Седьмая Национальная научная конференция с международным участием
«Математическое моделирование в экологии»
ЭкоМатМод-2021

ЭКОЛОГИЯ, ЭКОНОМИКА И ЭТИКА СООБЩЕСТВ ПРОСТЕЙШИХ СОЦИАЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Топаж А.Г.
ООО «Бюро Гиперборея»,
Санкт-Петербург

Пущино, 9-12 ноября 2021 г.

Сложность простейших

И. Пригожин, И. Стенгерс «Порядок из хаоса»

…невольно вспоминаются слова выдающегося натуралиста XIX в. Жан Луи Агассиса: «Экстравагантность настолько глубоко отражает самую возможность существования, что вряд ли найдется какая-нибудь концепция, которую Природа не реализовала бы как слишком экстраординарную».

Мы не можем удержаться от искушения привести пример, заимствованный у Милтона Лава (Love, 1980). Трематод (плоский червь), паразитирующий в печени овцы, проходит путь от муравья до овцы, где наконец происходит самовоспроизведение. Вероятность того, что овца проглотит инфицированного муравья, сама по себе очень мала, но поведение такого муравья изменяется самым удивительным образом, и вероятность, по-прежнему оставаясь малой, становится максимальной. Можно с полным основанием сказать, что трематод «завладевает» телом своего хозяина. Он проникает в мозг муравья и вынуждает свою *жертву* вести себя самоубийственным образом: порабощенный муравей вместо того, чтобы оставаться на земле, взбирается по стеблю растения и, замерев на самом кончике листа, поджидает овцу. Это — поистине «остроумное» решение проблемы для паразита. Остается загадкой, как оно было отобрано

Р. Докинз «Расширенный фенотип»

Двуустка *Dicrocoelium dendriticum* («мозговой червь») часто упоминается в качестве еще одного элегантного примера того, как паразит может манипулировать промежуточным хозяином, чтобы повысить свои шансы попасть в окончательного (Wickler, 1976; Love, 1980). Окончательный хозяин — это в данном случае копытное, например овца, а промежуточные хозяева — сначала улитка, затем муравей. Нормальный жизненный цикл паразита требует, чтобы муравей был случайно съеден овцой. По всей видимости, церкария двуустки достигает этого способом, аналогичным тому, как действует упоминавшийся выше *Leucochloridium.* Проникая в подглоточный ганглий, этот червь, метко названный мозговым, изменяет поведение муравья. Обычно, когда становится холодно, незаряженный муравей возвращается в свое гнездо, но инфицированные муравьи забираются вместо этого на самые верхушки травинок, стискивают их своими челюстями и перестают двигаться, как бы засыпая. Здесь они подвергают себя риску быть съеденными окончательным хозяином червя. Зараженный муравей, подобно здоровому, обязательно спускается с травяного стебля, чтобы не погибнуть от полуденной жары (это было бы плохо и для паразита), но с приходом вечерней прохлады вновь подвешивает себя над землей (Love, 1980). Уиклер пишет, что при заражении в муравья попадает около пятидесяти церкарий, лишь одна из которых проникает к нему в мозг, погибая при этом: «Она приносит себя в жертву ради блага других церкарий» (Wickler, 1976). В связи с этим Уиклер ожидаемо предрекает, что группа церкарий внутри одного муравья должна оказаться полиэмбриональным клоном.

Генезис добропорядочности

Явления в природе, которые мы с этических позиций относим к альтруистичному поведению
(Горбань, Хлебопрос, 1988)

- «Кажущийся» альтруизм
- Семейственный отбор
- **Групповой отбор**
- Прямая кооперация Реципрокный альтруизм
- Непрямая кооперация. «Тень будущего».

Групповой отбор vs. родственный отбор

Семейственный отбор:

Правило Гамильтона:

$$r \cdot B > C$$

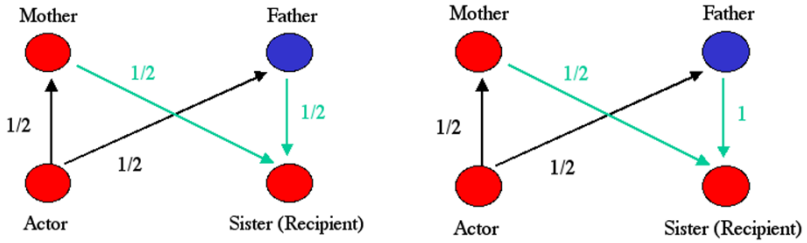
r – «родственность» $\in [0; 1]$

B – полезность для получателя

C – ущерб для альтруиста

r **:**

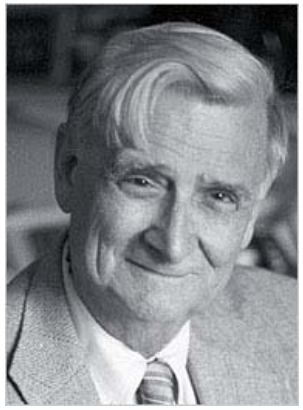
диплоидные гаплодиплоидные



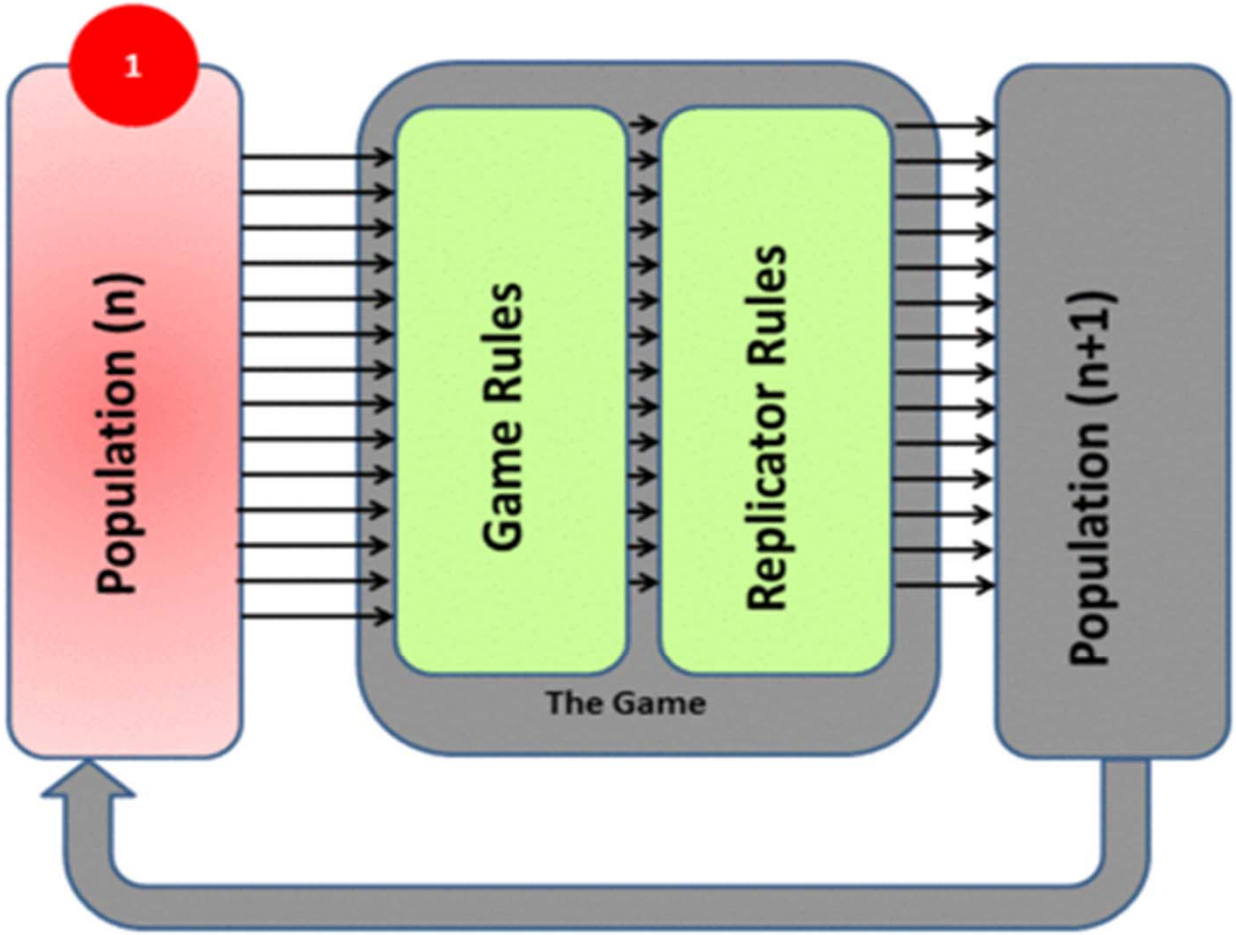
Эусоциальные виды

Групповой отбор:

Некоторый аллель гена может зафиксироваться или распространиться в **группе** особей, давая ей эволюционное конкурентное преимущество по отношению к другим **группам** особей того же вида.



Эволюционные игры



Эволюционно-стабильные стратегии

ЭСС - такая стратегия, которая будучи принята большинством членов данной популяции, не может быть превзойдена никакой ***альтернативной*** стратегией.

Исходя из теории игры с ненулевой суммой, вы не должны сравнивать свой выигрыш с выигрышем партнера, вам следует заботиться только о том, насколько хорошо вы справляетесь, по сравнению с тем, насколько хорошо кто-то другой может делать это на вашем месте

(Matsuda & Harada, 1990).

ЭСС должна быть эффективна против любой другой стратегии, в том числе и против копий самой себя

(*Р. Докинз*)

Теория игр. Парадокс заключенного

P > C	…встречает простака	…встречает плута
«Простак»…	*Относительно выгодно* **P – C**	*Очень невыгодно* **– C**
«Плут»…	*Очень выгодно* **P**	*Относительно невыгодно* **0**

ЭСС – чистая стратегия «Плут» !!!

