Материалы

Шестой Национальной научной конференции
с международным участием

ЭКО
МАТ
МОД

Математическое моделирование в экологии

26–29 сентября 2019 г.
г. Пущино

УДК 57+51-7
ББК 28в6
М34

ISBN 978-5-6043423-0-5

Ответственные редакторы
доктор физико-математических наук П.Я. Грабарник
профессор, доктор физико-математических наук Д.О. Логофет

Математическое моделирование в экологии / Материалы Шестой Национальной научной конференции с международным участием, 26-29 сентября 2019 г. - Пущино, ФИЦ ПНЦБИ РАН, 2019. 241 с.

Материалы Шестой Национальной научной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (ЭкоМатМод) представляют современный уровень российских научных разработок в этой области знаний, содержат широкий спектр подходов к моделированию, применяемых для решения экологических задач. В сборнике представлены материалы докладов, посвященных различным проблемам математического моделирования экологических систем на организменном, популяционном, биогеоценотическом, региональном и глобальном уровнях организации живого покрова. Приведены подробные примеры применения математических моделей в экологических исследованиях. В ряде работ описаны новые математические методы, применяемые для решения задач в экологии. Сборник предназначен для математиков, экологов, биологов различных специальностей, почвоведов, географов, занимающихся анализом и прогнозированием развития биологических систем разных уровней организации, а также для студентов, магистрантов, аспирантов и широкого круга читателей, интересующихся современным состоянием моделирования в экологии.

© ФИЦ ПНЦБИ РАН, 2019

ИССЛЕДОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ КООПЕРАТИВНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ МЕТОДАМИ АГЕНТНОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ И ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИГР

Топаж А.Г. [1], Абрамова А.В.[2]

[1]*ООО «Бюро Гиперборея», Санкт-Петербург, Россия*
aleksandr.topazh@bureauhyperborea.ru
[2]*Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия*
abramova.math@gmail.com

Аннотация: Рассмотрено несколько моделей кооперативного внутривидового и межвидового сотрудничества в эволюционной постановке, характеризующихся определенным порядком величин выигрышей для сочетания кооперативной и «паразитической» линий поведения. Показано, что в рамках данных постановок принципы группового отбора естественным образом препятствуют внедрению и эволюционному успеху «мошеннических» стратегий и проявлению «трагедии общин».

В последнее время пристальное внимание специалистов в математической теории эволюции привлекает проблема устойчивости внутривидовых и межвидовых симбиотических взаимодействий к проявлению возможных мошеннических или паразитических стратегий поведения (Maynard Smith, 1982). При этом, в общем случае, приспособленность каждой стратегии социального взаимодействия зависит не только от сложившихся условий внешней среды, но и от того, каким поведением обладают другие особи, с которыми данный организм вступает в партнерские отношения. Таким образом, задача исследования устойчивости стратегий кооперативного поведения допускает постановку в терминах теории игр. При выполнении ряда условий динамика непрерывного распределения изучаемого признака в популяции под прессом естественного отбора подчиняется известному репликаторному уравнению (Page, Nowak, 2002):

$$\dot{f}(x) = f(x)\cdot(\varphi_x - \overline{\varphi});\ \overline{\varphi} = \int_X f(x)\cdot\varphi_x \cdot dx\,. \qquad (1)$$

При этом в общем случае приспособленность конкретного клона определяется всем текущим распределением, то есть $\varphi_x = \varphi(x, f(t)),\ t \in X$. Аналитическое решение интегро-дифференциального уравнения (1) определяет эволюционную динамику структуры рассматриваемого сообщества. В частности, устойчивые неподвижные точки отвечают предельным стационарным распределениям, к которым стремится распределение исследуемого признака в популяции на больших временах.

Альтернативным подходом для исследования устойчивости кооперативных взаимодействий может служить агентное имитационное моделирование (Adami et al., 2016). Использование этого метода позволяет изучить путем обработки результатов компьютерного эксперимента влияние факторов, которыми вынужденно пренебрегается при аналитическом подходе, связанном с интегрированием теоретического репликаторного уравнения (1).

