

УДК: 51-76:579.26

Исследование модели растительно-микробного симбиотического взаимодействия методами теории эволюционных игр

Абрамова А.В.^{*1}, Топаж А.Г.^{2}**

¹*Алтайский государственный университет, Алтайский край, Барнаул, Россия*

²*Агрофизический научно-исследовательский институт, Санкт-Петербург, Россия*

Аннотация. Сущность процесса биологической фиксации атмосферного азота клубеньковыми бактериями в симбиозе с корневой системой бобовых растений заключается в способности к восстановлению молекулы азота и включению её в состав своей биомассы прокариотными микроорганизмами – ризобиями. Полученные таким образом ресурсы роста ризобии отдают растению, получая взамен необходимые им углеводы, белки и кислород. Такое взаимодействие позволяет растениям адаптироваться к условиям дефицита почвенного азота. Однако бактерии, участвующие в симбиозе с растениями, могут различаться по степени «честности». Наличие в популяции большого количества ризобий-«мошенников» может поставить под угрозу существование таких симбиотических отношений, в связи с чем возникает вопрос об устойчивости такого взаимодействия в эволюционном смысле. В данной работе приводятся результаты анализа трёх формализаций бобово-ризобияльного взаимодействия в формате эволюционных игр между популяциями двух видов, реализованных в виде агентных моделей в среде имитационного моделирования AnyLogic. Движущей силой модельного естественного отбора выступает неоднородность популяций по параметру, определяющему выбранную каждым индивидуумом стратегию поведения в парной игре. В численных экспериментах с разработанными моделями получены следующие результаты. Модельные популяции вырождаются к однородной структуре из организмов с близкими к теоретически оптимальным значениями параметра кооперативности. Такая вырожденная популяция оказывается эволюционно-стабильной стратегией поведения с точки зрения максимизации удельного роста всей симбиотической системы. Таким образом, сама логика взаимоотношений и математика совместного развития симбионтов на ранних стадиях онтогенеза в условиях неограниченного периода жизненного цикла препятствует зарождению паразитических стратегий и автоматически обеспечивает устойчивость рационального и взаимовыгодного партнерства.

Ключевые слова: *симбиотическая азотфиксация, агентное моделирование, теория эволюционных игр, эволюционно стабильные стратегии.*

ВВЕДЕНИЕ

Имеющий место в природе симбиоз бобовых растений с азотфиксирующими бактериями (ризобиями) играет принципиальную роль в жизненном цикле вовлекаемых в кооперацию организмов и представляет исключительный интерес в качестве предмета

*abramova.math@gmail.com

**alex.topaj@gmail.com

для научного исследования. Трудно переоценить важность понимания движущих сил и причинно-следственных связей симбиотической азотфиксации для практического растениеводства. Но, помимо практической значимости, соответствующие механизмы представляют собой идеальную модель для исследования необходимых и достаточных условий возникновения и устойчивого развития механизмов межвидового партнерства в эволюционном процессе, что до настоящего времени является актуальной и не до конца решенной проблемой теоретической экологии.

Сущность симбиотической азотфиксации состоит в том, что бобовые растения вступают в партнерские отношения со специфическими почвенными микроорганизмами – ризобиями. Выделяемые корнями растений эксудаты привлекают колонии бактерий, которые инфицируют эти корни, проникая в них с образованием специальных симбиотических комплексов – клубеньков. Бактерии, входящие в состав клубеньков и перешедшие в особую жизненную форму бактериоидов, приобретают способность к фиксации атмосферного азота, то есть к трансформации его в усваиваемые и необходимые для роста растений соединения. При этом многими исследованиями доказано, что в свободном состоянии живущие в почве ризобии способностью к использованию и переработке атмосферного азота не обладают [1]. Иными словами, фиксация азота – достаточно энергозатратный процесс, не являющийся необходимым для жизнеобеспечения самих бактерий. Однако благодаря ему они приобретают лабильные азотные соединения, которые могут быть использованы в качестве своеобразной «валюты» для обмена с растением-хозяином. Дело в том, что в качестве ответной услуги растение снабжает бактерии-симбионты первичными углеродными ассимилятами, образующимися в листьях в процессе фотосинтетического метаболизма. Таким образом, можно сказать, что симбиотическая азотфиксация представляет собой своеобразную промышленную кооперацию двух независимых хозяйственных субъектов, в ходе которой они обмениваются друг с другом специфическими ресурсами, равно необходимыми для полноценного роста и развития, но различающимися по эффективности их производства каждым из партнеров. Аналогом описания подобных взаимовыгодных отношений в макроэкономической теории может служить закон сравнительного преимущества Давида Рикардо [2], который гласит, что специализация и торговля будет выгодна каждой из двух взаимодействующих стран, даже если ни одна из них не обладает абсолютным преимуществом в производстве конкретных товаров.

Существует множество подходов к математическому моделированию процесса симбиотической азотфиксации. Наиболее развитый и распространенный подход состоит в том, что динамическая модель строится, верифицируется и исследуется в рамках традиционной системно-динамической парадигмы, то есть с помощью поточно-балансового подхода. При этом законы поведения исследуемой системы формулируются в виде предопределенных причинно-следственных связей, а также потоков вещества и энергии, математическим выражением которых выступают системы обыкновенных дифференциальных уравнений. Представительная сводка моделей подобного типа, отличающихся как по глубине описания, так и по количеству учитываемых факторов, приведена в обзорной работе [3]. Хотя такие модели носят преимущественно описательный, то есть констатирующий, а не объясняющий характер, они могут быть с успехом использованы в различных практических приложениях. В частности, принципиальные аспекты разработанной ранее авторами настоящей статьи системно-динамической двухпоточной модели симбиотической азотфиксации [4] реализованы в виде блока комплексной компьютерной модели продукционного процесса сельскохозяйственных растений AGROTOOL.

Принципиально иная парадигма описания изучаемого явления состоит в переходе от причинно-следственных механистических моделей к моделям телеономической

направленности. Коренное отличие двух этих подходов состоит в том, что в первом случае моделирование сводится к имитации поведения пассивных объектов в наперед заданных условиях и со строго заданными реакциями на внешние возмущения. Во втором случае полагается, что описываемые сущности или агенты выступают в роли активных субъектов, то есть обладают целеустремленным поведением и способны оптимизировать те или иные свои характеристики, обеспечивая наилучшую приспособленность к окружающей среде. Можно сказать, что при этом разработчик модели не просто фиксирует наблюдаемые в природе закономерности, но пытается объяснить и интерпретировать их с точки зрения эволюционной теории, понять причины и проследить генезис их возникновения. Разработка и исследование моделей экологических процессов в рамках телеономических представлений требует привлечения как новой техники построения имитационных моделей (агентные технологии), так и нового математического аппарата: теории оптимизации и/или теории автоматического управления, которые должны применяться наряду с традиционными методами формализации в виде систем обыкновенных дифференциальных или разностных уравнений. Так, например, в работе [5] описаны несколько модификаций разработанной авторами агентно-ориентированной модели симбиотической азотфиксации с активными субъектами взаимодействия. В каждом из рассмотренных альтернативных вариантов (модель «мошенничества» ризобий и модель «санкций» растения) один из агентов описывается как компонент с пассивным предопределенным поведением, а второй обладает адаптационными механизмами, позволяющими ему найти оптимальную стратегию, максимизирующую его интегральную приспособленность в рамках двухвидовой симбиотической экосистемы. Как естественное развитие этого подхода в работе [5] проведено теоретическое исследование модели, в которой оба вступающих в симбиоз вида обладают возможностью управлять своим поведением в виде варьирования доли производимого ресурса, передаваемого партнеру по кооперации. Соответствующая математическая постановка допускает аналитическое исследование методами теории оптимального управления. Наиболее содержательным выводом, полученным в результате проведенного анализа, может считаться тезис о том, что в широком классе формализаций двухагентной (растение и бактерии) и двухкомпонентной (азот и углерод) модели симбиотической азотфиксации в игровой постановке в течение практически всего жизненного цикла системы стратегии взаимодействующих агентов оказываются неантагонистичными и оптимальным оказывается одновременный сбалансированный рост. Утверждение о равной выгоде «честного» сотрудничества обоих участников рассматриваемой симбиотической системы можно встретить во многих публикациях, причем указывается, что это наиболее выражено для ранних вегетативных стадий роста бобового растения. В то же время в работе [6] отдельно подчеркивается, что по мере созревания и достижения зрелости личные интересы растения и ризобий могут начать расходиться. Так как для взрослого растения азот, «инвестированный» в рост листьев, уже отнюдь не напрямую увеличивает темпы будущего фотосинтеза, и, соответственно, отдачу для ризобий в терминах углеводов вследствие эффекта самозатенения. И более того, азот, потраченный растением на рост генеративных органов (налив зерен или бобов), оказывается практически безвозмездным подарком симбиотических бактерий, и они не получают за него никакого адекватного вознаграждения.

Однако даже факт того, что для начальных стадий квазиэкспоненциального роста может быть теоретически предсказано существование взаимовыгодной и оптимальной стратегии кооперативного партнерского поведения, отнюдь не является гарантией того, что эта стратегия может действительно реализоваться в природе. Так как оптимальность системы не свидетельствует об ее устойчивости в эволюционном

смысле. Действительно, согласно базовым постулатам дарвинизма принципиальным условием возможности формирования и закрепления в популяции некоего полезного фенотипического признака должна быть его защищенность от внедрения или инвазии конкурирующих особей с измененными значениями данного признака, положительно влияющими на приспособленность. Поскольку при выполнении последнего условия согласно принципу экологического исключения с течением времени будет происходить неизбежное вытеснение исходного значения признака под прессом механизма естественного отбора. Похожие соображения во многом остаются справедливыми и в случае, если значение количественного признака заменяется тем или иным шаблоном социального поведения. Однако существенная разница здесь заключается в том, что приспособленность, то есть жизненный успех конкретного организма, определяется теперь не только присущим именно ему шаблоном или стратегией поведения, но и тем, какая стратегия поведения характерна для особей, с которыми он вступает во взаимоотношения в течение жизни. Иными словами, эволюционная полезность конкретного генотипа оказывается не независимой характеристикой, а зависит от распределения генотипов внутри популяции, в которой существует его носитель. Таким образом, классическое представление о генетическом или адаптивном ландшафте Сьюелла Райта заменяется введенным Дж. Мейнардом Смитом понятием эволюционной игры, а понятие пика или максимума приспособленности – понятием не оптимальной, но **эволюционно стабильной** стратегии [7]. Согласно общепринятому определению эволюционно-стабильной стратегией (ЭСС) считается такая стратегия социального поведения индивидуума, которая, будучи принята достаточно большим числом членов популяции, не может быть вытеснена никакой другой стратегией. Математическим аналогом ЭСС в традиционной теории игр служит равновесие Нэша.

Если перенести эти соображения на область описания межвидовых симбиотических взаимодействий, то можно заключить, что необходимым условием эволюционной стабильности симбиоза, то есть его реализуемости в реальности должна быть его устойчивость от появления так называемых «мошеннических» (*cheaters*) стратегий. Для случая симбиотической азотфиксации это, в частности, означает, что появление гипотетического мутантного клона ризобий, которые способны потреблять углеводы без траты энергии на азотфиксацию и соответственно какой-либо отдачи растению-хозяину азотных соединений, не должно приводить к его эволюционному преимуществу над составляющими большинство в популяции «добропорядочными» бактериями. В противном случае преимущественное распространение потомков «мошеннического» инвазивного клона очень быстро разрушит гармоничную картину взаимного сотрудничества. Тот факт, что симбиотическая азотфиксация присутствует в природе (пусть к подобному взаимодействию оказались способны лишь отдельные специфические виды бактерий и преимущественно бобовые растения), доказывает, что существуют механизмы, обеспечивающие эволюционную стабильность соответствующей стратегии кооперативного поведения.

