

doi 10.18699/vjgb-26-32

Функциональная симметрия и воспроизводимость эволюционного процесса

С.И. Барцев ^{1, 2}

¹ Институт биофизики Сибирского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН», Красноярск, Россия

² Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

 bartsev@yandex.ru

Аннотация. Вопрос о воспроизводимости эволюционных процессов имеет в первую очередь фундаментальное значение, однако с развитием методов моделирования эволюционных процессов на компьютерных многоуровневых моделях ответ на этот вопрос необходим для прояснения статуса получаемых прогнозов. Экспериментальное получение ансамблей эволюционных исходов для последующей статистической обработки на реальных биологических системах представляется неосуществимым. В то же время прогнозы, сгенерированные многоуровневыми компьютерными моделями, вследствие их сложности и зависимости результатов моделирования от множества параметров с трудом поддаются интерпретации. Данная работа направлена на выявление общих свойств эволюционирующих систем с помощью простой эвристической модели, построенной на прозрачных общих принципах и представлениях о ключевых свойствах биологических систем, значимых для эволюционного процесса. Агенты, претерпевающие эволюционные изменения, являются рекуррентными нейронными сетями с четко определенной структурой, заданной функцией и определенным правилом модификации структуры в направлении максимальной приспособленности. Отдельный экземпляр нейронной сети, формируемой в ходе эволюционного процесса, назван нейросетевым модельным объектом (НМО). В работе проведены вычислительные эксперименты по генерации ансамблей структур НМО, выполняющих заданную функцию, и проанализированы закономерности распределения НМО в структурном пространстве. Этот анализ подтверждает наличие функциональной симметрии структуры НМО, выполняющих одну и ту же функцию. Оценены устойчивость и воспроизводимость индивидуальных эволюционных траекторий. Показано, что при определенных ограничениях, приводящих к редукции сложности структуры НМО (аналог – узкая экологическая специализация), финальные структуры НМО могут быть близки, но не идентичны. Это позволяет говорить о неточном воспроизведении эволюции структуры на фоне функциональной эквивалентности. Тем не менее можно утверждать, что в общем случае сама способность к эволюционным изменениям реализуется при избыточности потенциальной сложности структуры над функциональной сложностью и автоматически влечет за собой множественность эволюционных исходов, основанную на том, что одна и та же функция может реализовываться различными, но функционально инвариантными структурами.

Ключевые слова: воспроизводимость эволюционного процесса; эквивалентность эволюционных исходов; функциональная симметрия; эвристическая нейросетевая модель; функциональная сложность

Для цитирования: Барцев С.И. Функциональная симметрия и воспроизводимость эволюционного процесса. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(2):284-292. doi 10.18699/vjgb-26-32

Финансирование. Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ, проект № 0287-2021-0018.

Functional symmetry and reproducibility of the evolutionary process

S.I. Bartsev ^{1, 2}

¹ Institute of Biophysics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russia

² Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia

 bartsev@yandex.ru

Abstract. The question on the reproducibility of evolutionary processes is primarily of fundamental importance; however, with the development of methods for modeling evolutionary processes on computer multilevel models, an answer to this question is necessary to clarify the status of the predictions obtained. Experimental obtaining of ensembles of evolutionary outcomes for subsequent statistical processing on real biological systems seems to be impracticable. At the same time, the results obtained on multilevel computer models are difficult to interpret due to their complexity and the dependence of modeling results on a variety of parameters. This work is aimed at identifying common properties of evolving systems using a simple heuristic model based on transparent general principles and ideas about the key properties of biological systems

that are important for the evolutionary process. Agents undergoing evolutionary changes are recurrent neural networks with a well-defined structure, a given function, and a specific rule for modifying the structure in the direction of maximum fitness. A separate instance of a neural network formed during the evolutionary process is called neural network model object (NNMO). Computational experiments have been carried out to generate ensembles of NNMO structures performing a given function, and the patterns of NNMO distribution in the structural space have been analyzed. This analysis confirms the presence of functional symmetry in the structure of NNMOs performing the same function. An assessment of the stability and reproducibility of individual evolutionary trajectories has been carried out. It is shown that under certain constraints leading to a reduction of the complexity of the NNMO structure (analogous to a narrow environmental specialization), the final NNMO structures may be close, but not identical. This suggests an inaccurate reproduction of the evolution of the structure with functional equivalence. Nevertheless, it can be argued that in the general case, the very ability for evolutionary change is possible with the redundancy of the potential complexity of the structure over the functional complexity and automatically entails a multiplicity of evolutionary outcomes based on the fact that the same function can be implemented by different, but functionally invariant structures.

Key words: reproducibility of the evolutionary process; equifinality of evolutionary outcomes; functional symmetry; heuristic neural network model; functional complexity

For citation: Bartsev S.I. Functional symmetry and reproducibility of the evolutionary process. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov J Genet Breed.* 2026;30(2):284-292. doi 10.18699/vjgb-26-32

Истинно ищущий не знает, что он ищет,
истинно странствующий не знает, куда он идет.

Приписывается Лао Цзы

Введение

Степень нашего непонимания живого видна по обилию связанных с ним проблем. Одной из ключевых научных проблем биологии является проблема предсказуемости и/или возможной эквивалентности биологической эволюции.

По мнению Эйгена, «каждая отдельная система, возникающая в результате мутаций и отбора, непредсказуема в отношении своей структуры; тем не менее неизбежным результатом всегда является процесс эволюции – это закон. ... Оптимизирующий процесс эволюции в принципе неизбежен, хотя выбор конкретного пути не детерминирован» (Эйген, 1973, с. 207).

В то же время известен определенный параллелизм в эволюции различных видов и родов, нашедший свое выражение в законе гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова (Мейен и др., 1977). Если существует некоторая структурная общность у систем с одной и той же функцией, но сформированных на разных эволюционных траекториях, то можно говорить об эквивалентности (Мейен, 1974; Мейен и др., 1977) эволюции в каком-то определенном смысле.

Вопрос о том, идет ли эволюция по детерминированному пути или может идти по альтернативным траекториям, привлекает многих исследователей (Povolotskaya, Kondrashov, 2010; Lobkovsky et al., 2011; Orgogozo, 2015; Xue et al., 2017). В настоящее время существуют противоречия между некоторыми теоретическими концепциями и экспериментальными данными по вопросу воспроизводимости эволюционных траекторий.