П vs. Х – «Паразитизм»

Х vs. Х – «Сотрудничество»

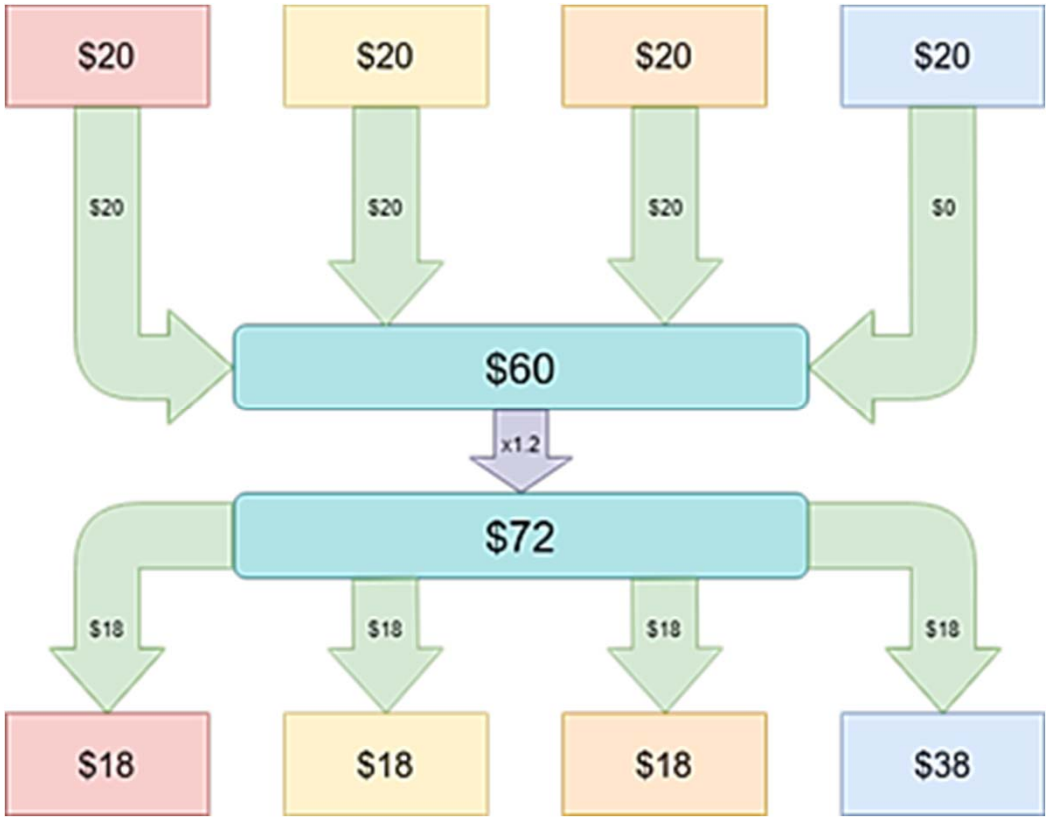
П vs. П – «Цинизм»

Х vs. П – «Жертвенность»

Игра в «общественное благо»

N индивидуумов выбирают, какую долю собственного богатства вложить в общий банк. Средства, вложенные в общий банк, умножаются на коэффициент дохода k (1<k<N) и полученная прибыль ПОРОВНУ разделяется между участниками. Каждый игрок также сохраняет невложенные деньги. Какова оптимальная стратегия каждого участника?

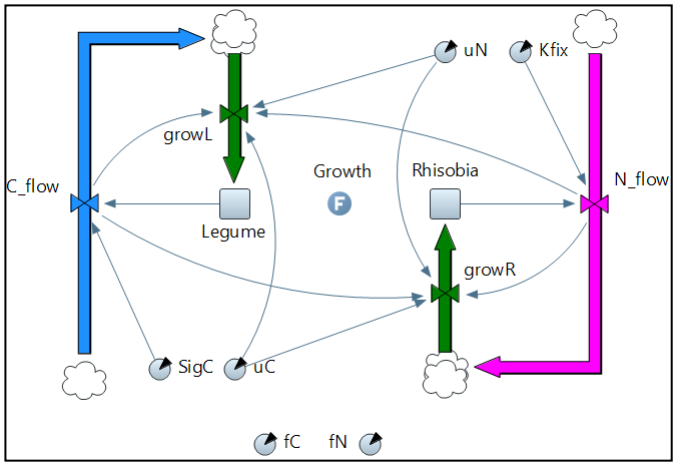
Общая доход коллектива максимизируется, когда каждый вносит все свои средства в общий пул. Однако равновесие по Нэшу в этой игре - нулевой вклад каждого; для любого рационального агента лучше всего ничего не вносить, независимо от того, сколько вносят его партнеры .



Выгода сотрудничества. Групповой отбор

№	Вид игры	Порядок выигрышей	ЭСС		
1	Дилемма заключенного	ПХ>ХХ>**ПП**>ХП	П		
2	«Общественное благо»	ПХ>ХХ>**ПП**>ХП	П		
3	«Ястребы-голуби»	ПХ>ХХ>ХП>ПП	смешанная стратегия		
4	Симбиотическая азотфиксация	**ХХ**>ПХ=**ПП**>ХП	Х		
5	«Социальные амебы»	**ХХ**>ПХ>**ПП**>ХП	П	Х	набор смешанных стратегий

Симбиотическая азотфиксация.



Модель в виде дифференциальной игры

Ассимиляция:

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

Рост:

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

Метаболизм:

Цель выбора u_0, u_1 – максимизация установившегося темпа удельного роста r

монолимитирование:

$$f_i(X,Y) = \min\left(a_i X, b_i Y\right) \qquad r = \min\left(a_0\sigma_0(1-u_0), b_1\sigma_1(1-u_1), \sqrt{a_1 b_0 \sigma_0 \sigma_1 u_0 u_1}\right)$$

равносторонняя гипербола:

$$f_i(X,Y) = a_i \frac{XY}{X+Y} \qquad r^2(1-u_0)(1-u_1) = u_0 u_1\left(a_0\sigma_0(1-u_0) - r\right)\left(a_1\sigma_1(1-u_1) - r\right)$$

функция Кобба-Дугласа (*Uchinomiya & Iwasa*, 2014):

$$f_i(X,Y) = c_i X^{\alpha} Y^{1-\alpha} \qquad r^{1/\alpha+1/\beta} = c_0^{\,1/\alpha} c_1^{1/\beta} \sigma_0^{\,1/\alpha} \sigma_1^{\,1/\beta} u_0 (1-u_0)^{(1-\alpha)/\alpha} u_1 (1-u_i)^{(1-\beta)/\beta}$$

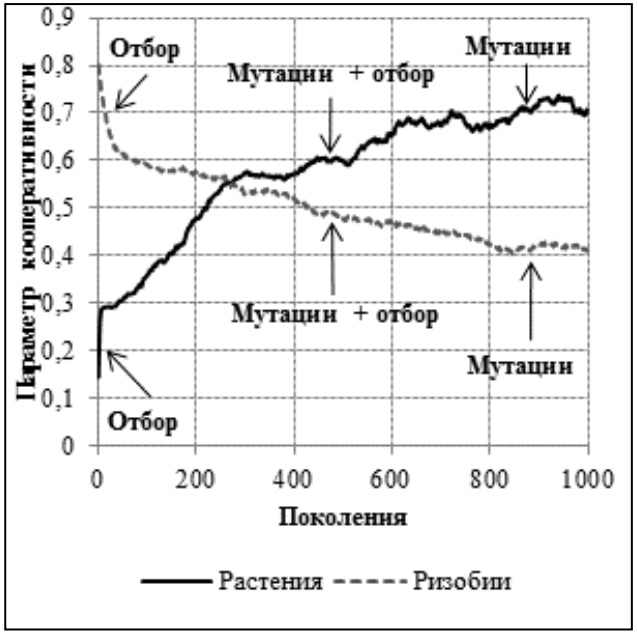
Модель «Одно растение – несколько клонов ризобий»

функция Кобба-Дугласа:

$$\begin{cases} \dot{X}_0 = f_0\left((1-u_0)\sigma_0 X_0,\ \sum_{i=1}^{N} u_i \sigma_1 X_i\right) \\ \dot{X}_1 = f_1\left(\frac{u_0 \sigma_0 X_0}{N},\ (1-u_i)\sigma_1 X_i\right) \end{cases}, i = 1..N \quad \begin{cases} \dot{X}_0 = c_0 (1-u_0)^{1-\alpha} \sigma_0^{1-\alpha} X_0^{1-\alpha} \left(\sum_{i=1}^{N} u_i \sigma_1 X_i\right)^{\alpha} \\ \dot{X}_i = c_1 \left(\frac{u_0}{N}\right)^{\beta} \sigma_0^{\beta} X_0^{\beta} (1-u_i)^{1-\beta} \sigma_1^{1-\beta} X_i^{1-\beta},\ i = 1 \ldots N \end{cases}$$