Вопрос о стабильности возникающих кооперативных взаимодействий к возможному появлению паразитических стратегий является центральной проблемой теоретической экологии при изучении эволюционного генезиса существующих проявлений симбиоза в животном и растительном мире. Поэтому число работ, в которых выдвигаются и исследуются гипотезы о возможных механизмах, стабилизирующих и поддерживающих симбиотические системы, достаточно велико. В качестве подобных механизмов, в частности, предлагаются:

- 1) эффекты обратной связи по степени «добропорядочности» партнера – *partner fidelity feedback* [8] – или даже способность живых организмов вступать в своеобразные «переговоры о намерениях» [9];
- 2) инструменты избирательного выбора возможного партнера по кооперации [10];

3) возможность осуществления растением-хозяином адресных «санкций» по отношению к недобросовестным партнерам-бактериям [11];

4) влияние пространственной структуры [12];

5) правило семейственного отбора Гамильтона, основанное на вычислении интегральной приспособленности [13].

Независимо от исходных гипотез о движущих силах изучаемых механизмов эволюционного процесса наиболее подходящим методом их исследования может служить математический аппарат теории эволюционных игр. При этом для компьютерной реализации и численного моделирования эволюционной игры исключительно удобным инструментом являются современные высокоуровневые среды агентного имитационного моделирования. В последнее время появилось несколько работ [14, 15], где модели эволюционного генезиса симбиотической азотфиксации описываются и исследуются в рамках указанной методологии. Но в качестве описания индивидуальной приспособленности клонов (штаммов) бактерий, различающихся по степени «честности» участия в симбиозе, в этих работах используется чисто формальная математическая постановка (логистическое уравнение роста или квадратичные функции выгоды – потеря) без учета реальной физики процесса взаимодействия симбионтов, заключающегося в обмене ресурсами, потребными для роста и развития. В настоящей работе нами производится попытка исследования нескольких модификаций эволюционной игры с участием активных неоднородных популяций агентов двух различных видов (бобовое растение и азотфиксирующие бактерии), в которой динамика роста каждого из агентов основывается пусть на очень простых, но имеющих прозрачную физическую интерпретацию моделях продукционных процессов. Таким образом, предлагаемое исследование моделей эволюционного генезиса симбиотической азотфиксации является естественным развитием модельных подходов, разработанных нами в ряде предшествующих работ [5, 16].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Модель симбиотической системы «одно растение – один клон бактерий»

По аналогии с математической моделью, представленной в [5], запишем уравнения, описывающие динамику роста симбиотической системы, образованной единичным экземпляром бобового растения, которое инфицировано группой бактерий одного генотипа, характеризующимся одинаковым показателем азотфиксации. Пусть X_0 , X_1 – суммарные биомассы (мощности) растения и колонии клубеньковых бактерий соответственно в текущий момент времени t . Примем, что закон производства двух потребных для роста ресурсов – лабильных углеродных (C) и азотных (N) соединений – описываются простейшими линейными уравнениями:

$$\dot{C} = \sigma_0 X_0, \quad \dot{N} = \sigma_1 X_1, \quad (1)$$

где σ_0 , σ_1 – постоянные коэффициенты (удельные интенсивности ассимиляции – генерации ресурсов). Таким образом, мы полагаем, что углеводы поступают в систему только за счет фотосинтеза растений, а азот производится только за счет фиксации бактериями.

В каждый момент времени определенная доля произведенного первичного ресурса отдается партнеру по кооперации, а оставшаяся часть и весь вторичный ресурс, полученный от симбионта, используется для наращивания собственной биомассы (роста). Мы рассматриваем модель без запасов, иными словами, весь производимый ресурс сразу же должен использоваться для роста, или он безвозвратно теряется в случае недостатка «сопряженного» ресурса.

Под характеристиками симбиотического поведения взаимодействующих агентов будем понимать доли производимого первичного ресурса, отдаваемые партнеру: u_0, u_1 (могут принимать значение в пределах от 0 до 1). Оставшиеся доли ресурсов остаются в распоряжении генерирующего агента и используются на его собственный рост. Тогда простейшая динамика роста исследуемой системы описывается следующей системой дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \dot{X}_0 = f_0((1-u_0)\dot{C}, u_1\dot{N}) \\ \dot{X}_1 = f_1(u_0\dot{C}, (1-u_1)\dot{N}) \end{cases} \quad (2)$$

где f^* – функции роста биомассы растений или бактерий, зависящие от двух потребляемых типов ресурсов. В качестве вида зависимостей $f_i(X, Y)$ $i = 0, 1$ можно предложить различные формализации. Однако в качестве естественного ограничения разумно потребовать, чтобы эти функции удовлетворяли правилу пропорциональности или принципу суперпозиции [17], а именно:

$$f(KX, KY) = Kf(X, Y). \quad (3)$$

Это условие имеет прозрачный физический смысл, который заключается в том, что при заданных объемах доступных ресурсов каждого вида общий темп прироста конечного продукта (биомассы) не должен зависеть от того, сколько «центров переработки» будут генерировать этот продукт. Иными словами, неважно, использовать все имеющиеся ресурсы на рост одного суперорганизма или распределить их пропорционально между произвольным числом составных организмов, – суммарный рост биомассы в обоих случаях должен быть одинаков и определяться некими стехиометрическими соотношениями, то есть принципиальным характером их усвоения в процессе ростового метаболизма. В качестве типичных примеров вида подобной функции можно рассмотреть несколько классических представлений:

– закон монолимитирования:

$$f_i(X, Y) = \min(a_i X, b_i Y),$$

– равностороннюю гиперболу:

$$f_i(X, Y) = a_i \frac{XY}{X + Y},$$

– производственную функцию Кобба–Дугласа:

$$f_i(X, Y) = c_i X^\alpha Y^{1-\alpha}.$$

Последнее соотношение широко используется в экономических приложениях как эвристическая зависимость между величиной выпуска и факторами производства. При этом параметр α , который может меняться в пределах от нуля до единицы, показывает относительную важность первого фактора (или в рассматриваемом случае – ресурса роста) по сравнению со вторым.

Нетрудно показать, что для всех перечисленных формализаций независимо от начальных значений биомасс и конкретных значений параметров «кооперативности поведения» u_0 и u_1 решение системы дифференциальных уравнений (2) в пределе выходит на экспоненциальный рост обеих переменных с общим показателем экспоненты. Для нахождения значения этого показателя в режиме установившегося роста достаточно представить функцию временной динамики растительной и микробной биомасс соответственно в виде:

$$X_0(t) = x_0 e^{rt}, \quad X_1(t) = x_1 e^{rt}, \quad (4)$$

где r , x_0 , x_1 представляют собой неизвестные постоянные величины. При подстановке выражений (1) и (4) в динамическую систему (2) множители e^{rt} в левой и правой части сокращаются и мы получаем систему двух алгебраических уравнений для трех неизвестных, из которой, однако, всегда оказывается возможным выразить показатель экспоненты в явном виде, а масштабные коэффициенты x_0 , x_1 – с точностью до коэффициента пропорциональности. Так, например, для функции роста Кобба–Дугласа соответствующая система будет иметь вид:

$$\begin{cases} rx_0 = c_0 (1-u_0)^{1-\alpha} \sigma_0^{1-\alpha} x_0^{1-\alpha} \sigma_1^\alpha u_1^\alpha x_1^\alpha \\ rx_1 = c_1 \sigma_0^\beta x_0^\beta u_1^\beta (1-u_1)^{1-\beta} \sigma_1^{1-\beta} x_1^{1-\beta} \end{cases}, \quad (5)$$

(мы использовали симметричное представление с введением параметра β для описания функции роста ризобий); для функции монолимитирования:

$$\begin{cases} rx_0 = \min(a_0 (1-u_0) \sigma_0 x_0, b_0 \sigma_1 u_1 x_1) \\ rx_1 = \min(a_1 u_0 \sigma_0 x_0, b_1 \sigma_1 (1-u_1) x_1) \end{cases}, \quad (6)$$

для равносторонней гиперболы:

$$\begin{cases} rx_0 = a_0 \frac{(1-u_0) \sigma_0 x_0 \sigma_1 u_1 x_1}{(1-u_0) \sigma_0 x_0 + \sigma_1 u_1 x_1} \\ rx_1 = a_1 \frac{u_0 \sigma_0 x_0 \sigma_1 (1-u_1) x_1}{u_0 \sigma_0 x_0 + \sigma_1 (1-u_1) x_1} \end{cases}. \quad (7)$$

Разрешив полученные системы уравнений относительно неизвестной r , можно получить в явном виде выражения для удельной интенсивности роста обеих динамических переменных, составляющих симбиотическую систему как функцию индивидуальных «управлений», то есть принятых симбионтами параметров кооперативного поведения u_0 и u_1 . Эти выражения будут выглядеть следующим образом:

$$r^{1/\alpha+1/\beta} = c_0^{1/\alpha} c_1^{1/\beta} \sigma_0^{1/\alpha} \sigma_1^{1/\beta} u_0 (1-u_0)^{(1-\alpha)/\alpha} u_1 (1-u_1)^{(1-\beta)/\beta} \quad (8)$$

для функции роста в форме Кобба–Дугласа,

$$r = \min(a_0 \sigma_0 (1-u_0), b_1 \sigma_1 (1-u_1), \sqrt{a_1 b_0 \sigma_0 \sigma_1 u_0 u_1}) \quad (9)$$

для функции монолимитирования и

$$r^2 (1-u_0)(1-u_1) = u_0 u_1 (a_0 \sigma_0 (1-u_0) - r)(a_1 \sigma_1 (1-u_1) - r) \quad (10)$$

для функции роста в виде равносторонней гиперболы. Вывод соотношений (9) и (10) приведен в Приложении 1, а соотношение (8) представляет собой частный случай используемого в дальнейшем изложении уравнения (14), вывод которого представлен в Приложении 2 к настоящей статье.

В рамках рассмотренной элементарной модели логично принять удельный темп установившегося роста за критерий успешности и интегральной приспособленности видового представителя в симбиотическом взаимодействии. Тогда целью и конечными интересами каждого вида будет оптимизация этого показателя, то есть нахождение такого значения параметра «вовлеченности в кооперацию» u , которое максимизирует r .

Эта задача элементарно решается как задача алгебраической оптимизации. Взяв производные уравнений (8–10) по переменным u_0 и u_1 и приравняв полученные выражения нулю, можно получить величины управлений, доставляющих максимум r с точки зрения растения и ризобий соответственно. В качестве примера приведем соответствующие результаты для функции роста Кобба–Дугласа. В этом случае оптимальные значения управлений оказываются равными:

$$u_0^{\text{opt}} = \alpha ; u_1^{\text{opt}} = \beta, \quad (11)$$

что в точности совпадает с аналогичным результатом, полученным в работе [17] для фито-грибковой симбиотической системы.

