

МОДЕЛЬ ЛОТКИ-ВОЛЬТЕРРА КОНКУРЕНЦИИ ДВУХ ВИДОВ И ЭКСПЕРИМЕНТЫ ГАУЗЕ: ИМЕЕТСЯ ЛИ МЕЖДУ НИМИ СООТВЕТСТВИЕ?

© 2015 г. Л.В. Недорезов

Центр междисциплинарных исследований по проблемам окружающей среды РАН,
191187, Санкт-Петербург, наб. Кутузова, 14

E-mail: l.v.nedorezov@gmail.com

Поступила в редакцию 08.05.15 г.

Анализ отклонений между траекториями модели Лотки–Вольтерра конкуренции двух видов и экспериментальными данными Г.Ф. Гаузе по совместному культивированию *Paramecium aurelia* и *Paramecium caudatum* показывает, что с большой вероятностью никакого соответствия между модельными и экспериментальными данными нет. Тестирование совокупностей отклонений проводили на симметричность относительно начала координат (критерии Колмогорова–Смирнова, Лемана–Розенблатта, Вальда–Вольфовица и Манна–Уитни), а также на наличие/отсутствие сериальной корреляции (критерии Сведа–Эйзенхарта и тест «скачков вверх–скачков вниз»).

Ключевые слова: модель Лотки–Вольтерра, конкуренция, данные Гаузе, аппроксимация.

Видимо, не существует в природе учебника по экологическому моделированию, в котором не были бы представлены результаты известных опытов Г.Ф. Гаузе [1] по культивированию популяций простейших и анализу динамики их численности. Эти результаты используются, в частности, как иллюстрации соответствия экспериментальных траекторий и траекторий модели Ферхюльста [2] и как иллюстрации соответствия экспериментальных траекторий и траекторий моделей Лотки–Вольтерра конкуренции двух видов и системы «хищник–жертва» [3,4].

Следует однако заметить, что в работе [1] статистический анализ соответствия траекторий модели Ферхюльста и траекторий модели Лотки–Вольтерра с экспериментальными данными не проводился. Кроме этого, как было показано в работах [5–7], модель Ферхюльста не всегда является моделью, дающей наилучшую аппроксимацию данных. Тестирование модели проводилось на данных, представленных на рис. 24 и 25 в монографии Г.Ф. Гаузе [1].

При тестировании предполагалось, что модель дает удовлетворительную аппроксимацию данных, если совокупность отклонений экспериментальных данных от траекторий модели удовлетворяет ряду статистических тестов для некоторого фиксированного уровня значимости. В дальнейшем из всей совокупности точек пространства параметров модели выбирали такие, для которых используемые статистические тесты показывают экстремальные значения (что

вполне можно рассматривать как наилучшую аппроксимацию данных). Совокупности отклонений тестировали на симметричность (относительно нуля) по критериям Колмогорова–Смирнова, Лемана–Розенблатта, Вальда–Вольфовица и Манна–Уитни [8–10]. Монотонность ветвей функции плотности распределения тестировали с помощью коэффициентов ранговой корреляции Спирмена и Кендалла. Последовательность отклонений также тестировали на наличие/отсутствие сериальной корреляции: для этого использовали критерии Сведа–Эйзенхарта и тест «скачков вверх–скачков вниз» [8–10].

На этих же рисунках (рис. 24 и 25 в работе [1]) представлены данные по совместному культивированию *Paramecium aurelia* и *Paramecium caudatum*. В обоих случаях численность *P. caudatum* снижается, численность *P. aurelia* нарастает, что трактуется как конкурентное вытеснение одного вида другим. Более того, на рисунках представлены кривые, аппроксимирующие данные и похожие на траектории системы уравнений Лотки–Вольтерра.

