



© Н. И. Воробьев,
Н. А. Проворов

Государственное научное учреждение ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии Россельхозакадемии

✿ В результате моделирования коэволюции клубеньковых бактерий и бобовых растений предложен математический критерий (индекс функциональной интегрированности симбиоза (ФИС)), основанный на анализе матриц ковариаций частот генотипов партнеров при флуктуациях системных параметров. Установлена положительная корреляция ФИС с экологической эффективностью симбиоза (его влиянием на семенную продуктивность растений) и отрицательная корреляция с уровнями популяционного разнообразия партнеров. Выявленные зависимости позволяют объяснить возрастание структурно-функциональной целостности симбиоза, характерное для его макроэволюции, естественным отбором на повышение эффективности взаимодействия партнеров.

✿ **Ключевые слова:**
мутуалистический симбиоз;
клубеньковые бактерии;
математическое моделирование;
ковариационные матрицы;
корреляционный анализ;
интегрированность биосистем;
популяционный полиморфизм;
естественный отбор; эволюция симбиоза.

Поступила в редакцию 03.12.2009.
Принята к публикации 12.05.2010.

МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭВОЛЮЦИИ БОБОВО-РИЗОБИАЛЬНОГО СИМБИОЗА НА ПОВЫШЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ИНТЕГРИРОВАННОСТИ ПАРТНЕРОВ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЭФФЕКТИВНОСТИ ИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

ВВЕДЕНИЕ

Мутуалистический симбиоз является результатом кооперативных адаптаций неродственных организмов к меняющимся, в первую очередь — к неблагоприятным условиям внешней среды. Этот тип взаимодействия характеризуется глубокой генетической интеграцией партнеров, определяющей развитие у них новых, адаптивно значимых морфофизиологических признаков (Проворов, 2001; Тихонович, Проворов, 2003, 2009). На примере микробно-растительных взаимодействий показано, что по степени организованности (целостности) мутуалистические симбиозы существенно превосходят антагонистические симбиозы (паразитарные системы) (Tikhonovich, Provorov, 2009). Логично предположить, что повышение уровня структурно-функциональной интегрированности симбиоза является необходимым условием достижения им высокой экологической эффективности, определяемой биологической продуктивностью партнеров.

Известно, что в ходе эволюции N_2 -фиксирующего бобово-ризобиального симбиоза происходило существенное возрастание его структурно-функциональной организованности: переход от межклеточной к внутриклеточной локализации N_2 -фиксирующих бактерий (становление механизмов их эндоситоза, приводящего к формированию стабильных симбиосом, а у некоторых видов ризобий — и к дифференцировке в нежизнеспособные бактериоды); усложнение механизмов инфицирования бактериями корней (от «примитивного» проникновения через разрывы эпидермиса к «эволюционно продвинутому» захвату ризобий корневыми волосками); совершенствование путей ассимиляции фиксированного азота (Проворов и др., 2002; Sprent, 2007). Одновременно с возрастанием структурно-функциональной целостности в этих биосистемах наблюдается усиление специфичности (избирательности) взаимодействия растительных и бактериальных генотипов, которое также говорит о повышении организованности биосистемы. Целью данной статьи является формулировка количественного критерия, характеризующего уровень функциональной интегрированности партнеров, и анализ ее взаимосвязи с адаптивно значимыми свойствами симбиоза — с его экологической эффективностью и разнообразием партнеров.

1. МОДЕЛИРОВАНИЕ МИКРОЭВОЛЮЦИИ ПОЛИМОРФНОЙ СИМБИОСИСТЕМЫ

Как и ранее (Воробьев, Проворов, 2008; Проворов, Воробьев, 2009; Provorov, Vorobyov, 2008), мы представили микроэволюцию бобово-ризобиальной симбиосистемы в форме циклического процесса, каждый (t -й) цикл которого разделен на 4 этапа: 1) возникновение новых генотипов (мутантов) бактерий с измененными симбиотическими свойствами, происхо-

Таблица 1

Тест-изменения (ТИ), внесенные в исходную схему взаимодействия бактерий с растительным генотипом G1

ТИ	Изменения характеристик поведения бактерий в симбиотических субнишах растительного генотипа G1*	Семенная продуктивность**
ТИ1	Изменено в 3 раза соотношение объемов колонизации бактериями симбиотических субниш: для клубеньковой субниши объем повышен (до $N_{21} = 60 \times 10^{13}$), для ризосферной субниши снижен (до $R_{21} = 5 \times 10^{12}$).	+1,5 (50,6)
ТИ2	Исключен из колонизации клубеньков не фиксирующий N_2 штамм P ($c_0 = 0$)	+52,1 (63,4)
ТИ3	Исключен из колонизации клубеньков штамм M2 с низкой N_2 -фиксирующей активностью ($c_2 = 0$)	+27,4 (62,0)
ТИ4	Исключен из колонизации клубеньков штамм M1 с высокой N_2 -фиксирующей активностью ($c_1 = 0$)	-42,2 (33,9)
ТИ5	Изменены N_2 -фиксирующие активности всех штаммов-мутуалистов (утрачена у M2, повышена у M1 и M3 ($b_{11} = 0,6$; $b_{12} = 0$; $b_{13} = 0,4$))	0 (50,0)
ТИ6	То же (утрачена у M1, повышена у M2 и M3 ($b_{11} = 0$; $b_{12} = 0,34$; $b_{13} = 0,66$))	0 (50,0)
ТИ7	Повышена в 1,5 раза N_2 -фиксирующая активность всех штаммов-мутуалистов ($b_{11} = 0,75$; $b_{12} = 0,25$; $b_{13} = 0,5$)	+82,0 (71,3)
ТИ8	Повышена интенсивность инокуляции клубеньковой субниши наиболее активным азотфиксатором M1 ($n_{11} = 0,3$)	+23,7 (58,3)

* В скобках указаны системные параметры, величины которых изменены по сравнению с представленными в Приложении (табл. П3, П6) базовыми значениями, принятыми для растительного генотипа G1 (взаимодействие бактерий с генотипом G2 соответствует исходной схеме, согласно которой все штаммы участвуют в колонизации клубеньковой субниши).
 ** Указаны отклонения (в %) от семенной продуктивности растительного генотипа G1, развиваемой при реализации исходной схемы развития ($4,05 \times 10^9$ семян); в скобках приведена доля семян генотипа G1 в общем семенном пуле растительной популяции (для исходной схемы она равна 50%).

дующее в почвенной нише; 2) инокуляция бактериями симбиотических (ризосферных, клубеньковых) ниш, предоставляемых растениями; 3) колонизация бактериями инокулированных ниш и формирование растениями семян; 4) выход бактерий из ризосферы и клубеньков, и дифференциальное отмирание штаммов в почве, которое приводит к установлению новой генетической структуры симбиосистемы, являющейся начальной для (t+1)-го цикла (Приложение, табл. П1–П5).

