



© Н. И. Воробьев,  
Н. А. Проворов

УДК 579.25:576.851.155

ГНУ ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии,  
Санкт-Петербург

✿ Построена математическая модель, описывающая влияние хаотически меняющихся условий среды на частотные и продуктивные характеристики партнеров бобово-ризобиального симбиоза. Наиболее чувствительными к внешним воздействиям оказались адаптационно перспективные штаммы бактерий, специфичные по отношению к хозяину и способные активно эволюционировать на повышение симбиотической эффективности. Возрастание стабильности этих штаммов может быть важным фактором, определяющим эффективность взаимодействия партнеров.

✿ **Ключевые слова:** математическое моделирование; эволюция симбиоза; хаотические изменения внешней среды; микробно-растительные системы; эффективность и специфичность взаимодействия партнеров; компьютерный эксперимент; генератор случайных чисел; метод Монте-Карло.

## МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭВОЛЮЦИИ БОБОВО-РИЗОБИАЛЬНОГО СИМБИОЗА В УСЛОВИЯХ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НЕСТАБИЛЬНОСТИ

### ВВЕДЕНИЕ

Формирование взаимовыгодных (мутуалистических) симбиозов — ключевой фактор адаптивной эволюции организмов, основанной на их структурно-функциональной и генетической интеграции (Seckbach, 2002; Тихонович, Проворов, 2012). В растительно-микробных симбиосистемах осуществляется широкий спектр адаптивных реакций партнеров на абиотические (засуха, засоление, дефицит почвенных элементов питания) и биотические (фитопатогены, фитофаги) стрессы (Тихонович, Проворов, 2009). Анализ таксономического и экологического разнообразия модельных  $N_2$ -фиксирующих бобово-ризобиальных симбиозов (БРС) показал, что их прогрессивная эволюция (возникновение новых типов развития и метаболизма клубеньков) тесно связана с адаптивной эволюцией, направленной на повышение экологической эффективности симбиоза (ЭЭС) — продуктивности партнеров, достигаемой ими при взаимодействии (Проворов, Воробьев, 2013).

Проведенное нами ранее математическое моделирование показало, что важной предпосылкой для эволюции БРС является высокий полиморфизм партнеров по специфичности взаимодействия — приуроченности эффективного симбиоза к определенным комбинациям генотипов растений и бактерий (Воробьев, Проворов, 2008). В стабильной экологической среде (задаваемой постоянными величинами системных параметров, не изменяющимися в ходе эволюционного процесса) повышение ЭЭС наиболее характерно для «специфичных» штаммов-мутуалистов, эффективно взаимодействующих лишь с некоторыми генотипами растений-хозяев (Проворов, Воробьев, 2012). Однако в реальных условиях эволюция симбиосистем происходит при нестабильности внешней среды, которая вызывает хаотические флуктуации их адаптивно значимых параметров.

Такая нестабильность весьма характерна для тропических экосистем, в которых БРС возник 60–70 млн лет назад и где ныне произрастает свыше 90 % видов бобовых. Тропические почвы характеризуются крайне низким содержанием гумуса, который играет ключевую роль в формировании и поддержании состава почвенной биоты (Pershina et al., 2013). Для многих тропических БРС характерна примитивная организация клубеньков (Sprunt, 2001, 2005), которая ограничивает их нитрогеназную активность и интенсивность симбиотрофного питания растений азотом.

В то же время в умеренных широтах, характеризующихся более стабильными и богатыми гумусом почвами, эволюция БРС привела к формированию сложно организованных клубеньков, обладающих высокой  $N_2$ -фиксирующей активностью (Проворов, Тихонович, 2003). У «галегоидных» бобовых (трибы Galegae, Trifolieae, Viciae) она связана с трансформацией внутриклеточных бактерий в нежизнеспособные бактериоиды, происходящей под действием цистеин-богатых белков, синтезируемых растением (van de Velde et al., 2010). Специфичность взаимодействия партнеров БРС в умеренных широтах определяется образованием бактериями (*Rhizobium*, *Sinorhizobium*)

Поступила в редакцию 16.04.2013  
Принята к публикации 21.09.2013

особых форм сигнальных Nod-факторов: они содержат ненасыщенные ацильные цепи, которые синтезируются под контролем генов *nodEF*, отсутствующих у тропических ризобий (Wang et al., 2011).

В связи с этим мы предположили, что нестабильность внешних условий является одним из ключевых факторов, ограничивающих эволюцию на повышение эффективности симбиозов, партнеры которых могут быть полиморфны по реакции на изменения этих условий. Для описания их эволюции мы модифицировали разработанную ранее математическую модель (Воробьев, Проворов, 2008, 2010) путем введения компьютерного генератора случайных чисел (ГСЧ). Цель нашей работы заключалась в моделировании эволюции БРС, компоненты которой обладают разной чувствительностью к хаотическим изменениям внешней среды, проявляемой на фоне генотипически специфичного, либо неспецифичного взаимодействия.

## ПОСТРОЕНИЕ И АНАЛИЗ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ

### Структура моделируемой системы

Для построения математической модели была использована сформированная ранее симбиосистема, состоящая из диморфной популяции растений (генотипы G1, G2) и низко-полиморфной популяции бактерий (Воробьев, Проворов, 2008, 2010). Последняя содержит родительский генотип P — «симбионт-обманщик», образующий с обоими растительными генотипами не фиксирующие  $N_2$  клубеньки, а также три его  $N_2$ -фиксирующих мутанта-мутуалиста, которые варьируют по характеру отношений с растительными генотипами. При специфичном взаимодействии партнеров мутант M1 наиболее интенсивно фиксирует  $N_2$  при симбиозе с растительным генотипом G1 (M1 специфичен по отношению к G1), мутант M2 специфичен к генотипу G2, а мутант M3 является неспецифичным симбионтом (его  $N_2$ -фиксирующая активность не зависит от генотипа растений). При неспецифичном взаимодействии партнеров все бактериальные мутанты одинаково активно фиксируют  $N_2$  в симбиозе с растительными генотипами G1 и G2.

### Циклическая микроэволюция симбиоза

Будем считать, что эволюция симбиосистемы носит циклический характер: каждый ( $t$ -ый) цикл включает в себя последовательность частных процессов, происходящих в популяциях партнеров (блок-схема представлена на рисунке 1). В бактериальной популяции на  $t$ -ом цикле происходит: а) мутационный процесс, условно приуроченный к почвенной нише; б) инокуляция ризосферной ниши почвенными бактериями и клубеньковой ниши ризосферными бактериями; в) колонизация симбиотических (ризосферных, клубеньковых) ниш путем размножения проникших в них бактерий (их общая численность

после завершения колонизации является показателем ЭЭС со стороны бактерий); г) возвращение общей численности бактерий к равновесному уровню.

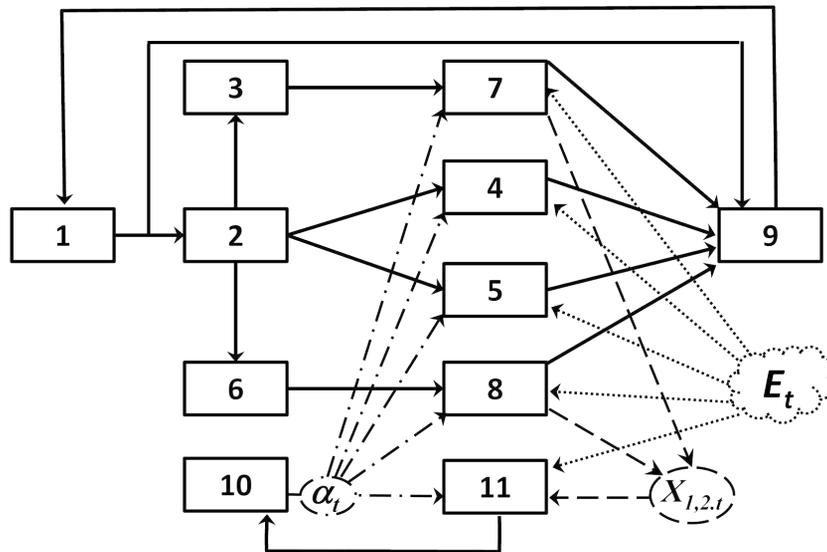
В растительной популяции на  $t$ -ом цикле происходит: а) прорастание семян, некоторые из которых развиваются в симбиотически активные, фертильные растения; б) образование ими нового поколения семян, общее количество которых является показателем ЭЭС со стороны растений. Кроме того, в симбиосистеме происходят коэволюционные взаимодействия партнеров, которые определяются обратными связями между их популяциями и влияют на ЭЭС (рис. 1).