Для тестирования отклонений экспериментальных значений от траекторий модели Лотки–Вольтерра использовали те же критерии, что указаны выше. Предполагалось, что модель дает удовлетворительную аппроксимацию данных только тогда, когда для выбранного уровня значимости для *обеих совокупностей отклонений статистические тесты дают удовлетворительные результаты.*

Схема проверки соответствия была организована следующим образом. В ограниченном множестве шестимерного пространства параметров модели (начальные значения численностей в экспериментах были фиксированы и не подлежали оценке по имеющимся данным) случайным образом выбиралась точка (с равномерным распределением). Для обоих случаев ограниченное множество было таковым: $0 \leq K \leq 200$, где K – максимально допустимая численность, $0 \leq \alpha \leq 2$, где α – коэффициент интенсивности размножения (произведение αK – мальтузианский параметр), $0 \leq \gamma \leq 10$, где γ – коэффициент взаимодействия популяций. Правые границы для коэффициентов модели превосходят соответствующие значения, указанные в работе [1] (иногда в два раза).

Для полученных значений параметров модели методом Рунге–Кутты четвертой степени с шагом 10^{-4} находилось решение модели Лотки–Вольтерра и вычислялись отклонения (считалось, что время между получением экспериментальных значений с интервалом в одни сутки равно единице времени модели). Для каждого случая было разыграно свыше 10^7 случайных точек, и ни в одном из случаев для 5% уровня значимости модель Лотки–Вольтерра не дала удовлетворительной аппроксимации.

Проведенные численные эксперименты дают основание для заключения о том, что с большой вероятностью модель Лотки–Вольтерра не имеет никакого отношения к экспериментам Г.Ф. Гаузе. Таким образом, некая похожесть в поведении траектории модели и экспериментальных данных не дает оснований для утверждения о хорошем соответствии теории и эксперимента.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. G.F. Gause, *The Struggle for Existence* (Williams and Wilkins, Baltimore, 1934)
2. P. F. Verhulst, *Corresp. Math. et Phys.* **10**, 113 (1838).
3. V. Volterra, *Lecons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie* (Gauthiers-Villars, Paris, 1931)
4. A. I. Lotka, *J. Amer. Chem. Soc.* **42** (8). 1595 (1920).
5. Л. В. Недорезов, *Журн. общ. биологии* **73** (2), 114 (2012).
6. L. V. Nedorezov, *Population Dynamics: Analysis, Modelling, Forecast* **1** (1). 47 (2012).
7. Л. В. Недорезов, *Биофизика* **60** (3), 564 (2015).
8. Л. Н. Большев и Н. В. Смирнов, *Таблицы математической статистики* (Наука, М., 1983)
9. И. Ликеш и Й. Ляга, *Основные таблицы математической статистики* (Финансы и статистика, М., 1985)
10. М. Холлендер и Д. Вулф, *Непараметрические методы статистики* (Финансы и статистика, М., 1983)

Lotka-Volterra Model of Competition between Two Species and Gause Experiments: Is There Any Correspondence?

L.V. Nedorezov

Research Center for Interdisciplinary Environmental Cooperation (INENCO), Russian Academy of Sciences, nab. Kutuzova 14, St.Petersburg, 191187 Russia

Analysis of deviations between trajectories of Lotka–Volterra model of competition between two species and G.F. Gause experimental time series on combined cultivation of *Paramecium aurelia* and *Paramecium caudatum* shows that with rather big probability there is no correspondence between model and experimental datasets. Testing of sets of deviations was provided on symmetry with respect to origin (Kolmogorov–Smirnov, Lehmann–Rosenblatt, Wald–Wolfowitz, and Munn–Whitney criterions) and on existence/absence of serial correlation in sequences of residuals (Swed–Eisenhart and “jumps up-jumps down” tests).

Key words: Lotka–Volterra model, competition, Gause dataset, fitting

Сдано в набор 15.06.2015	Подписано к печати 14.08.2015	Дата выхода в свет 15.09.2015	Формат 60x88 ¹ / ₈
Цифровая печать	Усл. печ. л. 26,0	Усл. кр.-отт. 3,2 тыс.	Уч.-изд. л. 26,1
	Тираж 119 экз.	Зак. 482	Цена свободная

Учредители:
Российская академия наук,
Институт биофизики клетки РАН

Издатель: Российская академия наук. Издательство «Наука»
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

Отпечатано в ППП «Типография «Наука», 121099, Москва, Шубинский пер., 6