Отметим принципиальный момент: зависимость оптимизируемого критерия от аргументов оптимизации имеет такой вид, что доставляющее ему максимум значение u_0 не зависит от текущего значения u_1 и наоборот. Тем самым поиск наилучшего значения (например, в процессе естественного отбора) по каждому из параметров управления может производиться соответствующим симбионтом независимо от поведения другого вида и приводить к одному и тому же значению. Это означает, что в подобной постановке не просто отсутствует противоречие между конечными целями участников взаимодействия, то есть предмет игры с разумным соперником, но и для поиска точки глобального максимума не требуется никакой координации или обратной связи между партнерами. Эффект независимости получаемой стратегии оптимального поведения от «точки взгляда», то есть от выбора субъекта принятия решения, исследовался в нашей предыдущей работе [16], где совместная динамика роста кооперативной системы «растения – ризобии» рассматривалась как проблема оптимального управления. Там, в частности, было показано, что в широком классе формализаций двухкомпонентной модели симбиотической азотфиксации в игровой постановке практически в течение всего жизненного цикла системы стратегии взаимодействующих агентов оказываются неантагонистичными и оптимальным оказывается одновременный сбалансированный экспоненциальный рост биомасс обоих симбионтов.

В качестве инструмента, который может продемонстрировать генезис появления подобных оптимальных стратегий в процессе отбора и изучить его устойчивость в эволюционном смысле, был использован механизм имитационного моделирования эволюционных игр. Сущность подхода состоит в том, чтобы определить предпочтительные стратегии субъектов игрового взаимодействия в компьютерном эксперименте, моделирующем коэволюцию двух достаточно больших популяций индивидуумов изучаемых видов в ходе смены достаточно большого числа поколений. Движущей силой модельного естественного отбора при этом выступает неоднородность популяций по параметру, определяющему выбранную каждым индивидуумом стратегию поведения в парной игре. Предельное распределение значений этого параметра в популяциях на больших временах принимается в качестве оценки искомой эволюционно-обеспеченной стратегии для конкретного типа агентов. Теоретически здесь возможны случаи порождения как чистых стратегий (при этом из модельной популяции элиминируются все особи с величиной отслеживаемого фенотипического параметра, отличной от оптимального значения), так и смешанных стратегий (при этом финальные распределения параметров остаются невырожденными). Основными предположениями, используемыми при построении эволюционного алгоритма, выступают следующие гипотезы:

1) Обе популяции считаются «хорошо перемешанными», так что вероятность для любого организма из первой популяции вступить в игру с любым организмом из популяции партнеров по игре считается одинаковой (аналог панмиксии в процессе скрещивания).

2) Приспособленность каждого организма, то есть его сравнительный вклад в следующее поколение (число порождаемых им потомков), пропорциональна выигрышу, получаемому данным организмом в акте элементарной игры со случайно выбранным партнером из сопряженной популяции (естественный отбор по приспособленности).

3) Потомки полностью наследуют от родителя его «генотип», под которым в данном случае понимается параметризованная стратегия поведения в исследуемой игре (наследственность). Отдельно рассматривается случай возможности малых отклонений («мутаций») поведения потомков от поведения родителя (изменчивость). При введении этого усложнения эволюционная игра приближается к упрощенному генетическому алгоритму. Хотя между ними и остается принципиальная разница. В эволюционной игре два вступающих во взаимодействие агента порождают каждый своих потомков с характерным «генотипом», унаследованным от единственного родителя (аналог бесполого или вегетативного размножения). Взаимодействие агентов при этом служит лишь для разыгрывания значений их выигрышей в акте элементарной игры. Напротив, в генетическом алгоритме соединение агентов приводит к порождению новых смешанных генотипов в популяции потомков путем эмуляции процесса скрещивания (кроссинговера). То есть принципиально имитируется именно половое размножение и диплоидность генотипа.

Опишем алгоритм, использованный нами для моделирования эволюционной игры в рассмотренной проблеме симбиотической азотфиксации с двумя активными агентами взаимодействия. Выбираются две популяции одного размера для агентов двух типов – растений и однородных штаммов ризобий. Заметим, что в самой простой постановке между формальным описанием бобового растения и штамма ризобий нет никакой принципиальной разницы: оба класса характеризуются единственным параметром – долей производимого ресурса, отдаваемой партнеру по кооперации (u_0 или u_1). Популяции гетерогенны по величине этого характерного фенотипического параметра, который для начального момента времени полагается распределенным внутри популяции согласно произвольно задаваемой функции распределения в интервале допустимых значений от нуля до единицы. Запускается имитация совместного эволюционирования двух популяций в динамическом режиме дискретного времени. Сущность эволюционного алгоритма на каждом временном шаге состоит из следующих последовательных действий.

1. *Формирование пар симбиотического взаимодействия.* Каждому индивидууму из популяции модельных растений ставится в соответствие свой партнер из популяции микроорганизмов-ризобий. Выбор «партнеров» осуществляется случайным образом. Таким образом, для двух популяций, состоящих из M бобовых растений и M штаммов микроорганизмов, формируется M пар симбиотических взаимодействий, где каждое растение/ризобия входит в одну и только одну пару.

2. *Определение интегрального «выигрыша» каждой симбиотической пары в эволюционной игре.* Под этим «выигрышем» в данном случае понимается удельный темп устоявшегося экспоненциального роста биомассы растения и ризобий, соответствующий конкретному сочетанию параметров (u_0 ; u_1). Поскольку нами исследуется очень простая модель роста, то соответствующие величины можно предвычислить аналитически (см., например, формулы (8)–(10)).

3. *Формирование популяции экземпляров растений и ризобий следующего поколения (смена поколений).* Для этого последовательно M раз осуществляется случайная выборка с возвращением из набора симбиотических пар предыдущего поколения, где вероятность выбора каждой конкретной пары полагается пропорциональной ее «выигрышу» в игре. В самом простом варианте (абсолютная наследственность) при выборе конкретной пары в популяцию агентов одного из двух типов в следующем

поколении добавляются индивидуумы со значением параметра u_i , в точности равным значению этого показателя у соответствующего «родителя». Однако стохастическая модель позволяет дополнительно исследовать также эффекты изменчивости, случайных мутаций или неточного копирования характеристик предка в потомке. В нашей модели соответствующий механизм «зашумляющих» мутаций эмулируется путем вычисления параметра кооперативности потомка как суммы соответствующего параметра у его родителя и малой случайной добавки, подчиняющейся нормальному закону распределения с нулевым математическим ожиданием и задаваемой величиной среднеквадратического отклонения. Она в данном случае играет роль показателя относительной изменчивости. Если получившееся значение параметра кооперативности потомка выходит за пределы физически-допустимых значений (0; 1), то мутация игнорируется. Таким образом, общая численность популяций двух взаимодействующих классов агентов остается постоянной в ходе всего имитационного эксперимента, в то время как частота встречаемости индивидуумов со значениями фенотипических параметров, порождающих «успешные» симбиотические пары, должна возрастать.

Необходимо отметить, что в отличие от качественного анализа эволюционных игр путем исследования решений порождаемых репликаторных уравнений, влияние таких факторов как неабсолютная наследственность (мутации), ограниченность размера популяции и стохастический выбор партнера по кооперации могут быть изучены, как правило, только в имитационных вычислительных экспериментах [18].

В качестве платформы программной реализации описанного алгоритма нами была выбрана высокоуровневая среда имитационного моделирования AnyLogic, в которой помимо одновременной поддержки нескольких парадигм или подходов к созданию моделей (системно-динамический, дискретно-событийный, агентный) имеется большое количество удобных встроенных инструментов препроцессинга входных данных и анализа результатов.

Модель симбиотической системы «одно растение – несколько клонов бактерий»

В реальности симбиоз между растениями и азотфиксирующими бактериями не симметричен, что обуславливается хотя бы принципиальным различием в размерах симбионтов. На корнях бобовых растений образуется не один, а множество клубеньков, при этом как в разных клубеньках, так и в пределах одного клубенька могут присутствовать различные клоны или штаммы микроорганизмов [6]. Иными словами, в ходе онтогенеза растение вступает в партнерские взаимоотношения не с одной гомогенной популяцией бактерий, а с несколькими популяциями, различающимися присущим им шаблоном поведения в симбиозе. Тогда существенно меняется смысл понятия «мошенничества» и представления о целях участников соответствующей эволюционной игры. Действительно, раньше было показано, что интересы клона бактерий и растения, вступивших в симбиоз, при определенных допущениях не антагонистичны и между участниками игры нет противоречий. Но при групповом симбиозе нескольких клонов бактерий с одним растением соперником для конкретного клона может выступать не растение, а другие клоны, вступившие с ним в симбиоз. И под «мошенническим» поведением в этом случае следует понимать такую стратегию конкретного штамма, когда он, пользуясь наравне с другими штаммами благами, предоставляемыми растением в виде углерода, не вносит, однако, адекватный вклад в производство азотных соединений, то есть паразитирует, присоединившись к группе «честных» бактерий. То есть, «притворяясь участником общего хора, не поет, а лишь открывает рот». Вообще говоря, такое поведение полностью соответствует понятию внутривидовой конкуренции, которая играет в эволюционном процессе не менее важную роль, чем конкуренция между видами. Так, например, все приспособительные механизмы стадных копытных (например, газелей) к быстрому бегу – длинные тонкие

ноги и пр. – являются результатом не только и не столько эволюционной войны с хищниками. Газели все равно бегают медленнее гепардов, но конкретная особь газели и не должна для жизненного успеха бежать быстрее гепарда – достаточно того, что она будет бежать быстрее других газелей.

Таким образом, первостепенную роль в модели, где одно растение вступает в симбиоз с популяцией неоднородных штаммов ризобий, является исследование устойчивости такого симбиоза к паразитическому поведению отдельных штаммов, не вкладывающихся в общие усилия по фиксации атмосферного азота для нужд растения-хозяина. По сути, эта проблема может рассматриваться как один из вариантов задачи о «трагедии общин», где исследуется динамика системы, в которой присутствуют противоречия между интересами отдельных индивидов относительно пользования неразделяемого общего блага. В общем случае «трагедия» состоит в том, что неограниченный личный доступ к некому ресурсу (например, пастбищу) неизбежно уничтожает или истощает этот ресурс из-за чрезмерного его использования. И хотя финальное истощение будет одинаково критично для всех участников общего пользования, соображения сиюминутной выгоды суперпотребления для конкретного участника одерживают верх. Одной из самых известных математических моделей, описывающих «трагедию общин», является модель Кракауэра и ее многочисленные модификации [19]. Для рассматриваемой предметной области расширение исходной модели для возможности ее рассмотрения с точки зрения «трагедии общин» и внутривидовой конкуренции азотфиксирующих бактерий состоит в следующем.