Ранее мы показали, что среди параметров, используемых для моделирования эволюции рассматриваемой системы, наибольшее влияние на ЭЭС оказывают размеры симбиотических ниш, занимаемых бактериями в ризосфере и клубеньках растений, а также объем экологической ниши, занимаемой растительной популяцией во внешней среде (Воробьев, Проворов, 2010). В настоящей статье мы рассмотрели два типа реакций подсистем «G1+P, M1, M2, M3» и «G2+P, M1, M2, M3» на внешнее воздействие: а) синхронная реакция — размеры субниш (ризосферных, клубеньковых, растительных) в подсистемах изменяются в одном направлении (либо увеличиваются, либо уменьшаются); б) асинхронная реакция — размеры субниш каждой категории в одной из подсистем увеличиваются, в другой — уменьшаются.

### Компьютерные эксперименты

Для изучения эволюционных процессов в симбиосистеме мы провели компьютерные эксперименты, используя программу «Симбиосистема-Эко», в которой применены математические формулы модели, блочный принцип конструирования и объектно-ориентированный язык программирования Visual Basic for Application (VBA) в среде MS Excel. Обоснование выбора численных значений системных параметров, на которые воздействует стохастический внешний фактор, дано нами ранее на основе анализа экспериментальных данных (Воробьев, Проворов, 2008; Provorov, Vorobyov, 2008).

Для изучения стабильности симбиосистемы был применен метод Монте-Карло (Ермаков, 2009), который в качестве воздействующего на нее внешнего фактора использует последовательность случайных чисел, имитирующих флуктуации направления и интенсивности воздействия среды в ходе эволюционного процесса. Эта последовательность формируется путем обращения к стандартной ГСЧ-функции *Rnd* (), генерирующей случайным образом и с равномерной плотностью вероятности числа из интервала [0...1]. Полученное для  $t$ -го эволюционного цикла случайное число определяет значение экологического параметра  $E_t$ , варьирование которого имитирует влияние на симбиосистему хаотических изменений факторов внешней среды (например, влажности или температуры почвы). В нашей модели величина  $E_t$



**Рис. 1.** Блок-схема  $t$ -го цикла микроэволюции бобово-ризобияльного симбиоза. Каждый блок описывает преобразования генотипических частот бактерий (1–9) или растений (10, 11), сплошные стрелки указывают на последовательность событий в популяциях партнеров. На каждом цикле в бактериальной популяции происходит: 1) мутационный процесс ( $P \rightarrow M_1, M_2, M_3$ ) в почвенной нише (блок 1, табл. 1); 2) инокуляция ризосферных субниш растительных генотипов G1, G2 путем миграции бактерий из почвы (блок 2, табл. 2); 3) инокуляция клубеньковых субниш генотипов G1, G2 путем миграции бактерий из ризосферы (блоки 3, 6, табл. 2); 4) колонизация симбиотических (ризосферных и клубеньковых) субниш генотипов G1, G2 путем размножения проникших в них бактерий (блоки 4, 5, 7, 8, табл. 3); 5) их выход из симбиотических субниш в почву, где образуется временный избыток бактерий (популяционная волна), после чего их численность возвращается к равновесному уровню путем дифференциального отмирания конкурирующих генотипов (блок 9, табл. 4). Параллельно в растительной популяции происходит: 1) прорастание семян, после которого часть проростков отмирает, а остальные переходят в симбиотическую фазу жизненного цикла, предоставляя бактериям ризосферные и клубеньковые субниши для инокуляции и колонизации (блок 10, табл. 5); 2) образование семян, количество которых зависит от суммарной  $N_2$ -фиксирующей активности эндосимбиотической микробной популяции, от размеров растительных субниш, занимаемых генотипами G1 и G2 в окружающей среде (блок 11, табл. 5 и 6), и от стохастически варьирующего экологического параметра  $E_t$ , имитируемого с помощью ГСЧ (табл. 7). Штрих-пунктирные стрелки — межкомпонентная (коэволюционная)  $\alpha_t$ -связь, отражающая влияние соотношения растительных генотипов G1 и G2 на размеры ризосферных и клубеньковых субниш, предоставляемых этими генотипами бактериям (табл. 5, 7). Пунктирные стрелки — межкомпонентная (коэволюционная)  $X_{1,2,t}$ -связь, отражающая влияние частот и  $N_2$ -фиксирующих активностей бактериальных штаммов-мутуалистов в клубеньках растений генотипов G1 и G2 на их семенную продуктивность (табл. 6). Точечные стрелки — экологическая  $E_t$ -связь, отражающая хаотическое воздействие внешней среды на размеры экологических ниш, а также на семенную продуктивность растительной популяции (табл. 7)

задает размеры ризосферных, клубеньковых и растительных субниш, определяющие эволюционно значимые параметры симбиосистемы — частоты встречаемости бактериальных и растительных генотипов, а также генотипическую структуру и экологическую эффективность симбиоза (табл. 7). Статистические характеристики их варьирования мы использовали для вычисления дисперсий и доверительных интервалов, отражающих различную чувствительность компонентов симбиосистемы к внешним воздействиям.

Влияние экологического параметра  $E_t$  на генотипическую структуру симбиоза (ГСС) оценивали как отклонение соотношений бактериальных и растительных генотипов от равномерных распределений, при которых частоты каждого из 4 бактериальных генотипов равны 0,25, а частоты каждого из двух растительных генотипов

равны 0,5. Индексы ГСС для бактерий ( $\theta_{B,t}$ ) и растений ( $\theta_{G,t}$ ) определяли с помощью векторной модели по формулам (Wieg, 1996):

$$\theta_{B,t} = 2 \cdot \text{ArcSin} \left( \frac{1}{2} \cdot \sqrt{\left( \frac{1}{2} - \sqrt{\psi_{80P,t}} \right)^2 + \sum_{i=1}^3 \left( \frac{1}{2} - \sqrt{\psi_{80Mi,t}} \right)^2} \right),$$

$$\theta_{G,t} = 2 \cdot \text{ArcSin} \left( \frac{1}{2} \cdot \sqrt{\sum_{j=1}^2 \left( \frac{1}{\sqrt{2}} - \sqrt{\psi_{2Gj,t}} \right)^2} \right),$$

где  $\psi_{80P,t}$ ,  $\psi_{80Mi,t}$  — частоты встречаемости родительского генотипа и  $i$ -го мутанта ( $i = 1..3$ ) в бактериальной популяции на входе в блок 9 (табл. 4);  $\psi_{2Gj,t}$  — частота встречаемости  $j$ -го генотипа ( $j = 1,2$ ) в растительной популяции (суммарном пуле семян) на выходе блока 11 (табл. 5) при  $t = 31..500$ .

Таблица 1

**Блок 1, включающий мутационный процесс у бактерий в почвенной нише\***

Генотипы	Частоты на входе блока**	Формулы преобразований	Частоты на выходе блока	Параметры преобразований
Mi	$\psi_{10Mi.t}$	$\psi_{20Mi.t} = \psi_{10Mi.t} + q_1 \cdot \psi_{10P.t}$	$\psi_{20Mi.t}$	$q_1 = q_2 = q_3 = 10^{-10}$ — базовые значения долей мутантов Mi ( $i = 1, 2, 3$ ), возникающих на каждом цикле в популяции родительского генотипа P
P	$\psi_{10P.t}$	$\psi_{20P.t} = (1 - q_1 - q_2 - q_3) \cdot \psi_{10P.t}$	$\psi_{20P.t}$	

\* — здесь и далее курсивом отмечены переменные, которые зависят от номера микроэволюционного цикла  $t$ ; \*\* — для 1-го цикла задаются частоты генотипов:  $\psi_{10Mi.1} = 0$ ;  $\psi_{10P.1} = 1$ .