Например, в статье (Lobkovsky, Koonin, 2012) отмечается, что при высокой интенсивности мутаций эволюция может идти по разным траекториям на ландшафте приспособленности, но в конечном счете все они сходятся на единственном пике, соответствующем наиболее приспособ-

ленной структуре эволюционирующей биологической системы. А в работе (Orgogozo, 2015) рассматривается возможность по фенотипу прогнозировать генотип, т. е. автор допускает существование взаимно-однозначного отображения генотипа в фенотип, что означает единственность эволюционного исхода, т. е. одинаковость генотипа при одинаковом фенотипе.

Есть эксперименты в пользу единственности эволюционных исходов (Weinreich et al., 2006; Dickins, Nekrutenko, 2009; Meyer et al., 2012), но есть данные, демонстрирующие существование нескольких конечных точек эволюции (Poelwijk et al., 2007; Dunham et al., 2009; Kvitek, Sherlock, 2011; Podgornaia, Laub, 2015; Starr et al., 2017).

Сложность исследований в этой области связана с тем, что прямое изучение эволюционных процессов биологических систем в природе натывается на три основных препятствия: 1) единственность эволюционных исходов, которая не позволяет применять сравнительный анализ биологических структур; 2) характерное время эволюционных изменений, которое обычно многократно превышает длительность жизни ученого; 3) чрезвычайную сложность реальных биологических объектов.

Возможный подход к преодолению заявленных препятствий напрашивается сразу. Это математическое моделирование и его особая разновидность – компьютерное моделирование.

Компьютерное моделирование позволяет преодолеть первое и второе из указанных препятствий – исследователь может получить ансамбли модельных эволюционных траекторий, к которым можно применять статистическую обработку данных для выявления общих закономерностей эволюционных процессов. Но статус результатов компьютерного моделирования зависит от того, насколько удалось справиться со сложностью биологической системы

и обеспечить адекватность ее описания. Можно выделить два основных препятствия.

Во-первых, при моделировании реальных событий нужны модели, максимально приближенные по сложности к реальным системам, но здесь мы сталкиваемся с «проклятием размерности» – количество подгоночных параметров в условиях неопределенности точного вида функциональных зависимостей делает невозможным их определение вследствие дефицита эволюционных данных.

Во-вторых, существуют сомнения (Beckage et al., 2011; Garte et al., 2025) в возможности построения адекватных математических моделей биологических систем вообще и эволюционных моделей в частности. Авторы (Garte et al., 2025) отмечают, что «биологические концепции не поддаются четким определениям, поддающимся математической обработке: жизнь, приспособленность, наследственность, вид, ген, интеллект, чувственность», и на этом основании утверждают, что очередной «парадигмальный сдвиг потребует не только новых математических инструментов, но и новой научной ЭПИСТЕМОЛОГИИ», т.е. способов представления знаний. При этом, по их мнению, «выбор того, на какие данные обратить внимание, гораздо ценнее, чем сбор больших объемов данных».

Один из путей разрешения проблемы эквивалентности состоит в тщательном анализе имеющихся в печати теоретических аргументов и экспериментальных данных в пользу той или иной позиции.

Другой путь заключается в получении ожидаемых и неожиданных ответов на основе развития начальных принципов и общих представлений об эволюции живого. Наше исследование опирается на ранее опубликованные результаты (Барцев, Барцева, 2002, 2005, 2010; Bartsev, Baturina, 2019).

Методы и материалы

Поскольку подход к изучению свойств биологической эволюции, используемый в данной статье, достаточно необычен с точки зрения традиционной молекулярной биологии, то представляется необходимым остановиться на методологических основаниях предлагаемого подхода.

Модели и модельные объекты являются инструментами научного исследования начиная с Галилея, который, технически не имея возможности непосредственно изучать свободное падение тел, вывел формулы кинематики равноускоренного движения, используя физическую модель – скатывание шара с наклонного желоба. В дальнейшем нам пригодится следующее определение: «Если между двумя объектами может быть установлено сходство хотя бы в каком-либо одном определенном смысле, то между этими объектами существуют отношения оригинала и модели» (Лернер, 1967, с. 40).

В работе будут использованы эвристические модели (фон Нейман, 1971), которые, в отличие от традиционных моделей, направлены не на моделирование (описание) конкретных реальных систем, а представляют собой абстрактные модели, предназначенные для выявления удобных понятий, широко приложимых принципов и построения общей теории.

Полезность перехода к эвристическим модельным объектам фон Нейман обосновал так: «Поскольку у нас нет достаточно ясного представления о том, как функционируют живые организмы, то обращение к органике большой пользы нам не принесет. Мы займемся поэтому автоматами, которые мы в совершенстве знаем, ибо мы их сделали» (фон Нейман, 1971, с. 98).

Некоторые способы постановки задачи при таком подходе можно выделить из рассуждений фон Неймана: «В теории автоматов устанавливаются общие принципы организации, структуры, языка, информации и управления. Многие из них можно применить как к естественным, так и к искусственным системам, и поэтому сравнительное изучение этих двух типов автоматов может служить хорошей отправной точкой: необходимо описать и объяснить черты их сходства и различия, развить математические методы, применимые к обоим типам автоматов. ...Тогда можно надеяться получить ответ или хотя бы попытаться исследовать такие вопросы: по каким принципам составляются из этих элементарных частей функционирующие организмы, каковы черты таких организмов и каковы их основные количественные характеристики?» (фон Нейман, 1971, с. 99).

Требования к эвристической модели эволюционирующей биологической системы давно сформулировал Дж. Бернал: «Биология методологически отличается от других естественных наук тем, что в фокусе внимания находятся, прежде всего, *функционирование* и эволюция систем. Структура здесь имеет значение только в связи с функцией и происхождением...» (Бернал, 1968, с. 112).

Выделение Берналом функционирования как особой характеристики живого согласуется с подходом Н. Рашевского и Р. Розена, которые рассматривали организм как «набор или систему функциональных отображений» (Rosen, 1958; Рашевский, 1968, с. 63).