Предлагаемая математическая модель описывает систему, состоящую из диморфной растительной популяции (генотипы G1, G2) и полиморфной бактериальной популяции, включающей родительский штамм (P), образующий не фиксирующие N_2 клубеньки с обоими растительными генотипами, и три его N_2 -фиксирующих мутанта (M1, M2, M3). Мутант M1 проявляет высокую N_2 -фиксирующую активность с растительным генотипом G1, но низкую — с G2 (мутуалистический симбионт, специфичный для растительного генотипа G1); M2 проявляет высокую N_2 -фиксирующую активность с растительным генотипом G2, но низкую — с генотипом G1 (специфичный симбионт генотипа G2); M3 проявляет промежуточный уровень N_2 -фиксирующей активности с обоими растительными генотипами (неспецифичный симбионт).

Учитывая, что инокуляция ризобиями обычно повышает семенную продуктивность растений (Provorov et al., 1998), мы вычисляли эффективность мутуалистическо-

го симбиоза (ЭМС) по предложенной ранее (Воробьев, Проворов, 2008) формуле:

$$ЭМС = \frac{P_{31.\infty} + P_{32.\infty}}{\alpha_\infty \times P_{21} + (1 - \alpha_\infty) \times P_{22}} \quad (1),$$

где: $P_{31.\infty}$ и $P_{32.\infty}$ — количества семян растительных генотипов G1 и G2, α_∞ — частота генотипа G1 в финальном ($t \rightarrow \infty$) состоянии системы (при вычислениях мы считали, что t-й микроэволюционный цикл может рассматриваться как финальный, если частоты бактериальных и растительных генотипов на t-м и (t-1)-м циклах различаются не более, чем на 10^{-6}); P_{21} и P_{22} — максимальные количества семян, формируемых генотипами G1 и G2 при 100%-х частотах N_2 -фиксирующих бактерий в их клубеньковых субнишах (табл. П4).

Для характеристики полиморфизма бактериальной и растительной популяций использовали дисперсионные коэффициенты разнообразия (Nei, 1978).

2. МАТЕМАТИЧЕСКИЙ КРИТЕРИЙ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ИНТЕГРИРОВАННОСТИ СИМБИОЗА

Для того, чтобы изучить факторы, влияющие на интегрированность симбиоза (согласованность реакций его компонентов на изменения условий среды), мы ввели в исходную схему взаимодействия восемь тест-изменений (ТИ1...ТИ8, табл. 1), затрагивающих взаимодействие бактерий с растительным генотипом G1.

Таблица 2

Параметры бобово-ризобияльного симбиоза при различных схемах взаимодействия партнеров*

Схема взаимодействия партнеров**	α_i	Частоты штаммов в бактериальной популяции				ЭМС	Индексы разнообразия партнеров		Индексы ФИС	
		P	M1	M2	M3		HM	HP	In _{PM}	In _M
Исходная схема	0,500	0,268	0,244	0,244	0,244	0,270	0,999	1,000	0,238	0,216
ТИ1	0,503	0,262	0,246	0,246	0,246	0,271	0,999	1,000	0,241	0,217
ТИ2	0,581	0,097	0,301	0,301	0,301	0,324	0,961	0,929	0,282	0,245
ТИ3	0,573	0,311	0,308	0,073	0,308	0,277	0,943	0,942	0,456	0,543
ТИ4	0,401	0,301	0,117	0,291	0,291	0,231	0,967	0,896	0,320	0,362
ТИ5	0,500	0,268	0,244	0,244	0,244	0,270	0,999	1,000	0,241	0,216
ТИ6	0,500	0,268	0,244	0,244	0,244	0,270	0,999	1,000	0,211	0,216
ТИ7	0,633	0,268	0,244	0,244	0,244	0,344	0,999	0,819	0,236	0,216
ТИ8	0,550	0,245	0,313	0,221	0,221	0,287	0,992	0,973	0,254	0,236
ТИ2+ТИ3	0,687	0,077	0,438	0,047	0,438	0,376	0,813	0,668	0,817	0,899
ТИ2+ТИ4	0,522	0,119	0,083	0,399	0,399	0,267	0,884	0,995	0,684	0,724
ТИ2+ТИ3+ТИ5	0,742	0,064	0,450	0,036	0,450	0,445	0,789	0,502	0,855	0,935
ТИ2+ТИ4+ТИ6	0,742	0,064	0,036	0,450	0,450	0,445	0,789	0,502	0,848	0,934
ТИ1+ТИ2+ТИ3	0,689	0,074	0,440	0,046	0,440	0,377	0,810	0,665	0,830	0,908
ТИ1+ТИ2+ТИ4	0,522	0,116	0,401	0,082	0,401	0,267	0,813	0,995	0,662	0,738
ТИ1+ТИ2+ТИ3+ТИ5	0,743	0,063	0,452	0,035	0,452	0,447	0,785	0,498	0,866	0,941
ТИ1+ТИ2+ТИ4+ТИ6	0,743	0,063	0,035	0,452	0,452	0,447	0,785	0,498	0,859	0,940
ТИ1+ТИ2+ТИ3+ТИ5+ТИ7+ТИ8	0,849	0,036	0,554	0,018	0,392	0,701	0,718	0,201	0,908	0,977
ТИ1+ТИ2+ТИ4+ТИ6+ТИ7+ТИ8	0,830	0,040	0,021	0,551	0,388	0,632	0,727	0,249	0,885	0,968

* Приведены финальные величины параметров, достигаемые при неограниченном возрастании числа микроэволюционных циклов ($t \rightarrow \infty$). Частота генотипа G1 в растительной популяции (α_i) определена на конец 2-го этапа t -го микроэволюционного цикла, частоты бактериальных генотипов — на начало цикла. Индексы популяционного разнообразия бактерий и растений (HM и HP) определяли по формуле: $H = (1 - \sum p_i^2) \times [n/(n-1)]$, где p_i — частота i -го генотипа, n — общее число генотипов (Nei, 1978). Эффективность мутуалистического симбиоза (ЭМС) определяли по формуле (1), индексы функциональной интегрированности симбиоза (ФИС) — по формуле (2).

** Тест-изменения (ТИ) исходной схемы развития симбиоза представлены в таблице 1.

Предложенные ТИ изменяют соотношение объемов колонизации бактериями ризосферной и клубеньковой субниш (ТИ1), исключают из колонизации клубеньковой ниши определенные штаммы ризобий (ТИ2–ТИ4), одновременно изменяют активность симбиотической N_2 -фиксации у всех трех мутантов (ТИ5–ТИ7), а также повышают интенсивность инокуляции клубеньковой ниши растений генотипа G1 высокоэффективным в симбиозе с ними (специфичным) симбионтом M1 (ТИ8). В результате мы сформировали 18 симбиосистем, отличающиеся от исходной системы единичными и комбинированными ТИ (табл. 2).

