

Анализ работ Г.Ф. Гаузе о динамике численностей видов в биологических сообществах

В.Н. Тутубалин, Ю.М. Барабашева, Г.Н. Девяткова, Е.Г. Угер

Содержание

Предисловие.....	1
1. Математическое введение: модель хищника и жертвы, модель конкуренции, теорема Гаузе и закон Гаузе.....	3
2. Исходные материалы.....	7
3. Хищники и жертвы.....	8
4. Конкуренция.....	9
4.1. Эксперименты без смены среды и прореживания.....	10
4.2. Эксперименты со сменой среды и частичным прореживанием популяций.....	13
4.2.1. Работа [6], таблица 4.....	15
а) Как Гаузе обрабатывал свои данные.....	15
б) Новая обработка данных Гаузе.....	18
4.2.2. Работа [6], таблица 3.....	34
а) Как Гаузе обрабатывал свои данные.....	34
б) Новая обработка данных Гаузе.....	34
4.2.3. Работа [4], таблица 4.....	37
а) Как Гаузе обрабатывал свои данные.....	37
б) Новая обработка данных Гаузе.....	38
4.2.4. Работа [4], таблица 2.....	40
Заключение.....	42
Литература.....	44

Предисловие

Примерно двести лет назад, т.е. в начале XIX века, было опубликовано несколько изданий знаменитой книги Лапласа «Аналитическая теория вероятностей». Правда, собственно «Аналитическую теорию», т.е. математический аппарат, в изложении Лапласа понять невозможно, так как Лаплас использует математический анализ неким странным для нас образом. Но к счастью, математике предпослано предисловие под названием «Философский очерк (Essai philosophique) теории вероятностей», в котором Лаплас излагает основные выводы без использования математических формул, и этот «Очерк» вполне понятен. В частности, немало места уделяет Лаплас вопросу о вероятности свидетельств, т.е. вопросу о том, следует ли доверять показаниям очевидцев, которые доходят до нас не прямо, а через более или менее длинную цепочку промежуточных свидетельств. Упрощенно говоря, схема такова. Если каждый очередной свидетель (т.е. передаточное звено) так любит правду, что искажает ее (сознательно или нет) только с вероятностью 1/10, то в длинной цепочке таких свидетелей обязательно кто-нибудь соврет. Следовательно, свидетельствам, прошедшим через ряд передаточных звеньев, доверять никак нельзя. Лаплас не уточняет, какие именно свидетельства он имеет в виду, но по намекам и контексту можно предположить, что под прицелом его критики находятся ветхозаветные и евангельские чудеса.

Однако критика Лапласа вполне применима и к нашим современным средствам массовой информации. Впрочем, в советские времена вопрос о достоверности поставляемой информации даже и не обсуждался – из-за наличия явной цензуры и социально-политического заказа предполагалось, что средства массовой информации всегда врут (а между прочим, это не обязательно было так в каждом отдельном случае). Поэтому было некоторым открытием, когда оказалось, что и в эпоху «свободы слова»

достоверность проходящей в СМИ информации далеко не бесспорна. Так вот, критика Лапласа показывает, что иначе и не может быть. Надо иметь в виду, что оценка правдоподобности очередной передачи информации числом $(1-1/10) = 9/10$ не занижена, а завышена, если учесть, что человек может солгать не по субъективному злему умыслу, а в силу отсутствия у него достаточно полной информации. Что-то он наблюдал, но основную часть информации домысливает. Например, если некий журналист даже оказался, по случайному стечению обстоятельств, прямо на месте массовой уличной драки, он вряд ли может с уверенностью сказать, кто же именно эту драку первый начал или спровоцировал.

Интересно, что и в передаче от поколения к поколению сведений о тех или иных замечательных научных работах действует та же модель Лапласа. В данной статье мы прослеживаем действие этой модели на примере работ Гаузе по динамике численностей биологических видов (в лабораторных биологических сообществах), в которых (как это принято считать) была использована и подтверждена модель дифференциальных уравнений. Общие исторические обстоятельства таковы.

В начале 1930-х годов в лаборатории экологии Института зоологии МГУ работал молодой и блестяще одаренный Георгий Францевич Гаузе (1910 – 1986). В это время он интересовался так называемой «математической теорией борьбы за существование», которая была предложена в 1920-х годах Вольтерра и Лотка. Суть теории состоит в предположении, что динамика численностей взаимодействующих видов в биологическом сообществе описывается системой обыкновенных дифференциальных уравнений. Их общий вид (с точностью до значений некоторых параметров) определяется из довольно примитивных биологических соображений, а значения параметров подлежат оценке из эксперимента. Последнего (т.е. экспериментального подтверждения теории и определения параметров) остро не хватало. За эту проблему и взялся Гаузе. Надо сказать, что его блестящая одаренность относилась не только к биологии. Мы увидим ниже, что Гаузе был в состоянии правильно доказать не очень простую математическую теорему. Кроме того, его энтузиазм подогревался обоснованной надеждой получить рокфеллеровскую стипендию, т.е. хотя бы на время вырваться за рубеж (стипендию не получил, но получил премию ЦК комсомола). Надежда на зарубежный грант стимулировала публикацию работ Гаузе за границей, что принесло ему мировую известность. «Теорема Гаузе» и «закон конкурентного вытеснения Гаузе» числятся среди основных положений, на которых базируется популяционная экология. Таким образом, за те примерно 75 лет, которые прошли со времени появления этих работ Гаузе, реализовался процесс внедрения некоторых закономерностей (как предполагается, полученных им) в общественное сознание биологов.

Но, в отличие от обстоятельств уличной драки, в данном случае сохранились документальные свидетельства того, что реально произошло, в виде научных публикаций самого Георгия Францевича. Анализируя эти публикации, можно (правда, лишь отчасти) восстановить истинную картину самих экспериментов и соответствия между экспериментами и теорией, чем мы и занимаемся в данной работе. Это имеет следующее прикладное значение.

В математическом образовании биологов сейчас имеется курс, посвященный применениям математики в биологии, а в нем есть раздел «математическое моделирование в биологии». Преподавание этого раздела сейчас неудовлетворительно в том смысле, что математические модели не сопоставляются с результатами реальных экспериментов. Об этой задаче легко сказать, но трудно сделать, потому что биологические работы, как правило, публикуются без таблиц исходных наблюдений. Среди широко известных авторов именно Гаузе опубликовал достаточно подробно такие таблицы. Например, для некоторых экспериментов им были приведены даже результаты определения численностей по отдельным повторностям одного опыта, а не

только лишь усредненные данные. Таким образом, получается, что для преподавания «математического моделирования в биологии» «свет сошелся клином» на работах Гаузе. Фактический материал этих работ достаточно обширен для целей преподавания и нисколько не устарел, потому что в технике биологического эксперимента со времен Гаузе никакой особой революции не произошло. Однако при анализе тех обработок, которые делал Гаузе со своими данными, мы убедились, что часть обработок сделана, мягко выражаясь, «легкомысленно». Поэтому в данной статье мы представляем и новые обработки этих данных, имея в виду, что они (возможно) будут использованы в целях преподавания.

1. Математическое введение: модель хищника и жертвы, модель конкуренции, теорема Гаузе и закон Гаузе.

Модель хищник-жертва. Не вдаваясь в историю создания этой модели, кратко изложим ее математическую суть. Рассматривается биологическое сообщество, состоящее только из двух видов: первый вид (жертва) служит пищей для другого (хищника). Модель дифференциальных уравнений для численностей этих видов выводится из крайне примитивных биологических соображений. Именно, если в данный момент t сообщество состоит из $N_1(t)=N_1$ жертв и $N_2(t)=N_2$ хищников, то за время dt в отсутствие хищников прибавилось бы $bN_1(t)dt$ жертв, где b – коэффициент, определяющий скорость размножения жертв. Но при наличии хищников часть жертв будет ими съедена. Какая именно часть? Вероятность встречи хищника и жертвы (если они просто независимо друг от друга блуждают в биотопе), очевидно, пропорциональна произведению N_1N_2dt , и какая-то часть k_1 этих встреч закончится гибелью жертвы. Поэтому для численности жертв получается уравнение

$$\frac{dN_1}{dt} = bN_1 - k_1N_1N_2 = bN_1\left(1 - \frac{k_1}{b}N_2\right). \quad (1)$$

Что касается хищников, то при отсутствии жертв (т.е. пищи) за время dt вымерла бы некоторая их часть, равная $(-aN_2dt)$, но возможность поглотить пищу, пропорциональную N_1N_2 , приведет (как предполагается) к их размножению в количестве, пропорциональном поглощенной пище, т.е. прибавится $k_2N_1N_2dt$ новых хищников. Поэтому получается уравнение

$$\frac{dN_2}{dt} = k_2N_1N_2 - aN_2 = aN_2\left(\frac{k_2N_1}{a} - 1\right). \quad (2)$$

Уравнения (1) и (2) и представляют собой классическую модель хищник-жертва. Насколько следует верить в то, что эта модель описывает какую-то биологическую реальность? Ответ: соображения, использованные при выводе уравнений модели, настолько примитивны по отношению к сложному поведению биологических сообществ, что априори нельзя ожидать от этой модели ничего хорошего. Но вся математическая физика возможна лишь благодаря тому, что в некоторых случаях модели, выведенные из примитивных соображений, оказываются гораздо умнее своих предпосылок. А в каких случаях это так, нужно узнавать на опыте. Поэтому после появления этой модели остро стоял вопрос о ее проверке путем наблюдений в природных и/или экспериментальных лабораторных сообществах: послал в данном случае или нет Высший Разум удачу теоретикам?

Модель хищник-жертва имеет одно свойство, чрезвычайно ценное для возможной опытной проверки. Не то, чтобы система уравнений (1), (2) решалась в явном виде при помощи писания формул на бумаге, но для этой системы можно найти то, что называется *первым интегралом*, т.е. некоторое уравнение, которому обязаны удовлетворять точки, лежащие на траекториях системы. С этой целью разделим первое уравнение на второе и немного преобразуем получившуюся дробь. Получим уравнение с разделяющимися переменными

$$\left(\frac{k_2}{ab} - \frac{1}{bN_1}\right)dN_1 = \left(\frac{1}{aN_2} - \frac{k_1}{ab}\right)dN_2. \quad (3)$$

В математическом анализе имеется такое замечательное свойство *инвариантности первого дифференциала*, согласно которому можно забыть, что переменные N_1, N_2 в уравнении (3) сами являются функциями некоторой переменной t , и проинтегрировать это соотношение так, как если бы эти переменные ни от чего не зависели. Сделав это, получаем

$$\frac{k_2}{ab} N_1 - \frac{1}{b} \ln N_1 = \frac{1}{a} \ln N_2 - \frac{k_1}{ab} N_2 + C, \quad (4)$$

где C – произвольная постоянная. И вот тут наступает тонкий момент, на который мало кто из преподавателей математического анализа обратит внимание. Дело в требованиях размерности. Численности N_1, N_2 могут быть численностями популяций в каком-нибудь сосуде (тогда эти величины безразмерны), а могут быть и *плотностями*, т.е. численностями на единицу площади или объема. Если фиксировать эту единицу, то и в этом случае можно считать N_1, N_2 величинами безразмерными. Но если при этом забыть зафиксировать единицу времени, то параметры a, b, k_1, k_2 модели хищник-жертва окажутся *размерными* (размерности (время)⁻¹), а произвольная постоянная C в (4) получит размерность времени. Чтобы при потенцировании выражения (4) под знак экспоненты не попала размерная величина, надо эту операцию делать с осторожностью: например, умножить обе части (4) на a . В результате получим первый интеграл вида

$$\exp\left[\frac{1}{b}(k_2 N_1 + k_1 N_2)\right] = N_1^{\frac{a}{b}} N_2 \exp(aC). \quad (5)$$

Формула (5), надо сказать, мерзкая. Собственно говоря, для получения решения системы уравнений (1) и (2) полагается выразить из (5) переменную N_2 как функцию от N_1 и подставить полученное выражение в уравнение (1), тогда переменные опять разделятся и уравнение можно будет решить в квадратурах. Но эти квадратуры вряд ли вычислятся в сколько-нибудь явном виде (потому что и само решение уравнения (5) относительно N_2 в явном виде не выражается). Но можно разобраться, что при некоторых значениях C уравнение (5) задает в положительном квадранте $N_1, N_2 > 0$ замкнутую кривую. Эта кривая и есть знаменитый вольтерровский цикл. Траектория системы уравнений хищник-жертва вечно вращается по этому циклу, что соответствует периодическим колебаниям численностей хищников и жертв.

Какие перспективы открывались бы перед биологической наукой, если бы система хищник-жертва хоть в каких-нибудь случаях описывала реальную динамику численностей? В принципе, для определения параметров модели нет необходимости наблюдать весь цикл. Если бы мы могли наблюдать численности достаточно точно (так, чтобы по наблюдениям можно было определять и производные $dN_1/dt, dN_2/dt$), то каждое такое наблюдение в какой-то точке t давало бы нам два линейных уравнения относительно неизвестных параметров. Мы определили бы из этих уравнений значения параметров. А затем могли бы предсказать (численным интегрированием системы (1),(2)) не только размеры и форму вольтерровского цикла, но и период обращения по нему. Биология сделалась бы количественной наукой наподобие небесной механики. Вот мы и посмотрим в дальнейшем, в какой мере эксперименты Гаузе позволяют надеяться на такую перспективу.