Практически любое исследование живых объектов представляет собой сначала выявление функциональных закономерностей типа: «стимул–реакция» или «воздействие–отклик», а затем определение «механизмов», обеспечивающих реализацию данной функции (катализа, наследования, локомоции, распознавания и т.п.). Механизм функционирования системы считается раскрытым, если дано его описание в терминах взаимодействия частей, составляющих эту систему.

Формально выявлению механизма соответствует разложение (декомпозиция) исходной функции $F(x)$ на более простые, базовые функции $\{g_i\}$, реализуемые соответствующими подсистемами $\{S_i\}$ – элементами структуры. Коэффициенты связи $\{\alpha_{ij}\}$ описывают взаимодействие (отношения) между элементами структуры и собственно задают структуру системы.

Важно подчеркнуть, что процедура декомпозиции соответствует сетевому описанию, где $\{S_i\}$ – узлы сети, а $\{\alpha_{ij}\}$ – коэффициенты связи между узлами. Сетевое описание уже очень давно широко используется в различных областях биологии: от описания корреляционного соотношения структура–свойство химического соединения (Голованов и др., 1998) до метаболических путей, белок-белковых

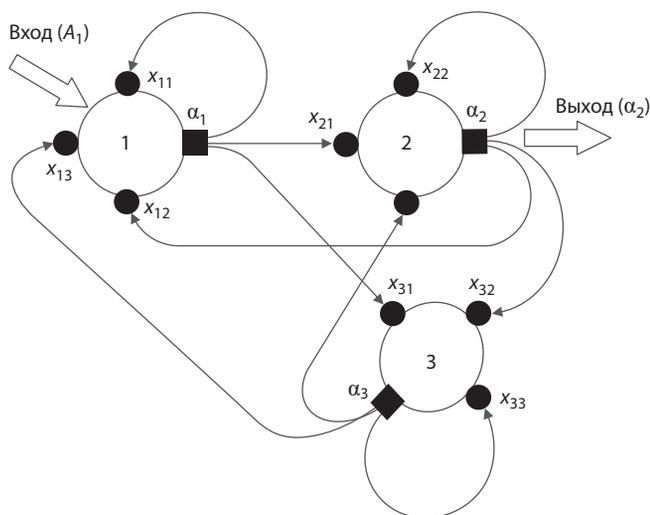


Рис. 1. Полносвязная нейронная сеть из трех нейронов: 1 – входной нейрон; 2 – выходной; 3 – ассоциативный (скрытый) нейрон, который не связан непосредственно со входом и выходом.

взаимодействий, генетических сетей, нервной системы, пищевых цепей экосистем и др. (Albert et al., 2000; Amaral et al., 2000; Edelman, Gally, 2001; Strogatz, 2001; Dunne et al., 2002; Sole, 2002; Stumpf et al., 2008; De Las Rivas, Fontanillo, 2010).

Для описания биологической системы сетевая модель должна обладать способностью к эволюции. Под эволюционным процессом будет пониматься изменение структуры биологической системы в соответствии с некоторым функциональным критерием оптимальности (Эйген, 1973; Forst et al., 1995; Schuster, 1996).

Анализ существующих формальных моделей показывает, что наиболее адекватными для целей данного исследования являются сети из формальных нейронов, так называемые нейросети (НС). Достоинство НС как эвристической модели эволюции состоит в том, что для нейронных сетей легко определить ФУНКЦИЮ, выделить СТРУКТУРУ и запустить процесс обучения, формальное описание которого по ключевым признакам не отличается от процесса биологической ЭВОЛЮЦИИ.

В настоящей работе использованы полносвязные рекуррентные НС, которые могут функционировать в потоке дискретных событий. В качестве иллюстрации на рис. 1 приведен оргграф простейшей НС из трех нейронов, описывающий пути поступления и обмена сигналами.

Формулы, описывающие функционирование НС, имеют вид:

$$\alpha_i^{k+1} = \frac{\rho_i^k}{a + |\rho_i^k|}, \quad \rho_i^k = \sum_j x_{ij} \alpha_j^k + A_i^k,$$

где α_i^k – выходной сигнал i -го нейрона в k -й момент времени; ρ_i^k – взвешенная сумма выходных сигналов нейронов, поступивших на i -й нейрон в k -й момент времени, плюс внешний входной сигнал A_i^k , поступивший на i -й входной нейрон в k -й момент времени; x_{ij} – матрица весовых

коэффициентов (синапсов); a – коэффициент, задающий крутизну функции активации.

Из формулы можно видеть, что выходной сигнал каждого нейрона (уровень его возбуждения) в каждый момент времени зависит от состояния НС (и внешнего сигнала для входных нейронов) в предыдущий момент времени.

Модификация структуры НС осуществлялась с помощью алгоритма случайного поиска, который реализовывался следующим образом: 1) каждому синапсу текущей НС добавлялось случайное приращение, причем сразу создавались две модифицированные НС, различающиеся тем, что одинаковые по модулю случайные приращения прибавлялись к соответствующим синапсам с разными знаками; 2) все три НС – исходная и два ее модифицированных варианта – запускались на функционирование в потоке событий длительностью 100 символов, и для каждой НС оценивалась суммарная по этому фрагменту целевая функция (функция потерь) – сумма квадратов разностей между выходами НС и требуемым откликом; 3) по результатам сравнения отбиралась НС с минимальной целевой функцией, которая сравнивалась с требуемым уровнем точности, и в случае превышения осуществлялся переход к пункту 1. Формально эта процедура соответствует случайным мутационным заменам.

Чтобы НС могла выступать в качестве модели эволюционного процесса, необходимо четко прописать, в чем имеется сходство между ней и биологическим видом в процессе эволюции. Ключевыми компонентами или составляющими эволюционного процесса являются наследственность, изменчивость и естественный отбор, т. е. выживание наиболее приспособленных. Мету приспособленности для биологических систем сложно вывести (Garte et al., 2025), но очевидно, что в этой мере должны учитываться способность к размножению и успешность конкуренции за ресурсы.