При оценке функциональной интегрированности симбиоза (ФИС) мы использовали коэффициенты

ковариации частот компонентов симбиоза (генотипов партнеров), индуцируемые при воздействии внешних факторов. Эти воздействия имитировали малыми (1%) увеличениями базовых значений системных параметров (табл. П6). Математическая модель рассматриваемой симбиосистемы представляет собой систему нелинейных итерационных уравнений (табл. П1...П5), для преобразования которой к квазилинейной системе осуществляется варьирование параметров вблизи базовых значений. Ее исследование показало, что 1%-е и меньшие изменения отвечают условию квазилинеаризации наших уравнений. Полученные данные позволяют вычислять матрицы ковариаций частот компонентов для симбиоза в це-

лом ($C_{V_{Г1, М1, М2, М3}}$) и для бактериальной популяции ($C_{V_{М1, М2, М3}}$):

$$C_{V_{Г1, М1, М2, М3}} = \begin{bmatrix} C_{V_{Г1, Г1}} & C_{V_{Г1, М1}} & C_{V_{Г1, М2}} & C_{V_{Г1, М3}} \\ C_{V_{Г1, М1}} & C_{V_{М1, М1}} & C_{V_{М1, М2}} & C_{V_{М1, М3}} \\ C_{V_{Г1, М2}} & C_{V_{М1, М2}} & C_{V_{М2, М2}} & C_{V_{М2, М3}} \\ C_{V_{Г1, М3}} & C_{V_{М1, М3}} & C_{V_{М2, М3}} & C_{V_{М3, М3}} \end{bmatrix}$$

$$C_{V_{М1, М2, М3}} = \begin{bmatrix} C_{V_{М1, М1}} & C_{V_{М1, М2}} & C_{V_{М1, М3}} \\ C_{V_{М1, М2}} & C_{V_{М2, М2}} & C_{V_{М2, М3}} \\ C_{V_{М1, М3}} & C_{V_{М2, М3}} & C_{V_{М3, М3}} \end{bmatrix}$$

где $C_{V_{k1, k2}} = \sum_{j=1}^N (C_{k1, j} - M_{k1}) \cdot (C_{k2, j} - M_{k2})$ — ковариация частот k1-го и k2-го компонентов;

$$M_{k1} = \frac{1}{N} \cdot \sum_{j=1}^N C_{k1, j}; \quad M_{k2} = \frac{1}{N} \cdot \sum_{j=1}^N C_{k2, j};$$

где N — число системных параметров, которые подвергались 1%-му увеличению; $C_{k1, j}, C_{k2, j}$ — отношения изменений финальных (при $t \rightarrow \infty$) частот компонентов k1 и k2 к вызвавшему их 1%-му увеличению j-го системного параметра (селективные ответы компонентов биосистемы)*.

Полученные матрицы $C_{V_{Г1, М1, М2, М3}}, C_{V_{М1, М2, М3}}$ обладают собственными значениями $\Lambda_{Г1, М1, М2, М3} = \{\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3, \lambda_4\}$, $\Lambda_{М1, М2, М3} = \{\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3\}$, характеризующими распределение общей дисперсии селективных ответов компонентов симбиоза по ортогональным факторам в пространстве этих реакций (Кулаичев, 2006; рис. 1). Если адаптивные реакции компонентов характеризуются максимальной согласованностью, то только одно из собственных значений матрицы будет больше нуля, а остальные — равны нулю. При полном отсутствии согласованности адаптивных реакций собственные значения матрицы будут одинаковыми. Учитывая это, мы вычисляли индексы ФИС (In) по формуле:

$$In = \frac{L \cdot \sum_{m=1}^L \left(\frac{\lambda_m}{S} \right)^2 - 1}{L - 1}, \quad S = \sum_{m=1}^L \lambda_m, \quad (2)$$

где L — количество собственных значений матриц ковариации, которое равно числу компонентов биосистемы (рангу матриц) для всей симбиосистемы (In_{PM} для матрицы $C_{V_{Г1, М1, М2, М3}}$; $L = 4$), либо для бактериальной популяции (In_M для матрицы $C_{V_{М1, М2, М3}}$; $L = 3$). По аналогии с коэффициентами корреляции, будем считать,

что ФИС является высокой при $0,7 \leq In \leq 1,0$, средней при $0,5 \leq In < 0,7$ и низкой при $In < 0,5$ (рис. 1).

Приведенная методика расчета индексов ФИС является независимой от вычислений ЭМС и показателей генетической структуры симбиосистемы (частоты генотипов партнеров, уровни их популяционного разнообразия), что позволяет давать эволюционные интерпретации выявляемым между ними коррелятивным связям.

3. СВЯЗЬ ИНТЕГРИРОВАННОСТИ СИМБИОСИСТЕМЫ С ЕЕ АДАПТИВНО ЗНАЧИМЫМИ СВОЙСТВАМИ

Изучение 19 схем развития симбиосистем (исходной и имеющих различные ТИ) показало, что они широко варьируют по ЭМС, показателям генетической структуры популяции и по индексам ФИС (табл. 2). Как и следовало ожидать, ЭМС возрастает при запрете на колонизацию клубеньковой субниши растительного генотипа G1 не фиксирующим N_2 (P) или слабо фиксирующим N_2 (M2) штаммами (ТИ2, ТИ3), однако снижается при запрете на колонизацию этой субниши активно фиксирующим N_2 штаммом M1 (ТИ4). Наибольшее повышение ЭМС наблюдали при одновременном возрастании N_2 -фиксирующих активностей всех трех штаммов-мутуалистов (ТИ7). Исключение из колонизации клубеньковой субниши G1 любого штамма бактерий резко снижает его частоту в популяции. Важно отметить, что само по себе усиление обратной связи (задаваемой коэффициентами b_{ij}) приводит к повышению ЭМС (ТИ7), но не влияет на интегрированность системы. Однако усиление обратной связи дает максимальный адаптивный выигрыш в сочетании с ограниченной колонизацией клубеньков неактивными азотфиксаторами (ТИ2+ТИ3), то есть повышение азотфиксирующей активности наиболее полезно тогда, когда оно сопровождается совершенствованием структуры симбиоза.

Сопоставление 19 симбиосистем (вычисление парных коэффициентов корреляции между индексами, приведенными в таблице 2) показало, что величины ЭМС положительно коррелируют с частотами генотипа G1 в растительной популяции ($r = +0,934$; $P_0 < 0,01$), а также с частотами неспецифического мутуалиста M3 в бактериальной популяции ($r = +0,533$; $P_0 < 0,05$), но отрицательно коррелируют с частотами неспособного к N_2 -фиксации штамма P ($r = -0,582$; $P_0 < 0,01$), а также с индексами популяционного разнообразия растений и бактерий ($r = -0,961$ и $-0,809$; $P_0 < 0,01$).

При исходной схеме развития системы ее интегрированность была низкой ($In_{PM}, In_M < 0,25$), и при введении

* Поскольку суммы частот как бактериальных, так и растительных генотипов равны 1, то полные матрицы ковариаций будут вырожденными (определитель матрицы заведомо равен 0). Поэтому при составлении матриц мы исключали из них растительный генотип G2 и бактериальный генотип P, что позволило избежать вырожденности матриц, создавая возможность для дальнейших вычислений их собственных значений.