Влияние экологического параметра  $E_t$  на ЭЭС определяли на основе максимальных (пиковых) уровней численности бактериальной и растительной популяций. Индексы ЭЭС определяли для бактерий по амплитуде популяционной волны на входе блока 9 ( $A_{B,t}$ ), для растений — по их семенной продуктивности на выходе блока 11 ( $A_{G,t}$ ):

$$A_{B,t} = L_t : S, \quad A_{G,t} = (P_{21,t} + P_{22,t}) : P_0,$$

где  $L_t$  — популяционная волна бактерий, освобождаемых в почву после декомпозиции симбиоза (вход в блок 9, табл. 4);  $S$  — емкость почвенной ниши;  $P_{21,t}, P_{22,t}$  — семенная продуктивность растительных генотипов G1, G2, достигаемая по окончании  $t$ -го цикла (выход блока 11, табл. 5);  $P_0$  — минимальная суммарная продуктивность обоих растительных генотипов в отсутствие  $N_2$ -фиксации и внешнего воздействия.

Таблица 2

**Блоки, включающие процессы инокуляции бактериями симбиотических субниш**

Блоки	Субниши	Генотипы	Частоты на входе блока	Формулы преобразований	Частоты на выходе блока	Параметры преобразований, вспомогательные уравнения
2	1-я и 2-я ризосферные	Mi	$\psi_{20Mi.t}$	$\psi_{30Mi.t} = \psi_{20Mi.t}^{r1} : Z1$	$\psi_{30Mi.t}$	<p><i>Параметры преобразований</i></p> $r0 = 0,4; r1 = r2 = r3 = 0,6$ — базовые значения индексов инокуляции обеих ризосферных субниш почвенными бактериями генотипов P и Mi ( $i = 1, 2, 3$ ). $n10 = n20 = 0,4; n11 = n12 = n13 = n21 = n22 = n23 = 0,6$ — то же для инокуляции для 1-й и 2-й клубеньковых субниш
		P	$\psi_{20P.t}$	$\psi_{30P.t} = \psi_{20P.t}^{r0} : Z1$	$\psi_{30P.t}$	
3	1-я клубеньковая	Mi	$\psi_{30Mi.t}$	$\psi_{41Mi.t} = \psi_{30Mi.t}^{n1i} : Z2$	$\psi_{41Mi.t}$	<p><i>Вспомогательные уравнения</i></p> $Z1 = \sum_{i=1}^3 \psi_{20Mi.t}^{r1} + \psi_{20P.t}^{r0}, \quad \sum_{i=1}^3 \psi_{30Mi.t} + \psi_{30P.t} = 1$ $Z2 = \sum_{i=1}^3 \psi_{30Mi.t}^{n1i} + \psi_{30P.t}^{n10}, \quad \sum_{i=1}^3 \psi_{41Mi.t} + \psi_{41P.t} = 1$ $Z3 = \sum_{i=1}^3 \psi_{30Mi.t}^{n2i} + \psi_{30P.t}^{n20}, \quad \sum_{i=1}^3 \psi_{42Mi.t} + \psi_{42P.t} = 1$
		P	$\psi_{30P.t}$	$\psi_{41P.t} = \psi_{30P.t}^{n10} : Z2$	$\psi_{41P.t}$	
6	2-я клубеньковая	Mi	$\psi_{30Mi.t}$	$\psi_{42Mi.t} = \psi_{30Mi.t}^{n2i} : Z3$	$\psi_{42Mi.t}$	
		P	$\psi_{30P.t}$	$\psi_{42P.t} = \psi_{30P.t}^{n20} : Z3$	$\psi_{42P.t}$	

Таблица 3

Блоки, включающие процессы колонизации бактериями симбиотических субниш

Блоки	Субниши	Генотипы	Частоты на входе блока	Формулы преобразований	Частоты на выходе блока	Параметры преобразований, вспомогательные уравнения
4	1-я ризосферная	Mi	$\psi_{30Mi.t}$	$\psi_{61Mi.t} = \psi_{30Mi.t} \cdot U1^{v1i}$	$\psi_{61Mi.t}$	<p><i>Параметры преобразований</i>  <math>v10 = 0,21; v11 = 0,37; v12 = 0,16; v13 = 0,26;</math>  <math>v20 = 0,21; v21 = 0,16; v22 = 0,37; v23 = 0,26</math> — базовые значения индексов колонизации генотипами Р и Mi 1-й и 2-й ризосферных субниш.  <math>w10 = 0,21; w11 = 0,37; w12 = 0,16; w13 = 0,26;</math>  <math>w20 = 0,21; w21 = 0,16; w22 = 0,37; w23 = 0,26</math> — то же для колонизации клубеньковых субниш.</p> <p><i>Вспомогательные уравнения</i>  <math>U1, U2, U3, U4</math> — решения нелинейных алгебраических уравнений*:  <math>\sum_{i=1}^3 \psi_{30Mi.t} \cdot U1^{v1i} + \psi_{30P.t} \cdot U1^{v10} = \gamma_{R1},</math>  <math>\sum_{i=1}^3 \psi_{30Mi.t} \cdot U2^{v2i} + \psi_{30P.t} \cdot U2^{v20} = \gamma_{R2},</math>  <math>\sum_{i=1}^3 \psi_{41Mi.t} \cdot U3^{w1i} + \psi_{41P.t} \cdot U3^{w10} = \gamma_{N1},</math>  <math>\sum_{i=1}^3 \psi_{42Mi.t} \cdot U4^{w2i} + \psi_{42P.t} \cdot U4^{w20} = \gamma_{N2}.</math>  <math>\sum v1i = \sum v2i = \sum w1i = \sum w2i = 1;</math>  <math>(i = 0 \text{ для } P, i = 1...3 \text{ для } M1...M3);</math>  <math>\gamma_{R1} = \gamma_{R2} = \gamma_{N1} = \gamma_{N2} = 100</math> — базовые значения отношений емкостей симбиотических субниш к размерам их инокулюмов</p>
		P	$\psi_{30P.t}$	$\psi_{61P.t} = \psi_{30P.t} \cdot U1^{v10}$	$\psi_{61P.t}$	
5	2-я ризосферная	Mi	$\psi_{30Mi.t}$	$\psi_{62Mi.t} = \psi_{30Mi.t} \cdot U2^{v2i}$	$\psi_{62Mi.t}$	
		P	$\psi_{30P.t}$	$\psi_{62P.t} = \psi_{30P.t} \cdot U2^{v20}$	$\psi_{62P.t}$	
7	1-я клубеньковая	Mi	$\psi_{41Mi.t}$	$\psi_{51Mi.t} = \psi_{41Mi.t} \cdot U3^{w1i}$	$\psi_{51Mi.t}$	
		P	$\psi_{41P.t}$	$\psi_{51P.t} = \psi_{41P.t} \cdot U3^{w10}$	$\psi_{51P.t}$	
8	2-я клубеньковая	Mi	$\psi_{42Mi.t}$	$\psi_{52Mi.t} = \psi_{42Mi.t} \cdot U4^{w2i}$	$\psi_{52Mi.t}$	
		P	$\psi_{42P.t}$	$\psi_{52P.t} = \psi_{42P.t} \cdot U4^{w20}$	$\psi_{52P.t}$	

\* — нелинейные алгебраические уравнения получены путем преобразования логистических дифференциальных уравнений, описывающих переходные процессы при колонизации субниш (Provoov, Vorobyov, 2000). В качестве параметров нелинейных алгебраических уравнений используются скорости размножения i-тых (i = 0 для P, i = 1, 2, 3 для Mi) штаммов, колонизирующих симбиотические субниши j-тых (j = 1, 2) растительных генотипов, отнесенные к скорости размножения всей популяции бактерий (индексы колонизации vji и wji)

РЕЗУЛЬТАТЫ

Компьютерные эксперименты показали, что воздействие стохастически варьирующего экологического параметра  $E_t$ , имитируемое с помощью ГСЧ, вызывает незатухающие квази-циклические колебания индексов ЭЭС и ГСС, а также генотипических частот бактерий и растений на всем протяжении эволюционного процесса (рис. 2). Индексы ЭЭС, вычисленные для обоих партнеров симбиоза, наиболее чувствительны к флуктуациям среды (испытывают максимальные колебания) при синхронной реакции подсистем «G1 + P, M1, M2, M3» и «G2 + P, M1, M2, M3» на внешние воздействия (достоверность этих различий может быть показана путем

сравнения дисперсий отклонений изучаемых параметров от равновесных значений, достигаемых без внешнего воздействия; табл. 8). Однако индексы ГСС наиболее чувствительны к воздействию параметра  $E_t$  при асинхронной реакции подсистем, что говорит о различной реакции генотипов партнеров на флуктуации среды.