Модель конкуренции двух видов. Теория начинается с модели логистического роста одновидовой экспериментальной популяции, которая имеет вид следующего дифференциального уравнения:

$$dN(t)/dt = bN(t)\left(1 - \frac{N(t)}{K}\right), \quad (6)$$

где $N(t)$ – численность популяции в момент t , b – параметр, определяющий скорость экспоненциального роста популяции, если ее численность невелика, и K – предельная численность популяции. В простейшем мыслимом случае эта предельная численность определяется количеством пищи, но биологически реальными являются случаи, когда вмешивается еще загрязнение среды продуктами жизнедеятельности и другие факторы. Принято считать, что под K понимается предельная «емкость экологической ниши», созданной в данных природных или экспериментальных условиях, однако из-за нечеткости самого понятия экологической ниши это не дает каких-либо возможностей для количественного определения этой константы. Практически она определяется путем наблюдения предельной численности, до которой может дорасти популяция.

Уравнение (6) решается путем разделения переменных (это также является использованием «инвариантности первого дифференциала»), и его решение имеет следующий вид:

$$N(t) = K / (1 + (\frac{K}{N(0)} - 1)e^{-bt}) = K / (1 + y(0)e^{-bt}), \quad y(t) = \frac{K}{N(t)} - 1. \quad (7)$$

Отметим для использования в дальнейшем еще следующие формулы:

$$y(t+h) = y(t)e^{-bh}, \quad \Delta \ln N(t) = \ln N(t+h) - \ln N(t) = \ln \frac{N(t+h)}{N(t)} = \ln \frac{1+y(t)}{1+y(t)e^{-bh}}. \quad (8)$$

Графически решение (7) как функция от t представляет собой S-образную кривую, которая монотонно изменяется от значения $N(0)$ (предполагаемого много меньшим, чем K) до предельной численности K . В эксперименте наблюдается несколько значений t_i с соответствующими значениями $N(t_i)$. По этим наблюдаемым значениям Гаузе подбирает значения параметров b и K . Для этого сначала глазомерно определяется предельная численность K , а затем по наблюдаемым значениям $N(t_i)$ вычисляются значения $y(t_i)$. В силу первой из формул (8), логарифмы этих последних значений должны в идеале укладываться на прямую с угловым коэффициентом $(-b)$. Прямая проводилась на глаз. Понятно, что при таком способе «объяснения» наблюдаемых данных логистической кривой практически любая монотонная функция может сойти за логистическую. Мы в дальнейшем увидим, что в одной из своих работ о парамециях Гаузе совершает эту ошибку с довольно серьезными последствиями.

Собственно говоря, уравнение (6) биологически ничем не обосновано: понятно, что скорость роста популяции должна монотонно убывать с ростом плотности популяции (если в экспериментах исключена лагфаза). Но почему именно так, что логарифмическая скорость роста $d \ln N(t) / dt = b(1 - \frac{N(t)}{K})$ убывает в точности по линейному закону (относительно переменной $N(t)$)? Однако, во времена Гаузе логистический закон роста одновидовой популяции, по-видимому, считался твердо установленным.

Ситуация, которой детально занимается Гаузе в [4] и [6], относится к случаю двух совместно обитающих видов, которые конкурируют за общий ресурс. Если этим ресурсом является пища и известно, что одна особь второго вида потребляет, скажем, втрое больше, чем особь первого вида, то при наличии в общей среде N_1 особей первого вида и N_2 особей второго вида рост первого вида будет тормозиться ровно так же, как если бы присутствовал только первый вид, но в числе $N_1 + \alpha N_2$ (где $\alpha=3$) особей. Соответственно, рост второго вида будет тормозиться, как при числе $\beta N_1 + N_2$ его особей, где $\beta=1/\alpha=1/3$. Гаузе замечает, что в биологически более реальном случае, когда конкуренция идет не только за пищу, не обязательно выполнение соотношения $\beta=1/\alpha$, и в результате приходит к системе уравнений

$$dN_1(t) / dt = b_1 N_1(t) (1 - \frac{N_1(t) + \alpha N_2(t)}{K_1}), \quad dN_2(t) / dt = b_2 N_2(t) (1 - \frac{N_2(t) + \beta N_1(t)}{K_2}). \quad (9)$$

Теорема Гаузе есть правильно доказанная математическая теорема, описывающая качественное поведение траекторий системы уравнений (9) (естественно, в положительном квадранте $N_1, N_2 > 0$ и при положительных значениях всех параметров). Изложение Гаузе (см. начало его работы [6]), правда, не совсем удачно. Он зачем-то делит одно уравнение системы (9) на другое, в результате чего получается громоздкое и ненужное выражение для $dN_1(t)/dN_2(t)$, но забывает сообщить предполагаемому читателю-нематематику следующий факт из аналитической геометрии. Прямая с уравнением $Ax + By + C = 0$ делит плоскость (x, y) на две полуплоскости, в одной из которых левая часть последнего уравнения положительна, а в другой – отрицательна. Это утверждение нужно вот для чего.

Рассматриваются уравнения изоклин вертикальных и горизонтальных касательных, т.е. в случае системы (9) две прямые: «верт», задаваемая уравнением $N_1 + \alpha N_2 = K_1$, и прямая «гор», задаваемая уравнением $\beta N_1 + N_2 = K_2$. Каждая из этих прямых отсекает от квадранта $N_1, N_2 > 0$ нижний треугольник, в котором соответствующая производная (т.е., соответственно $dN_1(t)/dt$ или $dN_2(t)/dt$) положительна. Выше прямой эта производная, наоборот, отрицательна. С учетом этого замечания на изоклинах расставляются стрелочки: куда входит или откуда выходит траектория системы (9). Важно, что эти стрелочки расставляются не только на изоклинах, но и (мысленно) во всех точках неотрицательного квадранта, после чего оказывается геометрически ясной картина качественного поведения траекторий. Гаузе разбирает два основных случая: пересекаются изоклины или нет, а каждый из этих случаев распадается еще на два случая, в зависимости от того, какая изоклина (или часть изоклины от точки ее пересечения с одной из осей координат до точки пересечения изоклин) лежит выше или ниже другой изоклины. Эти случаи связываются со значениями параметров K_1, K_2 и α, β , так что перебор всех случаев делает доказательство нетривиальным.

В трех случаях из четырех качественная картина поведения траекторий такова, что после достаточно долгого периода конкуренции остается лишь один вид (второй исчезает в результате конкурентного вытеснения). Если изоклины не пересекаются, то вид-победитель не зависит от начального условия. Если изоклины пересекаются, но точка их пересечения является неустойчивым узлом, то «победитель» зависит от начального условия. Но самым интересным является четвертый случай, когда точка пересечения изоклин является устойчивым узлом. В терминах параметров это бывает при условиях $\alpha < K_1/K_2$, $\beta < K_2/K_1$. В этом случае виды в конце концов приходят к равновесным численностям, которые сохраняются бесконечно долго. В частности, такое сосуществование невозможно в случае $\alpha = 1/\beta$, который Гаузе интерпретирует как тот факт, что оба вида имеют в точности совпадающие экологические ниши.

И возникает такой **закон Гаузе**: если виды имеют одинаковые экологические ниши, то они не могут долгое время существовать совместно. Обязательно произойдет конкурентное вытеснение одного вида другим. Этот закон строго доказан в рамках математической модели конкуренции, выражаемой системой уравнений (9).

Формулировка этого закона со временем изменялась и приобрела следующий вид (см. [7]): «Число видов, неограниченно долго сосуществующих в гомогенном местообитании с постоянными (равновесными) численностями, не может быть больше, чем число зависящих от плотности факторов, ограничивающих рост их популяций». Такая формулировка в неявном виде обобщает закон Гаузе на более чем два сосуществующих вида. А если обобщить уравнения конкуренции (9) на число видов, большее двух, то изоклинами будут гиперплоскости в многомерном пространстве и придется разбираться в том, на какие части делят эти плоскости многомерное пространство и как устроено в этих частях поле направлений динамической системы. Такого Гаузе не делал.

А можно ли придавать этому закону вообще какой-нибудь биологический смысл? Априори нет, конечно, потому что качественное исследование системы уравнений (9) явно противоречит биологическому здравому смыслу. Действительно, результат этого качественного исследования определяется лишь значениями параметров K_1, K_2 и α, β , но вовсе не зависит от потенциальной способности видов к размножению, т.е. от параметров b_1 и b_2 . Но все же вид, который размножается значительно быстрее другого вида, должен иметь какое-то конкурентное преимущество?!

Гаузе прекрасно понимает это противоречие и пытается его снять некоторым непростым способом, который мы изложим ниже.

Содержательная же сторона закона Гаузе не ясна из-за неясности понятия экологической ниши. А вот содержательная сторона теоремы Гаузе (т.е. качественного исследования системы (9)) достаточно ясна: утверждается, что при каких-то условиях численности двух биологических видов будут с течением времени приходить к неким равновесным численностям, независимо от начальных численностей этих видов. Но в обстановке каких именно экспериментов – надо внимательно разбираться.

2. Исходные материалы

В данной статье анализируются работы Гаузе [1]-[6]. Все они, кроме работы [2], содержат результаты реальных экспериментов и концентрируются вокруг теоретических моделей хищник-жертва и конкуренции. Работа [2], однако, важна для характеристики «философских» взглядов Гаузе, т.е. степени оптимизма, с которым автор оценивает результаты и ближайшие перспективы тех или иных научных направлений.

Организмы, с которыми работал Гаузе, следующие.

1) В работах [1] и [3] изучаются два вида дрожжей: *Saccharomyces cerevisiae* и *Shizosaccharomyces kefir*. Речь идет о конкуренции между этими видами. Работа [3] частично повторяет материал работы [1], а частично сообщает о новых важных экспериментах.

2) Работа [4] посвящена конкуренции между видами инфузорий, которые перечислены в ее названии, а именно: *Paramecium caudatum*, *Paramecium aurelia* и *Stylonichia mytilus*.

3) Работа [5] рассматривает уничтожение жертвы *Paramecium caudatum* хищной инфузорией *Didinium nasutum*.

4) Работа [6] состоит из двух частей. В первой части рассматривается конкуренция между *Paramecium caudatum*, *Paramecium aurelia* и *Paramecium bursaria*. Во второй части рассматриваются периодические колебания численности (типа вольтерровских циклов) в случае сообществ из хищника и жертвы: а) *Paramecium bursaria* (хищник), дрожжи *S. exiguus* (жертва); б) инфузория *Bursaria truncatella* (хищник), *Paramecium bursaria* (жертва); в) клещи *Cheyletus eruditus* (хищник), *Aleuroglyphus agilis* (жертва).

По этим работам можно проследить эволюцию во времени взглядов и методов Гаузе. Мы предлагаем выделить три основные линии этой эволюции.

Первая и наиболее важная линия может быть условно названа «биологической». Речь идет о совершенствовании методики биологического эксперимента в таком направлении, чтобы он по возможности лучше выделял именно изучаемое биологическое явление, исключая затемнение его какими-то другими явлениями, которые тоже могут влиять на наблюдаемые результаты.

Вторая линия может быть названа «математической». Это, во-первых, совершенствование теоретических математических моделей, а во-вторых, математико-статистическая обработка результатов эксперимента. Развитие этой стороны в работах Гаузе не свободно от противоречий. С одной стороны, имеется существенное чисто математическое продвижение в виде «теоремы Гаузе». Но с другой стороны, математическая модель экспериментов с прореживанием популяций (к которым Гаузе

пришел по биологической линии, стремясь выделить в возможно чистом виде явление конкуренции) частично ошибочна. Что же касается статистической обработки и численных расчетов, то здесь имеется явный регресс: корректная математика в работах с дрожжами заменяется частично неверной в работах с инфузориями.

Наконец, третья линия может быть названа «философской». Непременным условием любой научной работы является оценка имеющихся и ожидаемых в обозримом будущем успехов или неудач: чего можно и чего нельзя ожидать от тех или иных исследований. Конечно, подобные оценки субъективны, и, во всяком случае, не могут быть обоснованы на таком уровне строгости, который вообще принят в данной науке. Например, реально ли определить за сравнительно небольшое время параметры модели хищник-жертва с тем, чтобы дать прогноз будущей динамики численностей видов? Философские (в этом смысле) воззрения Гаузе также эволюционировали на протяжении рассматриваемого периода – и, по нашему мнению, окончательные взгляды его безупречны.

3. Хищники и жертвы

Модель хищник-жертва появляется во второй из шести рассматриваемых здесь работ Гаузе, которая носит теоретический характер, так что о каких-то сопоставлениях теории и эксперимента говорить не приходится. Правда, в конце этой работы кратко говорится, что *«Экспериментальное исследование этих вопросов впервые было произведено Гаузе и Алпатовым, которые нашли, что здесь имеет место целый ряд весьма сложных процессов и на сцену выступают многочисленные чисто биологические приспособления. Сами уравнения борьбы за существование принимают такой сложный вид, что их детальное рассмотрение завело бы нас здесь слишком далеко».*

То есть, вроде бы сказано, что модельные уравнения в том виде, в каком они несколькими строчками выше выписаны, для реальных биологических систем не годятся. Но следующий абзац, которым и заканчивается статья [2], вносит оптимистическую ноту: как только биологи сделают некоторые усилия, чтобы понять математику, *«мы будем иметь блестящий расцвет учения о борьбе за существование...»* Иными словами, в этой статье «философия» Гаузе еще противоречива.

В следующий раз хищники и жертвы появляются в работе [5]. Здесь уже излагаются конкретные экспериментальные результаты. Если бесхитростно поместить в общую среду обитания инфузорий *Didinium nasutum* (хищник) и *Paramecium caudatum* (жертва), то никаких вольтерровских циклов не получается: хищники уничтожают всех жертв, а затем сами погибают от голода. Причем лишенный пищи хищник не просто перестает размножаться и затем погибает, а сначала размножается (несмотря на отсутствие пищи), но только молодые особи оказываются гораздо мельче по размерам, однако вполне способны нападать на жертву (если ее внесет экспериментатор). Ясно, что последнее не укладывается в вольтерровские уравнения.