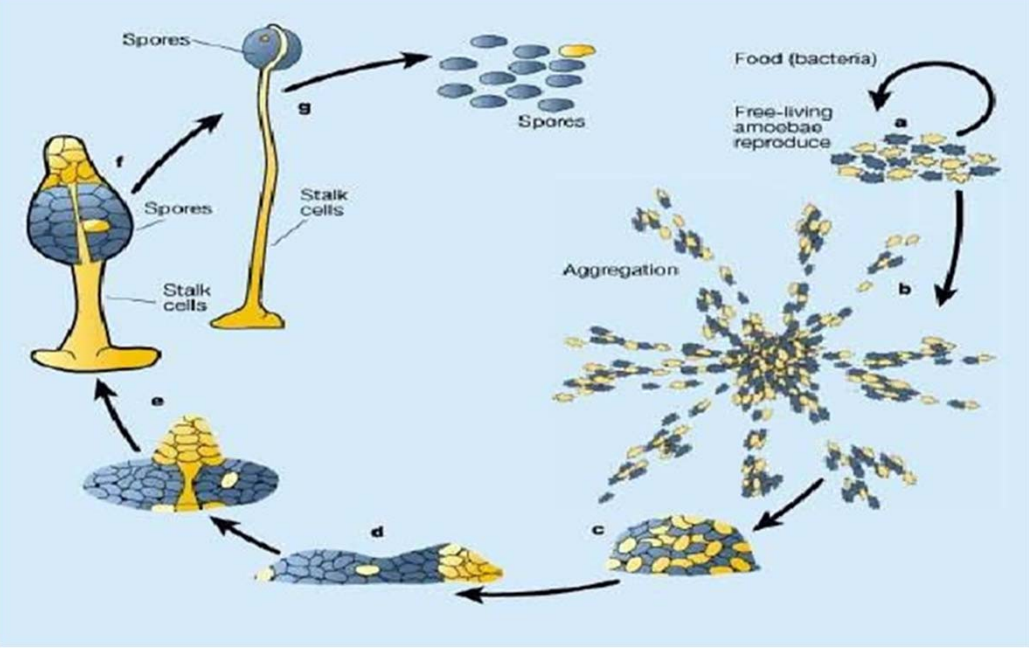
$$r^{1/\alpha+1/\beta} = c_0^{1/\alpha} \sigma_0^{1/\alpha} u_0 (1-u_0)^{(1-\alpha)/\alpha} c_1^{1/\beta} \sigma_1^{1/\beta} \overline{u_i (1-u_i)^{(1-\beta)/\beta}} \qquad \overline{u_i (1-u_i)^{(1-\beta)/\beta}} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^{N} u_i (1-u_i)^{(1-\beta)/\beta}$$

Для выбранной формализации любые «мошеннические» поползновения любого отдельного клона ризобий, то есть отклонение от оптимальной стратегии поведения $u_i^{opt}=\beta$, оказываются невыгодными, в том числе и для самого штамма – «мошенника», так как порожденное таким поведением изменение удельной скорости роста всей системы не может быть скомпенсировано никакими «альтруистичными» усилиями остальных штаммов, осуществляющих фиксацию атмосферного азота



Задача о «социальных амебах»

Жизненный цикл «клеточной слизи»



Matsuda, Harada, 1990
Equalization of Net Income

N_i – общее число клеток клона i

n_i – число клеток клона i в «ножке» (налог)

$N_i - n_i$ – число клеток клона i в «шляпке» (доход)

$\phi_i = (N_i - n_i) \cdot f(\boldsymbol{N}, \boldsymbol{n})$ – приспособленность клона i

$i = 1..m$ m – число клонов

Задача максимизации

$$\boldsymbol{\varphi_i}(n_i, \boldsymbol{n}, N_i) = (N_i - n_i) \cdot \boldsymbol{f}(\boldsymbol{N}, \boldsymbol{n})$$

If variation in sizes among clones is sufficiently large, smaller clones produce no spores. Otherwise, all clones produce both spores and stalk cells. In the latter case, we can show the following general properties of ESSR:
(a) The evolutionarily stable overall differentiation ratio in a fruiting body, *n*/N*, depends only on the number of aggregating clones, m, and the fruiting body size, N.
(b) For fixed fruiting body size, N, the total number of stalk cells, n*, decreases as the number of co-aggregating clones, m, increases, ifln f(n) is a concave function.
(c) For fixed N, the overall fitness of the fruiting body, *(N-n*).f(n*,* N), decreases as m increases, if lnf(n) is concave.

Решение

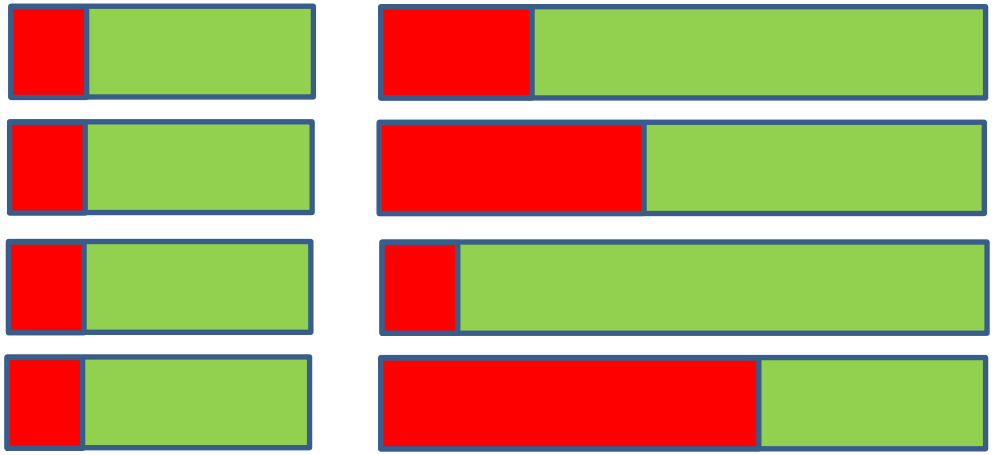
$$N_i - n_i^* = N_c \quad , \quad N_i > N_c$$
$$n_i^* = 0 \quad , \quad N_i \le N_c$$

$$\frac{n_i}{N_i}^* = \frac{a}{m+a} \quad , \quad f = \frac{n^a}{\boldsymbol{N}^b}$$

Социальные амебы. Экономический аналог

Шкалы налогообложения:

- Плоская
- Прогрессивная
- Подушный налог
- Равный доход

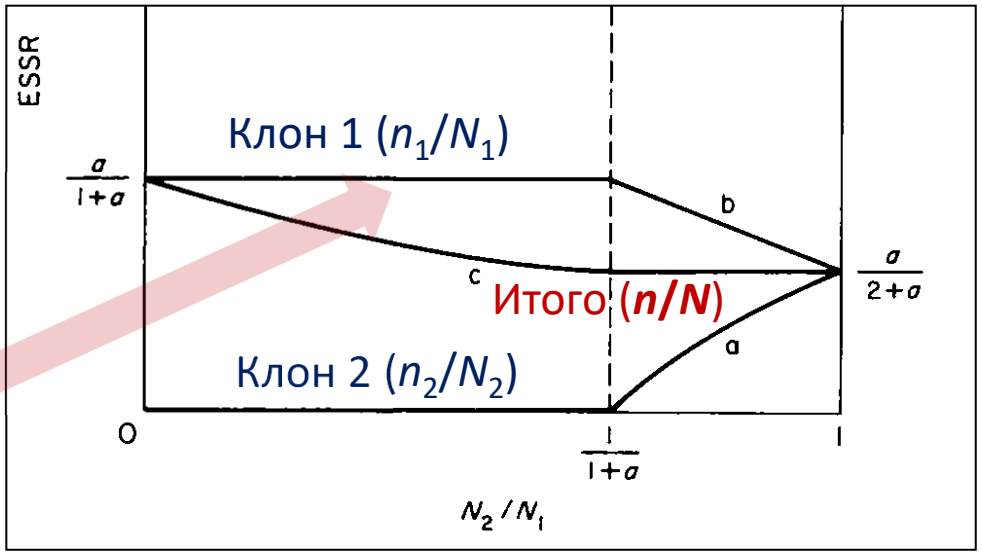


Критика интерпретации результата с позиций «военного коммунизма»:

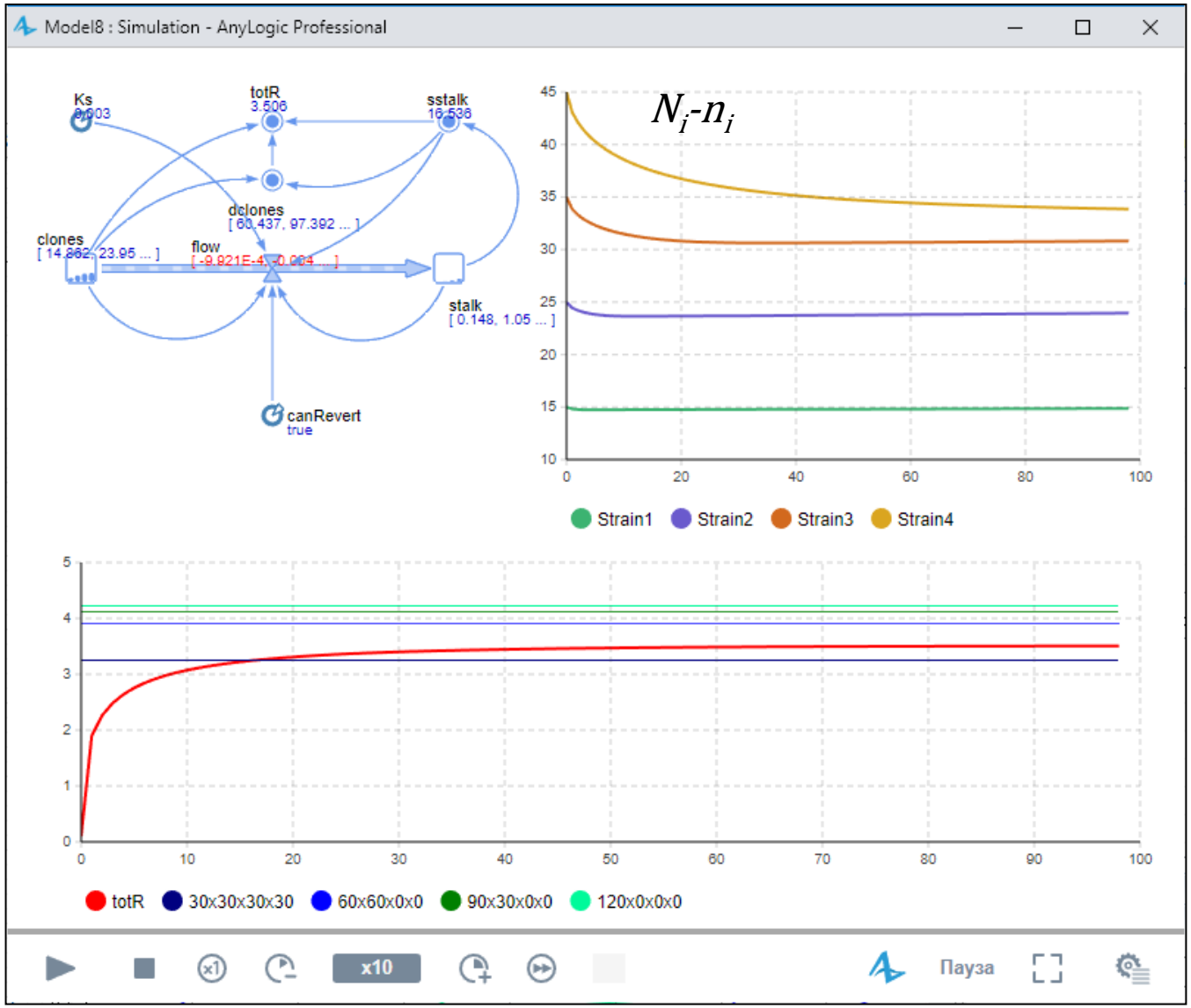
1. Б**о**льшая заинтересованность «богатого» клона в развитии инфраструктуры («инвестиционной среды»)

$$(N_i - \Delta) \cdot f(\mathbf{N} + \Delta)$$

2. Корреляция величины «необлагаемого дохода» с личным богатством при наличии имущественного неравенства



