках пищи вынужден мигрировать на соседние территории, являющиеся предгорьями. На этих территориях более мягкий климат и трава все еще сохранилась.
4. *Приспособляемость.* В условиях изменившейся среды обитания (предгорья) популяции (табуна) более предпочтительные шансы на добычу корма и, следовательно, на выживание имеют коротконогие, невысокие особи, которым гораздо удобнее передвигаться в условиях пересеченной гористой местности.
- 5–6. *Отбор + Эволюционная смена форм.* Соответственно особи именно такого типа будут иметь преобладающие шансы на выживание и, следовательно, на закрепление своего фенотипа в популяции. Таким образом, если условия внешней среды останутся неизменными достаточно долго и данный табун продолжит обитать в данной местности, то после нескольких поколений указанный тип станет доминирующим в данной популяции. В свою очередь, высокие длинноногие лошади, скорее всего, обречены на вымирание в изменившихся условиях обитания.



Рис. 1.7. Условная упрощенная схема модели эволюции Ламарка

Данная модель не получила применения в биологии. Авторы считают, что ее применение является полезным при решении технических задач, когда популяция имеет сходимость в области локального оптимума.

**5.4. Модель эволюции де Фриза.** В ее основе лежит моделирование социальных и географических катастроф, приводящих к резкому изменению видов и популяций. Эволюция, таким образом, представля-

ет собой последовательность скачков в развитии популяции без предварительного накопления количественных изменений в эволюционных процессах. Такой механизм эволюции иногда называют эволюцией катастроф. Он проявляется, ориентировочно, один раз в несколько тысяч поколений. Основная идея его состоит во внесении глобальных изменений в генофонд на момент катастрофы. На рис. 1.8 приведена условная упрощенная схема модели эволюции де Фриза.



Рис. 1.8. Условная упрощенная схема модели эволюции де Фриза

Тогда алгоритм эволюции по де Фризу можно представить следующим образом. Пусть существует известный нам табун лошадей из предыдущих примеров. В ходе эволюции данной популяции происходит постепенная смена поколений, причем происходящие изменения генотипа популяции носят регулярный постепенный характер. Однако на некотором шаге эволюции данная популяция случайным образом подвергается катастрофическому воздействию внешней среды, которое приводит к значительному сокращению (или вымиранию) популяции и вызывает кардинальное изменение генотипа. В нашем примере таким фактором может быть большая засуха, в результате которой были уничтожены кормовые угодья. Вследствие случившегося голода выживает лишь незначительное количество особей из рассматриваемого табуна. Эти пережившие катастрофу особи составят впоследствии новую популяцию (табун) особей, с новыми качествами (рост, цвет и т. д.), которая заменит старую популяцию, и процесс эволюции будет продолжаться.

**5.5. Модель Поппера** — это условная структура, реализующая иерархическую систему гибких механизмов управления, в которых мутация интерпретируется как метод случайных проб и ошибок, а отбор — как один из способов управления с помощью устранения ошибок при взаимодействии с внешней средой. К. Поппер интерпретировал эволюцию Дарвина в виде триады: дедуктивизм – отбор – устранение

ошибок. Эволюция Поппера излагается в виде двенадцати тезисов. Основными из них являются:

- проблемы эволюции всегда решаются методом проб и ошибок;
- устранение ошибок может осуществляться либо путем полного устранения неудачных форм, либо в виде эволюции механизмов управления;
- популяция использует тот механизм управления, который выработался в процессе эволюции;
- популяция является пробным решением, анализируемым в процессе эволюции, выбирающим окружающую среду и преобразующим ее;
- эволюционная последовательность событий представляется в виде последовательности  $F_1 \rightarrow TS \rightarrow EE \rightarrow F_2$ , где  $F_1$  — исходная проблема,  $TS$  — пробные решения,  $EE$  — устранение ошибок,  $F_2$  — новая проблема.

В отличие от эволюции Дарвина, где существует одна проблема — «выживание сильнейших», в эволюции Поппера существуют и другие проблемы: воспроизводство, избавление от лишнего потомства и т. п. Согласно К. Попперу естественные системы исследуют окружающую среду и активно получают из нее информацию. Процесс выбора лучшей индивидуальности в данной эволюции может являться процессом отбора (селекции), а отбор из некоторого множества случайных событий не обязан быть случайным. На рис. 1.9 приведена условная упрощенная схема модели эволюции Поппера.

Обобщенный алгоритм функционирования модели эволюции Поппера объясним на примере действий ребенка. Ведь именно таким



Рис. 1.9. Условная упрощенная схема модели эволюции Поппера

способом — методом проб и ошибок — постигают окружающий мир наши дети. Ребенок, сталкиваясь в жизни с той или иной незнакомой вещью или предметом, с помощью органов чувств собирает информацию о нем, пытается применить этот предмет для удовлетворения собственных потребностей. В случае, если исследуемый предмет ему не нравится или доставляет неудобства, он либо отказывается от его использования, либо пытается приспособить его для других целей. В любом случае в процессе реализации метода «проб и ошибок» ребенок получает и накапливает информацию о различных объектах окружающего мира, которую он затем использует для функционирования.