В ходе естественного отбора выживают наиболее приспособленные, поэтому для моделирования отбора необходима мера приспособленности того или иного варианта структуры НС. Для нейронных сетей в качестве меры приспособленности выступает целевая функция или функция потерь, которая и определяет, какой вариант структуры НС будет продолжать эволюцию (обучение). То есть целевая функция в интегральном виде включает в себя оценку успешности в размножении и конкуренции за ресурсы. Носителем наследственности в нашем случае является структура межнейронных связей, которая наследуется следующим поколением НС. Изменчивость структуры обеспечивается случайными приращениями синапсов, что приводит к вариации качества функционирования НС, т. е. изменению ее приспособленности к среде, в которой она обучается. Мы рассматриваем эволюционный процесс в принципе, а особенности реализации в материале – это нюансы.

При обучении (эволюции) и в процессе функционирования на вход НС подавалась непрерывная, квазислучайная последовательность, состоящая из сигналов: «пауза» – (00), А – (10), В – (01) и С – (11), где числа в скобках обозначают наличие или отсутствие сигнала на соответ-

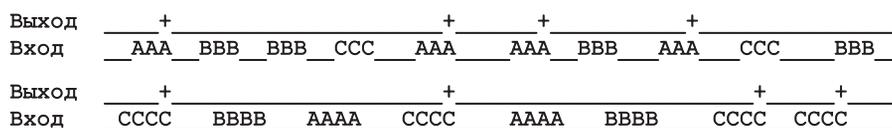


Рис. 2. Фрагменты входной и выходной последовательностей для функций А3 и С4.

Знак «+» в выходной последовательности обозначает «правильное» срабатывание НМО.

ствующих входных нейронах. Случайными параметрами последовательности были: вид сигнала, который поступит на вход, и длительность паузы между сигналами. Согласно обучающему паттерну, нейросеть должна выдавать на выходе единицу, если на вход поступает «правильный» сигнал, и ноль – в противном случае. Последовательности могут различаться количеством тактов времени, предоставляемых нейросети для обработки входного сигнала (3 или 4), что указывается в обозначении функции (рис. 2).

Несмотря на простоту, подобные последовательности подходят для имитации широкого класса процессов в биологических системах.

Биологическая система существует в непрерывном потоке времени, однако можно выделить дискретные состояния, в которых она в конкретном интервале времени пребывает: фермент может быть в свободном или в связанном с субстратом состоянии; гликолитический путь может находиться в режиме либо гликолиза, либо глюконеогенеза, что, в частности, определяется состоянием ключевого фермента фосфофруктокиназы/фруктозо-бифосфатазы; животное может находиться в состоянии сна, питания, преследования и т. п. У. Эшби (1959, с. 46–47) обратил внимание, что смена типов (паттернов) поведения животного может быть описана как смена состояний конечного автомата. В таком случае алгебра регулярных событий (например, Хопкрофт и др., 2008, гл. 3) может формально описывать среду (и ее сложность), в которой «живет» автомат и «эволюционирует» нейронная сеть.

Поскольку вычислительные эксперименты были направлены на выявление общих закономерностей эволюционного процесса, то в ходе экспериментов создавались ансамбли нейронных сетей, выполняющих одну и ту же функцию. Для краткости отдельный экземпляр обученной нейронной сети будем называть нейросетевым модельным объектом (НМО).

Начальная структура НМО (матрица весовых коэффициентов) задавалась генератором случайных чисел, по модулю близких к 0. Обучение заканчивалось при достижении заданного уровня целевой функции, соответствующего полному отсутствию ошибок распознавания стимулов во входном потоке. То есть все экземпляры, прошедшие обучение, реализовывали требуемую функцию одинаково хорошо. Генерация и редукция сложности НМО осуществлялись с помощью оригинальной программы в среде Lazarus.

Для визуализации и статистического анализа структуру НМО можно представить точкой в пространстве весовых коэффициентов, а евклидово расстояние между точками, соответствующими разным НМО, принять за меру бли-

зости их структур. Кроме распределения структур НМО в структурном пространстве, в работе оценивалась расходимость траекторий при старте из одного начального состояния. Визуализация осуществлялась с помощью оригинальной программы в среде Scilab 6.1.1.

Результаты

Сразу отметим, что сетевое описание предполагает наличие операций сложения и умножения для описания взаимодействия элементов, их взаимовлияния друг на друга. Но конкретные значения суммы или произведения могут быть получены бесконечным числом способов, если мы используем не целые числа. Отсюда сразу можно предположить, а точнее с уверенностью сказать, что в общем случае максимальные значения функции приспособленности могут достигаться разными способами, т. е. разными функционально-инвариантными структурами. Результаты вычислительных экспериментов подтвердили это предположение.

Отметим, что минимальное количество нейронов в НМО рассмотренной конфигурации, обеспечивающее требуемое качество функционирования, равно 6, причем два нейрона являются входными, два – выходными, а два нейрона ассоциативные или скрытые. Попытки использования НС с меньшим количеством нейронов, предпринимаемые в этой и более ранних работах (Барцев, Барцева, 2010), оказались безуспешными. Следовательно, можно принять, что минимальное пространство структур НМО, выполняющих заданные функции, является 36-мерным. Визуализировалась локализация структур НМО путем проецирования 36-мерного пространства в трехмерное, причем в качестве координат проекционного пространства выбирались различные комбинации номеров весовых коэффициентов.

Ранее было показано, что структуры НМО в пространстве распределены не случайным (диффузным) образом, а образуют скопления – кластеры (рис. 3). Поскольку точки соответствуют структурам НМО, выполняющим одну и ту же функцию, то можно говорить о наличии функциональной симметрии, т. е. сохранения инварианта (функции) при определенном рода преобразованиях (перемещениях в пространстве структур НМО).