Что касается природных сообществ, то (по мнению Гаузе) на таком материале невозможно доказательно усмотреть вольтерровские циклы, так как *«...нам не удастся отделаться от «вынужденных» колебаний, зависящих от циклических изменений климатических факторов и других причин.»*

Несколько иные колебания численностей хищников и жертв можно воспроизвести в эксперименте, если создать убежище для жертв. Но тогда в процесс вмешивается случайность (не предусмотренная моделью дифференциальных уравнений): в некоторых вариантах опыта гибнут хищники (остаются только жертвы, которым удалось отсидеться в убежище до полной гибели хищников от голода), а в некоторых гибнут сначала все жертвы, а затем – хищники. Гносеологический вывод сводится к тому, что в чрезвычайно сложных природных условиях детерминированные модели

вообще не годятся. Впрочем, высказывается надежда на возможность развития вероятностной теории.

Периодические колебания численностей можно получить, если внести иммиграцию в среду обитания. Окончательный вывод таков: *«Приведенный пример указывает на то, что в исследованном нами случае периодические колебания хищников и пожираемых ими жертв не являются свойством самого процесса взаимодействия между ними, как это предполагали математики, а по-видимому, возникают в результате постоянных вмешательств извне в развитие этих взаимодействий»*.

И конечно, нет и речи об определении из эксперимента параметров вольтерровской модели и сравнении получающихся из модели траекторий с экспериментом. Гаузе предполагает, что динамика численностей в промежутках между иммиграциями может быть описана какими-то дифференциальными уравнениями, но не делает каких-либо попыток подтвердить эту догадку экспериментальными данными. Это означает, что он в душе своей **похоронил** модель хищник-жертва, по крайней мере, как средство количественного описания биологической реальности.

Эти похороны продолжаются во второй части работы [6]. Здесь излагаются результаты ряда экспериментов с весьма разнообразными биологическими видами, которые имели целью воспроизвести в опыте периодические колебания численностей хищников и жертв. Вновь показывается, что при одинаковых начальных условиях динамика численностей видов может сильно различаться в разных экземплярах микрокосма, что невозможно для модели дифференциальных уравнений. Ни в одном случае дело не доходит до определения параметров модели и сравнения интегральных кривых системы уравнений с данными опыта.

Более того, знакомство с приводимыми в [6] фактическими данными наталкивает на мысль, что математическое моделирование в этих случаях вообще невозможно. Такова, например, довольно обширная таблица 6 (стр. 266), в которой приведены данные о динамике численностей двух видов клещей, из которых один хищник, а другой – жертва. Математическое моделирование без учета различий между особями по полу и стадии развития здесь бессмысленно, а для учета таких различий (когда, следовательно, численности популяций делаются векторами) явно недостаточно данных. Но и существенно больше данных получить нельзя, так как в уже существующей таблице 6 просчитаны десятки тысяч особей. Кроме того, одинаковые в двух опытах начальные условия могут дать впоследствии радикально разные динамики численностей хищников и жертв. Следовательно, речь может идти только о вероятностном описании. Но для построения вероятностных моделей нужно иметь во много раз больше повторностей опытов.

Таким образом, модель взаимодействия хищник-жертва интеллектуально стимулировала постановку ряда интересных экспериментов Гаузе, но ни в одном случае дело не дошло до количественного сопоставления модели с экспериментом. Следовательно, было бы неправильно считать, что эксперименты Гаузе **подтвердили** модель Вольтерра. Правильно считать, что эти эксперименты **похоронили** данную модель. Собственно, ведь речь шла не о том, чтобы исследовать реальные колебания численностей биологических видов с помощью некоторой теоретической модели, а о том, удастся или нет подобрать под готовую теоретическую модель хоть какую-нибудь биологическую систему, которая имела бы похожие на модель свойства. Не удалось.

4. Конкуренция

Что касается конкуренции, то в этих исследованиях положение иное. Гаузе выписывает уравнения, оценивает их параметры и производит некоторую проверку применимости модели. Сначала Гаузе экспериментировал с двумя видами дрожжей, а затем – с несколькими видами инфузорий.

4.1. Эксперименты без смены среды и прореживания.

Эксперименты с дрожжами. Названия двух видов дрожжей, с которыми работал Гаузе, приведены выше (в описании исходных материалов). Общая схема опытов такова.

Сначала каждый вид выращивался отдельно до прекращения роста численности популяции и определялись параметры его логистического роста. На рисунках в работах Гаузе приводятся отдельные наблюдения и сглаживающие их логистические кривые. При этом проверка показала, что изображения логистических кривых в точности соответствуют их уравнениям [1]. Затем виды выращивались вместе (также до момента прекращения роста) и полученные данные сопоставлялись с данными, «предсказанными» моделью конкуренции. Для этого необходимо было определить параметры α и β взаимовлияния видов. Это делалось следующим образом.

Отдельные замеры численностей (точнее говоря, объемов, или биомасс) двух видов (в зависимости от времени выращивания) глазомерно сглаживались некоторой кривой. Графическим дифференцированием этой кривой определялись значения производных dN_1/dt и dN_2/dt в нескольких точках t . Таким образом, левые части уравнений конкуренции становились известными, а сами уравнения превращались при каждом t в уравнения для определения параметров α и β . Поскольку бралось несколько точек t , получались несколько различные значения этих параметров, но они усреднялись. Наконец, численным интегрированием строилось решение (результаты численного интегрирования проверены и оказались верны). Таким образом были получены рисунки, на которых это решение сопоставлялось с фактическими наблюдениями численностей.

Определение параметров логистического роста одновидовой популяции иллюстрирует рис.1, на котором отдельные точки изображают наблюдения в одном из экспериментов Гаузе, преобразованные таким образом, чтобы в идеале получилась прямая линия. Сплошная прямая линия – это преобразованная логистическая кривая с теми параметрами, которые указывает Гаузе для данного опыта.

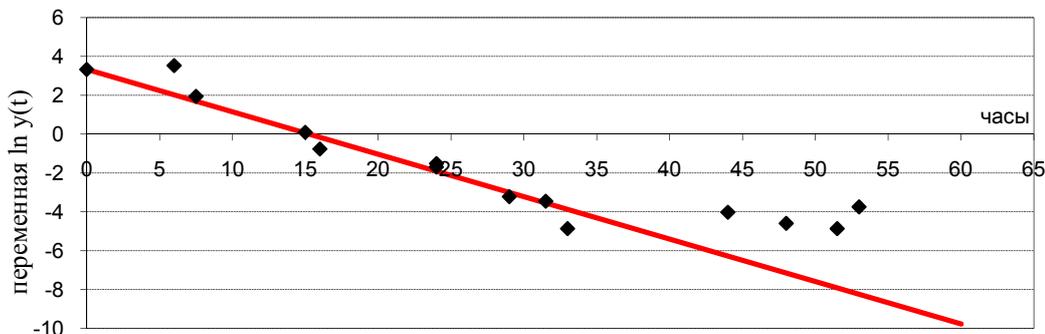


Рис.1. Выпрямление логистической кривой, изображающей рост объема дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* в одновидовой популяции.

Надо сказать, что совпадение получилось не очень хорошее, причем часть экспериментальных точек отброшена (что правильно, потому что точки, близкие к предельной численности популяции, при данном преобразовании делаются крайне ненадежными). Но если из чуть более десятка экспериментальных точек почти половину предлагается отбросить, то к чему же мы придем?

Пока отставим в сторону это сомнение и попытаемся продвинуться дальше.

Определение параметров α и β взаимовлияния видов Гаузе подробно не описывает. Получены значения $\alpha=3.15$ и $\beta=0.439$, которые контролируются путем сопоставления

найденных численным интегрированием решений уравнений конкуренции (при этих значениях параметров) с наблюдениями численностей видов при их совместном выращивании. Получаются результаты, показанные черными линиями на рис.2. Как оценить успех сопоставления с теорией по явно неточным наблюдениям?

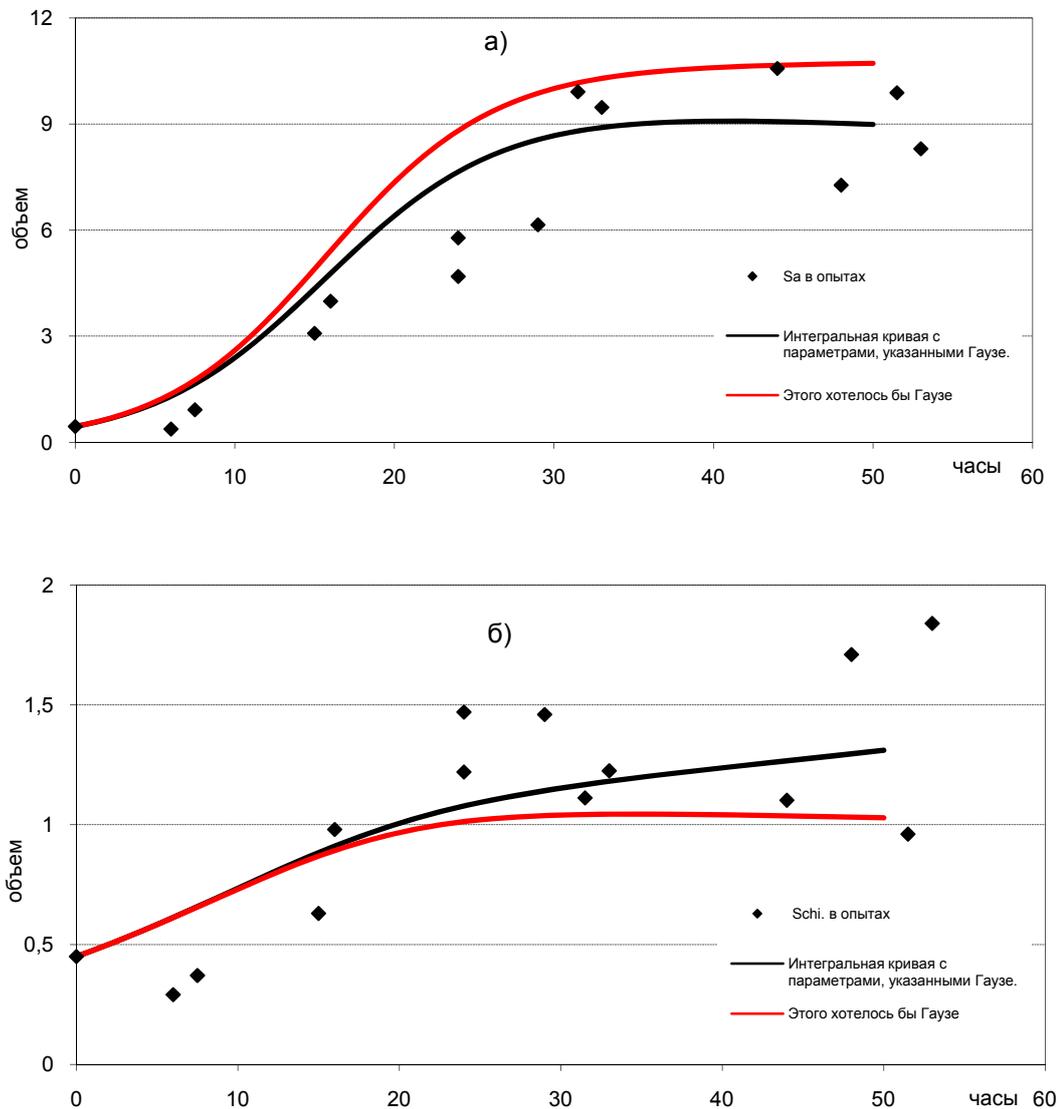


Рис.2. Рост видов дрожжей в смешанной популяции по данным работы [1]:
 а) *Saccharomyces cerevisiae*; б) *Shizosaccharomyces kefir*.

Надо сказать, что Гаузе держится совершенно правильной «философии», которая в данном случае состоит в том, что согласие между фактическими данными и теоретическими расчетами по модели никогда не может быть достаточно убедительным, если при оценке параметров модели использовались эти самые фактические данные. Другое дело, если полученные значения параметров сопоставляются с какой-то дополнительной информацией¹.

¹ Ведь без такого сопоставления мы строим, в сущности, некоторые интерполяционные кривые, сглаживающие результаты опытов, а такое сглаживание можно делать гораздо проще, чем с помощью системы дифференциальных уравнений. Следовательно, нужно доказывать, что параметры этой системы, оцененные по опытным данным, могут претендовать на что-то более важное, чем просто сглаживание результатов эксперимента.

И в данном случае эта дополнительная информация такова. Поскольку дрожжи имеют важное значение для пищевой промышленности, их биология детально изучалась. В частности, для сокращения скорости роста дрожжей важен не недостаток пищи (сахара, которого оставалось достаточно), а отравление среды этиловым спиртом (в опытах с дрожжами среда обитания не обновлялась). Гаузе полагает, что α должно равняться отношению продукции алкоголя (на единицу биомассы, поскольку все результаты приводятся в биомассах) вторым видом к продукции первым видом, а $\beta=1/\alpha$. В тех экспериментах, где получилось $\alpha=3.15$, $\beta=0.439$, отношение продукции алкоголя составляло 2.186 (а обратная величина 0.457), т.е. не получилось полного согласия. Мы рассчитали решение уравнений конкуренции с этими последними параметрами, и оно показано красными линиями на рис.2. Видно, что согласие примерно такое же, как и для случая параметров Гаузе. Эксперименты имеют настолько плохую точность, что не дают возможности однозначно выбрать между тем и другим набором параметров.