Мы предполагаем, что теперь симбиотическая система формируется из одного растения-хозяина и нескольких популяций (штаммов) ризобий, отличающихся значением параметра кооперативности поведения. При этом независимо от своего вклада в азотфиксацию все эти штаммы обладают одинаковым доступом к поставляемому растением углеродным ресурсам роста, то есть поступающие углеводы делятся между всеми популяциями поровну. Тогда уравнения динамики роста общей системы (2) могут быть переписаны в виде:

$$\begin{cases} \dot{X}_0 = f_0 \left((1-u_0) \sigma_0 X_0, \sum_{i=1}^N u_i \sigma_1 X_i \right) \\ \dot{X}_i = f_1 \left(\frac{u_0 \sigma_0 X_0}{N}, (1-u_i) \sigma_1 X_i \right) \end{cases}, i = 1..N, \quad (12)$$

где N – число штаммов бактерий, инфицировавших одно растение. Отметим, что мы предполагаем, что штаммы отличаются между собой только параметром «кооперативности» u_i , в то время как удельная интенсивность азотфиксации σ_1 и вид функции роста f_1 полагаются инвариантными. В рамках данной работы мы в дальнейшем будем рассматривать формализацию функций роста в виде кривой Кобба–Дугласа, хотя нетрудно показать, что результаты для других возможных представлений, подчиняющихся принципу суперпозиции (3), оказываются качественно идентичными. Тогда система (12) приобретает вид:

$$\begin{cases} \dot{X}_0 = c_0 (1-u_0)^{1-\alpha} \sigma_0^{1-\alpha} X_0^{1-\alpha} \left(\sum_{i=1}^N u_i \sigma_1 X_i \right)^\alpha \\ \dot{X}_i = c_1 \left(\frac{u_0}{N} \right)^\beta \sigma_0^\beta X_0^\beta (1-u_i)^{1-\beta} \sigma_1^{1-\beta} X_i^{1-\beta}, i = 1..N \end{cases}. \quad (13)$$

По аналогии с ранее рассмотренным случаем найдем для динамической системы (13) интенсивность установившегося экспоненциального роста r , которую будем

рассматривать как показатель относительной приспособленности составляющих ее организмов. Она оказывается равна:

$$r^{1/\alpha+1/\beta} = c_0^{1/\alpha} \sigma_0^{1/\alpha} u_0 (1-u_0)^{(1-\alpha)/\alpha} c_1^{1/\beta} \sigma_1^{1/\beta} \overline{u_i (1-u_i)^{(1-\beta)/\beta}}, \quad (14)$$

где $\overline{u_i (1-u_i)^{(1-\beta)/\beta}} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N u_i (1-u_i)^{(1-\beta)/\beta}$, то есть усредненная по популяциям ризобий величина $u_i (1-u_i)^{(1-\beta)/\beta}$. Вывод формулы (14) представлен в Приложении 2. Анализ полученного соотношения позволяет сделать интересный вывод: для выбранной формализации любые «мошеннические» поползновения любого отдельного клона ризобий, то есть отклонение от оптимальной стратегии поведения $u_i^{\text{opt}} = \beta$, оказываются невыгодными, в том числе и для самого штамма-«мошенника», так как порожденное таким поведением изменение удельной скорости роста всей системы не может быть скомпенсировано никакими «альтруистичными» усилиями остальных штаммов, осуществляющих фиксацию атмосферного азота.

Для демонстрации этого эффекта эволюционная динамика соответствующей системы была исследована в рамках модифицированной агентной имитационной модели, в которую по сравнению с ранее описанным случаем были внесены следующие изменения:

1. Размеры взаимодействующих популяций растений и ризобий выбирались неравными: популяция ризобий полагалась в N раз больше, чем популяция растений (в описанном далее демонстрационном примере N полагалось равным 5);

2. Формирование *пар* симбиотического взаимодействия заменялось формированием симбиотических *систем*, где каждому растению в качестве партнеров ставилось в соответствие ровно N штаммов из популяции модельных ризобий. При этом выбор «партнеров» по-прежнему осуществлялся случайным образом;

3. Определение интегрального «выигрыша» каждой сформированной симбиотической системы в эволюционной игре определялось как вычисленное аналитически выражение для удельного экспоненциального роста (14);

4. Формирование следующего поколения популяции экземпляров растений и ризобий по-прежнему осуществлялось исходя из показателя относительной приспособленности особи-«родителя», равной его «выигрышу» в составе содержащей его симбиотической системы. При этом влияние «выигрыша» полагалось одинаковым для всех участников системы, независимо от их индивидуальных стратегий.

Выборочные результаты исследования получившейся имитационной модели эволюции количественного признака «кооперативности» под действием пресса естественного отбора приведены в следующем разделе статьи.

Модель симбиотической системы «одно растение – несколько клонов бактерий – самостоятельное поглощение азота растениями»

Еще одна модификация исследуемой математической модели растительно-микробного симбиоза связана с учетом того факта, что получение одного из потребных для роста ресурсов от партнера по кооперации может быть не единственным способом его приобретения для видов, вступающих в симбиоз, то есть они могут задействовать некие механизмы его производства собственными силами. Так, понятно, что получение лабильных форм азотных соединений от азотфиксирующих бактерий в клубеньках – только один из возможных путей его поступления в растение. И бобовые, как и другие виды, способны поглощать эти соединения из почвы своей корневой системой напрямую. Более того, интуитивно ясно, что если содержание азота в корнеобитаемом слое почвы достаточно велико, то этот способ снабжения может оказаться даже более

эффективным, нежели образование сложных симбиотических связей с чужеродными видами, которым к тому же необходимо платить за азотфиксацию «углеродной валютой». И действительно, широко известен тот факт, что в условиях отсутствия азотного дефицита в почве процесс образования и развития клубеньков в корневой системе бобовых растений существенно замедляется или полностью прекращается. Описанная выше математическая модель симбиоза и имитационная модель его эволюционного генезиса позволяют количественно исследовать границы эффективности симбиотических систем и оптимальные стратегии взаимодействующих субъектов с учетом этого дополнительного фактора. Рассмотрим в качестве примера модификацию совокупности уравнений динамики симбиотической системы с функцией роста Кобба–Дугласа. Для простоты мы будем пользоваться допущением, что интенсивность поглощения азота корневой системой из почвы пропорциональна ее биомассе, а сама эта биомасса, в свою очередь, всегда составляет постоянную долю от общей биомассы растения. Иными словами, мы полагаем, что рост биомассы побега и корня всегда происходит согласованно с поддержанием постоянного аллометрического соотношения, то есть растение не обладает механизмами регуляции процессов органогенеза, позволяющими оперативно менять потоки распределения первичных ассимилятов между различными своими частями с целью оптимизации интегрального роста. В этих соглашениях единственным механизмом адаптации растения остается u_0 – параметр его «кооперативного поведения» в симбиозе. Тогда модифицированная система уравнений роста (13) записывается в виде:

$$\begin{cases} \dot{X}_0 = c_0 (1-u_0)^{1-\alpha} \sigma_0^{1-\alpha} X_0^{1-\alpha} \left(v X_0 + \sum_{i=1}^N u_i \sigma_1 X_i \right)^\alpha \\ \dot{X}_i = c_1 \left(\frac{u_0}{N} \right)^\beta \sigma_0^\beta X_0^\beta (1-u_i)^{1-\beta} \sigma_1^{1-\beta} X_i^{1-\beta}, i = 1 \dots N \end{cases}, \quad (15)$$

где v – удельная интенсивность собственного поглощения азота корневой системой, определяемая как аллометрическим соотношением «побег – корень», так и уровнем доступности азота в почве. Отсюда по стандартной методике (см. Приложение 3) нетрудно выразить выражение для поиска установившейся скорости роста, которое оказывается представимым в виде:

$$r^{1/\alpha} = c_0^{1/\alpha} \sigma_0^{(1-\alpha)/\alpha} (1-u_0)^{(1-\alpha)/\alpha} \left(v + \frac{c_1^{1/\beta} \sigma_1^{1/\beta} u_0 \sigma_0 u_i (1-u_i)^{(1-\beta)/\beta}}{r^{1/\beta}} \right). \quad (16)$$

Получившееся уравнение представляет собой алгебраическое степенное уравнение относительно неизвестной r , которое в общем случае (для произвольных α и β) разрешить аналитически не удастся. Поэтому для эффективности наших дальнейших исследований соответствующей эволюционной игры мы рассмотрели частный конкретный случай $c_0 = c_1 = \sigma_0 = \sigma_1 = 1$; $\alpha = \beta = 0.5$. Для этих значений определяющих параметров уравнение (16) вырождается к биквадратной форме:

$$r^4 = (1-u_0) \left[u_0 \cdot \overline{u_i (1-u_i)} + v r^2 \right], \quad (17)$$

и может быть разрешено в явном виде. При этом показатель установившегося экспоненциального роста оказывается равен:

$$r^2 = \frac{1}{2} \left\{ (1-u_0) v + \sqrt{(1-u_0)^2 v^2 + 4 u_0 (1-u_0) \cdot \overline{u_i (1-u_i)}} \right\}. \quad (18)$$

Анализ полученного выражения с целью поиска значений параметров «кооперативности», доставляющих ему максимальное значение, показывает, что с точки зрения любого штамма ризобий максимальный рост симбиотической системы всегда достигается при $u_i = 0.5 \forall i$ и это не зависит ни от u_0 (стратегии, выбранной растением), ни от наличия в симбиотической системе более альтруистичных или более эгоистичных штаммов ризобий. Напротив, само оптимальное значение u_0 , то есть необходимый уровень вовлеченности растения в партнерство с клубеньковыми бактериями, вообще говоря, оказывается зависящим от средней степени альтруистичности инфицировавших его штаммов бактерий. Причем эта зависимость присутствует лишь в ограниченном интервале варьирования определяющего параметра v , так как при достаточно больших его значениях (более точно, при выполнении условия $v > \sqrt{u_i(1-u_i)}$) наибольшая величина интенсивности экспоненциального роста достигается при $u_0^{\text{opt}} = 0$, то есть делиться с микроорганизмами углеродными ассимилятами оказывается для растения экономически нецелесообразным. В следующем разделе статьи приводятся выборочные результаты численного анализа имитационной модели эволюционной игры в описанной постановке.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рассмотрим результаты эксперимента с описанной выше моделью «одно растение – один клон бактерий». Данная модель реализует механизм формирования случайных пар симбиотического взаимодействия (одно растение и один штамм ризобий), определение интегрального «выигрыша» каждой симбиотической пары в эволюционной игре и формирование популяции экземпляров растений и ризобий следующего поколения. Начальная популяция состоит из фиксированного и равного числа агентов каждого вида. Каждый агент характеризуется единственным параметром – параметром кооперативного поведения, случайным образом распределенным на промежутке от 0 до 1. При этом первоначальное распределение признака внутри популяций случайно, но остается одним и тем же от одного эксперимента к другому («воспроизводимые» прогоны), что достигается фиксированным начальным рассеиванием используемого генератора случайных чисел. Напротив, динамика эволюции системы (т. е. способ формирования симбиотических пар «ризобия – растение» и, возможно, мутации в наследовании признака) в каждом эксперименте полностью уникальны (случайный выбор начального рассеивания генератора случайных чисел). Когда стандартное отклонение распределения параметра кооперативности внутри моделируемых популяций перестаёт меняться на протяжении нескольких последовательных поколений, считается, что система достигла устойчивого равновесного состояния, и симуляция останавливается.

На рисунке 1 представлен график средних значений параметра кооперативности растений и ризобий для каждого поколения при отсутствии мутаций и при значении параметра мутации 0.02. В качестве функции роста использована функция Кобба–Дугласа ($\alpha = 0.7$, $\beta = 0.4$). По графику видно, как от поколения к поколению параметр кооперативности растений и ризобий выходит на устойчивое (не всегда теоретически оптимальное) значение. Действительно, оптимальные значения управлений в данном случае согласно (11) должны составлять α (0.7) для растений и β (0.4) для ризобий. В конкретном вычислительном эксперименте в отсутствие наследственной изменчивости растения вышли на очень близкое к оптимальному значение (0.708), а вот ризобии оказались не столь близки к нему (0.314). Хотя в исходной популяции и присутствовали организмы с теоретически более удачными значениями параметра кооперативности, их потомки элиминировались из популяции в силу случайных факторов процессов модельного симбиоза и отбора.

Добавление незначительной мутации оказало положительный эффект на конечное распределение параметров кооперативности: растения вышли на значение 0.709, а ризобии на 0.403, что намного ближе к оптимальному значению, чем в случае без мутаций. Таким образом, в рамках рассматриваемой формализации и ограниченности популяции небольшие зашумляющие чистую наследственность мутации могут «помогать» популяциям агентов выйти на значения, близкие к оптимальным. В частности, могло оказаться, что в первоначальном распределении агентов вообще бы не оказалось агентов со значениями параметра кооперативности, близким к теоретически оптимальному. Тогда только мутации могут приблизить значения параметров кооперативности агентов к оптимальным.