Отметим, что перемещения внутри кластеров соответствуют локальной симметрии, а перескоки из кластера в кластер – дискретным преобразованиям перестановки и смены знака (Барцев, Барцева, 2005, 2010). Количество кластеров N для НМО с нечетной функцией активации определяется формулой $N = 2^K K!$, где K – количество ассоциативных нейронов. Степень двойки описывает количество комбинаций смены знака, а факториал – коли-

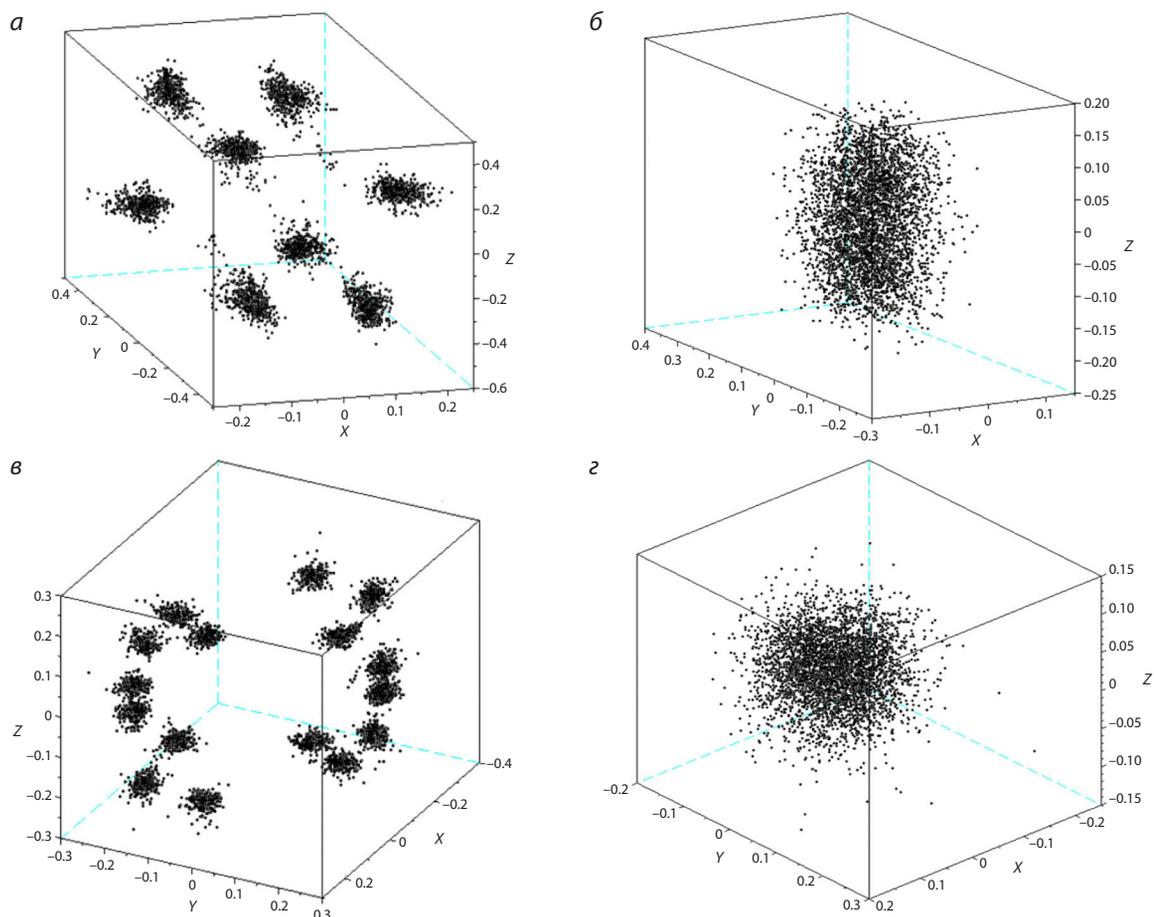


Рис. 3. Расположение структур НМО с функцией А3 (а, б) и С4 (в, з).

Координаты XYZ для (а) и (в) соответствуют номерам синапсов 25/26/31, для (б) и (з) – 9/12/22.

чество перестановок ассоциативных нейронов в матрице весовых коэффициентов. В случае функции С4 кластеров в два раза больше, так как сигналы входных нейронов идентичны и возможна перестановка этих нейронов в матрице синапсов.

Каждый кластер на рис. 3 соответствует вершине со срезанной верхушкой на ландшафте приспособленности. Подчеркнем, что качество функционирования (уровень приспособленности) приведенных на рисунке структур идентично, что следует из природы функционально-инвариантных преобразований и подтверждается в вычислительном эксперименте.

Из сравнения левых и правых 3D изображений можно сделать полезный методологический вывод, что представления о свойствах ландшафта приспособленности критическим образом зависят от того, какие элементы структуры принимаются во внимание. В данном случае 8 и 16 структурных кластеров проявляются только при определенном подборе параметров (весовых коэффициентов) НМО. Один из индикаторов наличия кластерной структуры – би- и полимодельность частотных распределений попарных декартовых расстояний между структурами НМО (Барцев, Барцева, 2010).

Как уже отмечалось, начальные весовые коэффициенты НМО задавались генератором случайных чисел и все

НМО стартовали из разных начальных точек пространства структуры. Тогда представленный результат говорит о возможности разных исходов эволюции, но ничего не говорит об устойчивости и воспроизводимости эволюционной траектории.

Воспроизводимость траектории более простой НС и на других задачах исследовалась ранее (Bartsev, Baturina, 2019). Было показано, что на протяжении всего процесса обучения каждая точка траектории может породить веер альтернативных траекторий, направленных, тем не менее, в сторону притяжения кластера, соответствующего максимальной приспособленности. В данной работе для демонстрации в общем-то ожидаемых результатов было получено несколько реализаций обучающих траекторий из одного и того же начального состояния (рис. 4). Легко видеть быструю расходимость эволюционных траекторий, которая обусловлена, во-первых, случайностью возмущений (мутаций) весовых коэффициентов, а во-вторых, невоспроизводимостью потока событий (см. рис. 2) (окружающий мир), в котором обучались НМО.

Выше уже говорилось, что приспособиться (обучиться данной задаче) к заданной среде могут только НМО, состоящие из 6 нейронов и более. Для оценки минимального количества синапсов, обеспечивающего выполнение заданной функции (в данном случае – А3 и С4), была

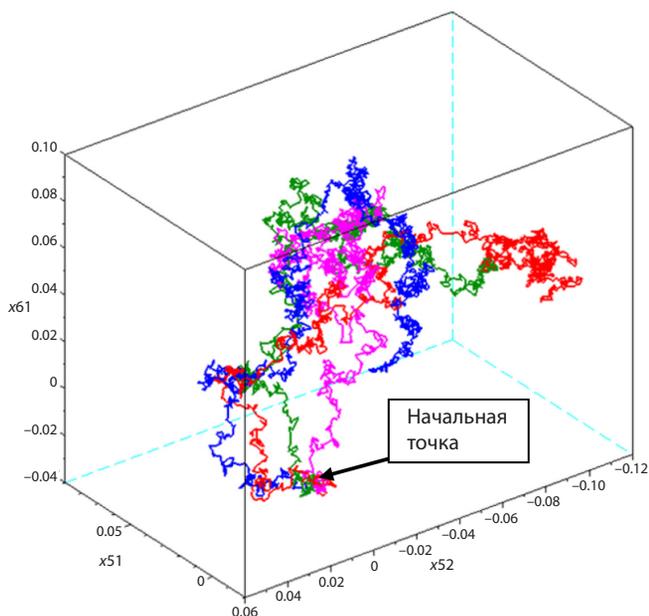


Рис. 4. Пример эволюционных траекторий НМО для функции А3 в координатах 25/26/31.