В работе [3] частично повторяются материалы работы [1], а частично приводятся данные, полученные в несколько другой экспериментальной ситуации (при более полном доступе воздуха к выращиваемым культурам). Здесь получилось $\alpha=1.25$ и отношение продукции алкоголя тоже 1.25 (несколько подозрительно столь точное совпадение). Значение β , к сожалению, не приводится. Окончательный вывод Гаузе корректен и осторожен: «...это указывает на необходимость очень осторожного подхода к биологическим системам, так как в процессе взаимодействия двух видов могут появиться совершенно новые качественные моменты».

Заметим, что в случае $\beta=1/\alpha$ теоретически должно произойти конкурентное вытеснение, но, возможно, что среда отравлялась алкоголем раньше, чем разворачивался этот процесс.

Эксперименты с инфузориями. Интересным теоретическим предсказанием является конкурентное вытеснение одного вида другим, либо постоянное сосуществование видов. Эксперименты с дрожжами не имели целью проверить это предсказание. Для его проверки Гаузе предпринял эксперименты с инфузориями, описанные в работе [4] и в первой части работы [6].

Работа [4] начинается с изложения результатов экспериментов по конкуренции инфузорий *Paramecium caudatum* и *Stylonichia mytilus*. Среда обитания в этих экспериментах не обновлялась (что приводило к гибели инфузорий после некоторого периода стабилизации численностей), пища количественно не контролировалась. Наблюдалось явление конкуренции, состоящее в том, что при совместном культивировании видов рост их численностей происходил медленнее (и до более низких значений), чем при раздельном культивировании. В [4] указываются параметры логистического роста одновидовых популяций и параметры взаимовлияния видов. На рисунках в этой работе дано сопоставление фактически наблюдаемых численностей с некоторыми гладкими кривыми. Однако имеется важный недостаток: в своих публикациях об инфузориях Гаузе не столь аккуратен в математических расчетах, как в публикациях о дрожжах. Гладкие кривые на чертежах, по-видимому, проведены на глаз, без каких-либо расчетов. Кривые роста одновидовых популяций не соответствуют логистическим кривым с параметрами, которые указывает Гаузе. А кривые роста численностей видов в смешанных популяциях не соответствуют решению уравнений конкуренции.

Вытеснение одного вида другим не наблюдалось: культура прекращала свое существование (по-видимому, из-за загрязнения среды обитания) раньше, чем мог осуществиться процесс конкурентного вытеснения.

4.2. Эксперименты со сменой среды и частичным прореживанием популяций

Для наблюдения конкурентного вытеснения (либо длительного сосуществования) видов в каких-то экспериментах нужно, прежде всего, чтобы опыт, в котором два вида живут в одном и том же «микрокосме», мог продолжаться долгое время, иначе предсказания качественной теории дифференциальных уравнений проверить невозможно. Кроме того, если речь идет о наблюдении конкуренции, скажем, за пищу, нужно обеспечить возможность контроля количества пищи. Наконец, нужно иметь возможность периодического подсчета численностей культивируемых видов.

Гаузе использовал следующую схему проведения опытов. Отдельный микрокосм содержался в центрифужной пробирке. Раз в сутки отбиралась определенная часть микрокосма m (равная в различных сериях опытов 0.1, 0.2 или 0.3), инфузории в ней фиксировались и пересчитывались. Оставшаяся часть микрокосма подвергалась центрифугированию, и жидкость над осевшими инфузориями сливалась. Затем добавлялась до прежнего объема (5 см^3) свежая среда, состав которой подбирался так, что бактерии (или дрожжи), являвшиеся кормом для инфузорий, в ней не размножались. В эту среду вносилось сколь возможно точно дозированное количество бактерий (либо дрожжей). Кроме того, раз в двое суток осевшие после центрифугирования инфузории промывались свежей средой без корма, а затем после центрифугирования жидкость сливалась. Таким образом, через некоторое время численность инфузорий оказывалась близкой к максимально возможной и поддерживалась примерно на постоянном уровне за счет периодических изъятий части популяции. На примерно постоянном уровне поддерживалось и загрязнение среды. В это время и разворачивался (как считал Гаузе) процесс конкуренции двух видов за общую пищу, количество которой также поддерживалось примерно постоянным.

Результаты таких экспериментов изложены во второй части работы [4] и в первой части работы [6], а необходимые математические изменения уравнений модели изложены в работе [6]. Но нам удобнее начать с этих математических изменений.

Математические изменения модели. Работа [6] начинается с теоремы Гаузе, о которой шла речь выше, а затем автор переходит к тем математическим изменениям, которые должны отразить в математической модели периодические прореживания популяций. Надо сказать, что если ориентироваться на уравнения конкуренции, то сам процесс конкуренции разворачивается в основном где-то вблизи точки пересечения изоклин на фазовой плоскости. Под давлением экспериментальных фактов Гаузе допускает, что вблизи этой точки динамика численностей видов управляется, быть может, теми же уравнениями конкуренции, но не с теми значениями параметров, которые действуют где-то в окрестности начала координат (т.е. в начале культивирования видов). Однако эта оговорка не делается в отношении одновидовых популяций (относительно которых Гаузе формально считает выполненным логистический закон роста). Впрочем, и для определения параметров логистического закона он использует не все наблюдения численностей одновидовых популяций, а лишь часть их, отвечающую численностям, близким к максимально возможным. Надо сказать, что если отказаться от постоянства параметров в уравнениях логистического роста и конкуренции (а именно это фактически предлагает Гаузе), то вместо чисел придется определять функции от численностей популяций, а это – дело практически безнадежное по причине очень плохой воспроизводимости результатов биологических экспериментов. То есть после похорон модели хищник-жертва речь идет об испытании на тот же предмет модели конкуренции. И в этом случае Гаузе допускает возможность количественного сопоставления модели с биологической реальностью и сам этим занимается.

Какими же уравнениями должна определяться теоретическая динамика численностей видов в случае периодических прореживаний?

Гаузе полагает, что дискретное (в эксперименте) изъятие доли m можно заменить непрерывным (в модели) изъятием доли $m\Delta t$ за время Δt . Иначе говоря, в правую часть уравнения логистического роста для одновидовой популяции предлагается добавить член $(-mN(t))$, а в правые части уравнений конкуренции – соответственно члены $(-mN_1(t))$ и $(-mN_2(t))$. Перегруппировкой членов получаем, что логистическое уравнение при такой добавке также останется логистическим, но b заменится на $(b-m)$, а K заменится на $K(1-\frac{m}{b})$. Аналогично, в уравнениях конкуренции b_1 и b_2 заменятся

на $(b_1 - m)$ и $(b_2 - m)$, K_1 заменится на $K_1(1-\frac{m}{b_1})$ и K_2 заменится на $K_2(1-\frac{m}{b_2})$. Здесь

(согласно Гаузе) проявляется некоторая возможность влияния коэффициентов роста b_1 и b_2 на тип предельного поведения траекторий. В самом деле, условия $\alpha < K_1/K_2$, $\beta < K_2/K_1$, определяющие возможность совместного существования видов, могут нарушиться (или вновь возникнуть) при указанной замене в зависимости от конкретных значений b_1 и b_2 .

Однако такое сведение дискретного периодического прореживания к непрерывному, вообще говоря, неверно. Дело в том, что прореживания Гаузе, делаемые раз в сутки, являются довольно редкими в сравнении со скоростью изменения численности популяций. Значения коэффициентов b_1 и b_2 , как видно из данных, относящихся к начальному периоду роста, во всяком случае, не менее $1 \cdot \text{сут}^{-1}$ (за первые сутки роста численности увеличиваются в 4 и более раз). В случае одновидовых популяций (и в предположении логистического роста без прореживания) поправки к модели, вызываемые прореживанием, могут быть рассчитаны в виде явных формул. Например, предельная численность K_m , отвечающая прореживанию m , рассчитывается из следующего условия. Из популяции численности $K_m(1-m)$ за сутки логистического роста должна снова получиться популяция численности K_m . Решение соответствующего уравнения дает $K_m = K(1-\frac{m}{1-e^{-b}})$, что может значительно

отличаться от выражения $K(1-\frac{m}{b})$, которое предлагает Гаузе. Близкое совпадение получается только при малых значениях b , но здесь не тот случай.

Что касается уравнений конкуренции, то, поскольку их явное решение в виде формул не получается, не остается ничего лучшего, как дискретный учет прореживаний. Численности видов, рассчитанные в момент t , умножаются на $(1-m)$. Результат вставляется в качестве начального условия в алгоритм Рунге-Кутты и получаются численности в момент $(t+1)$ и т.д.

Далее мы детально рассмотрим сопоставление экспериментальных данных с моделью конкуренции для работ Гаузе по межвидовой конкуренции. В этих статьях рассматриваются следующие эксперименты.

1. В работе [4] (стр.4-10) описаны опыты по конкуренции между *Paramecium caudatum* и *Paramecium aurelia*. Основные экспериментальные результаты сведены в таблицу 2 (стр.7). В этих опытах *Paramecium aurelia* постепенно вытесняла *Paramecium caudatum*, но не до конца (кормом служили бактерии *V. pyocyaneus*, периодические изъятия $m=0.1$). Неполное вытеснение, видимо, объяснялось избытком пищи. Несколько странно, но количественного объяснения данных таблицы 2 с помощью модели конкуренции Гаузе не предлагает.

2. В той же работе [4] (стр.10-16) описана конкуренция между теми же видами парameций, но на несколько измененной среде (рН был изменен с 6.8 до 8.0) и при меньшей концентрации корма. Результаты даны в таблице 4 на стр.11. В этом случае

дело кончилось почти полным вытеснением *Paramaecium caudatum*. Имеется попытка количественного сопоставления с уравнениями конкуренции.

3. В работе [6] (стр.253-258) описаны опыты по конкуренции *P.bursaria* и *P.caudatum*. Кормом служили дрожжи *S.exiguus*, либо бактерии *B.pyocyaneus*, либо их смесь. Изъятие составляло $m=0.2$. Наблюдалось сосуществование видов парамеций. Основная часть данных приведена в таблице 3 на стр.255. Количественные сопоставления имеются.

4. В той же работе [6] (стр.256-260) приведены данные о конкуренции между *P.aurelia* и *P.bursaria*. Кормом служили дрожжи. Наблюдалось сосуществование видов. Данные приведены в таблице 4 на стр.256-257. Количественные сопоставления имеются. Важно, что исследованы три значения m : 0.1, 0.2 и 0.3. Последнее дало нам возможность провести дополнительный тест успешности количественного описания реальных данных моделью конкуренции, которого не делал Гаузе.

Начнем мы с последнего случая: таблицы 4 работы [6], так как эта таблица наиболее обширна и наличие трех значений прореживания дает существенные дополнительные возможности.

4.2.1. Работа [6], таблица 4.

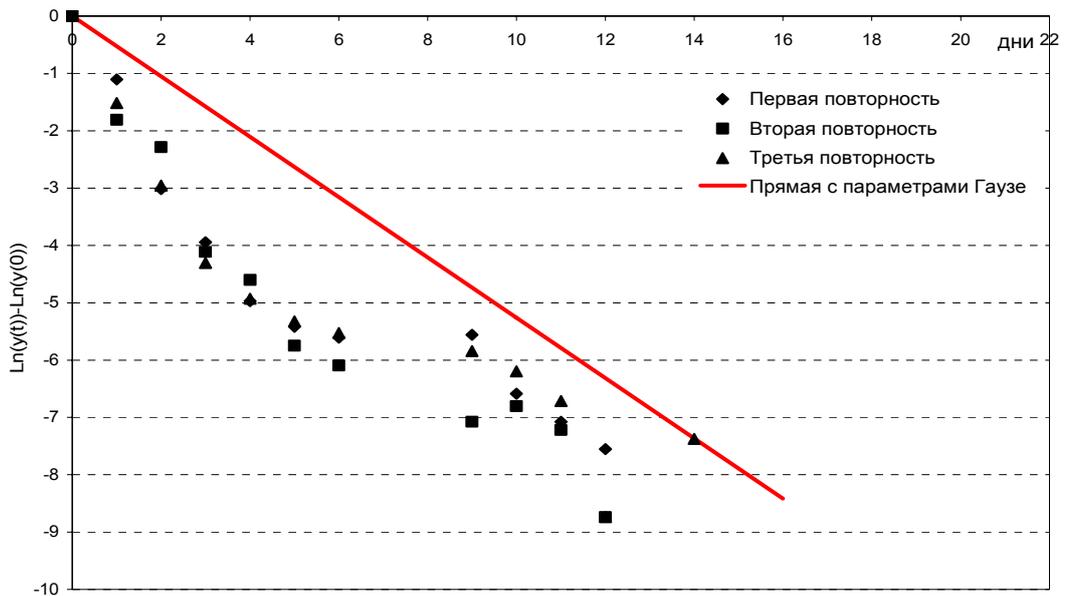
а) Как Гаузе обрабатывал свои данные

Работы Гаузе по динамике популяций дрожжей ([1], [3]) имеют вполне достойное математическое сопровождение. Данные приводятся в виде графиков, на которых нанесены фактически наблюдаемые численности (или биомассы) популяций и гладкие кривые. Эти гладкие кривые для одновидовых популяций являются логистическими, причем указанные тут же на чертежах уравнения соответствуют изображению на чертеже. Для двухвидовых популяций гладкие кривые являются результатом численного решения системы уравнений конкуренции, причем повторение вычислений показывает, что расчеты Гаузе верны. Правда, экспериментальные точки располагаются не очень близко к теоретическим кривым, но, очевидно, таковы особенности биологических экспериментов. Критерием действенности теории является не близость точек к кривым, а совпадение параметров взаимовлияния видов, полученных двумя различными способами: из математической обработки данных о росте популяций и из оценки продукции алкоголя различными видами дрожжей.