Действительно, при асинхронной реакции подсистем на внешнее воздействие в сочетании со специфичным взаимодействием партнеров (рис. 2, БЗ, ВЗ, ГЗ) бактериальные генотипы M1 и M2 наименее стабильны, а генотипы P и M3 — наиболее стабильны по сравнению с другими эволюционными режимами (табл. 8). Логично предположить, что данный режим эволюции симбиосистемы не благоприятен для повышения ЭЭС, которое,

Таблица 4

## Блок 9, включающий процесс конкуренции бактерий за выживание в почвенной нише

Гено- типы	Частоты на входе блока	Формулы преобразований	Частоты на выходе блока	Параметры преобразований, вспомогательные уравнения
Mi	$\psi_{70Mi.t}$	$\psi_{80Mi.t} = \psi_{70Mi.t} \cdot U5^{mi}$	$\psi_{80Mi.t}^{***}$	<p><i>Параметры преобразований</i></p> <p><math>S = 10^{12}</math> — базовое значение объема почвенной ниши, определяемое равновесным числом бактериальных клеток в начале каждого цикла.  <math>m_0 = 0,19</math>; <math>m_1 = m_2 = m_3 = 0,27</math> — базовые значения индексов отмирания генотипов P и Mi.  <math>R_{11,t}, R_{12,t}, N_{11,t}, N_{12,t}</math> — размеры ризосферных и клубеньковых субниш, зависящие от частот растительных генотипов и от стохастически варьирующего экологического параметра <math>E_t</math> (табл. 7).</p> <p><i>Вспомогательные уравнения</i></p> <p><math>L_t = S + R_{11,t} + R_{12,t} + N_{11,t} + N_{12,t}</math> — популяционная волна*.</p> <p><math>\psi_{70P.t} = (\psi_{20P.t} \cdot S + \psi_{61P.t} \cdot R_{11,t} + \psi_{62P.t} \cdot R_{12,t} + \psi_{51P.t} \cdot N_{11,t} + \psi_{52P.t} \cdot N_{12,t}) : L_t</math>;  <math>\psi_{70Mi.t} = (\psi_{20Mi.t} \cdot S + \psi_{61Mi.t} \cdot R_{11,t} + \psi_{62Mi.t} \cdot R_{12,t} + \psi_{51Mi.t} \cdot N_{11,t} + \psi_{52Mi.t} \cdot N_{12,t}) : L_t</math> — частоты генотипов P и Mi в популяционной волне.</p> <p><math>U5</math> — решение нелинейного уравнения**:  <math display="block">\sum_{i=1}^3 \psi_{70Mi.t} \cdot U5^{mi} + \psi_{70P.t} \cdot U5^{m_0} = \gamma_{S,t}</math> <math>(\gamma_{S,t} = S : L_t)</math>.</p>
P	$\psi_{70P.t}$	$\psi_{80P.t} = \psi_{70P.t} \cdot U5^{m_0}$	$\psi_{80P.t}^{***}$	

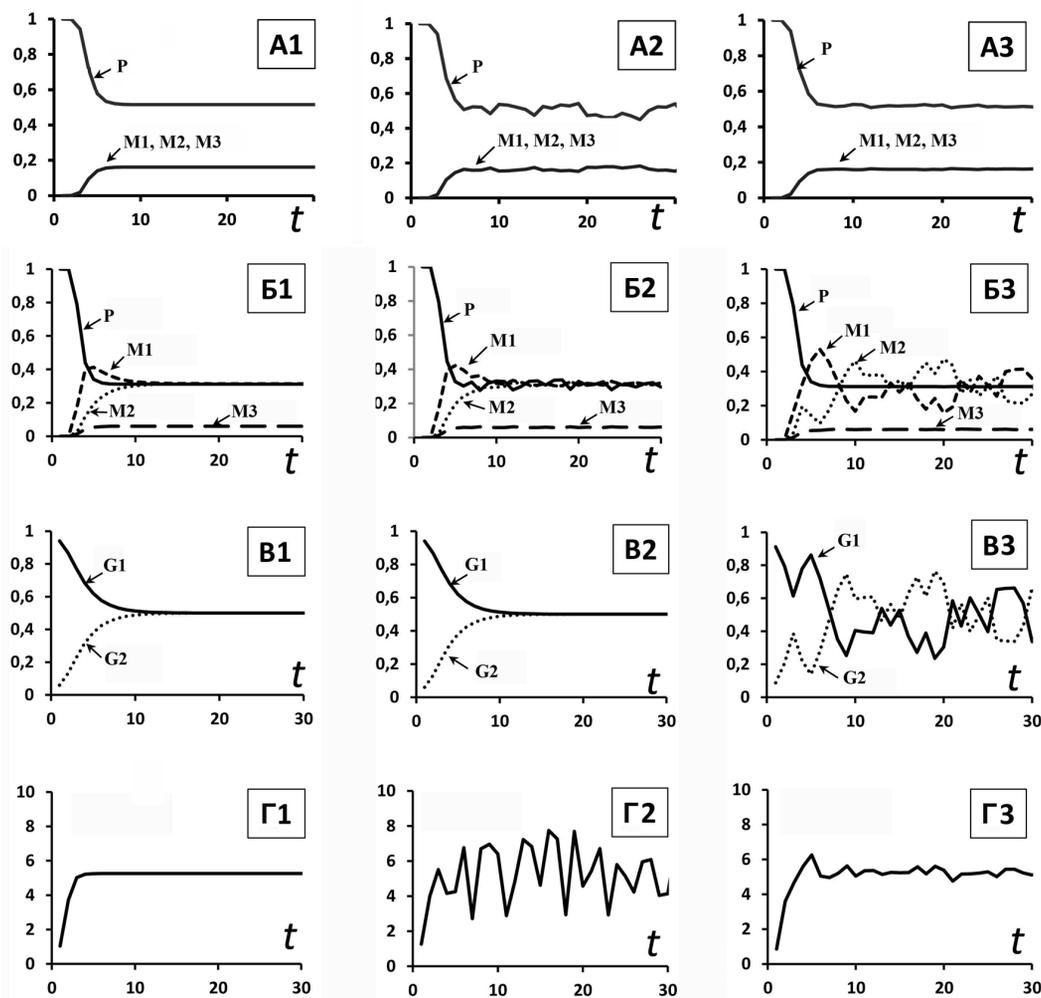
\* — популяционная волна формируется в почвенной нише из бактерий, покинувших ризосферные и клубеньковые субниши после отмирания растений, а также находившихся в почве до его начала. \*\* — возвращение почвенной популяции бактерий к равновесной величине (емкости почвенной ниши S) происходит в результате дифференциального отмирания конкурирующих генотипов. Его характеризуют индексы отмирания  $mi$  ( $i = 0$  для P,  $i = 1...3$  для M1...M3), равные отношениям скоростей отмирания отдельных штаммов к суммарной скорости отмирания всей популяции в почвенной нише.  
\*\*\* — на  $t + 1$ -м микроэволюционном цикле начальные частоты генотипов P и Mi равны их частотам в конце  $t$ -го цикла:  
 $\psi_{10Mi.t+1} = \psi_{80Mi.t}, \psi_{10P.t+1} = \psi_{80P.t}$

как мы показали ранее (Воробьев, Проворов, 2008, 2010), возможно лишь в специфичных генотипических комбинациях партнеров (M1-G1, M2-G2) (Проворов, Воробьев, 2013). Однако в этом режиме наблюдается наибольшая стабильность количества семян, образуемых всей растительной популяцией (рис. 2, Г3), а также общей численности бактерий после выхода в почву из ризосферы и клубеньков (индексы ЭЭС в табл. 8), что может способствовать сохранению целостности симбиосистемы в условиях экологической нестабильности.