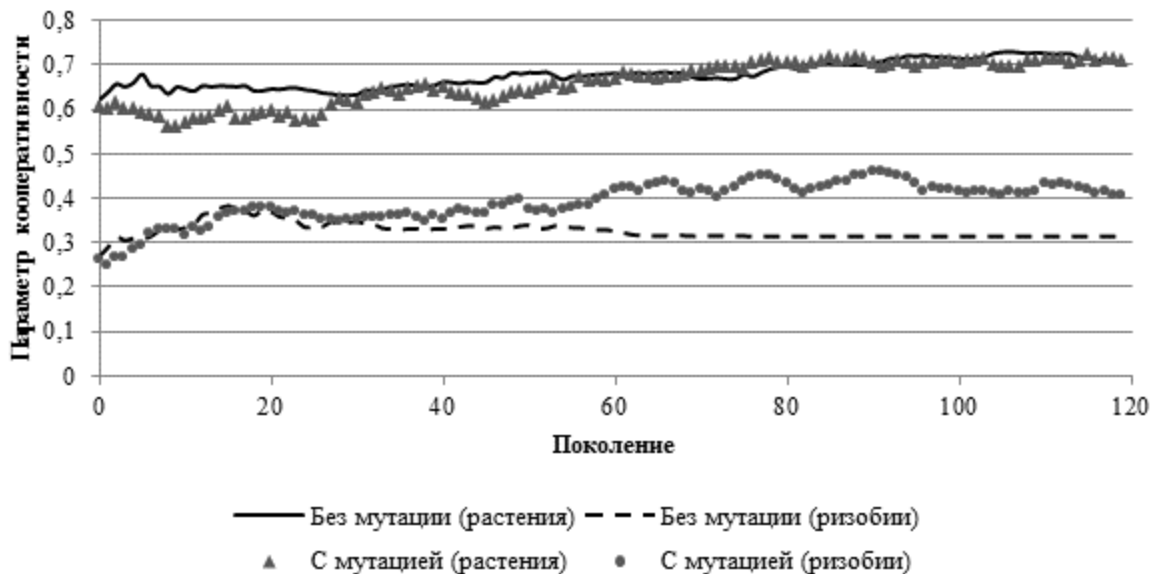


Рис. 1. Средние значения параметра кооперативности поведения агентов по поколениям.

Однако стоит заметить, что положительный эффект оказывают именно незначительные мутации. При увеличении значения соответствующего параметра мутации оказывают настолько сильное влияние на потомков, что становится невозможным отследить наследственность признака кооперативности поведения, как если бы потомки просто получали случайное значение признака без наследственной передачи его от родителей. И если при значениях параметра мутации, близких к 0, возможно вырождение популяции до потомков одного единственного предка, то при увеличении параметра популяция остаётся существенно неоднородной на сколь угодно больших промежутках модельного времени. На рисунке 2 показано влияние параметра мутации на окончательное распределение параметров кооперативности агентов для трёх функций роста (а), интенсивность установившегося экспоненциального роста системы «растение – ризобия» для трёх функций роста (б) и на стандартное отклонение окончательного распределения параметров кооперативности агентов для функции Кобба–Дугласа (в).

а)

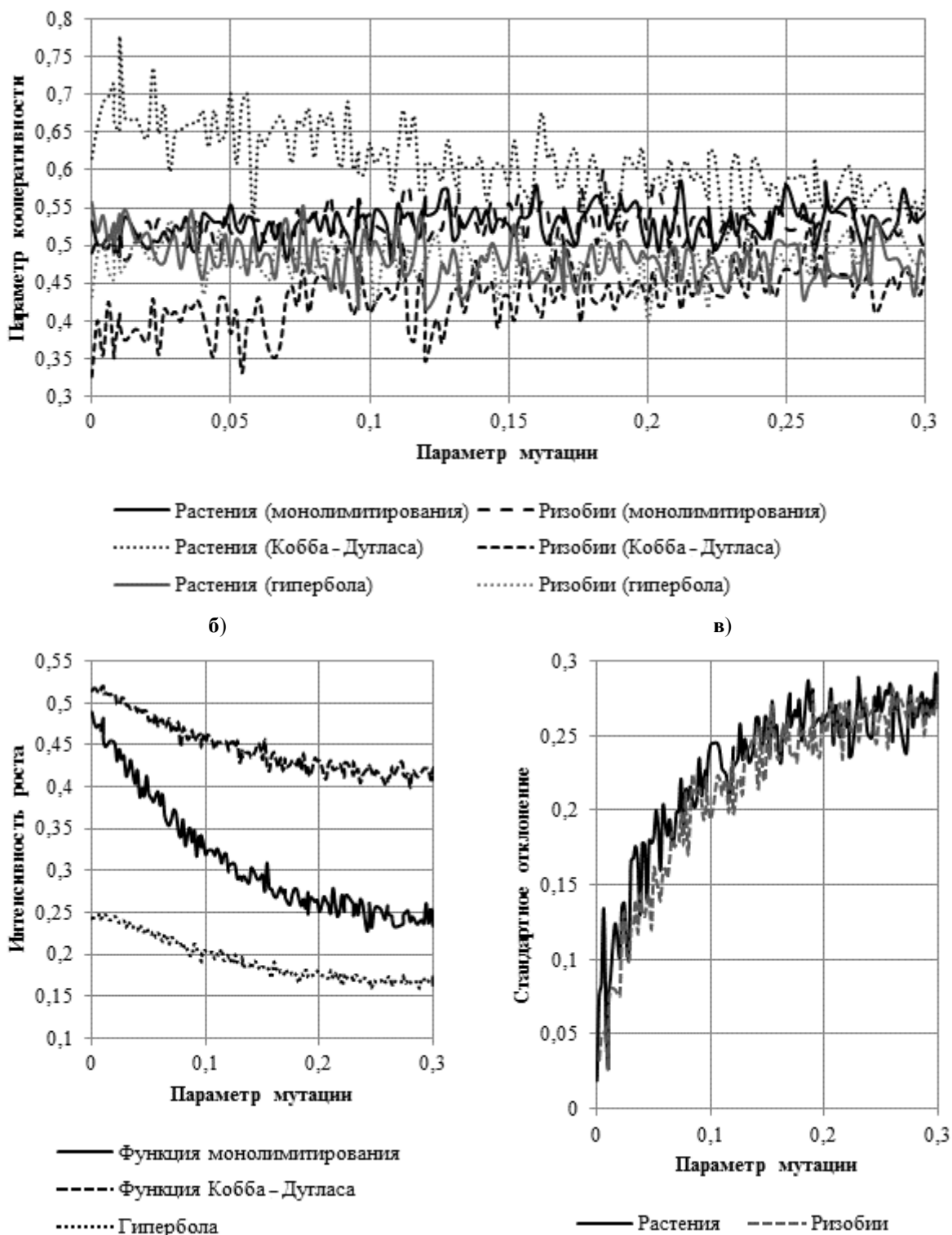


Рис. 2. Влияние параметра мутации на характеристики системы: а) на параметр кооперативности агентов; б) на интенсивность установившегося экспоненциального роста системы «растение – ризобия»; в) на стандартное отклонение окончательного распределения параметров кооперативности агентов для функции Кобба–Дугласа.

Для функции монолимитирования и гиперболы при увеличении параметра мутации увеличивается разброс значений параметра кооперативности относительно теоретически оптимального значения (0.5), хотя средние значения и колеблются в районе этого значения. А вот для функции Кобба–Дугласа увеличение параметра мутации значительно отклоняет средние значения параметра кооперативности от

теоретически оптимального (рис. 2,а). При увеличении параметра мутации снижается интенсивность установившегося экспоненциального роста системы «растение – ризобия» (рис. 2,б), причем для разных видов функции роста скорость падения оказывается различной. Стандартное отклонение окончательного распределения параметра кооперативности растет с увеличением параметра мутации (рис. 2,в).

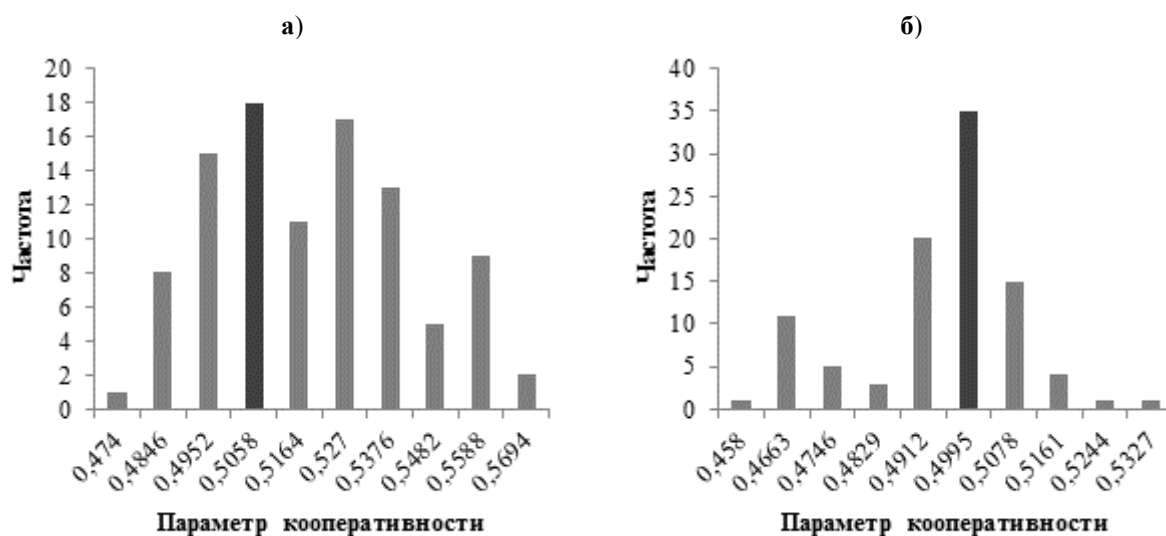


Рис. 3. Распределение значений параметра кооперативности растений (а) и ризобий (б) для функции монолимитирования.

На рисунке 3 показаны гистограммы распределения значений параметра кооперативности для функции монолимитирования. Нетрудно заметить, что наибольшей частотой обладают самые близкие к теоретически оптимальным значения.

Далее рассмотрим результаты моделирования симбиотической системы «одно растение – несколько клонов бактерий». В отличие от предыдущей модели здесь формируются не пары симбиотического взаимодействия, а симбиотические системы из одного растения и пяти штаммов ризобий, что более точно описывает процесс формирования симбиоза в природе, когда у одного растения образуется несколько клубеньков.

В первом вычислительном эксперименте исследовалась динамика перехода к эволюционно-стабильной стратегии от некоего начального далекого от оптимального распределения под прессом естественного отбора. Для наглядности было выбрано следующее исходное распределение: всем агентам в начальный момент времени было присвоено одно из двух возможных начальных значений параметра кооперативности, оба далеких от теоретически оптимального. Так, половине растений было присвоено значение 0.3, а половине – 0.01; соответствующие величины для ризобий составляли 0.99 и 0.6. Естественно, эволюция популяций подобной структуры в отсутствие наследственной изменчивости должна с течением времени приводить к элиминации особей с наиболее далеким от оптимального значением параметра, в чем проявляется чистое действие отбора. Однако, как показано на рисунке 4, введение даже незначительной изменчивости (параметр мутации равен 0.01) позволило популяциям агентов «эволюционировать» и выйти на теоретически оптимальные значения (использовалась функция Кобба–Дугласа, оптимальные значения управлений в данном случае согласно (11) должны составлять α (0.7) для растений и β (0.4) для ризобий), что в очередной раз позволяет убедиться не только в оптимальности, но и в эволюционной стабильности теоретически обусловленных стратегий. Более детальный анализ динамики среднего по популяции значения параметра кооперативности позволяет выделить на графике три характерных зоны. В начале идет участок быстрого (в течение

нескольких поколений) возрастания или убывания этого значения. На нем «работают» в основном механизмы естественного отбора, связанные с вымыванием из исходных популяций «летально» неприспособленных организмов. Затем динамика резко замедляется и на изменение структуры начинают одновременно работать оба механизма – мутации поставляют кандидатов на «улучшение породы», а отбор позволяет им занимать преимущественное положение в популяции. Поскольку не интенсивность, а сила мутаций очень мала, суммарный процесс протекает достаточно медленно. И наконец, с выходом на плато приспособленности отбор перестает оказывать сколь-либо значимое влияние на изменение относительных частот генотипов, а наследственная изменчивость не позволяет популяции прийти к вырожденному состоянию, когда все особи имеют одинаковое квазиоптимальное значение параметра кооперативности.