К сожалению, эта достаточно высокая математическая культура исчезает в работах об инфузориях [6]. Первопричина этого состоит, возможно, в том, что данные о росте одновидовых популяций Гаузе пытался описывать логистической моделью (с непрерывным изъятием, как описано в предыдущем пункте). Но эти данные не соответствуют никакой логистической модели. Чтобы в этом убедиться, рассмотрим тот способ определения параметра b экспоненциального роста, который применялся во времена Гаузе. По наблюдениям определяется сначала максимальная численность популяции K , а затем строится график величин $\ln\left(\frac{K}{N(t_i)} - 1\right) - \ln\left(\frac{K}{N(0)} - 1\right)$ в

зависимости от времени наблюдения t_i . Полученные точки (первая из которых совпадает с началом координат) должны лечь примерно на прямую линию с угловым коэффициентом $(-b)$. На рис.3 приведены такие графики для численностей *P.aurelia* вместе с теми прямыми, наклон которых извлекается из работы Гаузе.

а).



б)

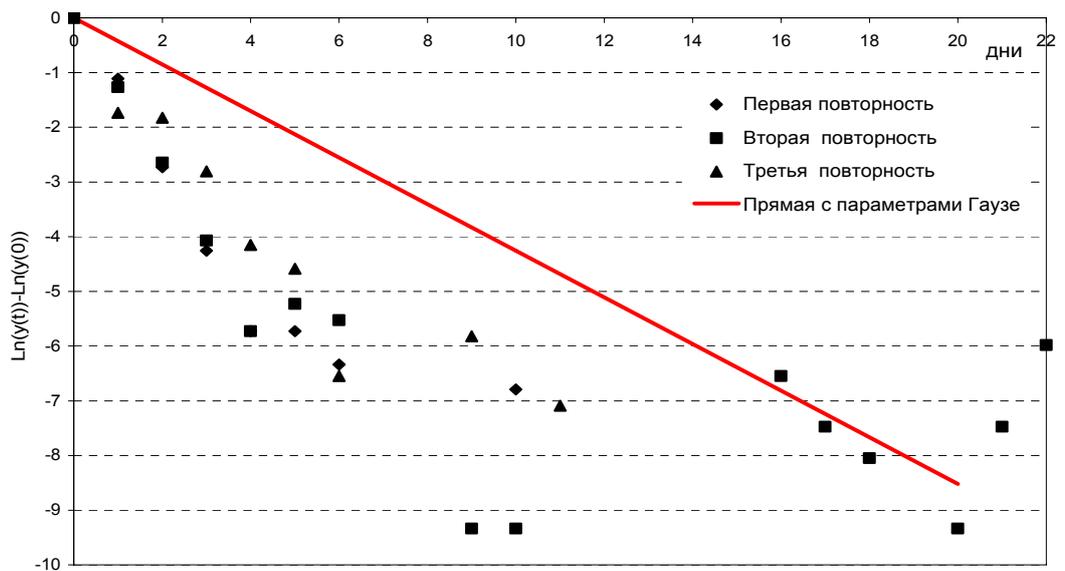


Рис.3. Выпрямление логистического роста *P.aurelia* по Гаузе. Прямая изображает преобразованную логистическую кривую с параметрами Гаузе: а) $m=0.1$; б) $m=0.2$.

Видно, что никакого согласия с экспериментальными точками нет. Вероятно, Гаузе учитывал лишь нижние точки чертежа (для которых численность близка к максимально возможной). Но в тексте работы такой оговорки нет.

Гаузе приводит также (см. его рис. 10, стр. 259) аппроксимацию экспериментальных данных о росте одновидовых популяций гладкими кривыми. Аппроксимация не хуже, чем для данных о росте дрожжей. Но в данном случае эти кривые не являются логистическими (вероятно, они просто проведены на глаз). Пример сопоставления

фактических данных с логистической кривой (параметры которой взяты из работы Гаузе) дан на рис.4.

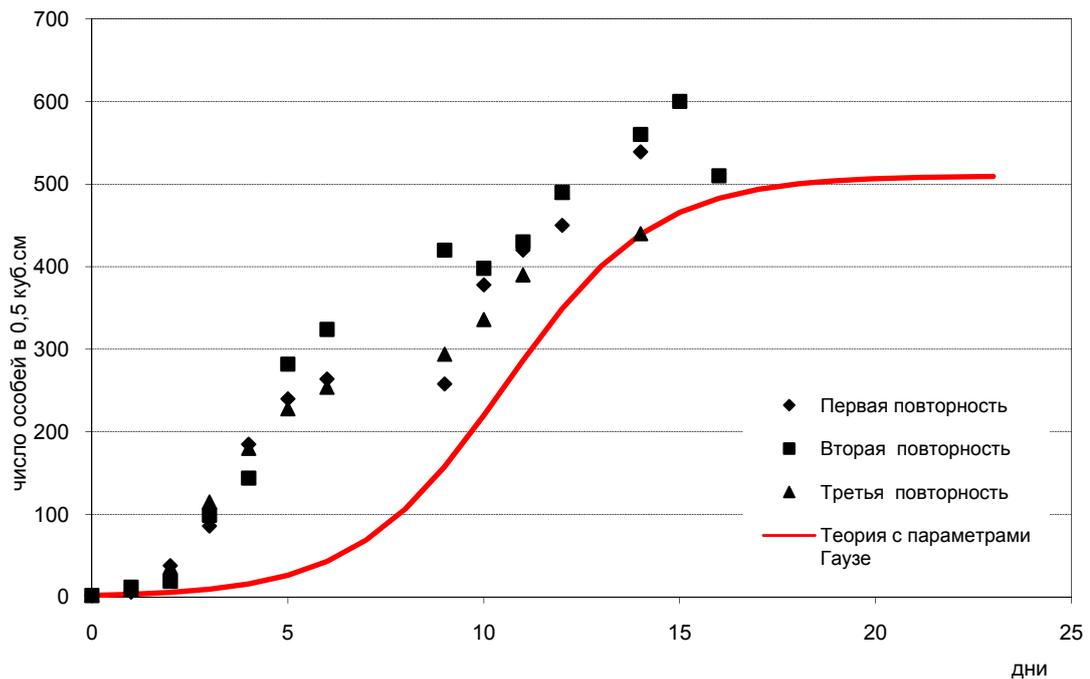


Рис. 4. Экспериментальные данные и логистическая кривая с параметрами Гаузе для роста *P.aurelia* (изъятие $m=0.1$).

Ясно, что логистическая кривая грубо недооценивает скорость начального роста популяции.

Есть еще один аргумент против логистического закона. При изменении прореживания m (от 0.1 до 0.3) в логистическом законе предельные численности одновидовых популяций должны убывать в арифметической прогрессии (считать ли это убывание по формуле Гаузе $K(1 - \frac{m}{b})$ или по более точной формуле $K(1 - \frac{m}{1 - e^{-b}})$). Но даваемые Гаузе предельные численности (на том же рис.10, стр.259) с арифметической прогрессией не согласуются.

Критерием эффективности той или иной математической модели может быть возможность расчета того, что изменится в наблюдаемых результатах, если изменить условия эксперимента. В экспериментах с прореживанием популяций возможностей для изменений условий эксперимента две: изменение начальных численностей видов и изменение прореживания m . Но при построении модели предполагалась неизменность параметров модели (т.е. коэффициентов уравнений конкуренции). Странным образом Гаузе отступает от этого требования. Именно, на стр. 258 его работы приведены значения коэффициентов взаимовлияния видов, зависящие от значения m : при $m=0.1$ получилось $\alpha=1.0$, $\beta=0.58$, а при $m=0.2$ соответственно 0.47 и 0.33.²

Изменение же начальных условий приводит Гаузе к выводу, что не во всех точках фазовой плоскости соблюдаются одни и те же уравнения для динамики численностей. В частности, утверждение о стабилизации численностей к некоторым равновесным, не зависящим от начальных значений, не находит экспериментального подтверждения.

² Скорее следовало бы это интерпретировать как недостаточную точность определения всех этих коэффициентов по экспериментальным данным.

Таким образом, теорема Гаузе экспериментально опровергается. Общий вывод Гаузе таков, что и в ситуации конкуренции в биологических системах происходит нечто более сложное, чем то, что описывается исходными уравнениями.

В связи с этим возникает вопрос – можно ли для данных Гаузе построить сколько-нибудь полезную математическую модель, которая была бы в состоянии на основании параметров модели, определенных для одного какого-нибудь значения m (скажем, $m=0.1$) количественно предсказать, что будет получаться в опыте при других значениях этого параметра? С целью ответа на этот вопрос мы предприняли новую обработку данных Гаузе.

б) Новая обработка данных Гаузе

Неизбежное редактирование исходных данных. Таблица 4 работы [6] суммирует данные об опытах по отдельному и совместному выращиванию двух видов парамеций – *P.aurelia* и *P.bursaria*, когда кормом служат дрожжи. Замечательно то, что Гаузе приводит данные по параллельным повторностям эксперимента, что позволяет судить о повторяемости наблюдений в различных экспериментах. Для отдельного выращивания видов и каждого значения m (0.1, 0.2, 0.3) дается по три повторности (т.е. всего для двух видов это дает 18 экспериментов). Для совместного культивирования дается по две повторности для значений $m=0.1$ и 0.2 (т.е. еще 4 эксперимента, в каждом из которых считаются численности обоих видов) и для $m=0.3$ по одному эксперименту, которые различаются начальными условиями (всего 8 экспериментов, в которых считаются оба вида). Таким образом, ежедневно должны были подсчитываться численности в числе вариантов $18+8+16=42$, а сам эксперимент продолжался от 13 до 23 дней (по-разному для разных пробирок). Неудивительно, что в данных Гаузе имеются некоторые пропуски и одна нерегулярность. Она состоит в том, что вместо данных на 7-ой и 8-ой день в таблице помещена горизонтально расположенная фигурная скобка, а под ней подписаны некие числа. Ввиду неясности трактовки этих чисел, мы заменили их пропусками и далее предположили, что в те дни, где в таком образом отредактированной таблице стоят пропуски, не производилось не только подсчета численностей, смены среды, добавления корма, но и прореживания популяций. Однако мы считали, что при этом рост численностей продолжался по тому же закону, как если бы смена среды и добавление корма производились. При подсчете же приращений логарифмов численностей те данные, получить которые мешали пропуски в отредактированной таблице, ничем не заменялись (т.е. из рассмотрения исключались).

Данные подсчетов приводятся в таблице 4 в расчете на 0.5см^3 , т.е. на 1/10 часть микрокосма. При небольших численностях микрокосма (т.е. в начале роста) эта часть микрокосма, возможно, просчитывалась полностью. В этом случае ошибка в оценке численности самого микрокосма определяется лишь дисперсией числа отобранных особей. Ситуация примерно соответствует закону Пуассона с параметром, равным числу реально просчитанных особей. С возрастом численностей полный подсчет пробы производиться, конечно, не мог. Да и в таблице слишком много чисел, оканчивающихся нулями, что наводит на мысль об умножении на 10 числа реально просчитанных особей. А среди тех чисел, которые не делятся на 10, слишком много таких, которые делятся на 6. Есть, впрочем, число $539=7*77$, которое не укладывается ни в ту, ни в другую закономерность, но все же трудно поверить, что в одном из многих вариантов счета было просчитано именно 539 особей. Видимо, можно принять, что число реально просчитанных особей в большинстве случаев колебалось между 16 и 49, что дает коэффициент вариации для данных, приводимых в таблице, от 1/4 до 1/7.

Начальные численности (для дня $t=0$), вероятно, вполне точны. Для одновидовых популяций это 2 особи в пробе, а, следовательно, 20 в микрокосме. Через день (в момент $t=1$) численности в пробах возрастают в 3 – 4 раза, т.е. в микрокосме

оказывается порядка 60 – 80 особей. Принимая, что микрокосм растет в соответствии с законом Пуассона, получаем, что коэффициент вариации численности всего микрокосма (от одной повторности опыта до другой) намного меньше, чем коэффициент вариации для пробы. Таким образом, возникает следующая дилемма. Возможно, что численность популяции в микрокосме изменяется во времени довольно гладко и действительно описывается какими-то дифференциальными уравнениями. Но мы не можем наблюдать это гладкое изменение из-за слишком большого коэффициента вариации числа просчитанных особей, и в результате лишены возможности прямого подтверждения модели дифференциальных уравнений.

Впрочем, одно возражение к гипотезе гладкого изменения микрокосма сделать можно. Данные таблицы указывают, что численность популяции увеличивается в гораздо большее число раз за вторые сутки от начала эксперимента, чем за первые. Очевидно, имеет место лагфаза. Но в таком случае она может повторяться при каждой смене среды и корма, а такого эффекта не удастся оценить по данным, собираемым раз в сутки.

Таким образом, при самом первичном обсуждении фактического материала и возможностей модели дифференциальных уравнений мы наталкиваемся на большие затруднения. Во-первых, модель дифференциальных уравнений явно слишком примитивна для описания динамики природных популяций. Приходится рассчитывать лишь на тщательно стабилизированные лабораторные условия. Но и в этих условиях определение фактических численностей микрокосма может быть лишь очень грубым, так как невозможно реально просчитывать столь большое число особей. Благодаря компьютерной революции, с фактическими данными сейчас можно делать почти любые вычислительные эксперименты, а в технике проведения самого биологического эксперимента, в частности, в подсчетах числа особей, никаких революционных изменений не произошло.