использована процедура редукции сложности НМО. Эта процедура состояла в последовательном удалении минимальных по модулю синапсов и дальнейшем дообучении до заданного качества функционирования.

Было показано, что предельное количество весовых коэффициентов, при которых НМО сохраняет то же самое качество функционирования, равно 11 для последовательности А3 (рис. 5) и 13 для последовательности С4. Такие различия в минимальном количестве синапсов ожидаемы, поскольку функция С4 сложнее А3 из-за того, что нейросети нужно дольше хранить память о стимуле, прежде чем выдать ответ.

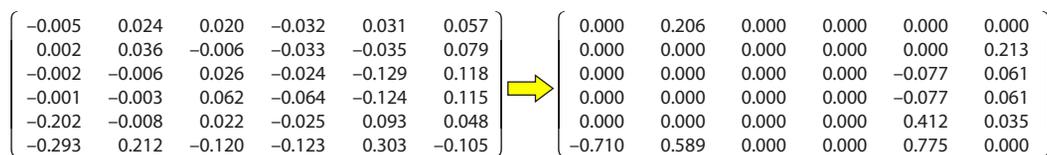


Рис. 5. Пример редукции сложности 6-нейронного НМО с функцией А3.

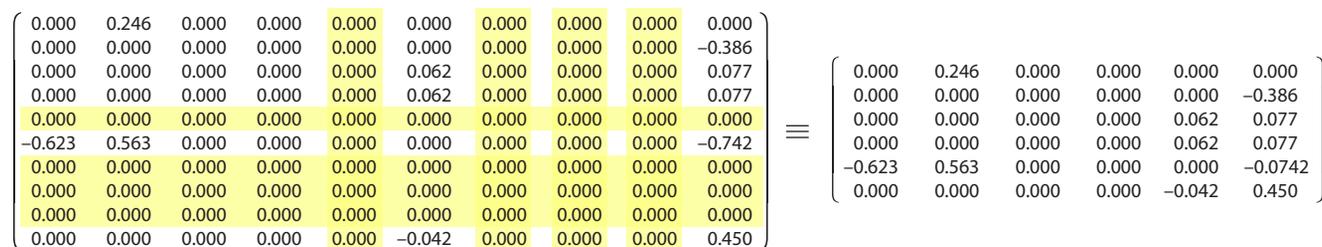


Рис. 6. Перевод уже редуцированной структуры 10-нейронного НМО (функция А3) в 6-нейронную конфигурацию путем удаления нулевых строк (и соответствующих столбцов) матрицы синапсов.

Надо отметить еще один важный момент: если взять структуру редуцированного НМО и заменить оставшиеся ненулевые синапсы на случайные числа (даже с сохранением знака), то обучения НМО не происходит. Из этого можно сделать вывод, что для обучения (эволюционного процесса) необходимо наличие степеней свободы, т. е. весовых коэффициентов, не задействованных полностью на реализацию функции и позволяющих обходить препятствия на ландшафте функции приспособленности по другим измерениям.

При этом необходимо отметить, что минимальное количество синапсов зависит не от размера исходной нейросети, а только от выполняемой функции (рис. 6). Этот факт позволяет утверждать, что сложность (при заданной переходной характеристике нейрона) является инвариантным количественно выражаемым свойством самой функции.

Процедуру редукции НМО можно интерпретировать как наличие цены за ненулевой весовой коэффициент. В этом случае формирование редуцированной структуры соответствует жесткой специализации организма, не дающей впоследствии вырваться из эволюционного тупика.

Минимальное количество синапсов, необходимое для функционирования НМО, можно принять за оценку функциональной сложности. Тогда общее количество синапсов НМО можно рассматривать как потенциальную сложность, которая аналогична информационной емкости класса (Эйген, 1973).

Из вычислительных экспериментов следует, что для того, чтобы эволюционный процесс мог осуществляться, необходима избыточность потенциальной сложности над функциональной, а эта избыточность ведет, в свою очередь, к множественности эволюционных исходов, что возможно, только когда одна и та же функция реализуется разными структурами.

Обсуждение

Результаты исследования эвристической модели эволюции показали, что, с одной стороны, при значительной избыточности потенциальной сложности над сложностью функциональной финальную структуру НМО предсказать невозможно. С другой стороны, введение ограничений, например требование минимального количества синапсов, приводит к тому, что количество возможных финальных вариантов структуры уменьшается и возможно их почти полное совпадение, даже при различии размеров НМО. Например, сравнивая правые матрицы весовых коэффициентов на рис. 5 и 6, легко заметить, что матрицы редуцированных 6- и 10-нейронных НМО очень похожи: достаточно поменять местами две нижние строки и изменить знаки синапсов в строках, т. е. произвести дискретные функционально-инвариантные преобразования структуры.

Выводы эвристической модели (от 2005 г.) о потенциальной множественности эволюционных исходов нашли свою иллюстрацию в работах (Podgornaia, Laub, 2015; Starr et al., 2017), где показано, что помимо природного набора из четырех аминокислот в обоих рассмотренных белках их функцию могут выполнять (так же качественно) еще около 1 % комбинаций из общего набора в 160 тыс. При этом в пространстве последовательностей изученная область распадается на подобласти (кластеры), внутри которых эволюционные перемещения могут происходить относительно свободно, тогда как переходы между кластерами затруднены, что хорошо соответствует эвристической нейросетевой модели.