При синхронной реакции подсистем на внешние воздействия в сочетании со специфичным взаимодействием партнеров стабильность M1, M2, G1, G2 существенно возрастает, а стабильность P и M3 снижается по сравнению с асинхронной реакцией (табл. 8), что может способствовать эволюции симбиосистемы на повышение

ЭЭС. Важно отметить, что частоты M1 и M2 значительно возрастают, а частоты M3 и P снижаются при переходе от неспецифичного к специфичному взаимодействию партнеров (при обоих типах реакции подсистем на стохастическое внешнее воздействие), показывая важную роль специфичности в эволюции на повышение ЭЭС.

При неспецифичном взаимодействии партнёров (индексы инокуляции и колонизации симбиотических субниш, а также развиваемой в них суммарной азотфиксирующей активности штаммов-мутуалистов не зависят от генотипа растений) динамика мутантов M1, M2, M3 является идентичной (табл. 8, рис. 2). Эта идентичность сохраняется даже в том случае, если мутанты различаются по всем или по некоторым из перечисленных параметров (например, M1 проявляет с обоими генотипами растений максимальный, M2 — промежуточный,



**Рис. 2.** Динамика параметров симбиосистемы в зависимости от специфичности взаимодействия партнеров. В зависимости от номера микроэволюционного цикла ( $t$ ) представлены частоты бактериальных генотипов, которые зависят от специфичности взаимодействий партнеров (A1, A2, A3 — взаимодействия неспецифичные, B1, B2, B3 — взаимодействия специфичные), тогда как частоты растительных генотипов (B1, B2, B3) и суммарная семенная продуктивность растений (Г1, Г2, Г3) не зависят от специфичности. A1, B1, B1, Г1 — отсутствие стохастического внешнего воздействия ( $E_t = 0$ ). A2, B2, B2, Г2 — синхронная реакция подсистем «G1 + P, M1, M2, M3» и «G2 + P, M1, M2, M3» на это воздействие. A3, B3, B3, Г3 — асинхронная реакция подсистем на это воздействие. Частоты бактериальных и растительных генотипов представлены в долях от единицы, суммарная семенная продуктивность растений — в количествах семян ( $\times 10^9$ ) при базовых значениях системных параметров, приведенных в таблицах 3 и 6

а M3 — минимальный уровень азотфиксации: ее индексы, представленные в таблице 6, принимают значения:  $\beta_{11} = \beta_{21} = 0,50$ ;  $\beta_{12} = \beta_{22} = 0,33$ ;  $\beta_{13} = \beta_{23} = 0,17$ ). Важно отметить, что динамика частот генотипов растений (рис. 2, B1, B2, B3), а также общей продуктивности их популяции (рис. 2, Г1, Г2, Г3) при специфичном и неспецифичном взаимодействиях партнеров является сходной. Это показывает, что диверсификация бактерий, которая играет ключевую роль в их эволюции на повышение ЭЭС, возможна лишь при специфичном взаимодействии партнеров: в отсутствие хозяйской специфичности повышение  $N_2$ -фиксирующей активности ризобий не дает им адаптивных преимуществ.

**ОБСУЖДЕНИЕ**

Проведенные с моделями компьютерные эксперименты показали, что адапционно перспективные (способные активно эволюционировать на повышение эффективности взаимодействия с растениями) бактериальные генотипы-мутуалисты, проявляющие высокую специфичность по отношению к хозяину, более чувствительны к хаотическим изменениям внешней среды, чем менее перспективные неспецифичные мутуалисты. Снижение биоразнообразия растительных компонентов симбиосистемы, которое выражается в синхронизации реакций составляющих ее подсистем на внешние условия, спо-

Таблица 5

## Блоки, включающие изменения структуры растительной популяции

Блоки	Генотипы растений	Частоты на входе блока	Формулы преобразований	Частоты на выходе блока	Параметры преобразований
10	G1	$\psi_{1G1.t}^*$	$\alpha_t = \frac{\psi_{1G1.t}^{K1}}{\psi_{1G1.t}^{K1} + \psi_{1G2.t}^{K2}}$	$\alpha_t$	$K1 = K2 = 0,6$ — базовые значения индексов конкуренции растительных генотипов G1 и G2 при прорастании семян*. $P_{21.t}$ и $P_{22.t}$ — количества семян, формируемых растениями генотипов G1 и G2 в конце t-го цикла в зависимости от соотношений частот различных азотфиксаторов в клубеньках, от частот растительных генотипов и от стохастически варьирующего экологического параметра $E_t$ (табл. 7)
	G2	$\psi_{1G2.t}^*$	$1 - \alpha_t = \frac{\psi_{1G2.t}^{K2}}{\psi_{1G1.t}^{K1} + \psi_{1G2.t}^{K2}}$	$1 - \alpha_t$	
11	G1	$\alpha_t$	$\psi_{2G1.t} = \frac{P_{21.t}}{P_{21.t} + P_{22.t}}$	$\psi_{2G1.t}^{**}$	
	G2	$1 - \alpha_t$	$\psi_{2G2.t} = \frac{P_{22.t}}{P_{21.t} + P_{22.t}}$	$\psi_{2G2.t}^{**}$	

\* — для 1-го микроэволюционного цикла задаются частоты генотипов:  $\psi_{1G1.1} = 0,99$ ,  $\psi_{1G2.1} = 0,01$ .  
 \*\* — частоты генотипов G1 и G2 в конце t-го цикла равны частотам в начале t + 1-го цикла:  $\psi_{1G1.t+1} = \psi_{2G1.t}$ ,  $\psi_{1G2.t+1} = \psi_{2G2.t}$ .

способствует не только стабилизации адаптационно перспективных мутуалистов, но и дестабилизации не фиксирующих  $N_2$  «симбионтов-обманщиков» (табл. 8), что может приводить к повышению ЭЭС.

Полученные данные позволяют предположить, что эволюция БРС на повышение эффективности, которая, по данным анализа построенных ранее моделей (Воробьев, Проворов, 2008, 2010), сопряжена с возрастанием специфичности взаимодействия партнёров, является

наиболее результативной в стабильной окружающей среде. При ее нестабильности эволюция симбиоза может быть переориентирована на неспецифичные генотипические взаимодействия, что ограничивает возможность повышения ЭЭС. Иными словами, в стабильной среде обитания эволюция симбиоза направлена главным образом на увеличение эффективности взаимодействия партнёров, а в нестабильной среде — на поддержание устойчивости симбиоза к ее неконтролируемым изменениям.

Таблица 6

Коэволюционная  $X_{1,2,t}$ -связь семенной продуктивности растительных генотипов G1 и G2 ( $P_{21.t}$ ,  $P_{22.t}$ ) с частотами азотфиксаторов в клубеньковых субнишах ( $\psi_{51Mi.t}$ ,  $\psi_{52Mi.t}$ )

Генотипы растений	Формулы, описывающие $X_{1,2,t}$ -связь	Параметры преобразований, вспомогательные уравнения
G1	$P_{21.t} = X_{1,t} \cdot P_{11.t}$	<p>Параметры преобразований</p> <p><math>P_{11.t}</math> и <math>P_{12.t}</math> — параметры, зависящие от частот растительных генотипов и от стохастически варьирующего экологического параметра <math>E_t</math> (табл. 7).</p> <p>Вспомогательные уравнения</p> $X_{1,t} = 1 + d \cdot \sum_{i=1}^3 \beta_{1i} \cdot \psi_{51Mi.t}, \quad X_{2,t} = 1 + d \cdot \sum_{i=1}^3 \beta_{2i} \cdot \psi_{52Mi.t},$ $\sum_{i=1}^3 \beta_{1i} = 1, \quad \sum_{i=1}^3 \beta_{2i} = 1.$
G2	$P_{22.t} = X_{2,t} \cdot P_{12.t}$	<p><math>d = 10</math> — базовое значение максимальной прибавки семенной продукции растений, возникшей за счет фиксации азота бактериями в клубеньках.</p> <p><math>\beta_{11} = \beta_{22} = 0,50</math>; <math>\beta_{12} = \beta_{21} = 0,17</math>; <math>\beta_{13} = \beta_{23} = 0,33</math> — базовые значения индексов азотфиксации (<math>\beta_{ji}</math>) для i-х (<math>i = 1, 2, 3</math>) бактериальных штаммов-мутуалистов (M1, M2, M3) в клубеньках растений j-тых (<math>j = 1, 2</math>) генотипов (G1, G2) при специфичном взаимодействии партнёров (M1 специфичен к G1, M2 — к G2, M3 является неспецифичным азотфиксатором)</p>