**5.6. М. Кимура** предложил модель нейтральной эволюции с нейтральным отбором. По его теории на генетическую изменчивость исходно влияют мутации, обуславливающие изменчивость и генетический дрейф, исключаяющий ее в отсутствие дифференцирующего отбора. Теория нейтральности предполагает, что большая часть молекулярных вариантов имеет равную приспособленность друг относительно друга. Изменчивость здесь поддерживается балансирующим отбором. Идея такого отбора следующая.

Пусть задана популяция, состоящая из «больших» и «маленьких» особей. Тогда эволюция заключается в реализации последовательностей поколений. Процесс реализации поколения состоит из двух шагов. На первом шаге дублируются все особи: большие имеют два больших потомка, маленькие — имеют два маленьких потомка. На втором шаге из популяции случайным образом удаляется ровно половина особей с равной вероятностью для больших и маленьких. Рассматриваемый процесс всегда сходится к одному из поглощающих состояний (все особи большие или все маленькие). При большом размере популяции  $N \geq 1000$  характерное число поколений  $T_N$ , требуемое для сходимости к какому-либо из поглощающих состояний, равно  $2N$ . Данный эволюционный процесс чисто нейтральный, в результате эволюции выбирается только один вид. На рис. 1.10 приведена условная упрощенная схема модели нейтральной эволюции. Отметим, что блок случайной ре-



Рис. 1.10. Условная упрощенная схема модели нейтральной эволюции

дукции позволяет с равной вероятностью удалять из популяции ровно половину особей.

Механизм работы модели нейтральной эволюции Кимуры можно пояснить на примере знакомого нам табуна лошадей. Пусть существует некий табун лошадей (популяция). В этом табуне имеется две большие группы особей (лошадей), отличающиеся друг от друга окраской (воронные и гнедые). Тогда согласно данной модели в результате эволюции по прошествии некоторого определенного числа поколений в табуне останется только одна доминирующая группа особей (лошадей) одинаковой окраски.

**5.7. Модель синтетической эволюции**, описанная Н. Дубининым, представляет интеграцию различных моделей эволюций, в том числе Ч. Дарвина, Ж. Ламарка и Г. де Фриза. Условная упрощенная модифицированная схема модели синтетической теории эволюции показана на рис. 1.11.

Основные положения синтетической теории эволюции согласно Н. Дубинину следующие:

- Эволюция невозможна без адаптации организмов к условиям внешней среды. Фактором, формирующим приспособленность строения и функций организмов, выступает естественный отбор, который использует случайные мутации и рекомбинации.

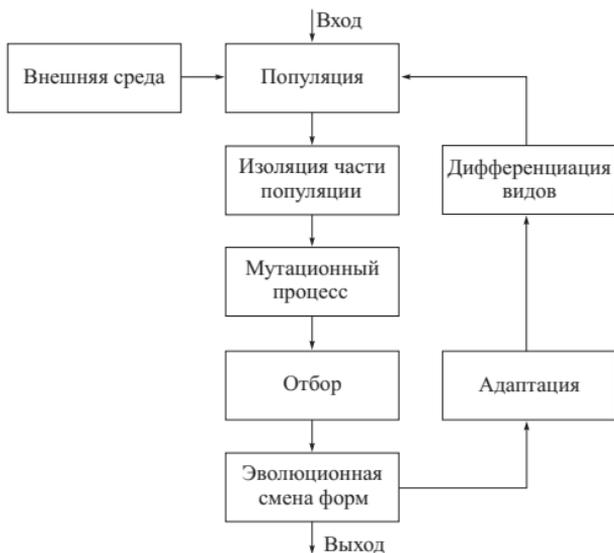


Рис. 1.11. Условная упрощенная модифицированная схема модели синтетической теории эволюции

- Естественный отбор, опираясь на процессы преобразования генетики популяций, создает сложные генетические системы. Их модификации закрепляются стабилизирующим отбором.
- В популяциях наследственная изменчивость имеет массовый характер. Появление специальных мутаций свойственно лишь отдельным особям.
- Наиболее приспособленные особи оставляют большее количество потомков.
- Специальные виды эволюций идут путем фиксации нейтральных мутаций на основе стохастического процесса.
- Реальным полем эволюции являются интегрированные генетические системы.
- Противоречия между случайным характером наследственной изменчивости и требованиями отбора определяют уникальность видовых генетических систем и видовых фенотипов.

Процессы, происходящие при реализации синтетической теории эволюции по Н. Дубинину, включают случайные, периодические и скачкообразные колебания, а также колебания численности отдельных популяций, обусловленные процессом миграции.