На рисунке 5 показаны результаты эксперимента по исследованию влияния на эволюционную динамику изучаемой системы редких, но сильных мутаций: через определенные промежутки модельного времени значение параметра мутации менялось с 0 на 0.3 (данные моменты времени несложно определить по резкому скачку среднего значения параметра кооперативности в следующем поколении). На графике показаны две кривые для каждого вида агентов: для первых 500 поколений и 500 последних поколений. Даже спустя 10 000 поколений средние значения параметра кооперативности по-прежнему колеблются в районе теоретически предсказанных оптимальных значений, что позволяет нам сделать вывод о сравнительной устойчивости данной системы к гипотетическим массовым отклонениям от устойчивого и оптимального положения равновесия, вызванным, например, массовой миграцией инвазивных организмов.

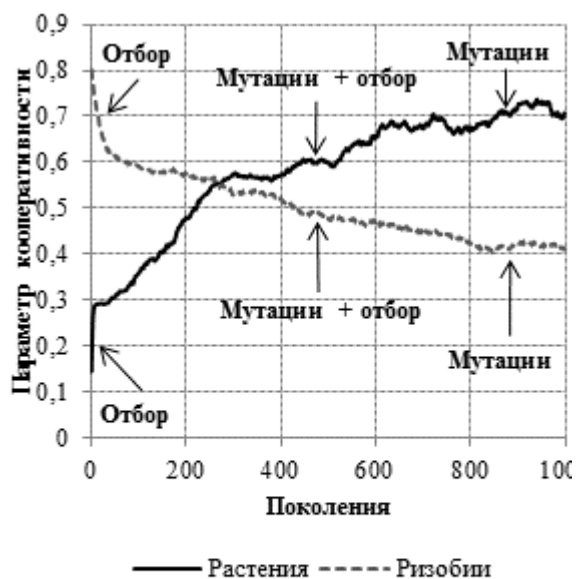


Рис. 4. Эксперимент с «неоптимальными» агентами.

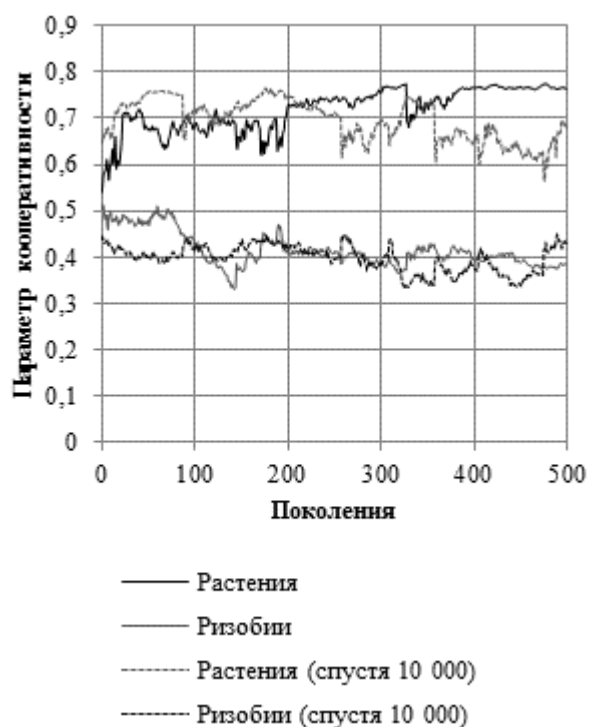
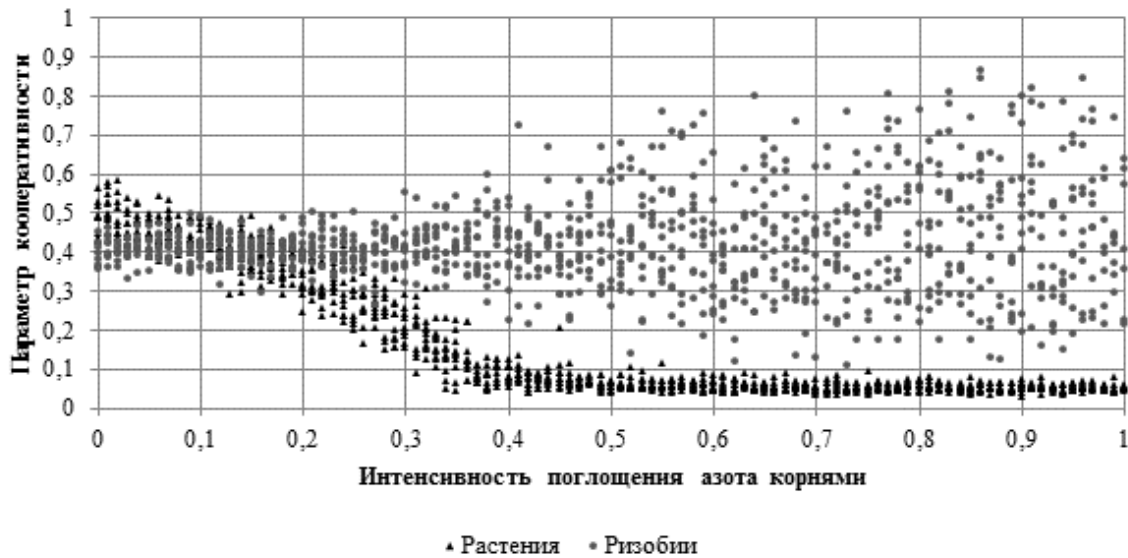
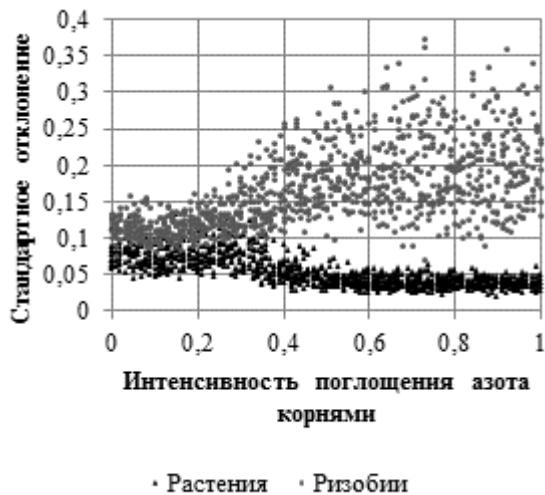


Рис. 5. Эксперимент по исследованию влияния редких, но сильных мутаций.

а)



б)



в)

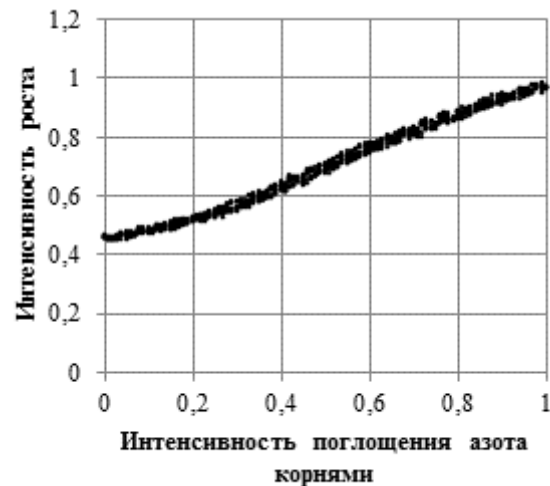


Рис. 6. Чувствительность системы к интенсивности поглощения азота корнями растения. Статистический эксперимент с повторностями.

На рисунке 6 показаны результаты эксперимента с моделью, в которой растения способны поглощать соединения азота из почвы корневой системой напрямую. Целью эксперимента было исследовать чувствительность системы к параметру удельной интенсивности собственного поглощения азота корневой системой. На графиках видно, что при увеличении удельной интенсивности поглощения азота корнями закономерно уменьшается заинтересованность растения в получении его посредством азотфиксации и соответственно необходимость делиться углеродными ресурсами с ризобиями. При этом, однако, полностью процесс азотфиксации не прекращается (рис. 6,а), что объясняется тем, что в исходном распределении модельных растений не было особи со значением параметра кооперативности, в точности равным нулю, а отсутствие изменчивости (процесс мутаций отключен) не позволяет появиться в популяции абсолютно «эгоистичному» организму. Также интересным представляется показанное на рисунке 6,а распределение величины среднего параметра кооперативности на конец расчета, полученное в статистическом эксперименте с повторностями. Нетрудно заметить, что для растений это распределение всегда (и с симбиотической азотфиксацией, и при ее отсутствии) представляет собой достаточно узкий интервал. Для бактерий картина оказывается качественно иной. И в случае «отказа» растений от

симбиотического партнерства финальное значение среднего параметра кооперативности для популяции ризобий может равновероятно принимать практически любое физически возможное значение. Объяснение этому феномену связано с явлением генетического дрейфа. Действительно, в отсутствие равноценного отклика со стороны растения практически отсутствует корреляция приспособленности конкретного штамма ризобий от его собственного параметра вовлеченности в симбиоз (см. формулу (18) при $u_0 \rightarrow 0$) – все генотипы бактерий оказываются равно выгодны (точнее, равно невыгодны). При этом изменение частот конкретных генотипов в популяции носит не направленный характер под действием естественного отбора, а характер случайных блужданий под действием случайных статистических причин. А вследствие ограниченности размера популяции по законам математической статистики даже в этом случае происходит вырождение ее структуры к потомкам одного единственного предка [20], хотя какого именно предка предсказать заранее совершенно невозможно. Дополнительной иллюстрацией высказанного тезиса могут служить графики, представленные на рисунках 6,б и 6,в, где показано, что стандартное отклонение финального распределения ризобий при уменьшении влияния симбиоза растет, а растений уменьшается (рис. 6,б), хотя интенсивность интегрального роста всей системы увеличивается (рис. 6,в).

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ проведенных вычислительных экспериментов для различных модификаций модели бобово-ризобияльного симбиоза позволяет сделать следующие принципиальные выводы:

1. В результате эволюционной игры, имитирующей влияние процесса естественного отбора на изменение структуры популяций ограниченного размера взаимодействующих симбиотических видов, всегда наблюдается стремление к вырождению модельной популяции к однородной структуре с представителем в ней исключительно организмов с величиной параметра кооперативности, близкой к теоретически предсказанному оптимальному значению.

2. Таким образом, оптимальная с точки зрения максимизации удельного роста всей симбиотической системы структура вырожденной популяции оказывается одновременно и единственной эволюционно-стабильной стратегией поведения симбионтов. Иными словами, любая форма «паразитического» или «мошеннического» поведения отдельного штамма или организма с точки зрения как межвидовой, так и внутривидовой конкуренции оказывается в эволюционном смысле невыгодной для самого «мошенника», вне зависимости от того, какую стратегию выбирают его партнеры или коллеги по кооперации.