Остается вопрос, а нельзя ли предложить нечто более простое, чем модель дифференциальных уравнений, но все же пригодное для расчетов того, что может произойти при изменении условий эксперимента. К этому более простому мы и переходим.

Динамика одновидовых популяций. Один из самых общих принципов математического естествознания состоит в том, что любые изменения сначала исследуются на малом интервале времени, а на основании полученного закона средствами математики вычисляется то, что произойдет за большее время. Дифференциальное уравнение в применении к редким во времени наблюдениям численности (как в рассматриваемом случае) вряд ли уместно, но рекуррентное уравнение попробовать можно. Итак, пытаемся описать изменения численности за одни сутки в зависимости от той численности, которая имела место в начале этих суток. По двум наблюдениям численности микрокосма $N(t_1)$ и $N(t_2)$ в моменты времени t_1 и $t_2 > t_1$ можно оценивать либо скорость роста, либо логарифм этой скорости. Иными словами, с учетом прореживания популяции в момент t_1 в доле m , следует рассмотреть отношение $N(t_2)/N(t_1)(1-m)$, либо логарифм этого отношения. Второе предпочтительнее по следующей причине.

Численности особей в микрокосме не подсчитываются, а подсчитываются численности в некоторой части извлеченной из микрокосма пробы. Основная ошибка связана с малостью числа реально просчитываемых особей (которое практически невозможно увеличить при 42 вариантах подсчета каждый день). Для большинства подсчетов можно принять нормальное распределение ошибки подсчета с коэффициентом вариации k где-то в пределах от 1/4 до 1/7. Иными словами, вместо настоящих численностей микрокосма $N(t_1)$ и $N(t_2)$ подсчитываются наблюдаемые численности $n(t_i) = mN(t_i) + kmN(t_i)\xi_i$, $i = 1, 2$, а ξ_1 и ξ_2 – независимые случайные величины, имеющие стандартное нормальное распределение. В качестве оценки

скорости роста можно взять лишь отношение $n(t_2)/n(t_1)(1-m)$. Разложение последнего выражения по степеням k с точностью до членов порядка k^2 показывает, что для отношения $N(t_2)/N(t_1)(1-m)$ возникает систематическая ошибка, равная k^2 , в то время как для логарифма этого отношения систематической ошибки не возникает. Систематическая ошибка может быть существенной при больших численностях популяции (когда скорость роста невелика). Поэтому мы рассматриваем логарифмы $\ln\{n(t+1)/n(t)(1-m)\}$ отношений соседних численностей популяций, приведенных в таблице 4 работы Гаузе. (Они называются *логарифмическими приращениями*.)

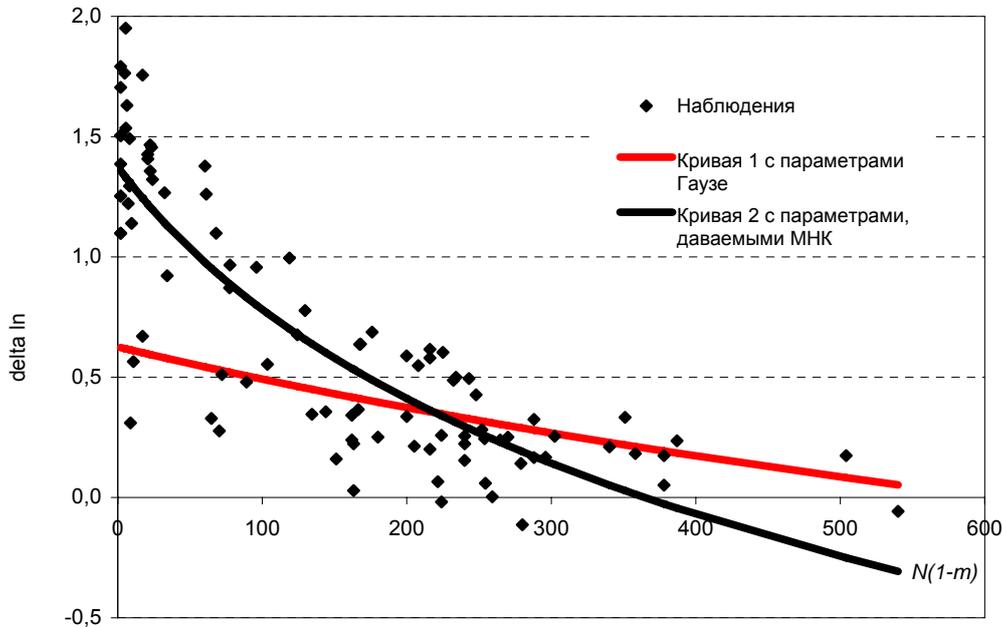


Рис.5. Логарифмические приращения численности *P.aurelia* и неудачные попытки их сглаживания с помощью логистического закона.

На рис.5 приведены значения таких приращений для популяции *P.aurelia* в зависимости от численности микроскома в момент t , равной $n(t)(1-m)$. Объединены все данные, отвечающие значениям $m=0.1, 0.2$ и 0.3 и всем повторностям опытов с одновидовой популяцией *P.aurelia*. На рисунке представлены также две неудачных попытки сглаживания этих данных. Кривая 1 отвечает логистической модели роста с параметрами, даваемыми Гаузе (дискретность прореживаний учтена: логистический рост предполагается лишь в интервалах между прореживаниями). Кривая 2 отвечает логистической модели с параметрами, оцененными нелинейным методом наименьших квадратов (пакет *Statistica*). Первая кривая явно не годится в области быстрого роста популяции, а вторая – в области медленного роста.

Поэтому мы пришли к выводу, что логистическая модель (между прореживаниями) ни с какими параметрами не описывает динамику популяции. Следовательно, надо сгладить экспериментальные точки рис.5 какой-то другой функцией. Однако ввиду очень большого разброса экспериментальных точек необходимо сохранить прежнее число параметров, а именно два. Мы не смогли предложить лучшую функцию, чем экспонента, т.е. модель вида

$$\Delta \ln N(t) = \ln \frac{N(t+1)}{N(t)} = F[N(t)] = c_1 \exp(-c_2 N(t)), c_1, c_2 > 0. \quad (10)$$

Эта модель имеет два очевидных недостатка. Во-первых, функция (10) не принимает отрицательных значений, т.е. не описывает убывания популяции в случае превышения предельной численности. Впрочем, в области убывания нет экспериментальных данных (и они не могут быть получены в экспериментах с изъятием части популяции).

Во-вторых, имеется эстетический недостаток: при переходе от логарифмов к динамике самих численностей возникает экспонента от экспоненты. Однако мы решили примириться с этой неэстетичностью, поскольку результаты сглаживания, представленные на рис.6, выглядят достаточно удовлетворительно.

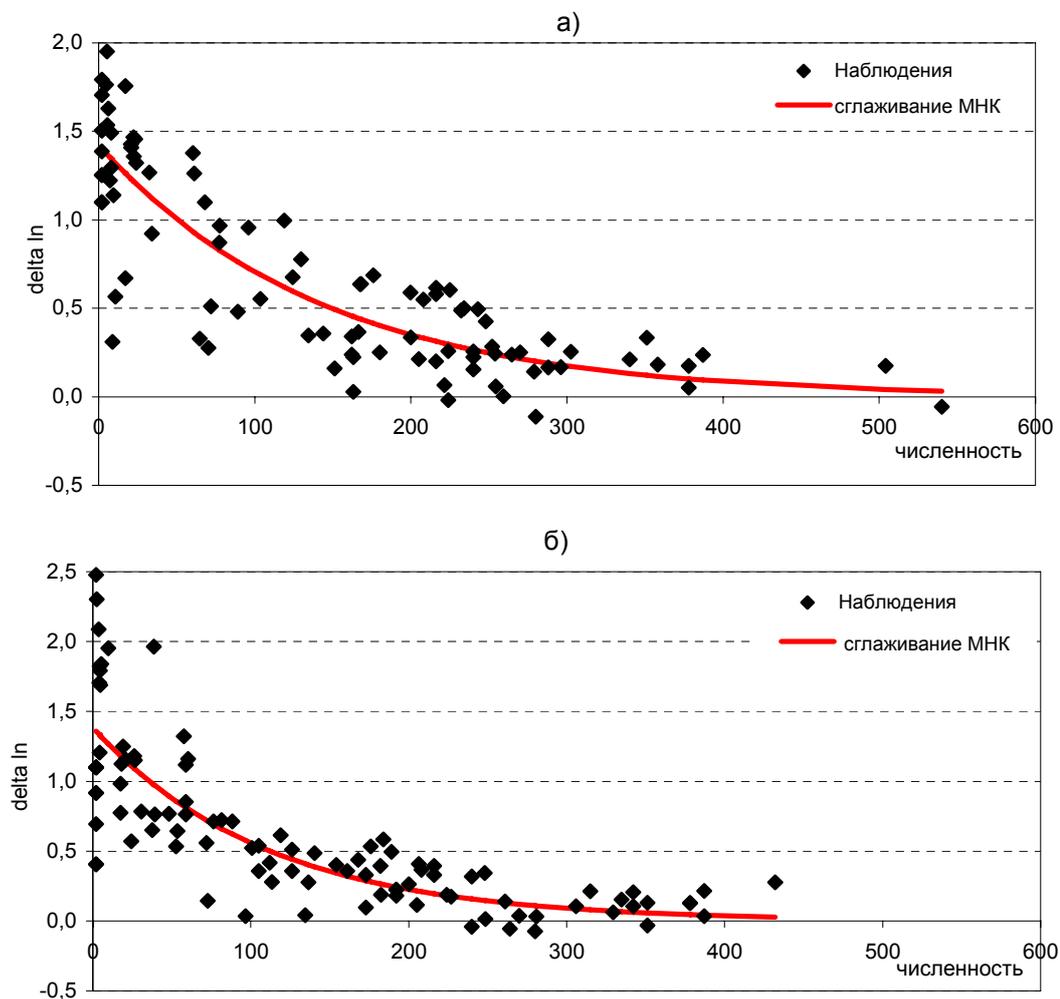


Рис.6. Логарифмические приращения численностей видов:
 а) *P.aurelia*; $\Delta \ln N = c_1 \cdot \exp(-c_2 \cdot N)$; $c_1 = 1.424$; $c_2 = 0.0070$;
 б) *P.bursaria*; $\Delta \ln N = c_1 \cdot \exp(-c_2 \cdot N)$; $c_1 = 1.3845$; $c_2 = 0.0091$.

Оценки параметров производились нелинейным методом наименьших квадратов. Понятно, что знание параметров позволяет производить расчет теоретических численностей (поскольку начальные численности известны).

Оценить успех сглаживания можно, если рассчитать теоретические численности популяций в разных экспериментах и сопоставить их с фактическими данными. Эти результаты представлены на рис.7а - 7е.

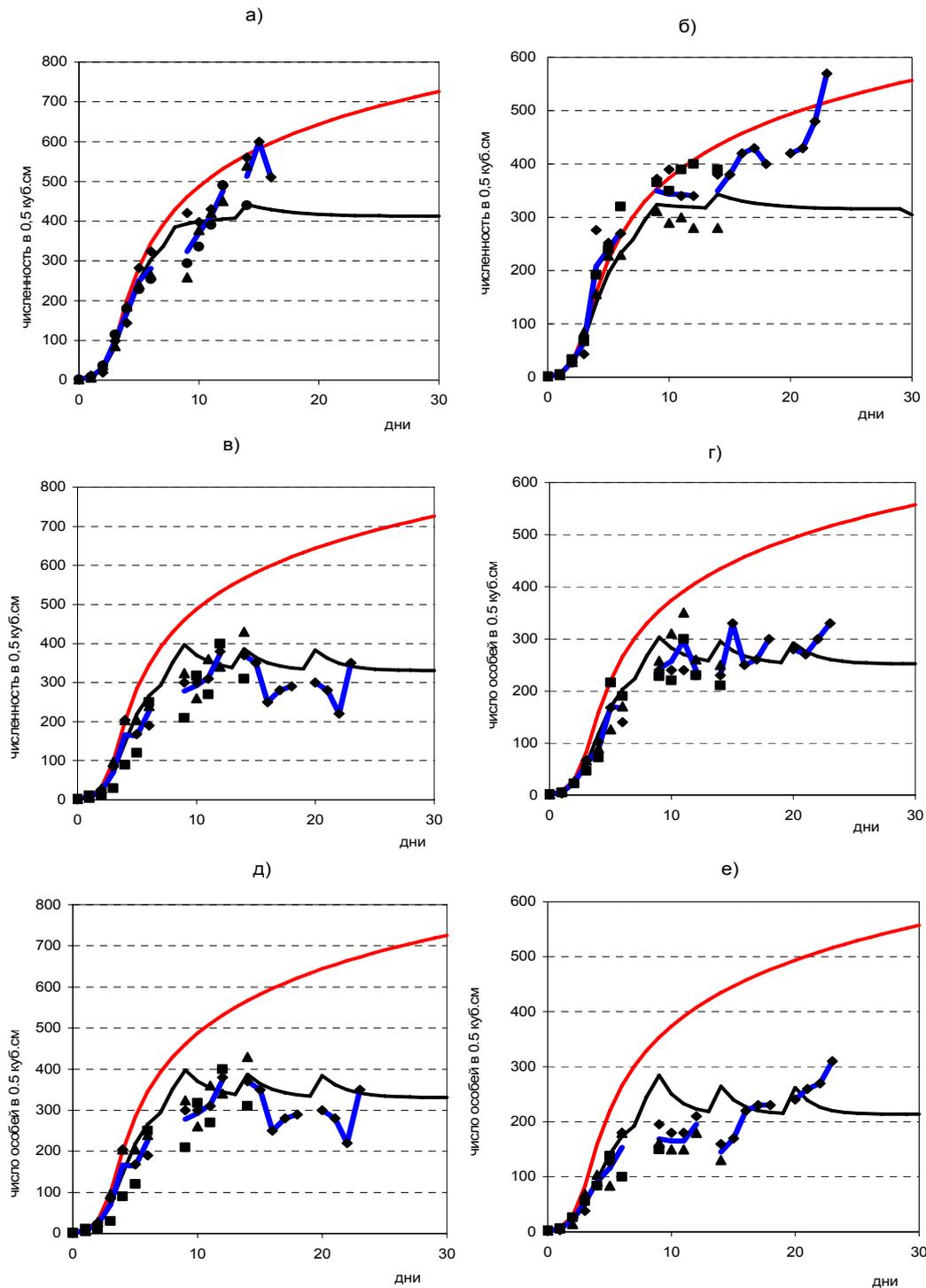


Рис.7. Динамика численности одновидовой популяции. Наблюдения и сглаживание: а) *P.aurelia* $m=0.1$; б) *P.bursaria* $m=0.1$; в) *P.aurelia* $m=0.2$; г) *P.bursaria* $m=0.2$; д) *P.aurelia* $m=0.3$; е) *P.bursaria* $m=0.3$;
 (Красная линия – теоретический рост по экспоненте без изъятия; черная линия – теоретический рост после изъятия. Значки треугольные ромбовидные и квадратные – 1-ая, 2-ая и 3-я повторности; синяя линия – среднее из 3-х повторностей).