Социальные амебы. Модель переговоров 1



$f \sim \sqrt{n}$

Зависимость интегрального мальтузианского параметра от числа клонов равного объема в сообществе. «Трагедия общин».

m	$R_{tot}(m)$
1	0.3849
2	0.2530
3	0.1870
4	0.1481
5	0.1226
6	0.1045
7	0.0911
8	0.0807
9	0.0724
10	0.0657
11	0.0601
12	0.0554

Социальные амебы. Модель переговоров 2

$$f \sim \frac{1}{1 + e^{K \cdot (N_{0.5} - \mathbf{n})}}$$

ЭСС – оптимальное решение, лежащее на диагонали, но не максимальное среди лежащих на диагонали!

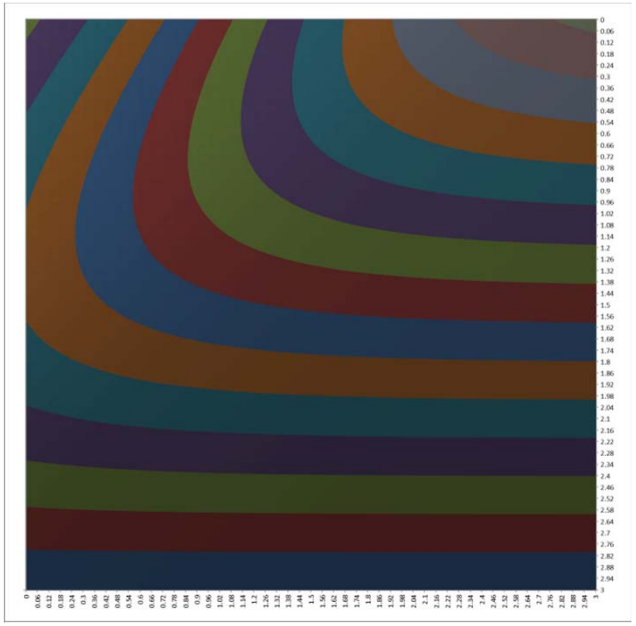
Матрица выигрышей для клона 1

$N_1 = N_2 = 3$; $K = 1.5$; $N_{0.5} = 1.0$

	0	0.06	0.12	0.18	0.24	0.3	0.36	0.42	0.48	0.54	0.6	0.66	0.72	0.78	0.84	0.9	0.96	1.02	1.08	1.14	1.2	1.26	1.32	1.38	1.44	1.5	1.56	1.62	1.68	1.74	1.8	1.86	1.92	1.98	2.
0	0.547277	0.588702	0.632455	0.678544	0.726961	0.777675	0.830635	0.885763	0.94296	1.002099	1.063031	1.125581	1.18955	1.254722	1.320859	1.38771	1.455013	1.522498	1.589892	1.656924	1.723328	1.788848	1.853244	1.91629	1.977781	2.037536	2.095396	2.151226	2.204918	2.256387	2.305574	2.352442	2.396973	2.439172	2.47
0.06	0.576928	0.619806	0.664973	0.712422	0.762122	0.814022	0.868048	0.9241	0.982057	1.04177	1.103069	1.165759	1.229627	1.294442	1.359956	1.425913	1.492048	1.558094	1.623785	1.688861	1.753071	1.816179	1.877964	1.938226	1.996785	2.053488	2.108201	2.160819	2.21126	2.259463	2.305393	2.349034	2.390389	2.429479	2.46
0.12	0.607157	0.651403	0.697883	0.746568	0.797409	0.850332	0.905241	0.962015	1.020551	1.080557	1.141968	1.204533	1.268025	1.332202	1.396813	1.461598	1.526296	1.590647	1.654394	1.717294	1.779114	1.839638	1.89867	1.956035	2.01158	2.065177	2.116721	2.166132	2.213351	2.258344	2.301094	2.341605	2.379898	2.416006	2.449
0.18	0.637832	0.683343	0.731015	0.780792	0.832617	0.886382	0.941973	0.999249	1.058046	1.118177	1.179439	1.241608	1.304448	1.367713	1.431148	1.494499	1.557508	1.619928	1.681517	1.742049	1.801312	1.859114	1.915284	1.969672	2.022152	2.072623	2.121004	2.16724	2.211295	2.253155	2.292822	2.330316	2.365673	2.398938	2.430
0.24	0.668804	0.715461	0.764184	0.814902	0.867523	0.921931	0.977989	1.035534	1.094386	1.154344	1.21519	1.276694	1.338612	1.400698	1.462701	1.52437	1.585461	1.64574	1.704984	1.762986	1.819559	1.874533	1.927764	1.979128	2.028524	2.075876	2.121128	2.164246	2.205215	2.244038	2.280735	2.315339	2.347896	2.378462	2.407
0.3	0.699908	0.747571	0.797187	0.848664	0.901889	0.956726	1.013023	1.070595	1.12925	1.188773	1.248939	1.309512	1.370248	1.430903	1.491231	1.550995	1.609963	1.667919	1.724661	1.780003	1.833782	1.885856	1.936103	1.984426	2.030749	2.075017	2.117197	2.157276	2.195255	2.231154	2.265006	2.296855	2.326757	2.354774	2.380
0.36	0.730958	0.779471	0.829804	0.881847	0.935467	0.990511	1.046804	1.104155	1.162356	1.221185	1.280412	1.339799	1.399105	1.458093	1.516528	1.574186	1.630854	1.686335	1.740447	1.793032	1.843948	1.893079	1.940328	1.985621	2.028905	2.070149	2.109336	2.146471	2.181573	2.214672	2.245814	2.275051	2.302445	2.328066	2.351
0.42	0.761756	0.810945	0.861805	0.914207	0.967999	1.023013	1.079061	1.135939	1.193431	1.251312	1.309349	1.367307	1.424954	1.482062	1.538409	1.59379	1.648009	1.700892	1.752281	1.80204	1.850054	1.896229	1.940493	1.982794	2.0231	2.061397	2.097688	2.131992	2.164339	2.194773	2.223345	2.250117	2.275155	2.29853	2.320
0.48	0.792086	0.841763	0.892946	0.945488	0.999222	1.053966	1.109522	1.165677	1.222211	1.278899	1.335509	1.391816	1.447595	1.502632	1.556725	1.609683	1.661336	1.71153	1.760132	1.80703	1.852131	1.895365	1.936682	1.976051	2.013457	2.048905	2.08241	2.114005	2.143731	2.17164	2.197789	2.222244	2.245076	2.266357	2.286
0.54	0.821721	0.871685	0.922976	0.975431	1.028872	1.083104	1.137923	1.193111	1.248449	1.303712	1.358677	1.413129	1.466855	1.51966	1.571357	1.621781	1.67078	1.718224	1.764005	1.808033	1.850238	1.890571	1.929002	1.965518	2.000121	2.032829	2.063672	2.09269	2.119934	2.145461	2.169334	2.191622	2.212396	2.231729	2.249
0.6	0.850425	0.900464	0.95164	1.003777	1.056687	1.110168	1.164011	1.217999	1.271914	1.325539	1.378662	1.431078	1.482595	1.533032	1.582225	1.630029	1.676317	1.720981	1.763934	1.805111	1.844459	1.881953	1.917578	1.951338	1.983248	2.013339	2.041649	2.068228	2.093132	2.116423	2.138168	2.158435	2.177297	2.194826	2.211
0.66	0.877953	0.927849	0.978683	1.03027	1.082414	1.134911	1.187549	1.240116	1.292401	1.344195	1.395302	1.44553	1.494706	1.542669	1.589278	1.634409	1.677956	1.719836	1.759982	1.798348	1.834904	1.869639	1.902554	1.933667	1.963005	1.990608	2.016522	2.040804	2.063513	2.084713	2.104474	2.122864	2.139955	2.155818	2.170
0.72	0.904058	0.953589	1.003853	1.05466	1.10581	1.157099	1.208318	1.259262	1.309729	1.359525	1.408465	1.45638	1.503114	1.548527	1.592501	1.634932	1.675738	1.714854	1.752237	1.787856	1.821699	1.853771	1.884086	1.912672	1.939567	1.964817	1.988476	2.010602	2.031259	2.050513	2.068432	2.085085	2.100514	2.114868	2.128
0.78	0.928494	0.977436	1.026906	1.07671	1.126649	1.17652	1.226124	1.275262	1.323748	1.3714	1.418054	1.463558	1.50773	1.550503	1.591907	1.631639	1.669727	1.706125	1.740807	1.77376	1.804987	1.834504	1.862338	1.888525	1.913111	1.936147	1.957692	1.977805	1.996552	2.014	2.030214	2.045263	2.059213	2.07213	2.084
0.84	0.951019	0.999152	1.04761	1.096199	1.144722	1.192985	1.240796	1.287971	1.334335	1.379728	1.424002	1.467026	1.508685	1.548883	1.587541	1.624599	1.660014	1.693758	1.725821	1.756204	1.784923	1.812005	1.837484	1.861405	1.883819	1.904781	1.924351	1.942591	1.959567	1.975343	1.989986	2.003559	2.016127	2.027751	2.038
0.9	0.971397	1.018509	1.065749	1.112925	1.159847	1.206329	1.252194	1.297271	1.341403	1.384447	1.426275	1.466777	1.505858	1.543442	1.579471	1.613902	1.646709	1.677881	1.707421	1.735342	1.761671	1.786443	1.8097	1.831491	1.85187	1.870897	1.888631	1.905135	1.920473	1.934708	1.947904	1.960123	1.971425	1.981869	1.991
0.96	0.989409	1.035299	1.081127	1.126708	1.171863	1.216417	1.260206	1.303077	1.344891	1.385525	1.424869	1.462834	1.499344	1.534343	1.567791	1.59966	1.629948	1.658623	1.685761	1.711338	1.735402	1.757994	1.779162	1.79896	1.817442	1.83467	1.850702	1.865602	1.879431	1.89225	1.90412	1.915099	1.925244	1.934611	1.943
1.02	1.004849	1.049329	1.09357	1.137396	1.18064	1.223141	1.264751	1.305336	1.344774	1.382961	1.419809	1.455246	1.489216	1.521679	1.552611	1.582002	1.609851	1.63611	1.661004	1.68436	1.706288	1.726834	1.746049	1.763988	1.780709	1.79627	1.810732	1.824154	1.836596	1.848116	1.858772	1.868619	1.87771	1.886097	1.893
1.08	1.017531	1.060431	1.10293	1.144863	1.186076	1.226425	1.26578	1.304023	1.341053	1.376785	1.411147	1.444088	1.475568	1.505563	1.534063	1.56107	1.586598	1.608771	1.633319	1.654583	1.674506	1.693139	1.710534	1.726748	1.741838	1.755861	1.768876	1.780941	1.792113	1.802446	1.811994	1.82081	1.828942	1.836438	1.843
1.14	1.027293	1.068463	1.109086	1.149011	1.1881	1.226224	1.263272	1.299145	1.33376	1.367049	1.39896	1.429456	1.458514	1.486123	1.512287	1.537017	1.560337	1.582278	1.602877	1.622177	1.640228	1.65708	1.672787	1.687405	1.70099	1.713599	1.725287	1.736109	1.746119	1.75537	1.76391	1.771788	1.77905	1.785739	1.791
1.2	1.033997	1.073309	1.111946	1.149774	1.186669	1.222522	1.257237	1.290736	1.322951	1.353832	1.383345	1.411465	1.438184	1.463503	1.487436	1.510004	1.531237	1.551171	1.569849	1.587317	1.603626	1.618826	1.632973	1.64612	1.658321	1.669632	1.680106	1.689793	1.698745	1.707009	1.714633	1.721661	1.728134	1.734093	1.739
1.26	1.037532	1.074881	1.111448	1.147113	1.181771	1.215329	1.247711	1.278852	1.308705	1.337233	1.364416	1.390244	1.41472	1.437855	1.45967	1.480195	1.499465	1.517521	1.534407	1.550172	1.564865	1.57854	1.591249	1.603044	1.613978	1.624102	1.633466	1.64212	1.650109	1.657479	1.664272	1.67053	1.67629	1.68159	1.686
1.32	1.037816	1.073122	1.107557	1.14102	1.173422	1.204686	1.234754	1.263527	1.291122	1.317367	1.342305	1.365936	1.388274	1.409337	1.429154	1.44776	1.465193	1.481496	1.496717	1.510904	1.524108	1.536378	1.547767	1.558324	1.568099	1.5771	1.585495	1.593209	1.600325	1.606884	1.612925	1.618487	1.623604	1.628308	1.632
1.38	1.034796	1.068002	1.100269	1.131514	1.161662	1.190656	1.218449	1.24501	1.270318	1.294365	1.317153	1.338692	1.359004	1.378113	1.396054	1.412864	1.428586	1.443263	1.456944	1.469675	1.481508	1.492489	1.502669	1.512095	1.520814	1.52887	1.536308	1.54317	1.549495	1.555321	1.560684	1.565618	1.570154	1.574324	1.578
1.44	1.028446	1.059519	1.089606	1.118637	1.146557	1.173321	1.198899	1.22327	1.246426	1.26837	1.289111	1.30867	1.327072	1.344348	1.360536	1.375675	1.389809	1.402983	1.415243	1.426637	1.437212	1.447015	1.456091	1.464487	1.472245	1.479408	1.486016	1.492106	1.497716	1.502881	1.507632	1.512001	1.516015	1.519703	1.523