Представленные результаты позволяют подойти к решению вопроса о том, почему эволюция БРС на повышение эффективности взаимодействия партнеров наиболее активно происходит в экосистемах умеренных широт, где почвы гораздо богаче питательными веществами и потребность растений в «биологическом» азоте ниже, чем в тропических экосистемах. Логично предположить, что в умеренных широтах условия развития клубеньковых симбиозов характеризуются высокой стабильностью, которую обеспечивают значительные количества гумуса и органических остатков в почвах (Добровольский, 1989). В тропических почвах при высокой скорости минерализации накопление гумуса крайне ограничено, вследствие чего условия существования симбиозов могут быть весьма нестабильными, блокируя повышение ЭЭС.

Другой возможный фактор снижения ЭЭС в тропических симбиосистемах — широкое распространение неспецифичных по отношению к хозяину штаммов ризобий, которое является результатом чрезвычайно высокого разнообразия растений-хозяев. В тропиках, где бобовые возникли 60–70 млн лет назад, обитают их деревянистые, кустарниковые и травянистые формы (от ксерофитов до водных форм), относящиеся ко всем трем подсемействам сем. Fabaceae (Papilionoideae, Caesalpinioideae, Mimosoideae). Поскольку формирование растениями стабильных одновидовых популяций для тропиков нехарактерно (Wright, 2002), ризобии здесь взаимодействуют с весьма разнородными фитоценозами, компоненты которых могут обладать асинхронными реакциями на внешние воздействия, а также широкой специфичностью симбиотического взаимодействия, которые неблагоприятны для повышения ЭЭС.

В умеренных широтах, при гораздо более низком разнообразии бобовых (оно ограничено травянистыми формами подсемейства Papilionoideae), бактерии взаимодействуют с популяциями бобовых, относящихся к одному виду или к нескольким родственным видам, которые могут обладать синхронными реакциями на внешние воздействия в сочетании с узкой специфичностью симбиотического взаимодействия (входят в одну группу перекрестной инокуляции). Анализ нашей модели позволяет предположить, что эти особенности растений, наряду со стабильными почвенными условиями, открывают перед симбиосистемами умеренных широт гораздо большие (по сравнению с тропическими симбиосистемами) возможности для эволюции на повышение ЭЭС даже при низкой потребности растений в азоте.

Итак, на основе полученных результатов могут быть выделены два фактора, ограничивающие эволюцию БРС на повышение эффективности: 1) сильное хаотическое варьирование почвенно-климатических условий, к которому наиболее чувствительны специфичные штаммы ризобий, перспектив-

ные для эволюции на повышение ЭЭС; 2) широкое биоразнообразие растительного сообщества, которое блокирует повышение избирательности взаимодействия партнеров в связи с отбором против специфичных мутуалистов, а также с асинхронностью реакций растений на стрессы. С этими различиями может быть связано и то, что в тропиках распространены бобовые с упрощенным развитием клубеньков (Sprunt, 2001, 2005), возникших в результате редуccionной эволюции и не способных активно фиксировать  $N_2$ .

В связи с этим наиболее вероятный сценарий эволюции БРС, реализуемый при переходе бобовых из тропиков в умеренные широты, заключается в том, что на первом ее этапе произошел переход от асинхронной к синхронной реакции на стрессы компонентов растительного сообщества, характеризующихся неспецифичным взаимодействием с ризобиями (сужение таксономического разнообразия фитоценоза), а на втором этапе — повышение специфичности и эффективности взаимодействия партнеров клубенькового симбиоза, оказавшегося в более стабильных почвенных условиях. Это повышение могло способствовать формированию специализированного механизма сигналинга, основанного на взаимодействии Nod-факторов ризобий, содержащих ненасыщенные ацильные остатки, с растительными LysM-содержащими рецепторами (Wang et al., 2012).

Альтернативный эволюционный сценарий (специализация генотипических взаимодействий партнеров в тропических экосистемах при сохранении асинхронной реакции растений на стрессы) представляется маловероятным: он предусматривает резкое снижение стабильности специфичных мутуалистов (табл. 8), которое в сочетании со стабилизацией не фиксирующих  $N_2$  «симбионтов-обманщиков» ограничивает эволюцию симбиоза на повышение ЭЭС, несмотря на возрастание частот специфичных мутуалистов. Логично предположить, что именно это ограничение способствует упрощению организации клубеньков, выявленному у ряда тропических бобовых (Sprunt, 2001, 2005).

Показанное нами влияние нестабильности внешней среды на эффективность мутуализма может быть характерным для широкого спектра растительно-микробных систем. Например, оно может индуцировать возникновение новых фитопатогенов под влиянием антропогенных изменений сельскохозяйственных территорий, связанных с интенсивной обработкой почвы и с широким использованием агрохимикатов. Разработанная нами модель будет полезной для оценки экологических и генетических последствий интродукции растительно-микробных симбиозов в нарушенные экосистемы, где взаимовыгодные отношения партнеров часто снижают свою эффективность и даже трансформируются в патогенез.

Таблица 7

Экологическая  $E_t$ -связь, которая описывает зависимость размеров экологических субниш от стохастически варьирующего параметра ( $E_t$ ) и от частоты растительного генотипа  $G1$  ( $\alpha_t$ )

Субниши	Формулы преобразований	Параметры преобразований, вспомогательные уравнения условия
1-я ризосферная	$R_{11,t} = R_0 \cdot \alpha_t \cdot (1 + E_t)$	<p><i>Параметры преобразований</i></p> <p><math>R_0 = 10^{12}</math>, <math>N_0 = 10^{14}</math> — минимальные суммарные размеры ризосферных и клубеньковых субниш в отсутствие азотфиксации, определяемые равновесными количествами бактерий в этих субнишах при отсутствии внешних воздействий.</p> <p><math>P_0 = 10^9</math> — минимальный суммарный размер растительной субниши (общее количество семян) при отсутствии внешних воздействий.</p> <p><i>Вспомогательные уравнения и условия</i></p> $E_t = \frac{c-1}{c+1} \cdot [2 \cdot Rnd() - 1] -$ <p>стохастически варьирующий экологический параметр.</p> <p><math>Rnd()</math> — функция-компьютерный генератор случайных чисел, выбираемых из промежутка <math>[0..1]</math> с равномерной плотностью вероятности.</p> <p><math>c &gt; 1</math> — индекс чувствительности симбиосистемы к внешнему воздействию. При базовом значении <math>c = 3</math> параметр <math>E_t</math> варьирует в промежутке <math>[-0,5... + 0,5]</math></p>
2-я ризосферная	$R_{12,t} = R_0 \cdot (1 - \alpha_t) \cdot (1 \pm E_t)^*$	
1-я клубеньковая	$N_{11,t} = N_0 \cdot \alpha_t \cdot (1 + E_t)$	
2-я клубеньковая	$N_{12,t} = N_0 \cdot (1 - \alpha_t) \cdot (1 \pm E_t)^*$	
1-я растительная	$P_{11,t} = P_0 \cdot \alpha_t \cdot (1 + E_t)$	
2-я растительная	$P_{12,t} = P_0 \cdot (1 - \alpha_t) \cdot (1 \pm E_t)^*$	

\* — знак плюс перед величиной  $E_t$  соответствует синхронной реакции подсистем «G1+P, M1, M2, M3» и «G2+P, M1, M2, M3», знак минус — асинхронной реакции этих подсистем на внешнее воздействие