Следует объяснить, почему кривые, изображающие теоретическую численность на этих рисунках, имеют изломы. Дело в том, что в данных Гаузе имеются пропуски за некоторые дни. Мы произвольно приняли, что в эти дни изъятие частей популяций не производилось, но рост продолжался согласно модели (10) с теми же параметрами.

Таким образом, возникли некоторые интервалы между измерениями с увеличенным ростом, что и приводит к изломам на теоретических кривых. В целом сглаживание представляется удовлетворительным, но это не может считаться существенным успехом математической модели. Ведь для оценки параметров модели (10) были привлечены все экспериментальные данные, относящиеся к росту одновидовых популяций. Нет особой удачи в том, что такая модель удовлетворительно оценивает и различные части экспериментальных данных. Критерием удачи может быть расчет результатов таких экспериментов, данные которых не участвовали в оценке параметров модели (и притом желательно, чтобы эти эксперименты проводились в несколько иных условиях). Такой тест эффективности модели проводился нами при совместном культивировании двух видов. Переходим к изложению этих результатов.

Динамика двухвидовых сообществ. Для динамики численностей видов в двухвидовом сообществе следовало бы написать (по аналогии с моделью (10)) модель следующего вида:

$$\Delta \ln N_i(t) = F_i(N_1(t), N_2(t)), \quad i = 1, 2. \quad (11)$$

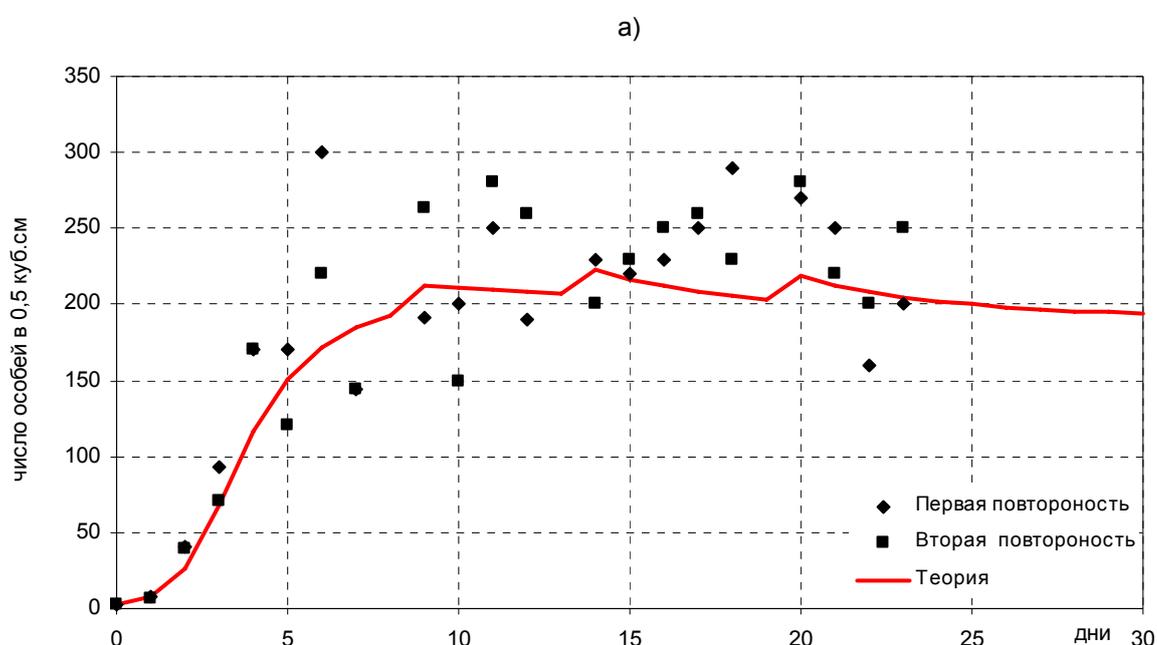
Но оценка параметров функций F_i сколько-нибудь общего вида представляется делом безнадежным: данные Гаузе явно слишком скудны для этого. Поэтому предлагается поступить принципиально так же, как при переходе от логистического дифференциального уравнения к уравнениям конкуренции. Именно, функции F_i взять из результатов обработки одновидовых популяций ($i=1$ для *P.aurelia*, $i=2$ для *P.bursaria*). Зависимость же от пары $\{N_1(t), N_2(t)\}$ заменить зависимостью от линейных комбинаций $N_1(t) + \alpha N_2(t)$ (для $i=1$) и $\beta N_1(t) + N_2(t)$ (для $i=2$). Таким образом, дело сводится всего лишь к оценке двух дополнительных параметров α и β . Для этой оценки приходится использовать часть данных по двухвидовому сообществу: мы выбрали данные, отвечающие прореживанию $m=0.1$, оставив данные с $m=0.2$ и 0.3 для контроля. Оценка параметров производилась нами примерно так же, как это делал Гаузе, но без предварительного сглаживания экспериментальных данных (которое Гаузе делал на глаз). Именно, начав с момента времени $t=2$ (раньше которого взаимовлияние видов слишком мало) мы вычисляли оценки для $\Delta \ln N_i(t)$ по экспериментальным данным. По каждой такой оценке вычислялось с помощью модели (11) то значение $N_i^*(t)$ численности соответствующего вида, которое давало бы в силу (11) равенство $\Delta \ln N_i(t) = F_i(N_i^*(t))$, а затем решалось относительно α или β уравнение $N_1^*(t) = N_1(t) + \alpha N_2(t)$, либо $N_2^*(t) = \beta N_1(t) + N_2(t)$. (При этом отбрасывались случаи, когда $\Delta \ln N_i(t)$ было отрицательным.) Полученные результаты сведены в таблицу.

Оценка параметров по приращениям логарифмов численностей двухвидового сообщества (2 повторности при $m=0.1$, таблица 4 из [6])				
t	α	β	α	β
	Первая повторность		Вторая повторность	
0				
1				
2	0.7604	2.0178	3.4559	0.0764
3	0.3532	1.8929	- 0.1950	0.2772
4	4.3347	0.0074		0.7750
5	- 0.4272	- 0.3093	- 0.0833	- 0.0850
6				0.6960
7				
8				

9	1.2415	- 0.0470		- 0.1272
10	0.1625	0.1829	- 0.1832	
11		- 0.0073	1.8076	0.8260
12				
13				
14	1.2255		0.4384	0.1254
15	0.7208	0.3496	0.4302	- 0.0613
16	0.4517	0.2995	0.4503	
17	0.1115	0.1170		0.6417
18				
19				
20	1.2983	- 0.2116		0.0777
21			2.3550	0.6312
22	0.3625	- 0.5778	0.1413	0.0704
Средние значения	0.8829	0.3095	0.8617	0.3018

Среднее по двум повторностям	α	β
	0.8723	0.3056

Из этой таблицы видно, что, хотя разброс оценок параметров (которые получаются при различных значениях t) очень велик, все же средние значения оценок по двум повторностям опыта поразительно близки между собой. Взяв в качестве «истинных» значений параметров средние величины по обеим повторностям, можно рассчитать теоретические численности видов в опытах с $m=0.1$. Результаты показаны на рис.8.



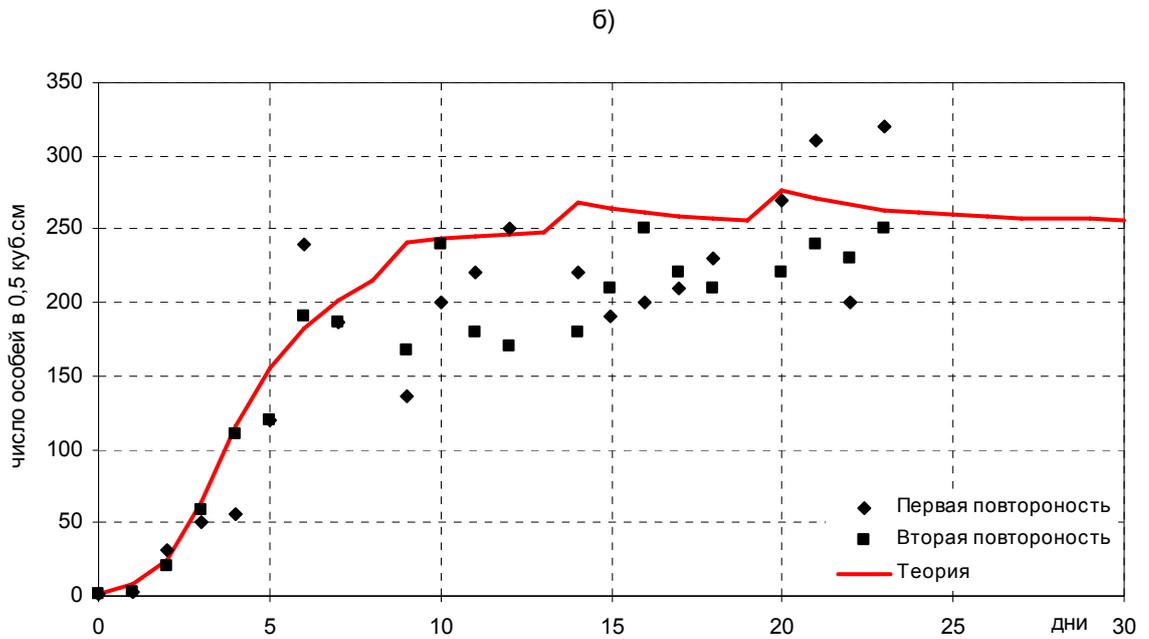
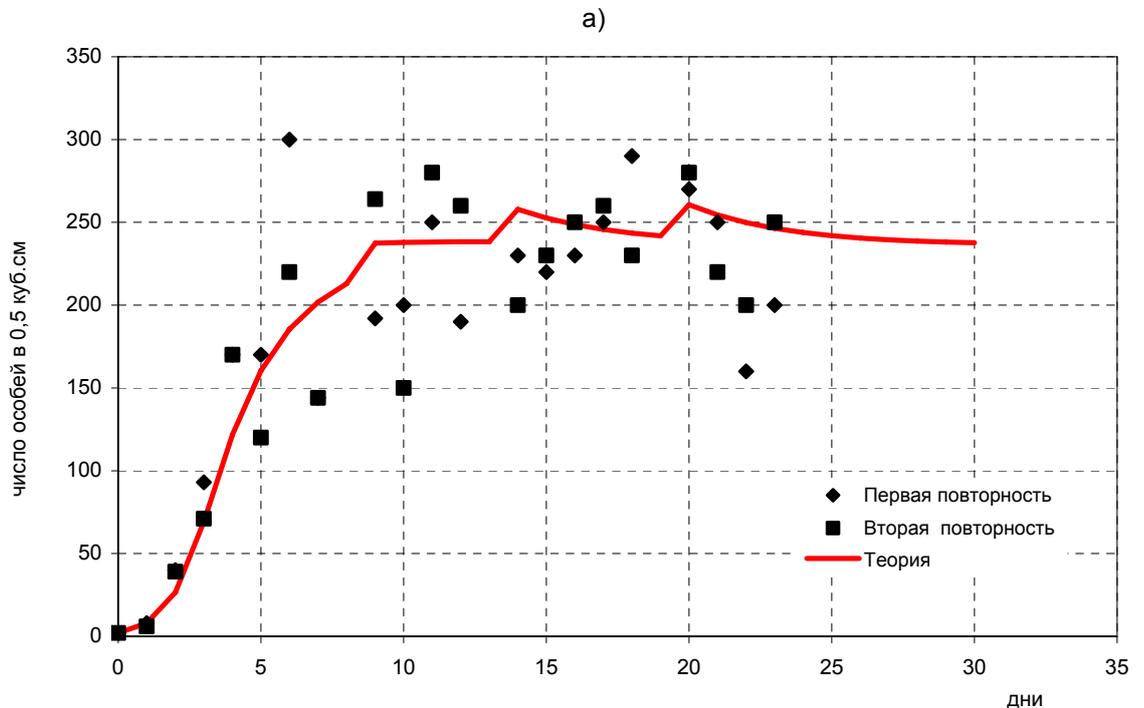


Рис.8. Теоретические и наблюдаемые численности вида в двухвидовом сообществе с $m=0.1$ (параметры взяты из таблицы оценок):
а) *P.aurelia*; б) *P.bursaria*.