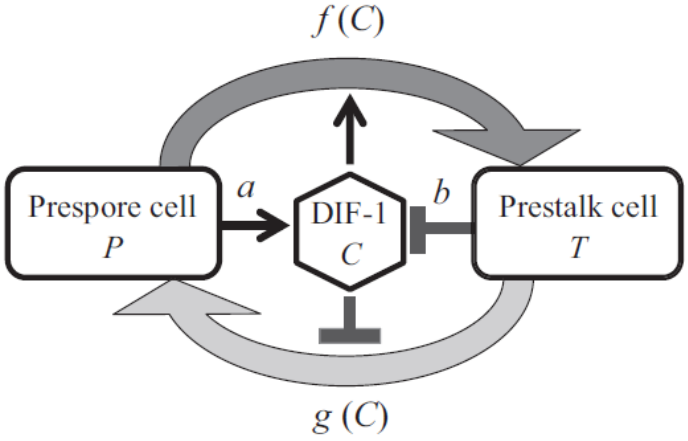
Матрица выигрышей для клона 1

	0	0.06	0.12	0.18	0.24	0.3	0.36	0.42	0.48	0.54	0.6	0.66	0.72	0.78	0.84	0.9	0.96	1.02	1.08	1.14	1.2	1.26	1.32	1.38	1.44
0	0.547277	0.576928	0.607157	0.637832	0.668804	0.699908	0.730958	0.761756	0.792086	0.821721	0.850425	0.877953	0.904058	0.928494	0.951019	0.971397	0.989409	1.004849	1.017531	1.027293	1.033997	1.037532	1.037816	1.034796	1.028446
0.06	0.588702	0.619806	0.651403	0.683343	0.715461	0.747571	0.779471	0.810945	0.841763	0.871685	0.900464	0.927849	0.953589	0.977436	0.999152	1.018509	1.035299	1.049329	1.060431	1.068463	1.073309	1.074881	1.073122	1.068002	1.059519
0.12	0.632455	0.664973	0.697883	0.731015	0.764184	0.797187	0.829804	0.861805	0.892946	0.922976	0.95164	0.978683	1.003853	1.026906	1.04761	1.065749	1.081127	1.09357	1.10293	1.109086	1.111946	1.111448	1.107557	1.100269	1.089606
0.18	0.678544	0.712422	0.746568	0.780797	0.814902	0.848664	0.881847	0.914207	0.945488	0.975431	1.003777	1.03027	1.05466	1.07671	1.096199	1.112925	1.126708	1.137396	1.144863	1.149011	1.149774	1.147113	1.14102	1.131514	1.118637
0.24	0.726961	0.762122	0.797409	0.832617	0.867523	0.901889	0.935467	0.967999	0.999222	1.028872	1.056687	1.082414	1.10581	1.126649	1.144722	1.159847	1.171863	1.18064	1.186076	1.1881	1.186669	1.181771	1.173422	1.161662	1.146557
0.3	0.777675	0.814022	0.850332	0.886382	0.921931	0.956728	0.990511	1.023013	1.053966	1.083104	1.110168	1.134911	1.157099	1.17652	1.192985	1.206329	1.216417	1.223141	1.226425	1.226224	1.222522	1.215329	1.204686	1.190656	1.173321
0.36	0.830635	0.868048	0.905241	0.941973	0.977989	1.013023	1.046804	1.079061	1.109522	1.137923	1.164011	1.187549	1.208318	1.226124	1.240796	1.252194	1.260206	1.264751	1.26578	1.263272	1.257237	1.247711	1.234754	1.218449	1.198899
0.42	0.885763	0.9241	0.962015	0.999249	1.035534	1.070595	1.104155	1.135939	1.165677	1.193111	1.217999	1.240116	1.259262	1.275262	1.287971	1.297271	1.303077	1.305336	1.304023	1.299145	1.290736	1.278852	1.263577	1.24501	1.22327
0.48	0.94296	0.982057	1.02051	1.058046	1.094386	1.12925	1.162356	1.193431	1.222211	1.248449	1.271914	1.292401	1.309729	1.323748	1.334335	1.341403	1.344891	1.344774	1.341053	1.33376	1.322951	1.308705	1.291122	1.270318	1.246426
0.54	1.002099	1.04177	1.080557	1.118177	1.154344	1.188773	1.221185	1.251312	1.278899	1.303712	1.325539	1.344195	1.359525	1.3714	1.379728	1.384447	1.385525	1.382961	1.376785	1.367049	1.353832	1.337233	1.317367	1.294365	1.26837
0.6	1.063031	1.103069	1.141968	1.179439	1.21519	1.248939	1.280412	1.309349	1.335509	1.358677	1.378662	1.395302	1.408465	1.418054	1.424002	1.426275	1.424869	1.419809	1.411147	1.39896	1.383345	1.364416	1.342305	1.317153	1.289111
0.66	1.125581	1.165759	1.204533	1.241608	1.276694	1.309512	1.339799	1.367307	1.391816	1.413129	1.431078	1.44553	1.45638	1.463558	1.467026	1.466777	1.462834	1.455246	1.444088	1.429456	1.411465	1.390244	1.365936	1.338692	1.30867
0.72	1.18955	1.229627	1.268025	1.304448	1.338612	1.370248	1.399105	1.424954	1.447595	1.466855	1.482595	1.494706	1.503114	1.507777	1.508685	1.505858	1.499344	1.489216	1.475568	1.458514	1.438184	1.41472	1.388274	1.359004	1.327072
0.78	1.254722	1.294442	1.332202	1.367713	1.400698	1.430903	1.458093	1.482062	1.502632	1.51966	1.533032	1.542669	1.548527	1.550503	1.548883	1.543442	1.534343	1.521679	1.505563	1.486123	1.463503	1.437855	1.409337	1.378113	1.344348
0.84	1.320859	1.359956	1.396813	1.431148	1.462701	1.491231	1.516528	1.538409	1.556725	1.571357	1.582225	1.589278	1.592501	1.591907	1.587541	1.579471	1.567791	1.552611	1.534063	1.512287	1.487436	1.45967	1.429154	1.396054	1.360536
0.9	1.38771	1.425913	1.461598	1.494499	1.52437	1.550995	1.574186	1.59379	1.609683	1.621781	1.630029	1.634409	1.634932	1.631639	1.624599	1.613902	1.59966	1.582002	1.56107	1.537017	1.510004	1.480195	1.44776	1.412864	1.375675
0.96	1.455013	1.492048	1.526296	1.557508	1.585461	1.609963	1.630854	1.648009	1.661336	1.67078	1.676317	1.677956	1.675738	1.669727	1.660014	1.646709	1.629942	1.609854	1.586598	1.560337	1.531237	1.499465	1.465193	1.428586	1.389809
1.02	1.522498	1.558094	1.590647	1.619928	1.64574	1.667919	1.686335	1.700892	1.71153	1.718224	1.720981	1.719836	1.714854	1.706125	1.693758	1.677881	1.658637	1.63618	1.610671	1.582278	1.551171	1.517521	1.481496	1.443263	1.402983