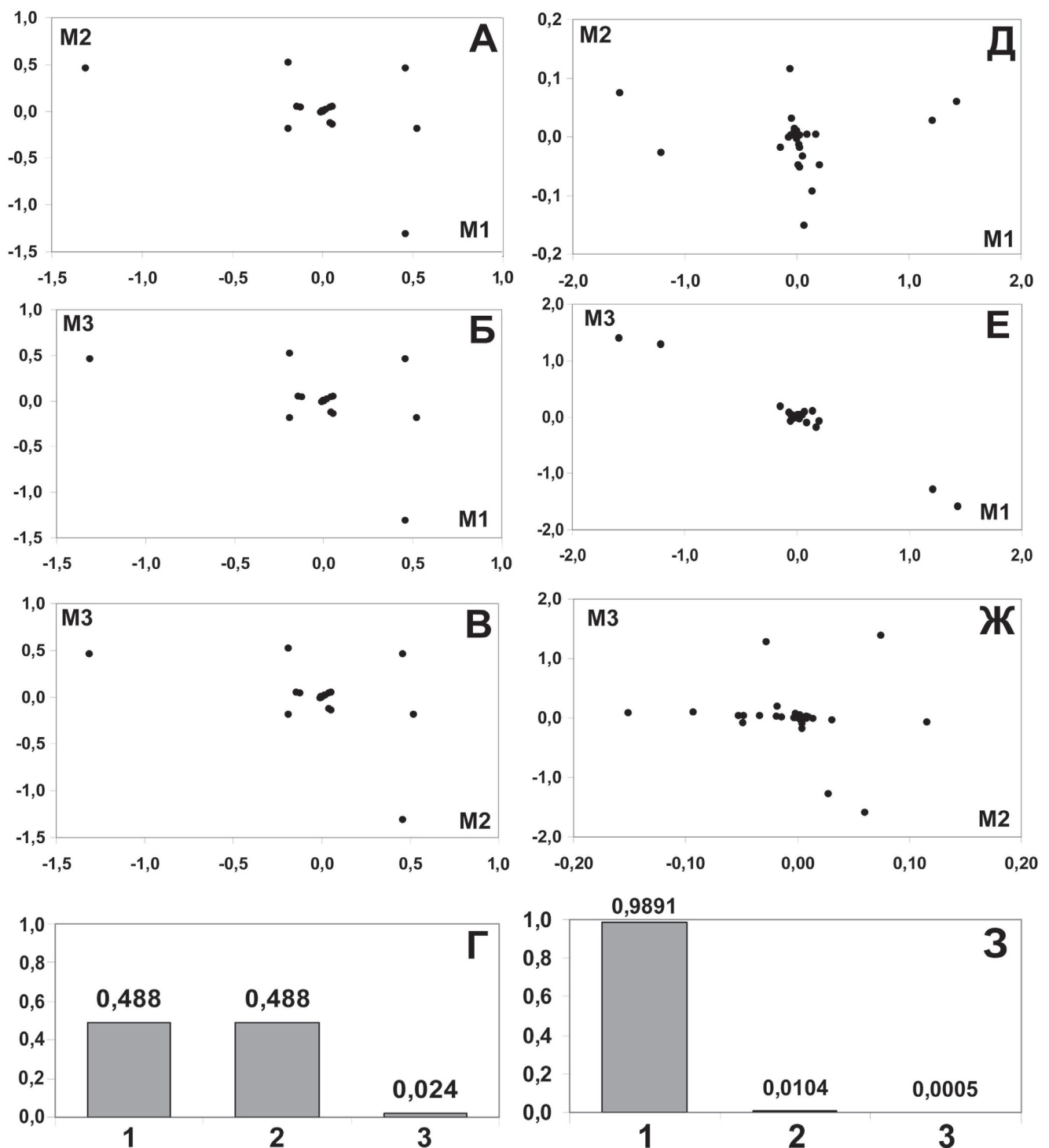


Рис. 1. Графическое представление данных о ковариации компонентов симбиосистемы и собственных значений матриц ковариации А, Б, В — адаптивные реакции N_2 -фиксирующих генотипов бактерий при изменении системных параметров модели (Приложение, табл. П6) в проекциях на плоскости: {M2, M1}, {M3, M1}, {M3, M2} для исходной схемы развития симбиоза с низким уровнем ФИС ($ln_M = 0,216$; см. табл. 2). Д, Е, Ж — то же для схемы «ТИ1+ТИ2+ТИ4+ТИ6+ТИ7+ТИ8» с высоким уровнем ФИС ($ln_M = 0,968$). Г, З — собственные значения матриц ковариаций для исходной схемы развития симбиоза и для схемы «ТИ1+ТИ2+ТИ4+ТИ6+ТИ7+ТИ8». 1, 2, 3 — номера ортогональных факторов в трехмерном пространстве адаптивных реакций M1, M2, M3.

Таблица 3

Связь функциональной интегрированности симбиоза (ФИС) с его адаптивно значимыми свойствами

Индексы ФИС (вычисляли по формуле 2)	Коэффициенты корреляции индексов ФИС с параметрами 19 симбиосистем*					
	ЭМС	Индексы разнообразия популяций		Финальные (при $t \rightarrow \infty$) частоты бактериальных генотипов**		
		растений	бактерий	Р	М1+М2+М3	М3
$I_{p_{PM}}$	+0,728	-0,818	-0,978	-0,887	+0,887	+0,959
I_{p_M}	+0,708	-0,805	-0,973	-0,860	+0,860	+0,959

* Приведены значения коэффициентов корреляции, полученных при парных сравнениях показателей, представленных в таблице 2 (критическое значение коэффициента при $P_0 < 0,01$ составляет 0,575).
** Для частот М1 и М2 корреляции недостоверны (по абсолютной величине $r < 0,2$).

в эту схему единичных ТИ мы не выявили превышения индексов ФИС над величиной 0,5. Средние и высокие уровни ФИС характерны для тех систем, в которых колонизация клубеньковой ниши блокирована одновременно для двух штаммов ризобий (табл. 2). Максимальные индексы ФИС ($I_{p_{PM}}, I_{p_M} > 0,9$) выявлены для систем с множественными ТИ, которые по отдельности вызывают повышение ЭМС. При этом наибольшие величины ЭМС наблюдаются в случаях блокировки колонизации клубеньков G1 штаммами Р и М2, которые обладают низкой азотфиксирующей активностью. Размножение их в клубеньках G1 приводит к ослаблению межкомпонентных связей в симбиосистеме, и как следствие, к снижению индекса ФИС (табл. 2). Это означает, что процессы инокуляции и колонизации клубеньковых ниш являются основополагающими в симбиосистеме: они влияют на межкомпонентные связи и направляют макроэволюционные процессы на повышение ЭМС.

При анализе связи между интегрированностью симбиоза и его адаптивно значимыми показателями выяснилось, что индексы ФИС, вычисленные как для всей симбиосистемы ($I_{p_{PM}}$), так и отдельно для бактериальной популяции (I_{p_M}) положительно коррелируют с ЭМС и с частотами М3, но отрицательно коррелирует с частотами генотипа Р и с уровнями разнообразия партнеров (табл. 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Повышение целостности (интегрированности) организмов и надорганизменных систем — один из основных критериев их эволюционного прогресса (Северцов, 1967; Шмальгаузен, 1983; Яблоков, Юсуфов, 2004). Показатели морфо-физиологической интегрированности, основанные на анализе корреляционных матриц, были разработаны для растений (Ростова, Брач, 1989), человека (Горбань и др., 1987), а также для систем биоценотического типа (Hansen, Martins, 1996), однако для симбиозов подобных показателей предложено не было.