В то же время при наличии ограничений и при нахождении в окрестности максимума функции приспособленности эволюционные траектории могут воспроизводиться (Weinreich et al., 2006; Meyer et al., 2012; Orgogozo, 2015), что тоже находит соответствие в эвристической модели на примере редуцированных НМО.

Отметим, что полученные результаты не являются чисто эвристическими и вычислительно-экспериментальными. Возможность функционально-инвариантных преобразований приводит к тому, что могут возникать «мутации» структуры с идентичным или очень близким качеством функционирования (равной или близкой приспособленностью), что соответствует нейтральным мутациям Кимуры (1985). Вследствие этого на очередном шаге эволюционная траектория может пойти по нескольким эквивалентным с точки зрения функции приспособленности направлениям.

Резюмируя, можно согласиться с претензией к математическим моделям (Garte et al., 2025), что они в общем случае не в состоянии предсказать конкретную эволюционную траекторию. По-видимому, требование спрогнозировать конкретную траекторию представляет собой в большинстве случаев неправильный запрос.

Вместо этого модель, работая с ансамблями траекторий, позволяет рассчитать вероятности и условия того или иного эволюционного исхода, что обеспечит понимание общих свойств эволюционирующих систем. Так, например, вычислительное построение «гомологической карты» Агекяна–Аносовой (Lehto et al., 2008) показало,

что зависимость времени существования системы трех тел от начального состояния имеет фрактальную структуру, и становится понятно, что от этой системы можно в принципе ожидать.

Заключение

Абстрактная эвристическая модель эволюции, построенная на основе общих предположений о природе живого, позволяет сформулировать предположения (гипотезы) об общих свойствах эволюционирующих систем. В частности, сама возможность эволюционных изменений зависит от избыточности структуры над сложностью приспособительной функции, что в общем случае приводит к потенциальной множественности эволюционных исходов, обусловленной неоднозначностью структурно-функциональных отношений. То есть в общем случае конкретный путь и конечная структура (и само ее достижение) эволюционирующей системы не детерминированы при функциональной эквивалентности эволюционных исходов.

Список литературы / References

- Барцев С.И., Барцева О.Д. Симметрии структуры и эквивалентность эволюционных исходов в простых нейросетевых моделях. *Доклады Академии наук*. 2002;386(1):114-117
- [Bartsev S.I., Bartseva O.D. Symmetric structures and equifinality of evolution outcomes in simple neural network models. *Dokl Biochem Biophys*. 2002;386(1-6):235-238. doi 10.1023/A:1020747225202]
- Барцев С.И., Барцева О.Д. Функционально-инвариантный подход к проблеме уникальности биологических систем: простая нейросетевая модель. *Доклады Академии наук*. 2005;406(3):394-397
- [Bartsev S.I., Bartseva O.D. Functional invariant approach to the biological system uniqueness: a simple neuronet model. *Doklady Biochemistry and Biophysics*. 2006;406(1):15-18. doi 10.1134/S1607672906010054]
- Барцев С.И., Барцева О.Д. Эвристические нейросетевые модели в биофизике: приложение к проблеме структурно-функционального соответствия. Красноярск: СФУ, 2010
- [Bartsev S.I., Bartseva O.D. Heuristic Neural Network Models in Biophysics: an application to the problem of structural and functional relations. Krasnoyarsk: Siberian Federal University, 2010 (in Russian)]
- Бернал Дж.Д. Молекулярная структура, биохимическая функция и эволюция. В: Теоретическая и математическая биология. М.: Мир, 1968;110-151
- [Bernal J.D. Molecular structure, biochemical physics and evolution. In: Theoretical and Mathematical Biology. Moscow: Mir Publ., 1968;110-151 (in Russian)]
- Голованов И.Б., Иваницкий Г.Р., Цыганкова И.Б. Простая форма корреляционного соотношения и физико-химический смысл входящих в него параметров. *Доклады Академии наук*. 1998;359(2):258-262
- [Golovanov I.B., Ivanitsky G.R., Tsygankova I.B. The simple form of the correlation relation and the physico-chemical meaning of its parameters. *Doklady Akademii Nauk*. 1998;359(2):258-262 (in Russian)]
- Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985
- [Kimura M. The Neutral Theory of Molecular Evolution. *Sci American*. 1979;241(5):98-129. http://www.jstor.org/stable/24965339]
- Лернер А.Я. Начала кибернетики. М.: Наука, 1967
- [Lerner A.Y. Fundamentals of Cybernetics. Springer, 1972]
- Мейен С.В. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспекта эволюции. *Журнал общей биологии*. 1974;35(3):353-364