1.08	1.589892	1.623785	1.654394	1.681517	1.704984	1.724661	1.740447	1.752281	1.760132	1.764005	1.763934	1.759982	1.752237	1.740807	1.725821	1.707421	1.685761	1.661004	1.633319	1.602877	1.569849	1.534407	1.496717	1.456944	1.415243
1.14	1.656924	1.688861	1.717294	1.742049	1.762986	1.780003	1.793032	1.80204	1.80703	1.808033	1.80511	1.798348	1.787856	1.77376	1.756204	1.735342	1.711338	1.68436	1.654583	1.622177	1.587317	1.550172	1.510904	1.469675	1.426637
1.2	1.723328	1.753071	1.779114	1.801312	1.819559	1.833782	1.843948	1.850054	1.852131	1.850238	1.844459	1.834904	1.821699	1.804987	1.784923	1.761671	1.735402	1.706288	1.674506	1.640228	1.603626	1.564865	1.524108	1.481508	1.437212
1.26	1.788848	1.816179	1.839638	1.859114	1.874533	1.885856	1.893079	1.896229	1.895365	1.890571	1.881953	1.869639	1.853771	1.834504	1.812005	1.786443	1.757994	1.726834	1.693139	1.65708	1.618826	1.57854	1.536378	1.492489	1.447015
1.32	1.853244	1.877964	1.89867	1.915284	1.927764	1.936103	1.940328	1.940493	1.936682	1.929002	1.917578	1.902554	1.884086	1.862338	1.837484	1.8097	1.779162	1.746049	1.710534	1.672787	1.632973	1.591249	1.547767	1.502669	1.456091
1.38	1.91629	1.938226	1.956035	1.969672	1.979128	1.984426	1.985621	1.982794	1.976051	1.965518	1.951338	1.933667	1.912672	1.888525	1.861405	1.831491	1.79896	1.763988	1.726748	1.687405	1.64612	1.603044	1.558324	1.512095	1.464487
1.44	1.977781	1.996785	2.01158	2.022152	2.028524	2.030749	2.028905	2.0231	2.013457	2.000121	1.983248	1.963005	1.939567	1.913111	1.883819	1.85187	1.817442	1.780709	1.741838	1.70099	1.658321	1.613978	1.568099	1.520814	1.472245
1.5	2.037536	2.053488	2.065177	2.072623	2.075876	2.075017	2.070149	2.061397	2.048905	2.032829	2.013339	1.990608	1.964817	1.936147	1.904781	1.870897	1.83467	1.79627	1.755861	1.713599	1.669632	1.624102	1.57714	1.52887	1.479408
1.56	2.095396	2.108201	2.116721	2.121004	2.121128	2.117197	2.109336	2.097688	2.08241	2.063672	2.041649	2.016522	1.988476	1.957692	1.924351	1.888631	1.850702	1.810732	1.768876	1.725287	1.680106	1.633466	1.585495	1.536308	1.486016
1.62	2.151226	2.160819	2.166132	2.16724	2.164246	2.157276	2.146471	2.131992	2.114005	2.09269	2.068228	2.040804	2.010602	1.977805	1.942591	1.905135	1.865602	1.824154	1.780941	1.736109	1.689793	1.64212	1.593209	1.54317	1.492106
1.68	2.204918	2.21126	2.213351	2.211295	2.205215	2.195255	2.181573	2.164339	2.143731	2.119934	2.093132	2.063513	2.031259	1.996552	1.959567	1.920473	1.879431	1.836596	1.792113	1.746119	1.698745	1.650109	1.600325	1.549495	1.497716
1.74	2.256387	2.259463	2.258344	2.253155	2.244038	2.231154	2.214672	2.194773	2.17164	2.145461	2.116423	2.084713	2.050513	2.014	1.975343	1.934708	1.89225	1.848116	1.802446	1.75537	1.707009	1.657479	1.606884	1.555321	1.502881
1.8	2.305574	2.305393	2.301094	2.292822	2.280735	2.265006	2.245814	2.223345	2.197789	2.169334	2.138168	2.104474	2.068432	2.030214	1.989986	1.947904	1.90412	1.858772	1.811994	1.76391	1.714633	1.664272	1.612925	1.560684	1.507632
1.86	2.352442	2.349034	2.341605	2.330316	2.315339	2.296855	2.275051	2.250117	2.222244	2.191622	2.158435	2.122864	2.085085	2.045263	2.003559	1.960123	1.915099	1.868619	1.82081	1.771788	1.721661	1.67053	1.618487	1.565618	1.512001
1.92	2.396973	2.390389	2.379898	2.365673	2.347896	2.326757	2.302445	2.275155	2.245076	2.212396	2.177297	2.139955	2.100514	2.059213	2.016127	1.971425	1.925244	1.877791	1.828942	1.778095	1.726134	1.67272	1.618597	1.563604	1.508081
1.98	2.439172	2.429479	2.416006	2.398938	2.379898	2.354774	2.328066	2.29853	2.266357	2.231729	2.194826	2.155818	2.114868	2.07213	2.027751	1.981869	1.934611	1.886097	1.836438	1.785739	1.734093	1.683159	1.631949	1.580654	1.529444
2.04	2.476424	2.465573	2.449	2.430	2.407	2.380	2.351	2.320	2.286	2.249	2.211	2.170	2.128	2.084	2.038	1.991	1.943	1.893	1.843	1.791	1.739	1.686	1.632	1.578	1.523



Социальные амебы. Модель сигнальной регуляции

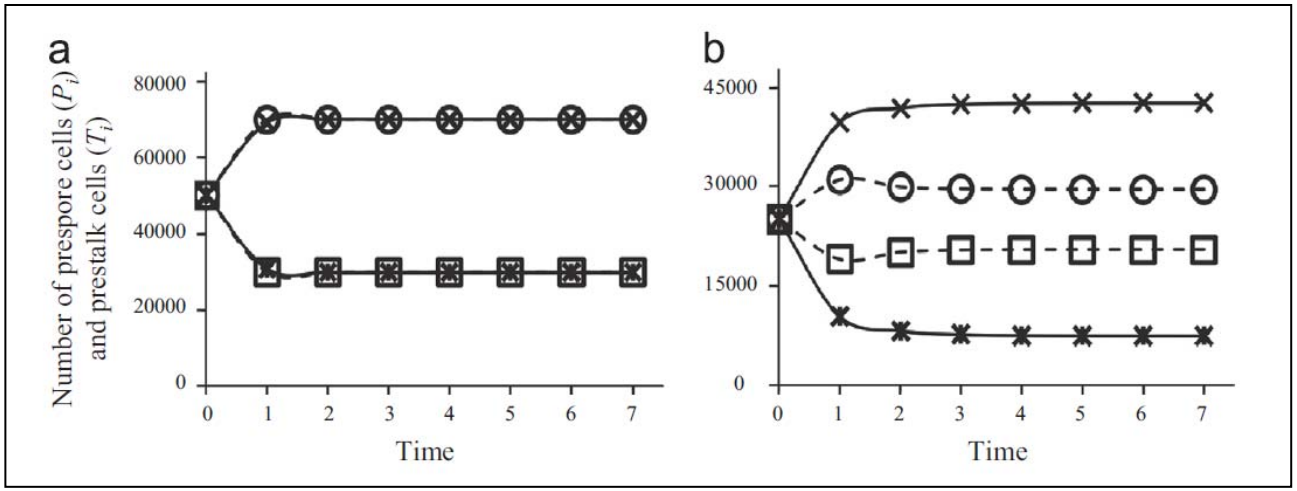
Uchinomiya K & Iwasa Y., **Evolution of stalk/spore ratio in a social amoeba: Cell-to-cell interaction via a signaling chemical shaped by cheating risk**, 2013, Journal of Theoretical Biology, (336) 110–118.



$$\frac{dT}{dt} = f(C)P - g(C)T, \qquad f(C) = f_0 C, \qquad \frac{dC}{dt} = aP - bCT.$$