Созданные нами математические модели микроэволюции бобово-ризобиальной системы (Воробьев, Проворов, 2008; Проворов, Воробьев, 2009; Provorov, Vorobyov,

2008) позволяют изучать действие естественного отбора на повышение эффективности мутуалистического симбиоза (ЭМС), определяемой как его влияние на биологическую продуктивность партнеров. В настоящей статье представлена модифицированная модель, которая содержит набор системных параметров, позволяющих анализировать связь ЭМС с активностью N_2 -фиксации и с доступностью клубеньковой ниши для колонизации штаммами бактерий, различающимися по этой активности. Для оценки уровня согласованности селективных ответов партнеров (изменений финальных генотипических частот) на внешние воздействия мы предложили индекс функциональной интегрированности симбиоза (ФИС), при вычислении которого используются собственные значения матриц ковариаций селективных ответов. Эти матрицы вычисляли по изменениям частот компонентов симбиосистемы в ответ на внешние воздействия, которые имитировали флуктуациями базовых значений системных параметров.

Для того, чтобы изучать связь функциональной интегрированности с адаптивно значимыми показателями симбиоза (ЭМС, уровни разнообразия растений и бактерий), мы внесли в схему его развития серию тест-изменений, отображающих возможные этапы макроэволюции симбиоза. Корреляционный анализ показал, что между ЭМС и индексами ФИС имеется высокая положительная корреляция, которая согласуется с характерным для эволюции бобово-ризобиального симбиоза координированным повышением его морфо-физиологической целостности и экологической эффективности (Provorov, Vorobyov, 2009). Таким образом, результаты компьютерных экспериментов позволяют предположить, что одной из причин возрастания генетической и структурно-функциональной интегрированности симбиоза является отбор на повышение ЭМС.

Компьютерные эксперименты показали, что эффективность симбиоза, которая зависит от интегральной азотфиксирующей активности внутриклубеньковой популяции ризобий, оказывается максимальной в сочетании с ограничениями на колонизацию клубеньковой ниши неактивными бактериальными штаммами, и таким образом, повышение азотфиксирующей активности бактерий создает благоприятный фон для закрепления макроэволюционных преобразований, обеспечивающих

повышение целостности симбиосистемы. В то же время, анализ корреляций ФИС и ЭМС показывает только общую эволюционную тенденцию, так как возможно повышение ЭМС без изменения ФИС (ТИ7), а также возрастание ФИС без резкого изменения ЭМС (ТИ2+ТИ4), то есть повышение интегрированности системы не обязательно носит адаптивный характер.

Важно отметить, что связь ФИС с индексами полиморфизма партнеров оказалась отрицательной, подтверждая выводы о том, что повышение популяционного разнообразия симбионтов сопряжено со снижением эффективности мутуализма и даже с его преобразованием в антагонизм (Frank, 1994; Douglas, 1998). Известно, что для фитопаразитарных систем повышение структурно-функциональной целостности партнеров происходит при переходах от некротрофии к биотрофии (Дьяков и др., 2001), которые можно рассматривать как результат эволюции патосистемы в направлении мутуализма (Lewis, 1974). Очевидно, что сравнительный анализ интегрированности различных типов симбиоза (мутуалистических, антагонистических) представляет большой интерес.

Предложенный нами подход для описания интегрированности симбиоза может быть использован при изучении свободноживущих (унитарных) организмов, для которых постулировано возрастание структурно-функциональной целостности в ходе адаптивной эволюции (Северцов, 1967; Шмальгаузен, 1983; Воробьева, 2006). Предложенная методика расчета ФИС может иметь прикладное значение, так как функциональная интегрированность относится к числу

хозяйственно важных и селективно значимых показателей сельскохозяйственных культур (Lammerts van Bueren et al., 2003). Изменение структуры (усиление) корреляционных связей между адаптивно значимыми показателями липидного обмена выявлено при адаптации новорожденных детей к условиям Крайнего Севера (Горбань и др., 1987). При построении модели мы исходили из генетической общности биосистем организменного и симбиотического типов, основанной на образовании при симбиозе надорганизменной генетической системы (симбиогенома), обладающей рядом свойств генома свободноживущего (унитарного) организма (Тихонович, Проворов, 2009). Поэтому логично предположить, что адаптивные процессы в них происходят по близким схемам и характеризуются общей тенденцией повышения интегрированности в ходе микроэволюции.

Работа поддержана грантом РФФИ 09-04-00907а.

ПРИЛОЖЕНИЕ. МАТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ЭТАПОВ Т-ГО ЦИКЛА МИКРОЭВОЛЮЦИИ СИМБИОТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

Бактериальные штаммы: M_i — мутанты ($i = 1, 2, 3$), P — родитель ($i = 0$).

На 2-м и 3-м этапах микроэволюционного цикла растительные генотипы G_1 и G_2 формируют 1-ю и 2-ю ризосферные субниши (РС), а также 1-ю и 2-ю клубеньковые субниши (КС).

Переменные, зависящие от номера цикла, выделены курсивом.

Таблица П1

Мутационный процесс в бактериальной популяции, находящейся почвенной нише, на 1-м этапе

Штаммы	Частоты в		Формулы для преобразования частот генотипов	Используемые величины и их соотношения
	начале этапа	конце этапа		
M_i	$\psi_{10M_i,t}$	$\psi_{20M_i,t}$	$\psi_{20M_i,t} = \psi_{10M_i,t} + q_i \times \psi_{10P_i,t}$	$0 < q_1, q_2, q_3 < 1$ — доли от числа клеток P , которые превращаются в M_1, M_2, M_3 в результате мутаций
P	$\psi_{10P,t}$	$\psi_{20P,t}$	$\psi_{20P,t} = (1 - q_1 - q_2 - q_3) \times \psi_{10P,t}$	

Таблица П2

Инокуляция бактериями симбиотических (ризосферных и клубеньковых) субниш на 2-м этапе

Субниши	Штаммы	Частоты в		Формулы для преобразования частот генотипов	Используемые величины и их соотношения
		начале этапа	конце этапа		
1-я, 2-я ризосферные	M_i	0	$\psi_{31M_i,t}$	$\psi_{31M_i,t} = \psi_{20M_i,t}^{r_i} : F1$	r_i — индексы инокуляции обеих РС для M_i, P ; $n1i$ — то же для 1-й КС; $n2i$ — то же для 2-й КС. $F1 = \psi_{20M1,t}^{r1} + \psi_{20M2,t}^{r2} + \psi_{20M3,t}^{r3} + \psi_{20P,t}^{r0}$ — нормировочная величина, обеспечивающая выполнение условия: $\psi_{31M1,t} + \psi_{31M2,t} + \psi_{31M3,t} + \psi_{31P,t} = 1$; $F2 = \psi_{31M1,t}^{n11} + \psi_{31M2,t}^{n12} + \psi_{31M3,t}^{n13} + \psi_{31P,t}^{n10}$ — то же для $\psi_{32M1,t} + \psi_{32M2,t} + \psi_{32M3,t} + \psi_{32P,t} = 1$; $F3 = \psi_{31M1,t}^{n21} + \psi_{31M2,t}^{n22} + \psi_{31M3,t}^{n23} + \psi_{31P,t}^{n20}$ — то же для $\psi_{33M1,t} + \psi_{33M2,t} + \psi_{33M3,t} + \psi_{33P,t} = 1$;
	P	0	$\psi_{31P,t}$	$\psi_{31P,t} = \psi_{20P,t}^{r0} : F1$	
1-я клубеньковая	M_i	0	$\psi_{32M_i,t}$	$\psi_{32M_i,t} = \psi_{31M_i,t}^{n_i} : F2$	
	P	0	$\psi_{32P,t}$	$\psi_{32P,t} = \psi_{31P,t}^{n0} : F2$	
2-я клубеньковая	M_i	0	$\psi_{33M_i,t}$	$\psi_{33M_i,t} = \psi_{31M_i,t}^{n2i} : F3$	
	P	0	$\psi_{33P,t}$	$\psi_{33P,t} = \psi_{31P,t}^{n20} : F3$	