Последний вывод представляется наиболее интересным. Действительно, существует достаточное количество работ, в которых исследуется вопрос о теоретически возможных механизмах обеспечения и поддержки эволюционной стабильности симбиотических взаимодействий в живой природе, то есть о способах противодействия инвазии в оптимально функционирующую систему взаимовыгодных отношений произвольных паразитических стратегий [11, 13, 15, 6]. Иными словами, как возможно предотвратить в этом случае «трагедию общин». Вместе с тем, в большинстве подобных исследований, например, в работе [14], в качестве математической модели симбиотической системы выбираются умозрительные эвристические соотношения, допускающие прозрачную интерпретацию на логическом уровне, но имеющие очень опосредованное отношение к реальной физике продукционного процесса, то есть к росту и развитию описываемых организмов. В нашей работе мы попытались взять в качестве основы модель роста, основанную пусть на очень простых, но допускающих физическую интерпретацию причинно-следственных связях и движущих силах

(ресурсах) метаболизма. При этом оказалось, что никаких специальных объяснений устойчивости растительно-ризобияльного симбиоза в терминах санкций, группового отбора и т. п. приводить не требуется; сама логика взаимоотношений и математика совместного развития симбионтов как центров производства уникальных ресурсов роста препятствует зарождению паразитических стратегий и автоматически обеспечивает устойчивость рационального и взаимовыгодного партнерства. Поскольку в рамках выбранной формализации все вступившие в кооперацию организмы оказываются, образно говоря, «сидящими в одной лодке».

Здесь уместно поставить вопрос о том, насколько подобная формализация адекватна реальности. Действительно, все полученные выводы базируются на предположении об экспоненциальном характере динамики симбиотической системы, вытекающем из квазилинейной формы уравнения интегрального роста. Понятно, что это допущение (во всяком случае, для растения) верно только для ранних стадий онтогенеза, когда отсутствуют дополнительные лимитирующие факторы и обратная связь величины вегетативной биомассы на скорость роста (самозатенение, старение, отток первичных ассимилятов в генеративные органы и т. д.). Кроме того, в использованной упрощенной постановке отсутствует краевой эффект, обусловленный ограниченным периодом жизненного цикла взаимодействующих организмов. Широко известно, что наличие явно обозначенного и «априори известного» партнерам момента времени окончания кооперации приводит к тому, что стратегия их взаимодействия по мере приближения к этому пределу становится все более «эгоистической», так как уменьшается оставшийся «горизонт доверия». Подобные результаты получены, например, в теоретических и практических исследованиях повторной игры по правилам «дилеммы заключенного». В приложении же к рассматриваемой предметной проблеме это подтверждается предыдущим исследованием авторов [16], где модель симбиотической азотфиксации изучена как проблема оптимального управления. В частности, там показано, что последним характерным участком функции оптимального индивидуального управления для каждого партнера является «срыв» с кривой устойчивого совместного роста и максимизация исключительно собственного роста (отказ от кооперации и исключительно «личное» использование всех производимых ресурсов).

Учет двух перечисленных существенно влияющих факторов (нелинейности роста и наличия естественной временной границы окончания процесса) требует создания более развитой модели, которая может быть исследована методами теории эволюционных игр. При этом, однако, в качестве критерия оптимизации уже нельзя будет использовать единственный и общий для обоих симбионтов показатель – установившийся темп экспоненциального роста. В качестве параметра цели в этом случае, видимо, более логично выбрать суммарные величины накопленных биомасс симбионтов на конец временного интервала моделирования. Скорее всего, аналитическое выражение для этого показателя в зависимости от параметров кооперативности участников симбиотической системы вывести в явном виде не удастся. И тогда единственным подходящим инструментом численного исследования поставленной задачи может послужить гибридная модель, сочетающая в себе элементы агентного и системно-динамического подходов. А именно: логика описания структуры популяций, формирования симбиотических комплексов, смены поколений, наследования родительских свойств и естественного отбора может быть реализована в рамках агентной парадигмы. А моделирование жизненного цикла конкретной симбиотической системы и определение показателей «жизненного успеха» составляющих ее симбионтов в течение одного поколения должны моделироваться встроенной системно-динамической моделью в непрерывном времени. Соответствующие исследования могут быть спланированы и выполнены в

современных средах многоподходного имитационного моделирования (например, AnyLogic) и представляют собой естественное и перспективное направление для развития работ, описанных в настоящей статье.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 17-31-50002 мол-нр).

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Вывод соотношений для устоявшихся темпов экспоненциального роста симбиотической системы «одно растение – один штамм бактерий» для функций первичного метаболизма в форме монолимитирования и равносторонней гиперболы.

Для функции роста в виде закона монолимитирования имеем (см. формулу (6)):

$$\begin{cases} rx_0 = \min(a_0(1-u_0)\sigma_0x_0, b_0\sigma_1u_1x_1) \\ rx_1 = \min(a_1u_0\sigma_0x_0, b_1\sigma_1(1-u_1)x_1) \end{cases} \quad (0.19)$$

Рассмотрим все возможные случаи взаимного расположения величин, входящих в выражения под знаком минимума в системе (0.19). Пусть $a_0(1-u_0)\sigma_0x_0 < b_0\sigma_1u_1x_1$. Тогда из первого уравнения системы, сокращая обе части на x_0 , получаем: $r = a_0(1-u_0)\sigma_0$. Аналогично, в предположении $a_1u_0\sigma_0x_0 > b_1\sigma_1(1-u_1)x_1$ из второго уравнения системы вытекает: $r = b_1(1-u_1)\sigma_1$. Наконец, в промежуточном случае искомое выражение для r может быть найдено из системы двух уравнений:

$$\begin{cases} rx_0 = b_0\sigma_1u_1x_1 \\ rx_1 = a_1u_0\sigma_0x_0 \end{cases} \quad (0.20)$$

Выразив x_0 из первого уравнения системы (0.20) и подставив его во второе уравнение, получаем: $rx_1 = a_1u_0\sigma_0 \frac{b_0u_1\sigma_1}{r} x_1$, откуда $r = \sqrt{a_1u_0\sigma_0b_0u_1\sigma_1}$. Таким образом, окончательно можно заключить, что: $r = \min(a_0\sigma_0(1-u_0), b_1\sigma_1(1-u_1), \sqrt{a_1b_0\sigma_0\sigma_1u_0u_1})$.

Для функции роста в форме равносторонней гиперболы имеем (7):

$$\begin{cases} rx_0 = a_0 \frac{(1-u_0)\sigma_0x_0\sigma_1u_1x_1}{(1-u_0)\sigma_0x_0 + \sigma_1u_1x_1} \\ rx_1 = a_1 \frac{u_0\sigma_0x_0\sigma_1(1-u_1)x_1}{u_0\sigma_0x_0 + \sigma_1(1-u_1)x_1} \end{cases} \quad (0.21)$$

Сократим оба уравнения системы (0.21) соответственно на x_0 и x_1 и обратим их, возведя правую и левую части в минус первую степень. Получаем:

$$\begin{cases} \frac{1}{r} = \frac{x_0}{a_0\sigma_1u_1x_1} + \frac{1}{a_0(1-u_0)\sigma_0} \\ \frac{1}{r} = \frac{x_1}{a_1\sigma_0u_0x_0} + \frac{1}{a_1(1-u_1)\sigma_1} \end{cases} \Rightarrow \begin{cases} \frac{a_0\sigma_1u_1}{r} = \frac{x_0}{x_1} + \frac{a_0\sigma_1u_1}{a_0(1-u_0)\sigma_0} \\ \frac{a_1\sigma_0u_0}{r} = \frac{x_1}{x_0} + \frac{a_1\sigma_0u_0}{a_1(1-u_1)\sigma_1} \end{cases} \quad (0.22)$$

Выразив из первого уравнения системы (0.22) выражение $\frac{x_0}{x_1}$, а из второго – $\frac{x_1}{x_0}$, можно получить выражение:

$$\begin{aligned} \frac{a_0\sigma_1u_1}{r} - \frac{\sigma_1u_1}{(1-u_0)\sigma_0} &= \left(\frac{a_1\sigma_0u_0}{r} - \frac{\sigma_0u_0}{(1-u_1)\sigma_1} \right)^{-1} \Rightarrow \\ \frac{\sigma_1u_1(a_0\sigma_0(1-u_0)-r)}{r(1-u_0)\sigma_0} &= \frac{r(1-u_1)\sigma_1}{\sigma_0u_0(a_1\sigma_1(1-u_1)-r)} \end{aligned} \quad (0.23)$$

Откуда, применив правило пропорции и сократив обе части на $\sigma_0\sigma_1$, окончательно получаем выражение, в точности совпадающее с выражением (10):

$$r^2(1-u_0)(1-u_1) = u_0u_1(a_0\sigma_0(1-u_0)-r)(a_1\sigma_1(1-u_1)-r). \quad (0.24)$$

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Вывод выражения для показателя экспоненциального роста симбиотической системы «одно растение – несколько штаммов бактерий» для функции первичного метаболизма в виде уравнения Кобба–Дугласа.

Система динамических уравнений, описывающая рост биомасс симбионтов, представляется в виде (13):

$$\begin{cases} \dot{X}_0 = c_0 (1-u_0)^{1-\alpha} \sigma_0^{1-\alpha} X_0^{1-\alpha} \left(\sum_{i=1}^N u_i \sigma_1 X_i \right)^\alpha \\ \dot{X}_i = c_1 \left(\frac{u_0}{N} \right)^\beta \sigma_0^\beta X_0^\beta (1-u_i)^{1-\beta} \sigma_1^{1-\beta} X_i^{1-\beta}, i = 1 \dots N \end{cases} \quad (0.25)$$

Находим скорость экспоненциального роста в установившемся режиме, положив:

$$X_0(t) = x_0 e^{rt}, \quad X_i(t) = x_i e^{rt}, \quad i = 1 \dots N. \quad (0.26)$$

Подставляем (0.26) в (0.25). Получаем:

$$rx_0 e^{rt} = c_0 (1-u_0)^{1-\alpha} \sigma_0^{1-\alpha} x_0^{1-\alpha} e^{(1-\alpha)rt} e^{\alpha rt} \sigma_1^\alpha \left(\sum_{i=1}^N u_i x_i \right)^\alpha, \quad (0.27)$$

$$rx_i e^{rt} = c_1 \left(\frac{u_0}{N} \right)^\beta \sigma_0^\beta x_0^\beta e^{\beta rt} (1-u_i)^{1-\beta} \sigma_1^{1-\beta} x_i^{1-\beta} e^{(1-\beta)rt}. \quad (0.28)$$

Сокращаем e^{rt} в (0.27) и в (0.28):

$$rx_0 = c_0 (1-u_0)^{1-\alpha} \sigma_0^{1-\alpha} x_0^{1-\alpha} \sigma_1^\alpha \left(\sum_{i=1}^N u_i x_i \right)^\alpha, \quad (0.29)$$

$$rx_i = c_1 \left(\frac{u_0}{N} \right)^\beta \sigma_0^\beta x_0^\beta (1-u_i)^{1-\beta} \sigma_1^{1-\beta} x_i^{1-\beta}. \quad (0.30)$$

Выражаем x_i из (0.30):

$$x_i^\beta = \frac{1}{r} c_1 \left(\frac{u_0}{N} \right)^\beta \sigma_0^\beta x_0^\beta (1-u_i)^{1-\beta} \sigma_1^{1-\beta}, \quad (0.31)$$

$$x_i = \frac{1}{r^{1/\beta}} c_1^{1/\beta} \left(\frac{u_0}{N} \right) \sigma_0 x_0 (1-u_i)^{(1-\beta)/\beta} \sigma_1^{(1-\beta)/\beta}. \quad (0.32)$$