Отметим, что признание единства факторов эволюции в виде наследственности, изменчивости и естественного отбора не исключает существование разных форм эволюций. Н. Дубинин выделяет четыре основные формы осуществления внутренне единого эволюционного процесса:

- микроэволюция (процессы внутривидовой эволюции);
- эволюция на основе фазы нарастающего эволюционного усовершенствования;
- эволюция на основе переломных моментов;
- эволюция на основе интеграционных особенностей в организации естественных систем.

**5.8.** Эволюционный процесс связан с двумя типами адаптаций. Один тип адаптации основан на выработке приспособлений к условиям внешней среды, в которых вид существует в настоящее время. Другой тип адаптации связан с выработкой таких особенностей в структуре, которые должны обеспечить его соревнование с другими видами во времени.

Основная задача синтетической теории эволюции — определение природы противоречий или постепенной эволюции, т. е. разных форм противоречий между наследственностью и постоянно меняющимися требованиями в приспособлениях.

Кардинальное положение синтетической теории эволюции — признание стохастичности процессов мутаций и больших резервов рекомбинационной изменчивости. Условия внешней среды — не только факторы исключения неприспособленных особей, но и особенности, формирующие синтетическую теорию эволюции.

В этой связи авторы считают важным объединение всех видов и моделей эволюций. На рис. 1.12 приведем условную упрощенную интегрированную схему эволюции. Отметим, что блоки 1–5 соответствуют схемам моделей эволюций Дарвина, Ламарка, де Фриза, Пoppers и Ки-муры *соответственно*. Основным этапом в каждой модели эволюции является анализ популяции, ее преобразование тем или иным способом и эволюционная смена форм.

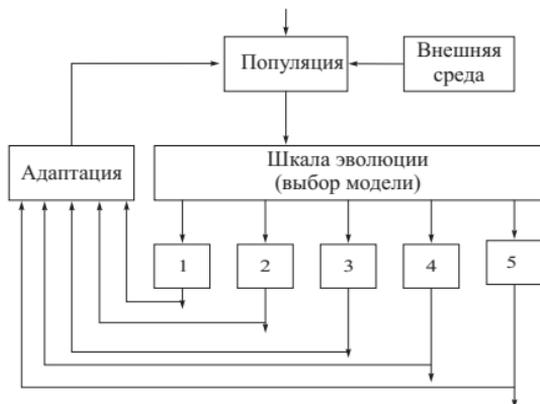


Рис. 1.12. Условная упрощенная интегрированная схема эволюции

Пуcковой механизм эволюции функционирует в результате совместного действия эволюционных факторов в пределах популяции. В результате действия эволюционных сил в каждой популяции возникали элементарные эволюционные изменения. Со временем некоторые из них суммируются и ведут к возникновению новых приспособлений, что и лежит в основе видообразования.

## 1.6. Выводы

На основе приведенного краткого обзора можно заключить, что важными для решения различных практических задач являются:

- модели эволюций;
- механизм передачи наследственной информации;
- способы построения популяций;
- критерии эволюции;
- кроссинговер;
- мутация;
- инверсия;
- делеция;
- дупликация;

- транслокация;
- транспозиция;
- селекция (отбор);
- адаптация;
- синтетическая теория эволюции.

Основопологающей в эволюции является роль кроссинговера. Она состоит в создании из имеющегося генетического материала желаемой комбинации функций в одном решении. Задача мутации состоит в том, чтобы вывести качественно не улучшающееся посредством кроссинговера решение на новый уровень. Роль селекции — ускорение получения качественного решения; такая же роль принадлежит инверсии, делеции, дупликации, транслокации и транспозиции и др.

В последнее время проявляются тенденции использования естественных аналогов при создании моделей, технологий, методик, алгоритмов для решения задач, стоящих перед наукой и техникой. В подавляющем большинстве случаев использование естественных аналогов дает положительные результаты. Это объясняется тем, что аналог, взятый из природы, совершенствовался в течение многих лет эволюции и имеет на данный момент оптимальную структуру.

Один эволюционный процесс отличается от другого видом объектов, способом размножения, числом объектов в популяции, числом поколений и критериями выживания. При математической интерпретации его основная идея состоит в следующем. Производится перебор по всей популяции, в результате чего возникают объекты двух поколений — родители и потомки. При этом метод эволюции превращается в алгоритм смены поколений, в котором потомок становится родителем только в следующей генерации.

Одним из подходов такой модернизации является использование теории эволюционного моделирования, генетических алгоритмов, адаптационных принципов управления во взаимодействии с внешней средой. Адаптация позволяет накапливать и использовать информацию, достигать ее оптимального состояния при первоначальной неопределенности и изменяющихся внешних условиях.

Рассмотренные выше механизмы эволюции предлагается использовать в качестве случайного, направленного и комбинированного перебора при решении оптимизационных задач.

### 1.7. Контрольные вопросы

1. Кто считается основоположником генетики?
2. Назовите основные законы Менделя.
3. В чем заключается гипотеза Менделя?
4. Какой, по определению Менделя, является наследственность: непрерывной или дискретной?
5. Приведите определение гомологичной хромосомы.
6. Изложите гипотезу о материальных задатках.