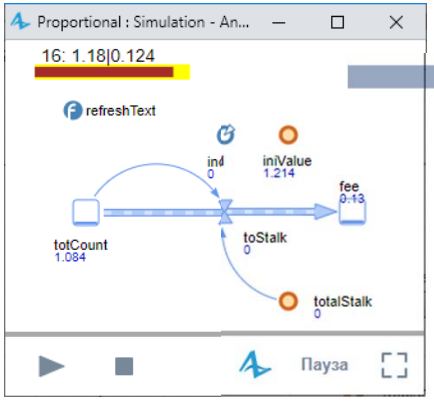
$$\frac{dP}{dt} = -\frac{dT}{dt}, \qquad g(C) = \frac{g_0}{C},$$

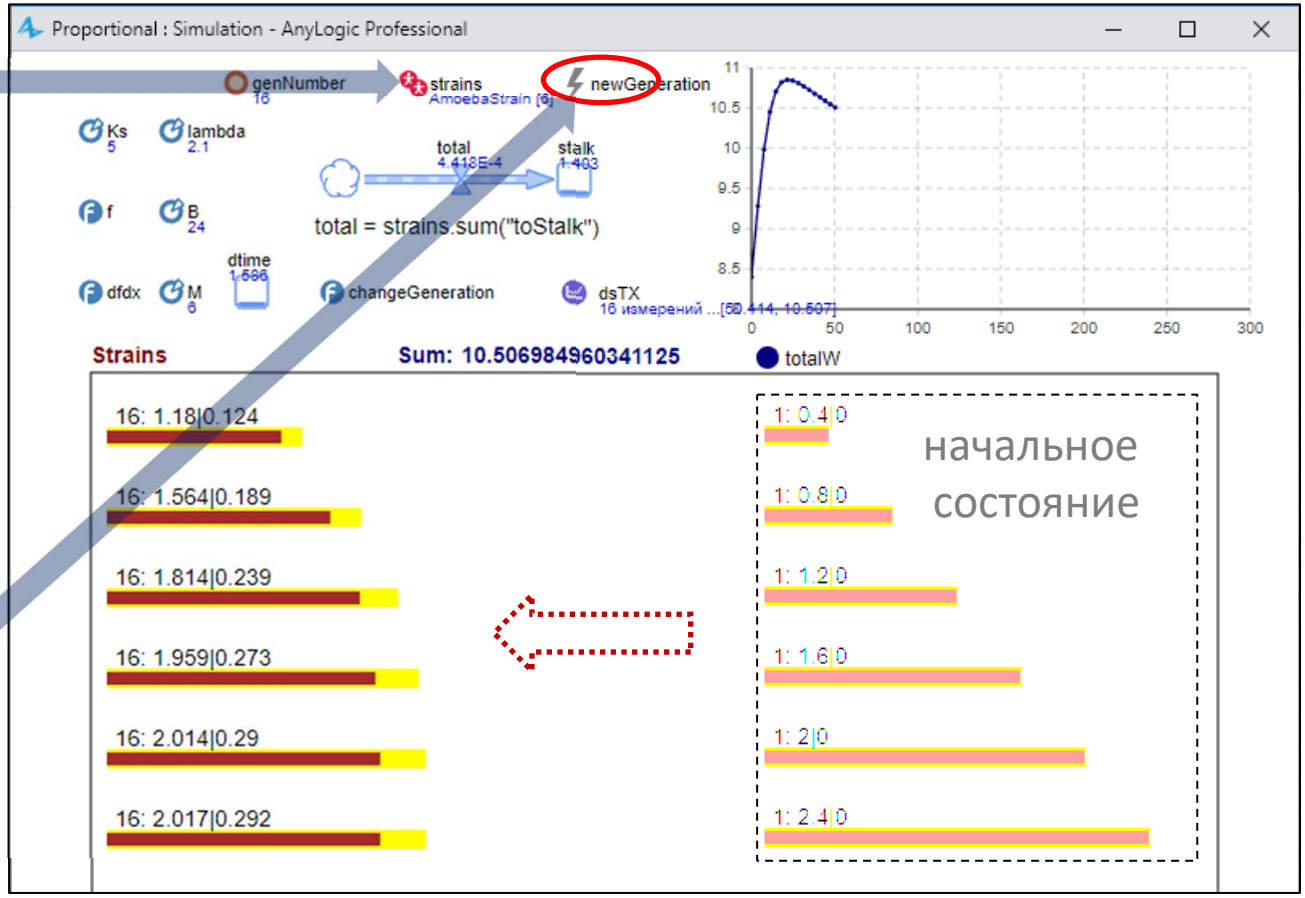
$$\frac{\hat{T}}{\hat{P}} = \left(\frac{f_0}{g_0}\right)^{1/3} \left(\frac{a}{b}\right)^{2/3}.$$



Исследовалось изменение параметров интенсивности выработки сигнального секрета *a* и чувствительности к нему f_0 под прессом естественного отбора. Показано, что для сообществ с несколькими штаммами интенсивность выработки сигнального секрета возрастает, а чувствительность к нему падает, что представляет собой защитную адаптацию к «мошенническим» стратегиям

Социальные амебы. Модель со сменой поколений





$$f \sim \frac{1}{1 + e^{K \cdot (N_{0.5} - \mathbf{n})}}$$

Смена поколений:

$$W_i^{k+1} = \lambda \cdot W_i^k \cdot f\left(\mathbf{S}_{neg}\left(W_1^k, W_1^k, \ldots W_M^k\right)\right) \cdot \left(1 - \frac{\mathbf{W}_\Sigma}{B}\right)$$

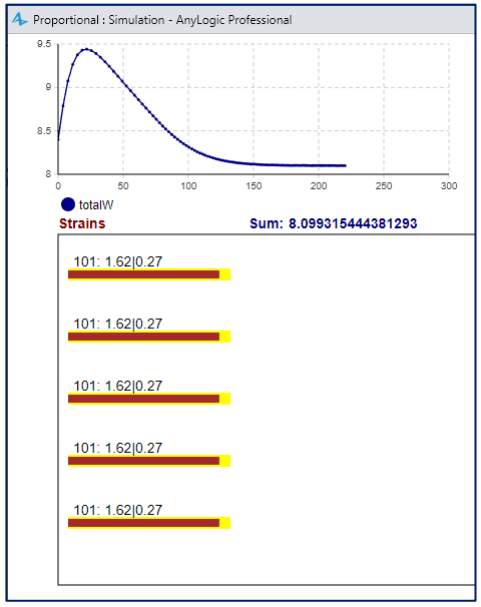
Аналог уравнения Ферхюльста

Социальные амебы. Модель со сменой поколений

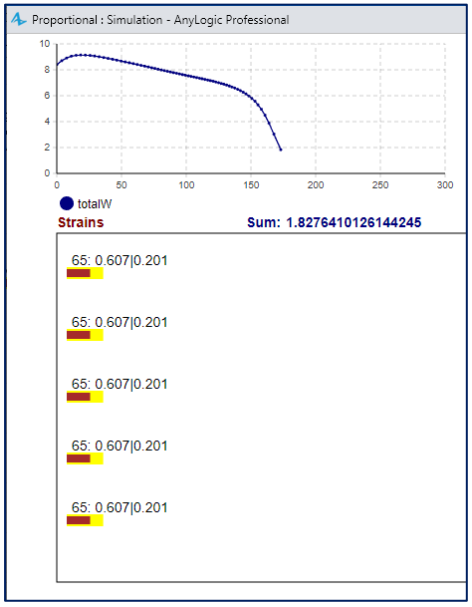
Основные результаты:

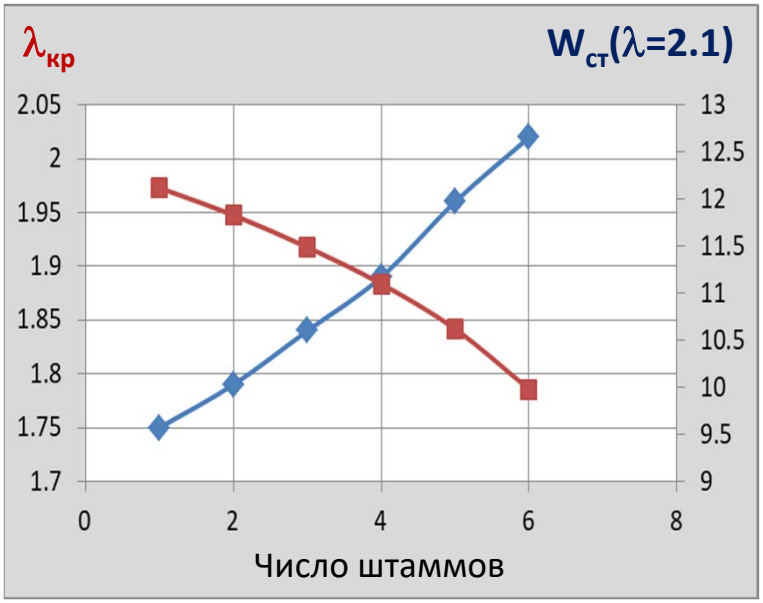
- В процессе коэволюции численность различных штаммов, составляющих популяцию, выравнивается (влияние эффекта «продразвёрстки»)
- Дальнейшее развитие гетеорогенной популяции может приводить к вырождению («трагедия общин») или достижению стационарной численности в зависимости от параметров модели и начального распределения численностей клонов
- Устойчивость популяции падает с увеличением числа одновременно присутствующих в сообществе штаммов различного генотипа

λ=1.96



λ=1.94





Социальные амёбы. Репликаторное уравнение

Дискретный случай (Hofbauer & Sigmund, 1998):

$$\dot{x}_i = x_i \cdot \left(\varphi_i(\mathbf{x}) - \bar{\varphi}\right)$$

Непрерывный случай:

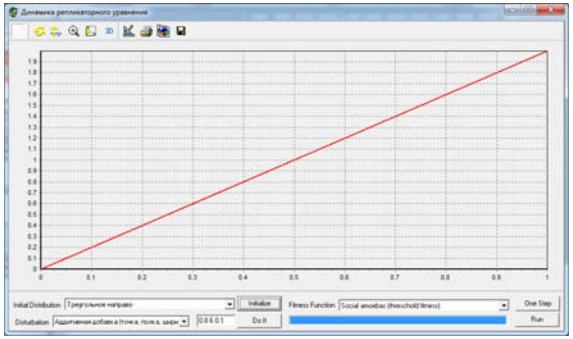
$$\frac{\partial \mu(x,t)}{\partial t} = \mu(x,t) \cdot \left(\varphi(x) - \bar{\varphi}\right);\ \bar{\varphi} = \int_X \varphi(x) \cdot \mu(x,t) \cdot dt$$

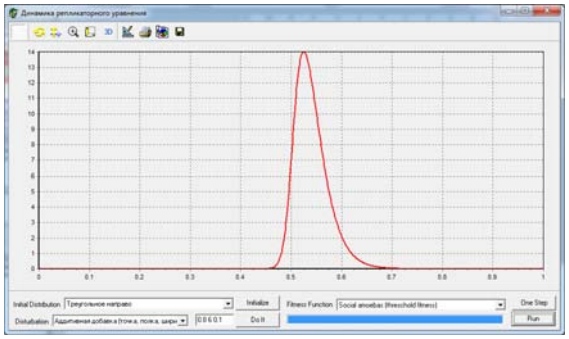
$$\varphi_i(x_i) = (1 - x_i) \cdot S\left(x_i + \sum_{j=1; j \neq i}^{N} x_j\right)$$

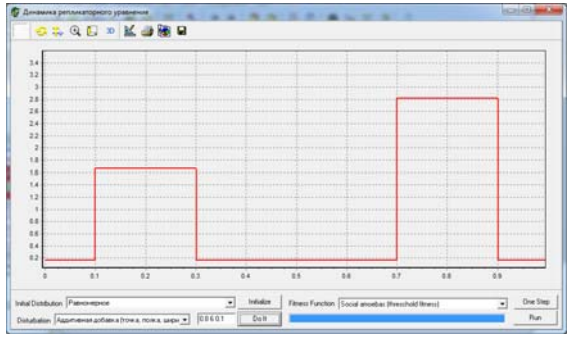
Для случая парных взаимодействий (N=2) :

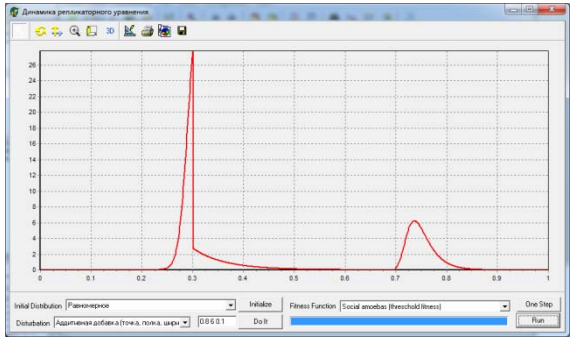
$$\varphi(x) = (1-x) \cdot \int_0^1 S(x+t) \cdot f(t) \cdot dt$$

S – пороговая или сигмоидальная функция

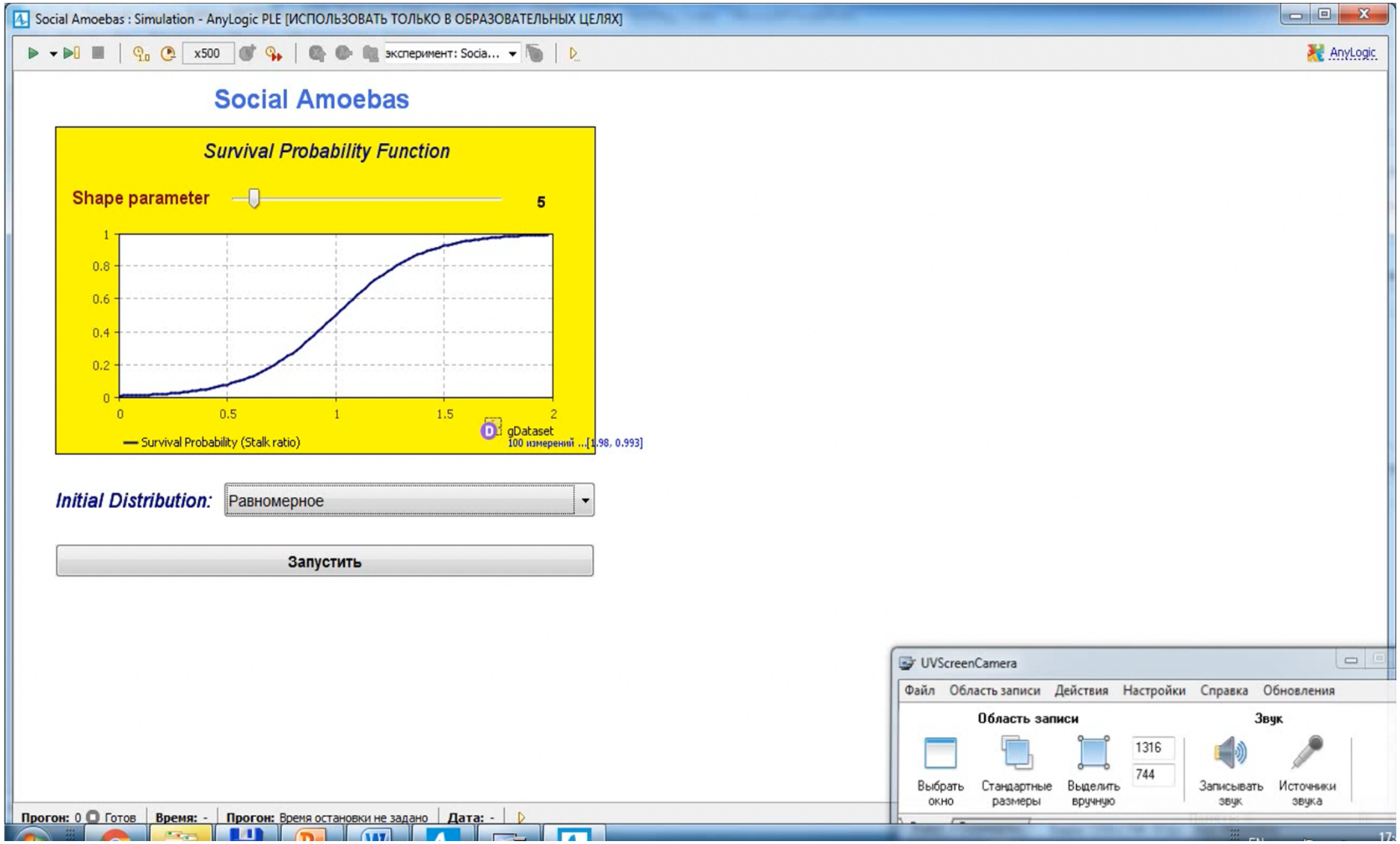








Социальные амёбы. Агентная модель



Идеи и перспективы

Аналитическое исследование влияние вида функции приспособленности на появление «трагедии общин». Причина уменьшения суммарного вклада при увеличении количества одинаковых по мощности клонов – незаинтересованность «бедных» клонов в развитии инфраструктуры. Возможно, наличие точки перегиба спасает от «трагедии общин».

Постановка задачи с ориентацией не на увеличение собственной мгновенной приспособленности. Ведь с эволюционной точки зрения надо бороться не за численность, а за частоту. И тогда, возможно, кормить паразитов невыгодно. Стратегия врЕменного «демпинга».

Переход к рассмотрению популяции клонов, гетерогенных не только по численности и/или эгоистичности но и по виду функции приспособленности.

Построение более содержательной и менее «нагруженной» модели сигнальной регуляции и «античитерства» для симбиотической колонии одноклеточных организмов.

Сравнение умозрительных теоретических построений с фактическими экспериментальными данными.

Этика простейших

Matsuda & Harada, 1990

Wickler (1976) predicted that the cercariae in an ant will be found to be a polyembryonic clone. By reasoning similar to ours, however, the group may not necessarily be formed by a single clone for self-sacrifice to evolve. Self-sacrifice is advantageous, even when a group is formed of multiple clones, if transmitted cercariae include relatives of the self-sacrificing individual.

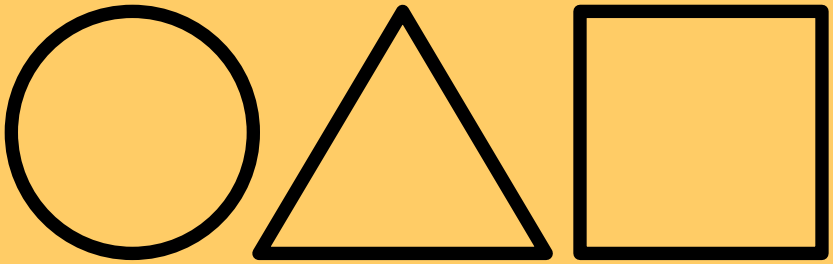
Matsuda & Harada, 1990

For organisms in which individuality is ambiguous such as plants and cellular slime molds, the individual selection theory can be partly applied. In such organisms, an organism does not optimize its overall fitness, rather clones composing it maximize their fitness in a non-co-operative game. The theoretical study presented in this paper may give an explanation of "altruistic" behavior of "individuals".

G.Shaulsky, R.H. Kessin. The Cold War of the Social Amoebae. Current Biology, (17) 2007

Social amoebae display many of the behaviors that have inspired the works of William Donald Hamilton, Richard Dawkins, John Maynard Smith and others. The amoebae of *D. discoideum* and related species exhibit altruism and cheating and can discriminate between self and kin. Unlike many other interesting social organisms, amoebae are easy to collect in the wild and are amenable to laboratory experimentation. With the power of genetics and genomics, the molecular basis of social behavior is now being examined. Although the molecular details of social processes are not likely to be common in all multicellular organisms, the principles are likely to be very similar. We expect the following decade to yield many interesting discoveries on the molecular basis of sociality.

Спасибо за внимание !



alex.topaj@gmail.com