#### Список сокращений:

БРС — бобово-ризобиальный симбиоз;  
 ГСС — генотипическая структура симбиоза;  
 ГСЧ — генератор случайных чисел;  
 ЭЭС — экологическая эффективность симбиоза;

Работа поддержана грантами РФФИ (12-04-00409 а, 12-00-14294-ир), Президента РФ (НШ-4603.2014.4).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Воробьев Н. И., Проворов Н. А. (2008) Моделирование эволюции бобово-ризобиального симбиоза при мульти-штаммовой конкуренции бактерий за инокуляцию симбиотических ниш. *Экологич. генетика*. Т. 6(4): С. 3–11.
- Воробьев Н. И., Проворов Н. А. (2010) Моделирование эволюции бобово-ризобиального симбиоза на повышение функциональной интегрированности партнеров и экологической эффективности их взаимодействия. *Экологич. генетика*. Т. 8(3): С. 16–26.
- Добровольский В. В. (1989) География почв с основами почвоведения. М.: Высшая школа, 320 с.
- Ермаков С. М., (2009) Метод Монте-Карло в вычислительной математике. Вводный курс. СПб.: Невский Диалект, 192 с.
- Кнут Д. Э. (2000) Случайные числа. Искусство программирования. Т. 2. Получисленные алгоритмы. 3-е изд. М.: Вильямс, 832 с.
- Проворов Н. А., Воробьев Н. И. (2012) Генетические основы эволюции растительно-микробного симбиоза. Под ред. И. А. Тихоновича. СПб.: Информ-Навигатор, 400 с.
- Проворов Н. А., Воробьев Н. И. (2013) Адаптивная и прогрессивная эволюция растительно-микробного симбиоза. *Экологич. генетика*. Т. 9(1): С. 12–22.
- Проворов Н. А., Тихонович И. А. (2003) Эколого-генетические принципы селекции растений на повышение эффективности взаимодействия с микроорганизмами. *С.-х. биология*. № 3: С. 11–25.
- Тихонович И. А., Проворов Н. А. (2009) Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего. СПб.: Изд-во СПбГУ, 210 с.
- Тихонович И. А., Проворов Н. А. (2012) Развитие подходов симбиогенетики для изучения изменчивости и наследственности надвидовых систем. *Генетика*. Т. 48(4): С. 437–450.
- Pershina E. V., Andronov E. E., Pinaev A. G., Provorov N. A. (2013) Recent advances and perspectives in metagenomic studies of soil microbial communities. *Management of Microbial Resources in the Environment*. Malik A., Grohmann E., Alves M. (eds.). Springer. P. 141–166.

Таблица 8

**Влияние стохастического внешнего воздействия на характеристики экологической эффективности симбиоза (ЭЭС), генотипической структуры симбиоза (ГСС) и генотипических частот партнеров**

Варьируемые параметры симбиосистем*	Типы ответных реакций подсистем «G1+P, M1, M2, M3» и «G2+P, M1, M2, M3» на внешнее воздействие ( $E_t \neq 0$ )				Внешнее воздействие отсутствует ( $E_t = 0$ )		
	Синхронная реакция		Асинхронная реакция				
	A**	Б	А	Б	А	Б	
Индексы ГСС для бактерий ( $\theta_{B,t}$ )	$0,277 \pm 0,005$	$0,269 \pm 0,043$	$0,333 \pm 0,061$	$0,277 \pm 0,011$	0,277	0,277	
	$9 \times 10^{-6}$	$6 \times 10^{-4}$	$1 \times 10^{-3}$	0,09	0	0	
Индексы ГСС для растений ( $\theta_{G,t}$ )	$(7 \pm 7) \times 10^{-8}$	$(2 \pm 2) \times 10^{-8}$	$0,19 \pm 0,18$	$0,19 \pm 0,18$	0	0	
	$4 \times 10^{-16}$	$2 \times 10^{-16}$	0,01	0,01	0	0	
Индексы ЭЭС для бактерий ( $A_{B,t}$ )	$102 \pm 50$	$102 \pm 50$	$102 \pm 14$	$102 \pm 14$	102	102	
	800	785	39	37	0	0	
Индексы ЭЭС для растений ( $A_{G,t}$ )	$5,3 \pm 2,5$	$3,7 \pm 1,7$	$5,3 \pm 0,8$	$3,7 \pm 0,5$	5,3	3,7	
	2	1	0,1	0,05	0	0	
Частоты генотипов партнеров***	P	$0,312 \pm 0,033$	$0,514 \pm 0,043$	$0,312 \pm 0,001$	$0,514 \pm 0,011$	0,312	0,514
		400	600	0,2	30	0	0
	M1	$0,314 \pm 0,015$	$0,162 \pm 0,015$	$0,314 \pm 0,183$	$0,162 \pm 0,004$	0,314	0,162
		80	60	10000	3	0	0
	M2	$0,314 \pm 0,015$	$0,162 \pm 0,015$	$0,314 \pm 0,183$	$0,162 \pm 0,004$	0,314	0,162
		80	60	10000	3	0	0
	M3	$0,060 \pm 0,003$	$0,162 \pm 0,015$	$0,060 \pm 0,003$	$0,162 \pm 0,004$	0,060	0,162
		3	60	2	3	0	0
	G1, G2	$0,5 \pm 10^{-8}$	$0,5 \pm 10^{-8}$	$0,50 \pm 0,31$	$0,50 \pm 0,31$	0,5	0,5
		$10^{-16}$	$10^{-16}$	0,03	0,03	0	0

\* — для каждого параметра в верхней строке представлены средние значения с доверительными интервалами, а в нижней строке — дисперсии. Критерий Фишера для сравнения дисперсий при  $t=31...500$  равен 1,16 ( $P_0=0,05$ ). \*\* — А — специфичное взаимодействие партнеров, значения индексов колонизации симбиотических субниши азотфиксации мутантов M1, M2 зависят от генотипа растения-хозяина (табл. 3, 6). Б — неспецифичное взаимодействие партнеров, значения индексов колонизации и азотфиксации мутантов M1, M2 не зависят от генотипа растений:  $v_{10} = 0,22$ ;  $v_{11} = v_{12} = v_{13} = 0,28$ ;  $v_{20} = 0,22$ ;  $v_{21} = v_{22} = v_{23} = 0,28$ ;  $w_{10} = 0,22$ ;  $w_{11} = w_{12} = w_{13} = 0,28$ ;  $w_{20} = 0,22$ ;  $w_{21} = w_{22} = w_{23} = 0,28$ ;  $\beta_{11} = \beta_{12} = \beta_{21} = \beta_{22} = \beta_{13} = \beta_{23} = 0,33$ . \*\*\* — определяли в почвенной нише на начало  $t$ -го цикла (для бактериальных генотипов дисперсии умножены на  $10^6$ )

12. Provorov N. A., Vorobyov N. I. (2000) **Population genetics of rhizobia: construction and analysis of an “infection and release” model.** *J. Theor. Biol.* V. 205: P. 105–119.

13. Provorov N. A., Vorobyov N. I. (2008) **Equilibrium between the “genuine mutualists” and “symbiotic cheaters” in the bacterial population co-evolving with plants in a facultative symbiosis.** *Theor. Population Biol.* V. 74: P. 345–355.

14. Provorov N. A., Vorobyov N. I. (2010) **Simulation of evolution implemented in the mutualistic symbioses towards enhancing their ecological efficiency, functional integrity and genotypic specificity.** *Theor. Population Biology.* V. 78: P. 259–269.

15. Seckbach J. (2002) **Symbiosis: mechanisms and model systems.** Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publ., 800 pp.