Таблица ПЗ

Колонизация бактериями симбиотических (ризосферных и клубеньковых) субниш на 3-м этапе

Субниши	Гено- типы	Частоты в		Формулы для преобразования частот генотипов	Используемые величины и их соотношения
		начале этапа	конце этапа		
1-я ризо- сферная	Ми	$\psi_{31Mi,t}$	$\psi_{41Mi,t}$	$\psi_{41Mi} = \psi_{31Mi,t} \times U1^{V1i} \times R_{11,t} / R_{31,t}$	<p>$R_{11,t} = \alpha_t \times R_0, R_{12,t} = (1 - \alpha_t) \times R_0$ — объемы инокуляции (ОИ) 1-й и 2-й РС (α_t — частота генотипа G1 в растительной популяции). $R_{31,t} = R_{21} \times \alpha_t, R_{32,t} = R_{22} \times (1 - \alpha_t)$ — объемы колонизации (ОК) 1-й и 2-й РС. $V1i, V2i$ — отношения скоростей размножения Ми:Р в 1-й и 2-й РС. $U1, U2$ — отношения частот Р в конце и начале колонизации 1-й и 2-й РС, удовлетворяющие условиям: $\psi_{31M1,t} \times U1^{V1i} + \psi_{31M2,t} \times U1^{V12} + \psi_{31M3,t} \times U1^{V13} + \psi_{31P,t} \times U1 = R_{31,t} / R_{11,t}$, $\psi_{31M1,t} \times U2^{V2i} + \psi_{31M2,t} \times U2^{V22} + \psi_{31M3,t} \times U2^{V23} + \psi_{31P,t} \times U2 = R_{32,t} / R_{12,t}$.</p>
	Р	$\psi_{31P,t}$	$\psi_{41P,t}$	$\psi_{41P,t} = \psi_{31P,t} \times U1 \times R_{11,t} / R_{31,t}$	
2-я ризо- сферная	Ми	$\psi_{32Mi,t}$	$\psi_{42Mi,t}$	$\psi_{42Mi,t} = \psi_{32Mi,t} \times U2^{V2i} \times R_{12,t} / R_{32,t}$	<p>$N_{11,t} = \alpha_t \times N_0, N_{12,t} = (1 - \alpha_t) \times N_0$ — ОИ 1-й и 2-й КС. $N_{31,t} = N_{21} \times \alpha_t, N_{32,t} = N_{22} \times (1 - \alpha_t)$ — ОК 1-й и 2-й КС. $V3i, V4i$ — отношения скоростей размножения Ми:Р в 1-й и 2-й КС. $U3, U4$ — отношения частот Р в конце и начале колонизации 1-й и 2-й КС, удовлетворяющие условиям: $\psi_{32M1,t} \times U3^{V3i \times c1} + \psi_{32M2,t} \times U3^{V32 \times c2} + \psi_{32M3,t} \times U3^{V33 \times c3} + \psi_{32P,t} \times U3^{c0} = N_{31,t} / N_{11,t}$, $\psi_{32M1,t} \times U4^{V4i} + \psi_{32M2,t} \times U4^{V42} + \psi_{32M3,t} \times U4^{V43} + \psi_{32P,t} \times U4 = N_{32,t} / N_{12,t}$, $c0, c1$ — коэффициенты, определяющие доступность 1-й КС для колонизации бактериями Р, Ми (если запрета на колонизацию нет, то коэффициент равен 1, если запрет есть, то коэффициент равен 0). Описание параметров $R_{21}, R_{22}, N_{21}, N_{22}$ приводится в таблице П6.</p>
	Р	$\psi_{32P,t}$	$\psi_{42P,t}$	$\psi_{42P,t} = \psi_{32P,t} \times U2 \times R_{12,t} / R_{32,t}$	
1-я клу- беньковая	Ми	$\psi_{33Mi,t}$	$\psi_{43Mi,t}$	$\psi_{43Mi,t} = \psi_{33Mi,t} \times U3^{V3i \times c1} \times N_{11,t} / N_{31,t}$	<p>$N_{11,t} = \alpha_t \times N_0, N_{12,t} = (1 - \alpha_t) \times N_0$ — ОИ 1-й и 2-й КС. $N_{31,t} = N_{21} \times \alpha_t, N_{32,t} = N_{22} \times (1 - \alpha_t)$ — ОК 1-й и 2-й КС. $V3i, V4i$ — отношения скоростей размножения Ми:Р в 1-й и 2-й КС. $U3, U4$ — отношения частот Р в конце и начале колонизации 1-й и 2-й КС, удовлетворяющие условиям: $\psi_{32M1,t} \times U3^{V31 \times c1} + \psi_{32M2,t} \times U3^{V32 \times c2} + \psi_{32M3,t} \times U3^{V33 \times c3} + \psi_{32P,t} \times U3^{c0} = N_{31,t} / N_{11,t}$, $\psi_{31M1,t} \times U4^{V4i} + \psi_{31M2,t} \times U4^{V42} + \psi_{31M3,t} \times U4^{V43} + \psi_{31P,t} \times U4 = N_{32,t} / N_{12,t}$, $c0, c1$ — коэффициенты, определяющие доступность 1-й КС для колонизации бактериями Р, Ми (если запрета на колонизацию нет, то коэффициент равен 1, если запрет есть, то коэффициент равен 0). Описание параметров $R_{21}, R_{22}, N_{21}, N_{22}$ приводится в таблице П6.</p>
	Р	$\psi_{33P,t}$	$\psi_{43P,t}$	$\psi_{43P,t} = \psi_{33P,t} \times U3^{c0} \times N_{11,t} / N_{31,t}$	
2-я клу- беньковая	Ми	$\psi_{33Mi,t}$	$\psi_{44Mi,t}$	$\psi_{44Mi,t} = \psi_{33Mi,t} \times U4^{V4i} \times N_{12,t} / R_{32,t}$	<p>$N_{11,t} = \alpha_t \times N_0, N_{12,t} = (1 - \alpha_t) \times N_0$ — ОИ 1-й и 2-й КС. $N_{31,t} = N_{21} \times \alpha_t, N_{32,t} = N_{22} \times (1 - \alpha_t)$ — ОК 1-й и 2-й КС. $V3i, V4i$ — отношения скоростей размножения Ми:Р в 1-й и 2-й КС. $U3, U4$ — отношения частот Р в конце и начале колонизации 1-й и 2-й КС, удовлетворяющие условиям: $\psi_{32M1,t} \times U3^{V31 \times c1} + \psi_{32M2,t} \times U3^{V32 \times c2} + \psi_{32M3,t} \times U3^{V33 \times c3} + \psi_{32P,t} \times U3^{c0} = N_{31,t} / N_{11,t}$, $\psi_{31M1,t} \times U4^{V4i} + \psi_{31M2,t} \times U4^{V42} + \psi_{31M3,t} \times U4^{V43} + \psi_{31P,t} \times U4 = N_{32,t} / N_{12,t}$, $c0, c1$ — коэффициенты, определяющие доступность 1-й КС для колонизации бактериями Р, Ми (если запрета на колонизацию нет, то коэффициент равен 1, если запрет есть, то коэффициент равен 0). Описание параметров $R_{21}, R_{22}, N_{21}, N_{22}$ приводится в таблице П6.</p>
	Р	$\psi_{33P,t}$	$\psi_{44P,t}$	$\psi_{44P,t} = \psi_{33P,t} \times U4 \times N_{12,t} / N_{32,t}$	