- [Meyen S.V. The relationship between the nomogenetic and tycho-genetic aspects of evolution. *J Gener Biol.* 1974;35(3):353-364 (in Russian)]
- Мейен С.В., Соколов Б.С., Шрейдер Ю.А. Классическая и неклассическая биология. Феномен Любичева. *Вестник АН СССР.* 1977;10:112-124
- [Meyen S.V., Sokolov B.S., Schrader Yu.A. Classical and nonclassical biology: the Lyubishchev phenomenon. *Vestnik Akademii Nauk USSR = Herald of the Academy of Sciences (USSR).* 1977;10:112-124 (in Russian)]
- Рашевский Н. Модели и математические принципы в биологии. В: Теоретическая и математическая биология. М.: Мир, 1968; 48-66
- [Rashevsky N. Models and mathematical principles in biology. In: Theoretical and Mathematical Biology. Moscow: Mir Publ., 1968;48-66 (in Russian)]
- фон Нейман Дж. Теория самовоспроизводящихся автоматов. М.: Мир, 1971
- [Von Neumann J. Theory of Self-Reproducing Automata. University of Illinois Press, USA, 1966]
- Хопкрофт Д., Мотвани Р., Ульман Д. Введение в теорию автоматов, языков и вычислений. М.: Изд. дом «Вильямс», 2008
- [Hopcroft J.E., Motwani R., Ullman J.D. Introduction to Automata Theory, Languages, and Computations. 3rd ed. Pearson, Addison-Wesley, USA, 2007]
- Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. М.: Мир, 1973
- [Eigen M. Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. *Naturwissenschaften.* 1971;58(10):465-523. doi 10.1007/BF00623322]
- Эшби У.Р. Введение в кибернетику. М., 1959
- [Ashby W.R. An Introduction to Cybernetics. New York, J. Wiley & Sons Inc, 1956]
- Albert R., Jeong H., Barabasi A. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature.* 2000;406:378-382. doi 10.1038/35019019
- Amaral L.A., Scala A., Barthelemy M., Stanley H.E. Classes of small-world networks. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2000;97(21):11149-11152. doi 10.1073/pnas.200327197
- Bartsev S., Baturina P. A heuristic neural network model in the research of properties of evolutionary trajectories. *IOP Conf Ser Mater Sci Eng.* 2019;537(4):042001. doi 10.1088/1757-899X/537/4/042001
- Beckage B., Gross L.J., Kauffman S. The limits to prediction in ecological systems. *Ecosphere.* 2011;2(11):1-12. doi 10.1890/ES11-00211.1
- De Las Rivas J., Fontanillo C. Protein-protein interactions essentials: key concepts to building and analyzing interactome networks. *PLoS Computat Biol.* 2010;6(6):e1000807. doi 10.1371/journal.pcbi.1000807
- Dickins B., Nekrutenko A. High-resolution mapping of evolutionary trajectories in a phage. *Genome Biol Evol.* 2009;1:294-307. doi 10.1093/gbe/evp029
- Dunham E.J., Dugan V.G., Kaser E.K., Perkins S.E., Brown I.H., Holmes E.C., Taubenberger J.K. Different evolutionary trajectories of European avian-like and classical swine H1N1 influenza A viruses. *J Virol.* 2009;83(11):5485-5494. doi 10.1128/JVI.02565-08
- Dunne J.A., Williams R.J., Martinez N.D. Food-web structure and network theory: the role of competence and size. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2002;99(20):12917-12922. doi 10.1073/pnas.192407699
- Edelman G.M., Gally J.A. Degeneracy and complexity in biological systems. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2001;98(24):13763-13768. doi 10.1073/pnas.231499798
- Forst C.V., Reidys C., Weber J. Evolutionary dynamics and optimization. In: Morán F., Moreno A., Merelo J.J., Chacón P. (Eds) Advances in Artificial Life. ECAL 1995. Lecture Notes in Computer Science. Vol. 929. Springer, 1995;128-147. doi 10.1007/3-540-59496-5_294
- Garte S., Marshall P., Kauffman S. The reasonable ineffectiveness of mathematics in the biological sciences. *Entropy.* 2025;27(3):280. doi 10.3390/e27030280
- Kvitek D.J., Sherlock G. Reciprocal sign epistasis between frequently experimentally evolved adaptive mutations causes a rugged fitness landscape. *PLoS Genet.* 2011;7(4):e1002056. doi 10.1371/journal.pgen.1002056
- Lehto H.J., Kotiranta S., Valtonen M.J., Heinämäki P., Mikkola S., Chernin A.D. Mapping the three-body system – decay time and reversibility. *Mon Not R Astron Soc.* 2008;388(3):965-970. doi 10.1111/j.1365-2966.2008.13450.x
- Lobkovsky A.E., Koonin E.V. Replaying the tape of life: quantification of the predictability of evolution. *Front Genet.* 2012;3:246. doi 10.3389/fgene.2012.00246
- Lobkovsky A.E., Wolf Y.I., Koonin E.V. Predictability of evolutionary trajectories in fitness landscapes. *PLoS Computat Biol.* 2011;7(12):e1002302. doi 10.1371/journal.pcbi.1002302
- Meyer J.R., Dobias D.T., Weitz J.S., Barrick J.E., Quick R.T., Lenski R.E. Repeatability and contingency in the evolution of a key innovation in phage lambda. *Science.* 2012;335(6067):428-432. doi 10.1126/science.1214449
- Orgogozo V. Replaying the tape of life in the twenty-first century. *Interface Focus.* 2015;5(6):20150057. doi 10.1098/rsfs.2015.0057
- Podgornaia A.I., Laub M.T. Pervasive degeneracy and epistasis in a protein-protein interface. *Science.* 2015;347(6222):673-677. doi 10.1126/science.1257360
- Poelwijk F.J., Kiviet D.J., Weinreich D.M., Tans S.J. Empirical fitness landscapes reveal accessible evolutionary paths. *Nature.* 2007;445(7126):383-386. doi 10.1038/nature05451
- Povolotskaya I.S., Kondrashov F.A. Sequence space and the ongoing expansion of the protein universe. *Nature.* 2010;465(7300):922-926. doi 10.1038/nature09105
- Rosen R. A relational theory of biological systems. *Bull Math Biophys.* 1958;20:245-260. doi 10.1007/BF02478302
- Schuster P. How does complexity arise in evolution? In: Götschl J. (Ed.) Evolution and Progress in Democracies. Theory and Decision Library. Vol. 31. Springer, 1996;147-159. doi 10.1007/978-94-017-1504-1_8
- Sole R.V. Modelling macroevolutionary patterns: an ecological perspective. In: Lässig M., Valleriani A. (Eds) Biological Evolution and Statistical Physics. Lecture Notes in Physics. Vol. 585. Springer, 2002;312-337. doi 10.1007/3-540-45692-9_18
- Starr T.N., Picton L.K., Thornton J.W. Alternative evolutionary histories in the sequence space of an ancient protein. *Nature.* 2017;549(7672):409-413. doi 10.1038/nature23902
- Strogatz S.H. Exploring complex networks. *Nature.* 2001;410(6825):268-276. doi 10.1038/35065725
- Stumpf M.P.H., Thorne T., de Silva E., Stewart R., An H.J., Lappe M., Wiuf C. Estimating the size of the human interactome. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2008;105(19):6959-6964. doi 10.1073/pnas.0708078105
- Weinreich D.M., Delaney N.F., DePristo M.A., Hart D.L. Darwinian evolution can follow only few mutational paths to fitter proteins. *Science.* 2006;312(5770):111-114. doi 10.1126/science.1123539
- Xue K.S., Stevens-Ayers T., Campbell A.P., Englund J.A., Pergam S.A., Boeckh M., Bloom J.D. Parallel evolution of influenza across multiple spatiotemporal scales. *eLife.* 2017;6:e26875. doi 10.7554/eLife.26875

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 01.08.2025. После доработки 16.10.2025. Принята к публикации 27.10.2025.