16. Sprent J.I. (2001) **Nodulation in legumes**. Kew, Royal Botanical Gardens: Cromwell Press Ltd, 148 pp.
17. Sprent J.I. (2005) **West African legumes: the role of nodulation and nitrogen fixation**. *New Phytologist*. V. 167: P. 326–330.
18. van de Velde W., Zehirov G., Szatmari A., Debreczeny M., Ishihara H., Kevei Z., Farkas A., Mikulass K., Nagy A., Tiricz H., Satiat-Jeunemaître B., Alunni B., Bourge M., Kucho K., Abe M., Keresz A., Maroti G., Toshiki T., Kondorosi E., Mergaert P. (2010) **Plant peptides govern terminal differentiation of bacteria in symbiosis**. *Science*. V. 327: P. 1122–1126.
19. Wang D., Yang S., Tang F., Zhu H. (2012) **Symbiosis specificity in the legume — rhizobial mutualism**. *Cell. Microbiol*. V. 14: P. 334–342.
20. Wier B.S. (1996) **Genetic data analysis II: methods for discrete population genetic data**. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publ., 458 p.
21. Wright J.S. (2002) **Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence**. *Oecologia*. V. 130: P. 1–14.

#### SIMULATION OF EVOLUTION OF THE LEGUME-RHIZOBIA SYMBIOSIS UNDER THE CONDITIONS OF ECOLOGICAL INSTABILITY

Vorobyov N.I., Provorov N.A.

✿ **SUMMARY:** The mathematical model is constructed which describes the impacts of chaotically changing environment on the frequencies and productivity of partners in the legume-rhizobia symbiosis. The most sensitive for external impacts are the adaptively prospective bacteria strains which are specific with respect to hosts and are capable for the intensive evolution towards an improved symbiotic efficiency. An increased stability of these strains in symbiotic system may be an important factor of its evolution for the improved efficiency of partners' interaction.

✿ **KEY WORDS:** mathematical simulation; evolution of symbiosis; chaotic changes of the environment; plant-microbe systems; efficiency and specificity of partners' interactions; computer experiments; random number generator; Monte-Carlo method.

✿

#### ✿ REFERENCES (TRANSLITERATE)

1. Dobrovolskij V.V. (1989). **Geografija pochv s osnovami pochvovedenija. [Geography of soils with the foundations of soil science]** Moscow: Vysshaja Shkola.
2. Ermakov S.M. (2009). **Metod Monte-Karlo v vychislitel'noj matematike. Vvodnyj kurs. [Monte-Carlo method in the calculator mathematics. Introductory course]** SPb.: Nevskij Dialekt.
3. Knut D.Je. (2000) **Sluchajnye chisla. Iskusstvo programmirovaniya. V. 2. Poluchislennye algoritmy [Random figures. Art of programming. V. 2. Half-number algorithms]**. 3rd edn. Moscow: Vil'jams.
4. Pershina E.V., Andronov E.E., Pinaev A.G., Provorov N.A. (2013) Recent advances and perspective simetagenomic studies of soil microbial communities. In: A. Malik, E. Grohmann, M. Alves, editors. *Management of Microbial Resources in the Environment*. Dordrecht: Springer; p. 141–166.
5. Provorov N.A., Tikhonovich I.A. (2003) **Ekologo-geneticheskie principy selekcii rastenij na povysheniej effektivnosti vzaimodejstvija s mikroorganizmami [Ecological-genetic principles of plant selection for increased efficiency of interactions with microorganisms]**. *S.-h. biologija*. № 3: P. 11–25.
6. Provorov N.A., Vorobyov N.I. (2000). Population genetics of rhizobia: construction and analysis of an "infection and release" model. *J. Theor. Biol.* V. 205: P. 105–119.
7. Provorov N.A., Vorobyov N.I. (2008). Equilibrium between the "genuine mutualists" and "symbiotic cheaters" in the bacterial population co-evolving with plants in a facultative symbiosis. *Theor. Population Biol.* V. 74: P. 345–355.
8. Provorov N.A., Vorobyov N.I. (2010). Simulation of evolution implemented in the mutualistic symbioses towards enhancing their ecological efficiency, functional integrity and genotypic specificity. *Theor. Population Biology*. V. 78: P. 259–269.
9. Provorov N.A., Vorobyov N.I. (2012). **Geneticheskie osnovy evoljucii rastitel'no-mikrobnogo simbioza. [Genetic bases of the evolution of plant-microbe symbiosis]** Ed. I.A. Tikhonovich. SPb.: Inform-Navigator.
10. Provorov N.A., Vorobyov N.I. (2013). **Adaptivnaja i progressivnaja evoljucija rastitel'no-mikrobnogo simbioza [Adaptive and progressive evolution of plant-microbe symbiosis]**. *Ekologich.genetika*. V. 9(1): P. 12–22.
11. *Seckbach J.* (2002). *Symbiosis: mechanisms and model systems*. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publ.
12. *Sprent J.I.* (2001). *Nodulation in legumes*. Kew, Royal Botanical Gardens: *Cromwell Press Ltd*.
13. *Sprent J.I.* (2005). *West African legumes: the role of nodulation and nitrogen fixation*. *New Phytologist*. V. 167: P. 326–330.
14. Tikhonovich I.A., Provorov N.A. (2009). **Simbiozy rastenij i mikroorganizmov: molekularnaja genetika agrosistem budushhego. [Symbioses of plants and microorganisms: molecular genetics of the agrosystems of future]** St.-Petersburg: Izd-vo SPbGU.
15. Tikhonovich I.A., Provorov N.A. (2012). **Razvitie podhodov simbiogenetiki dlja izuchenija izmenchivosti i nasledstvennosti nadvidovyh sistem [Development of the approaches of symbiogenetics for analyzing**

- the variation and inheritance of the super-species systems] *Genetika*. V. 48: P. 437–450.
16. van de Velde W., Zehirov G., Szatmari A. et al. (2010) Plant peptides govern terminal differentiation of bacteria in symbiosis. *Science*. V. 327: P. 1122–1126.
  17. Vorobyov N. I., Provorov N. A. (2008). **Modelirovanie evoljucii bobovo-rizobial'nogo simbioza pri mul'ti-shtammovoj konkurencii bakterij za inokuljaciju simbioticheskih nish [Simulation of evolution of legume-rhizobia symbiosis under multi-strain competition of bacteria for inoculation of symbiotic niches]**. *Ekologich. genetika*. V. 6(4): P. 3–11.
  18. Vorobyov N. I., Provorov N. A. (2010). **Modelirovanie evoljucii bobovo-rizobial'nogo simbioza na povy-**shenie funkcional'noj integrirovannosti partnerov i jekologicheskoy effektivnosti ih vzaimodejstviya [Simulation of evolution of legume-rhizobia symbiosis for an increased functional integrity of partners and the efficiency of their interactions]. *Ekologich. genetika*. V. 8(3): P. 16–26.
  19. Wang D., Yang S., Tang F., Zhu H. (2012). Symbiosis specificity in the legume — rhizobial mutualism. *Cell. Microbiol.* V. 14: P. 334–342.
  20. Wier B. S. (1996). Genetic data analysis II: methods for discrete population genetic data. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publ.
  21. Wright J. S. (2002). Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*. V. 130: P. 1–14.

✿ Информация об авторах

**Воробьев Николай Иванович** — к. техн. н., руководитель группы биоинформатики и математического моделирования. Государственное научное учреждение Всероссийский НИИ сельскохозяйственной микробиологии. Шоссе Подбельского, д. 3, Санкт-Петербург, Пушкин-8, 196608. E-mail: vorobyov@arriam.spb.ru.

**Проворов Николай Александрович** — д. б. н., заместитель директора. Государственное научное учреждение Всероссийский НИИ сельскохозяйственной микробиологии. Шоссе Подбельского, д. 3, Санкт-Петербург, Пушкин-8, 196608. E-mail: provorov@newmail.ru.

**Vorobyov Nikolay Ivanovich** — Candidate of Technical Sciences, Head of the Group of Bioinformatics and Mathematical Simulation. All-Russia Research Institute for Agricultural Microbiology. Podbelsky Chaussee 3, St. Petersburg, Pushkin 8, 196608, Russia. E-mail: vorobyov@arriam.spb.ru.

**Provorov Nikolay Alexandrovich** — Doctor of Biological Sciences, Deputy Director. All-Russia Research Institute for Agricultural Microbiology. Podbelsky Chaussee 3, St. Petersburg, Pushkin 8, 196608, Russia. E-mail: provorov@newmail.ru.