Таблица П4

Изменения структуры растительной популяции

Этапы	Гено- типы	Частоты в*		Формулы для преобразования частот генотипов	Используемые величины и их соотношения
		начале этапа	конце этапа		
2	G1	$\psi_{1G1,t}$	α_t	$\alpha_t = \frac{\psi_{1G1,t}^{K1}}{\psi_{1G1,t}^{K1} + \psi_{1G2,t}^{K2}};$ $\psi_{2G2,t} = \frac{\psi_{1G2,t}^{K2}}{\psi_{1G1,t}^{K1} + \psi_{1G2,t}^{K2}}$	<p>$K1, K2$ — индексы конкуренции генотипов G1, G2 при прорастании семян на 2-м этапе. $P_{11,t} = \alpha_t \times P_0, P_{12,t} = (1 - \alpha_t) \times P_0$ — количества ювенильных растений генотипов G1, G2, сформировавшихся к концу 2-го этапа; $P_{31,t} = (P_{21} - P_0) (b_{11} \times \psi_{43M1,t} + b_{12} \times \psi_{43M2,t} + b_{13} \times \psi_{43M3,t}) \times \alpha_t + P_{11,t}$,</p>
	G2	$\psi_{1G2,t}$	$\psi_{2G2,t}$		

Таблица П4 (окончание)

Изменения структуры растительной популяции

Этапы	Гено- типы	Частоты в*		Формулы для преобразования частот генотипов	Используемые величины и их соотношения
		начале этапа	конце этапа		
3	G1	α_t	$\psi_{3G1,t}$	$\psi_{3G1,t} = \frac{P_{31,t}}{P_{31,t} + P_{32,t}}$ $\psi_{3G2,t} = \frac{P_{32,t}}{P_{31,t} + P_{32,t}}$	$P_{32,t} = (P_{22} - P_0) (b_{21} \times \psi_{44M1,t} + b_{22} \times \psi_{44M2,t} + b_{23} \times \psi_{44M3,t}) \times (1 - \alpha_t) + P_{21,t}$ — количества семян, образованных генотипами G1, G2 к концу 3-го этапа. P_0 — минимальное количества семян, формируемых обоими генотипами при отсутствии азотфиксаторов в клубеньковых субнишах. $b_{11}, b_{12}, b_{13}, b_{21}, b_{22}, b_{23}, P_{21}$ и P_{22} — описание параметров приводится в таблице П6
	G2	$\psi_{2G2,t}$	$\psi_{3G2,t}$		

*До начала 2-го этапа и после окончания 3-го этапа растительная популяция существует в форме покоящихся семян.

Таблица П5

Выживание бактерий в почвенной нише на 4-м этапе

Штаммы	Частоты в		Формулы для преобразования частот генотипов	Используемые величины и их соотношения
	начале этапа	конце этапа		
Mi	$\psi_{50Mi,t}$	$\psi_{60Mi,t}$	$\psi_{50Mi,t} = (\psi_{20Mi,t} \times S + \psi_{41Mi,t} \times R_{31,t} + \psi_{42Mi,t} \times N_{31,t} + \psi_{44Mi,t} \times N_{32,t}) : L_t$ $\psi_{60Mi,t} = \psi_{50Mi,t} \times U5^{V5i} \times L_t / S$	$L_t = S + R_{31,t} + R_{32,t} + N_{31,t} + N_{32,t}$ — амплитуда популяционной волны. $V5i$ — отношение скоростей отмирания Mi:P. $U5$ — отношение частот P в конце и начале отмирания бактерий, удовлетворяющее условию: $\psi_{50Mi,t} \times U5^{V5i} + \psi_{50M2,t} \times U5^{V52} + \psi_{50M3,t} \times U5^{V53} + \psi_{50P,t} \times U5 = S/L_t$
P	$\psi_{50P,t}$	$\psi_{60P,t}$	$\psi_{50P,t} = (\psi_{20P,t} \times S + \psi_{41P,t} \times R_{32,t} + \psi_{43P,t} \times N_{31,t} + \psi_{44P,t} \times N_{32,t}) : L_t$ $\psi_{60P,t} = \psi_{50P,t} \times U5 \times L_t / S$	

Таблица П6

Системные параметры модели, использованные в компьютерных экспериментах

Определения*		Символы*	Базовые величины**	Размерности
Доли от числа клеток P, которые превращаются в Mi в результате мутаций	Mi	qi	10 ⁻¹⁰	Безразмерные
Индексы инокуляции обеих ризосферных субниш (PC) родительским (P) и мутантными (Mi) штаммами	P	r0	0,4	Безразмерные
	Mi	ri	0,6	
Индексы инокуляции 1-й и 2-й клубеньковых субниш (KC) родительским (P) и мутантными (Mi) штаммами	P	p10 и p20	0,4 и 0,4	Безразмерные
	Mi	p1i и p2i	0,6 и 0,6	
Относительные скорости размножения мутантов (Mi:P) в 1-й и 2-й PC	Mi	V1i и V2i	1,1 и 1,1	Безразмерные
Относительные скорости размножения мутантов (Mi:P) в 1-й и 2-й KC	Mi	V3i и V4i	1,1 и 1,1	Безразмерные
Коэффициенты азотфиксирующей активности мутантов Mi в 1-й и 2-й KC***	M1	b11 и b21	0,50 и 0,17	Безразмерные
	M2	b12 и b22	0,17 и 0,50	
	M3	b13 и b23	0,33 и 0,33	
Относительные скорости отмирания мутантов (Mi:P) в почве	Mi	V5i	1,01	Безразмерные
Индексы конкуренции семян растительных генотипов G1 и G2 при прорастании	Gk	Kk	0,6	Безразмерные
Минимальное суммарное число семян G1 и G2 в конце микроэволюционного цикла		P ₀	10 ⁹	Число семян
Максимальное число семян G1 и G2 (при 100% частоте Fix+ бактерий в KC)		P _{2k}	30×10 ⁹	

Таблица П6 (окончание)

Изменения структуры растительной популяции

Определения*	Символы*	Базовые величины**	Размерности
Минимальный суммарный объем колонизации (ОК) бактериями обеих РС	R_0	10^{12}	Число клеток
Максимальные ОК к-й РС	R_{2k}	10×10^{12}	Число клеток
Минимальный суммарный ОК бактериями обеих КС	N_0	10^{14}	Число клеток
Максимальные ОК к-й КС	N_{2k}	40×10^{14}	Число клеток
Объем почвенной ниши	S	10^{12}	Число клеток

* Бактериальные генотипы (Р, М1, М2, М3) имеют индексы $i = 0, 1, 2, 3$, растительные генотипы (G1, G2) — индексы $k = 1, 2$.
** Базовые значения параметров являются средними значениями промежутков, в которых исследуются результаты параметрического варьирования математической модели. Промежутки выбраны, исходя из литературных и собственных экспериментальных данных, и являются оценочными усредненными характеристиками симбиосистем, рассмотренными ранее (Проворов, Воробьев, 1998а, 1998б; Provorov, Vorobyov, 2008).
*** Данные коэффициенты отражают величину обратной связи, трактуемой как поток азота в растение, создаваемый одной клеткой соответствующего штамма (чем больше этот поток, тем выше интенсивность фотосинтеза и тем больше его продуктов растение передает в клубеньковые и ризосферные ниши). Использованное математическое выражение обратной связи может быть применено для описания разных типов трофических симбиозов, связанных с передачей растению и других питательных элементов, например, фосфатов в случае арбускулярной микоризы.