Широко известно, что стратегии, направленные на взаимовыгодное сотрудничество, зачастую оказываются неустойчивыми в эволюционном смысле, так как не обладают механизмами защиты от внедрения эгоистических, паразитических шаблонов поведения. В математической социологии этот факт находит свое отражение в феномене «трагедии общин» (Березовская и др., 2012), а также в известных игровых постановках типа «дилеммы заключенного» или игры в «общественное благо» (public goods game). Вместе с тем, существует целый класс постановок, для которых в достаточно широком спектре параметров предельные устойчивые решения соответствуют кооперативным шаблонам поведения, то есть «трагедия общин» преодолевается естественным образом. Их общность заключается в конкретной последовательности величин выигрышей для условных «кооперативной» и «эгоистичной» стратегий с точки зрения отдельного игрока. Пояснение приводится в

таблице 1, где приведены соответствующие последовательности выигрышей для стратегий условного «кооператора» (C–cooperator) и «отказника» (D–defector) и порождаемые ими устойчивые решения (ЭСС) для нескольких известных и исследованных авторами оригинальных эволюционных игр. Общей чертой всех рассмотренных авторами моделей (строки 4-7) является то, что наибольший выигрыш дает именно сочетание CC. При этом у динамической системы существуют по крайней мере два устойчивых решения: популяция одних эгоистов и гармоничное общество кооператоров. Устойчивость последней конфигурации обуславливается действием группового отбора. Действительно, отказ от взаимодействия, безусловно, приносит эгоисту сравнительный выигрыш по сравнению с теми, кто вступит с ним во взаимодействие (DC>CD), но зато в отношении всех других индивидуумов, объединяющихся в агломерации между собой и повсеместно практикующими взаимовыгодное сотрудничество, он оказывается в проигрыше (DC<CC).

Таблица 1. Эволюционные игры (описание и вид решений)

<table>
<tr><th>№</th><th>Вид игры</th><th>Порядок выигрышей</th><th colspan="3">ЭСС</th></tr>
<tr><td>1</td><td>Дилемма заключенного</td><td>DC>CC>**DD**>CD</td><td colspan="3">D</td></tr>
<tr><td>2</td><td>«Общественное благо»</td><td>DC>CC>**DD**>CD</td><td colspan="3">D</td></tr>
<tr><td>3</td><td>«Ястребы-голуби»</td><td>DC>CC>CD>DD</td><td colspan="3">смешанная</td></tr>
<tr><td>4</td><td>Бобово-ризобиальный симбиоз</td><td>**CC**>DC>DD>CD</td><td colspan="3">C</td></tr>
<tr><td>5</td><td>«Реновация общего ресурса» (дискретная постановка)</td><td>**CC**>DC=**DD**>CD</td><td colspan="2">D</td><td>C</td></tr>
<tr><td>6</td><td>«Реновация общего ресурса» (непрерывная постановка)</td><td>**CC**>DC=**DD**>CD</td><td rowspan="2">D</td><td rowspan="2">C</td><td rowspan="2">набор смешанных стратегий</td></tr>
<tr><td>7</td><td>«Социальные амебы»</td><td>**CC**>DC>**DD**>CD</td></tr>
</table>

В докладе представлены результаты аналитического (с помощью численного решения интегро-дифференциального репликаторного уравнения (1)) и имитационного (с помощью специально построенных в высокоуровневой среде моделирования AnyLogic агентных моделей) исследования нескольких примеров подобного кооперативного взаимодействия:

- Модель биологической азотфиксации, представляющая собой пример симбиотического партнерства бобовых растений и клубеньковых бактерий – ризобий (Абрамова, Топаж, 2018)
- Модели группового использования и реновации неразделяемого общего ресурса в дискретной и непрерывной постановках
- Модификация модели жизненного цикла «социальных амеб» (Matsuda, Harada, 1990)

Наиболее интересным результатом, полученным для двух последних примеров, является наличие в спектре устойчивых стационарных решений бесконечного множества смешанных стратегий (Evolutionary Stable Set).

Литература

Maynard Smith J. Evolution and the theory of games. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1982.

Page K., Nowak M. Unifying Evolutionary Dynamics // Journal of Theoretical Biology, 2002, (219), P. 93-98.

Adami C., Schossau J., Hintze A. Evolutionary game theory using agent-based methods // Physics of Life Reviews, 2016, (19), P. 1-26.

Березовская Ф.С., Карева И.Г., Карев Г.П. Возможно ли предотвратить «трагедию общего ресурса»? // Математическая биология и биоинформатика, 2012, Т.7, № 1, С. 30–44.

Абрамова А.В., Топаж А.Г. Исследование модели растительно-микробного симбиотического взаимодействия методами теории эволюционных игр // Математическая биология и биоинформатика, 2018, Т. 13, №1, С. 130-158

Matsuda H., Harada Y. Evolutionary stable stalk to spore ratio in cel-lular slime molds and the law of equalization in net incomes // Journal of Theoretical Biology, 1990, (147), P. 329-344.