Подставляем (0.32) в (0.29):

$$rx_0 = c_0 (1-u_0)^{1-\alpha} \sigma_0^{1-\alpha} x_0^{1-\alpha} \sigma_1^\alpha \frac{1}{r^{\alpha/\beta}} c_1^{\alpha/\beta} \left(\frac{u_0}{N} \right)^\alpha \sigma_0^\alpha x_0^\alpha \sigma_1^{\alpha(1-\beta)/\beta} \left(\sum_{i=1}^N u_i (1-u_i)^{(1-\beta)/\beta} \right)^\alpha, \quad (0.33)$$

$$r^{1+\alpha/\beta} = c_0 (1-u_0)^{1-\alpha} \sigma_0 \sigma_1^{\alpha/\beta} c_1^{\alpha/\beta} \left(\frac{u_0}{N} \right)^\alpha \left(\sum_{i=1}^N u_i (1-u_i)^{(1-\beta)/\beta} \right)^\alpha. \quad (0.34)$$

Возводим обе части уравнения (0.34) в степень $1/\alpha$:

$$r^{1/\alpha+1/\beta} = c_0^{1/\alpha} (1-u_0)^{(1-\alpha)/\alpha} \sigma_0^{1/\alpha} \sigma_1^{1/\beta} c_1^{1/\beta} \frac{u_0}{N} \sum_{i=1}^N u_i (1-u_i)^{(1-\beta)/\beta}. \quad (0.35)$$

Выражение $\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N u_i (1-u_i)^{(1-\beta)/\beta}$ по определению представляет собой среднюю по неоднородной популяции ризобий величину $u_i (1-u_i)^{(1-\beta)/\beta}$. И тогда окончательно получаем:

$$r^{1/\alpha+1/\beta} = c_0^{1/\alpha} \sigma_0^{1/\alpha} u_0 (1-u_0)^{(1-\alpha)/\alpha} c_1^{1/\beta} \sigma_1^{1/\beta} \cdot \overline{u_i (1-u_i)^{(1-\beta)/\beta}}. \quad (0.36)$$

Выражение (0.36) с точностью до дополнительно введённых параметров σ_0, σ_1 совпадает с формулой, выведенной в работе [17] для случая грибово-растительного симбиоза в предположении однородности популяции симбиотических грибов.

ПРИЛОЖЕНИЕ 3

Вывод выражения для показателя экспоненциального роста симбиотической системы «одно растение – несколько штаммов ризобий – самостоятельное поглощение азота растениями» для функции первичного метаболизма в виде уравнения Кобба–Дугласа.

Согласно (15), уравнения, описывающие динамику биомасс симбионтов, имеют в рассматриваемом случае следующий вид:

$$\dot{X}_0 = c_0 (1-u_0)^{1-\alpha} \sigma_0^{1-\alpha} X_0^{1-\alpha} \left(\sum_{i=1}^M \sigma_1 X_i u_i + v X_0 \right)^\alpha, \quad (0.37)$$

для растения; v – удельная интенсивность самостоятельного поглощения азота из почвы корневой системой, и:

$$\dot{X}_i = c_1 \left(\frac{u_0}{M} \sigma_0 X_0 \right)^\beta (1-u_i)^{1-\beta} \sigma_1^{1-\beta} X_i^{1-\beta}, \quad i = 1..M, \quad (0.38)$$

для штаммов ризобий. Представив, согласно общей методике:

$$X_0 = x_0 e^{rt}; X_i = x_i e^{rt}, \quad (0.39)$$

получаем выражения для вычисления установившейся скорости роста:

$$\begin{cases} rx_0 = c_0 (1-u_0)^{1-\alpha} \sigma_0^{1-\alpha} x_0^{1-\alpha} \left(\sum_{i=1}^M \sigma_1 x_i u_i + v x_0 \right)^\alpha \\ rx_i = c_1 \left(\frac{u_0}{M} \sigma_0 x_0 \right)^\beta (1-u_i)^{1-\beta} \sigma_1^{1-\beta} x_i^{1-\beta} \end{cases}. \quad (0.40)$$

Сократив во втором уравнении системы (0.40) правую и левую часть на $x_i^{1-\beta}$ и возведя после этого обе части в степень $1/\beta$, получаем:

$$rx_i^\beta = c_1 \left(\frac{u_0}{M} \sigma_0 x_0 \right)^\beta (1-u_i)^{1-\beta} \sigma_1^{1-\beta} \Rightarrow r^{1/\beta} x_i = (1-u_i)^{(1-\beta)/\beta} \sigma_1^{(1-\beta)/\beta} c_1^{1/\beta} \left(\frac{u_0}{M} \sigma_0 x_0 \right). \quad (0.41)$$

Отсюда легко выразить x_i , которое оказывается равным:

$$x_i = \frac{(1-u_i)^{(1-\beta)/\beta} \sigma_1^{(1-\beta)/\beta} c_1^{1/\beta} \frac{u_0}{M} \sigma_0 x_0}{r^{1/\beta}}. \quad (0.42)$$

Подставив выражение (0.42) в первое уравнение системы (0.40), получаем:

$$rx_0 = c_0 (1-u_0)^{1-\alpha} \sigma_0^{1-\alpha} x_0^{1-\alpha} x_0^\alpha \left(v + \sigma_1^{1+(1-\beta)/\beta} c_1^{1/\beta} u_0 \sigma_0 \frac{1}{M} \sum_{i=1}^M \frac{(1-u_i)^{(1-\beta)/\beta} u_i}{r^{1/\beta}} \right)^\alpha, \quad (0.43)$$

$$r = c_0 (1-u_0)^{1-\alpha} \sigma_0^{1-\alpha} \left(v + \sigma_1^{1/\beta} c_1^{1/\beta} u_0 \sigma_0 \frac{1}{M} \sum_{i=1}^M \frac{(1-u_i)^{(1-\beta)/\beta} u_i}{r^{1/\beta}} \right)^\alpha. \quad (0.44)$$

Наконец, возведя обе части уравнения (0.44) в степень $1/\beta$, окончательно получаем:

$$r^{1/\alpha} = c_0^{1/\alpha} (1-u_0)^{(1-\alpha)/\alpha} \sigma_0^{(1-\alpha)/\alpha} \left(v + \frac{\sigma_1^{1/\beta} c_1^{1/\beta} u_0 \sigma_0}{r^{1/\beta}} \overline{u(1-u)^{(1-\beta)/\beta}} \right),$$

то есть формулу (16).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Sprent J.I., Sutherland J.M., de Faria S.M. Some aspects of the biology of nitrogen-fixing organisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1987. V. 317. P. 111–129. doi: [10.1098/rstb.1987.0051](https://doi.org/10.1098/rstb.1987.0051)
2. Ридли М. *Происхождение альтруизма и добродетели. От борьбы за выживание к сотрудничеству*. М.: Эксмо, 2016. 416 с.
3. Liu Y., Wu L., Baddeley J.A., Watson C.A. Models of biological nitrogen fixation of legumes. *Agronomy for Sustainable Development*. 2011. V. 31. № 1. P. 155. doi: [10.1051/agro/2010008](https://doi.org/10.1051/agro/2010008)
4. Хворова Л.А., Топаж А.Г., Абрамова А.В., Неупокоева К.Г. Подходы к описанию симбиотической азотфиксации. II. Анализ подходов к математическому моделированию процесса. *Известия АлтГУ*. 2015. Т. 1. № 85/1. С. 192–196. doi: [10.14258/izvasu\(2015\)1.1-33](https://doi.org/10.14258/izvasu(2015)1.1-33)
5. Абрамова А.В., Топаж А.Г., Хворова Л.А. Агентный подход в моделировании симбиотической азотфиксации: от пассивных объектов к активным субъектам взаимодействия. *Агрофизика*. 2015. Т. 4. № 20. С. 49–62.
6. Denison R. F. Legume Sanctions and the Evolution of Symbiotic Cooperation by Rhizobia. *The American Naturalist*. 2000. V. 156. P. 567–576. doi: [10.1086/316994](https://doi.org/10.1086/316994)
7. Maynard Smith J. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, 1982. 234 p.
8. Friesen M.L. Widespread fitness alignment in the legume-rhizobium symbiosis. *New Phytologist*. 2012. V. 194. P. 1096–1111. doi: [10.1111/j.1469-8137.2012.04099.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04099.x)
9. Akçaya E., Roughgarden J. Negotiation of mutualism: rhizobia and legumes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2007. V. 274. № 1606. P. 25–32. doi: [10.1098/rspb.2006.3689](https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3689)
10. Simms E.L., Taylor D.L. Partner choice in nitrogen-fixation mutualisms of legumes and rhizobia. *Integrative and Comparative Biology*. 2002. V. 42. P. 369–380. doi: [10.1093/icb/42.2.369](https://doi.org/10.1093/icb/42.2.369)
11. Kiers E.T., Rousseau R.A., West S.A., Denison R.F. Host sanctions and the legume-rhizobium mutualism. *Nature*. 2003. V. 425. P. 78–81. doi: [10.1038/nature01931](https://doi.org/10.1038/nature01931)
12. Bever J.D., Simms E.L. Evolution of nitrogen fixation in spatially structured populations of Rhizobium. *Heredity*. 2000. V. 85. № 4. P. 366–372. doi: [10.1046/j.1365-2540.2000.00772.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2000.00772.x)
13. West S.A., Kiers E.T., Simms E.L., Denison R.F. Sanctions and mutualism stability: why do rhizobia fix nitrogen? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2002. V. 269. P. 685–694. doi: [10.1098/rspb.2001.1878](https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1878)
14. Fujita H., Aoki S., Kawaguchi M. Evolutionary Dynamics of Nitrogen Fixation in the Legume–Rhizobia Symbiosis. *PLoS ONE*. 2014. V. 9. № 4. Article No. e93670. doi: [10.1371/journal.pone.0093670](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093670)
15. Moyano G., Marco D., Knopoff D., Torres G., Turner C. Explaining coexistence of nitrogen fixing and non-fixing rhizobia in legume–rhizobia mutualism using mathematical modeling. *Mathematical Biosciences*. 2017. V. 292. P. 30–35. doi: [10.1016/j.mbs.2017.07.001](https://doi.org/10.1016/j.mbs.2017.07.001)
16. Топаж А.Г., Абрамова А.В. Гибридные модели симбиотической азотфиксации. В: *Имитационное моделирование. Теория и практика (ИММОД–2015): сборник трудов Седьмой всероссийской научно-практической конференции*. Под ред. Юсупова Р. М.: 2015. С. 380–384.
17. Uchinomiya K., Iwasa Y. Optimum resource allocation in the plant–fungus symbiosis for an exponentially growing system. *Evolutionary Ecology Research*. 2014. V. 16. P. 363–372.

18. Adami C., Schossau J., Hintze A. Evolutionary game theory using agent-based methods. *Physics of Life Reviews*. 2016. V. 19. P. 1–26. doi: [10.1016/j.plrev.2016.08.015](https://doi.org/10.1016/j.plrev.2016.08.015)
19. Березовская Ф.С., Карева И.Г., Карев Г.П. Возможно ли предотвратить «трагедию общего ресурса»? *Математическая биология и биоинформатика*. 2012. Т. 7. № 1. С. 30–44.
20. Gorban A.N. Selection Theorem for Systems with Inheritance. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*. 2007. V. 2. P. 1–45. doi: [10.1051/mmnp:2008024](https://doi.org/10.1051/mmnp:2008024)

Рукопись поступила в редакцию 14.02.2018.
Дата опубликования 08.05.2018.