Литература

1. Воробьев Н. И., Проворов Н. А., 2008. Моделирование эволюции бобово-ризобияльного симбиоза при мультиштаммовой конкуренции бактерий за инокуляцию симбиотических ниш // Экологич. генетика. Т. 6. № 4. С. 3–11.
2. Воробьева Э. И., 2006. Проблема целостности организма и ее перспективы // Изв. РАН, серия биол. № 5. С. 530–540.
3. Горбань А. Н., Манчук В. Т., Петушкова Е. В., 1987. Динамика корреляций между физиологическими параметрами при адаптации и эколого-эволюционный принцип полифакториальности // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеиздат. Т. 10. С. 187–198.
4. Дьяков Ю. Т., Озерецковская О. Л., Джавахия В. Г., Багирова С. Ф., 2001. Общая и молекулярная фитопатология. М.: Изд-во Общество фитопатологов. 302 с.
5. Кулаичев А. П., 2006. Методы и средства комплексного анализа данных. М.: ФОРУМ – ИНФРА-М. 512 с.
6. Проворов Н. А., 2001. Генетико-эволюционные основы учения о симбиозе // Журн. общ. биологии. Т. 62. № 6. С. 472–495.
7. Проворов Н. А., Борисов А. Ю., Тихонович И. А., 2002. Сравнительная генетика и эволюционная морфология симбиозов растений с микробами-азотфиксаторами и эндомикоризными грибами // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 6. С. 451–472.
8. Проворов Н. А., Воробьев Н. И., 2009. Моделирование ко-эволюции бактерий и растений в системе мутуалистического симбиоза // Генетика. Т. 45. № 5. С. 581–594.
9. Ростова Н. С., Брач Н. Б., 1989. Генотипические и экологические корреляции некоторых признаков льна-долгунца // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Т. 125. С. 56–64.
10. Северцов А. Н., 1967. Главные направления эволюционного процесса. М.: Изд-во МГУ. 201 с.
11. Тихонович И. А., Проворов Н. А., 2003. Симбиогенетика микробно-растительных взаимодействий // Экологич. генетика. Т. 1. № 0. С. 36–46.
12. Тихонович И. А., Проворов Н. А., 2009. Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего. СПб: Изд-во СПбГУ. 210 с.
13. Шмальгаузен И. И., 1983. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука. 404 с.
14. Яблоков А. В., Юсуфов А. Г., 2004. Эволюционное учение. М.: Высш. школа. 310 с.
15. Douglas A. E., 1998. Host benefit and the evolution of specialization in symbiosis // Heredity. Vol. 81. N 6. P. 599–603.
16. Frank S. A., 1994. Genetics of mutualism: the evolution of altruism between species // J. Theor. Biol. Vol. 170. P. 393–400.
17. Hansen T. F., Martins E. P., 1996. Translating between microevolutionary processes and macroevolutionary patterns: the correlation structure of inter-specific data // Evolution. Vol. 50. P. 1404–1417.
18. Lammerts van Bueren E. T., Struik P. C., Tiemens-Hulscher M., Jacobsen E., 2003. Concepts of intrinsic value and integrity of plants on organic plant breeding and propagation // Crop. Sci. Vol. 43. P. 1922–1929.
19. Lewis D. H., 1974. Microorganisms and plants: the evolution of parasitism and mutualism // Evolution of Microbial World. Cambridge: Univ. Press. P. 367–392.

20. *Nei M.*, 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // *Genetics*. Vol. 89. P. 583–590.
21. *Provorov N. A., Saimnazarov U. B., Bahromov I. U., Pulatova D. Z., Kozhemyakov A. P., Kurbanov G. A.*, 1998. Effect of rhizobia inoculation on the seed (herbage) production of mungbean (*Phaseolus aureus* Roxb.) grown at Uzbekistan. *J. Arid Environ.* Vol. 39. P. 569–575.
22. *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.* Vol. 74. N 4. P. 345–355.
23. *Provorov N. A., Vorobyov N. I.*, 2009. Host plant as an organizer of microbial evolution in the beneficial symbioses // *Phytochemical Reviews*. Vol. 8. P. 519–534.
24. *Sprent J. I.*, 2007. Evolving ideas of legume evolution and diversity: a taxonomic perspective on the occurrence of nodulation // *New Phytologist*. Vol. 174. P. 11–25.
25. *Tikhonovich I. A., Provorov N. A.*, 2009. From plant-microbe interactions to symbiogenetics: a universal paradigm for the inter-species genetic integration // *Ann. Appl. Biol.* Vol. 154. N 3. P. 341–350.
- SIMULATION OF EVOLUTION OF THE LEGUME-RHIZOBIA SYMBIOSIS FOR AN IMPROVED FUNCTIONAL INTEGRITY OF PARTNERS AND FOR ECOLOGICAL EFFICIENCY OF THEIR INTERACTION**
- Vorobyov N. I., Provorov N. A.*
- ✿ **SUMMARY:** Simulation of evolution in the legume-rhizobial symbiosis allowed us to suggest the mathematical criterion (index) for the functional integrity of symbiosis (FIS). Calculation of FIS index is based on analysis of the covariance matrix of partners' frequencies influenced by fluctuations of the systemic parameters. The positive correlations of FIS with ecological efficiency of symbiosis (its impact on the seed productivity of plants) and a negative correlation with the partners' diversity indices were demonstrated. The revealed dependences allow us to explain the increasing of structural-functional integrity in mutualistic symbiosis by operation of the natural selection in favor of an improved ecological efficiency of partners' interactions.
- ✿ **KEY WORDS:** mutualistic symbiosis; nodule bacteria; mathematical simulation; co-variation matrices; correlation analysis; integrity of biosystems; population polymorphism; natural selection; evolution of symbiosis.

✿ Информация об авторах

Воробьев Николай Иванович — к. техн. н., руководитель группы биоинформатики и математического моделирования. Государственное научное учреждение Всероссийский НИИ сельскохозяйственной микробиологии Россельхозакадемии. 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 Россельхозакадемии. 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. 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. Russia Research Institute for Agricultural Microbiology. Podbelsky Chaussee 3, St. Petersburg, Pushkin 8, 196608, Russia. E-mail: provorov@newmail.ru.