Видно, что успех сглаживания не полон. Тогда мы несколько изменили значения параметров с целью добиться более полного успеха и окончательно приняли значения $\alpha=0.8$, $\beta=0.4$. Результирующие кривые приведены на рис.9, где успех сглаживания вполне удовлетворителен.



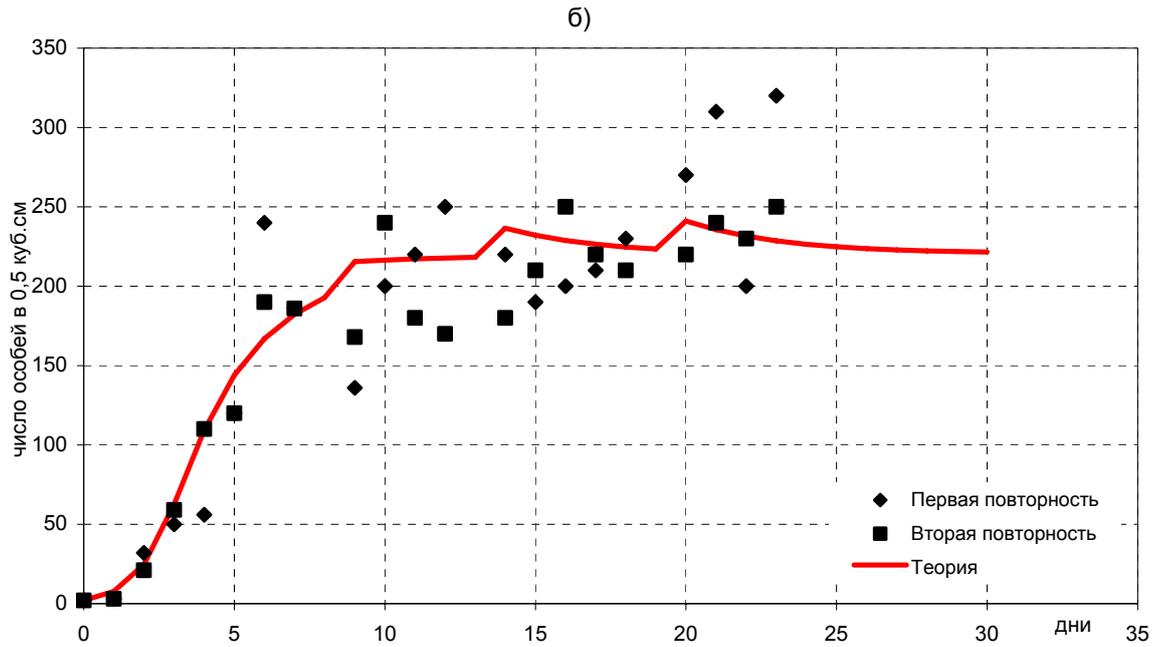


Рис.9. Теоретические и наблюдаемые численности в двухвидовом сообществе ($m=0.1$ $\alpha=0.8$, $\beta=0.4$):
а) *P.aurelia*; б) *P.bursaria*.

Но существенным тестом всей концепции является расчет динамики численностей видов для тех экспериментов, которые не были использованы при оценке параметров. Здесь успех лишь частичный. На рис.10 представлены результаты сравнения рассчитанной динамики с наблюдаемой для экспериментов с начальными численностями по 2 особи каждого вида в 0.5см^3 среды. Для случая $m=0.2$ есть определенное согласие, а для случая $m=0.3$ никакого согласия нет.

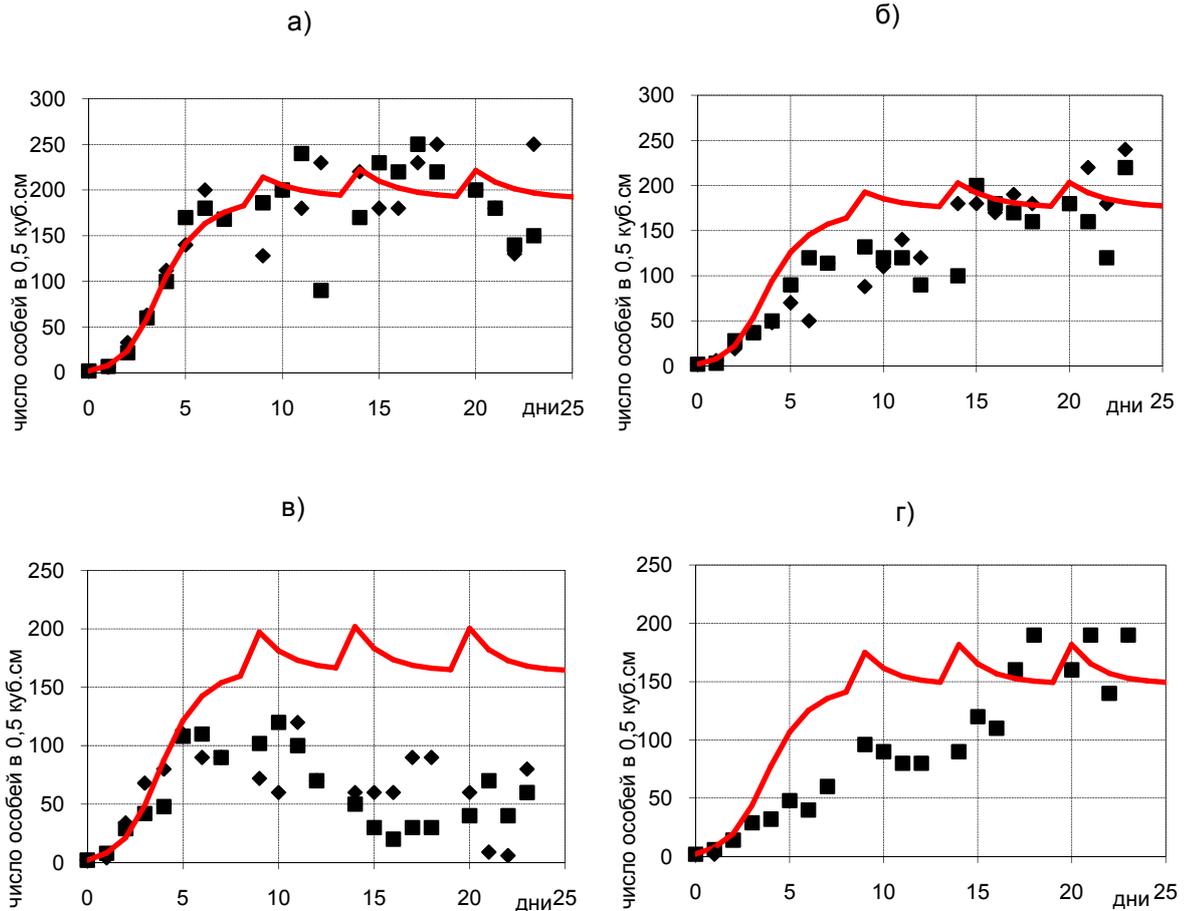


Рис.10. Теоретические (с параметрами $\alpha=0.8$, $\beta=0.4$) и наблюдаемые численности видов в двухвидовом сообществе: а) *P.aurelia*, $m=0.2$; б) *P.bursaria*, $m=0.2$; в) *P.aurelia*, $m=0.3$; г) *P.bursaria*, $m=0.3$.

(Точки – 1-ая и 2-ая повторности; линия – теоретическая численность).

Приведенные ниже рисунки 11а - 11м относятся к случаю $m=0.3$ с разными начальными численностями видов (обозначения на графиках те же, что и на рис.10).

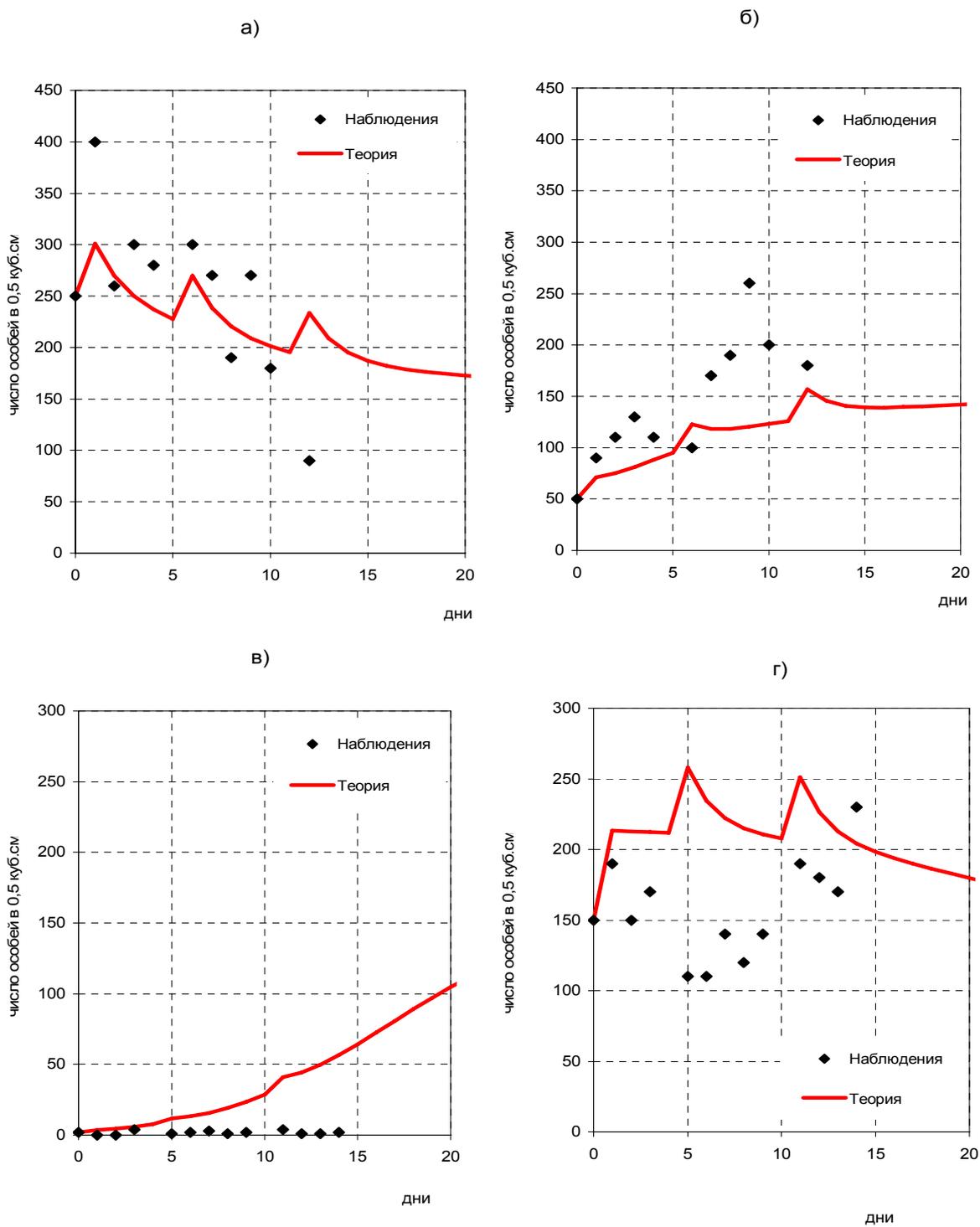


Рис.11. Теоретические (с параметрами $\alpha=0.8, \beta=0.4$) и наблюдаемые численности видов в двухвидовом сообществе (с $m=0.3$): а) *P. aurelia*, начальные условия: $P_{.aur}=250, P_{.bur}=50$; б) *P. bursaria*, начальные условия: $P_{.aur}=250, P_{.bur}=50$; в) *P. aurelia*, начальные условия: $P_{.aur}=2, P_{.bur}=150$; г) *P. bursaria*, начальные условия: $P_{.aur}=2, P_{.bur}=150$.

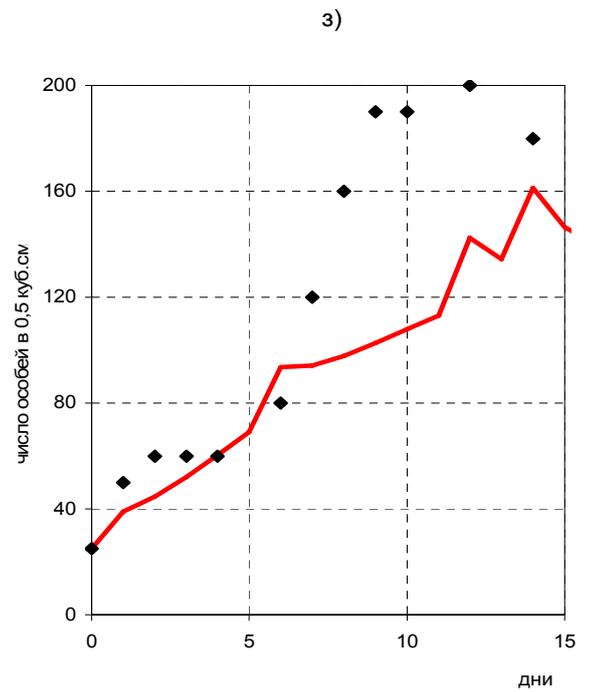
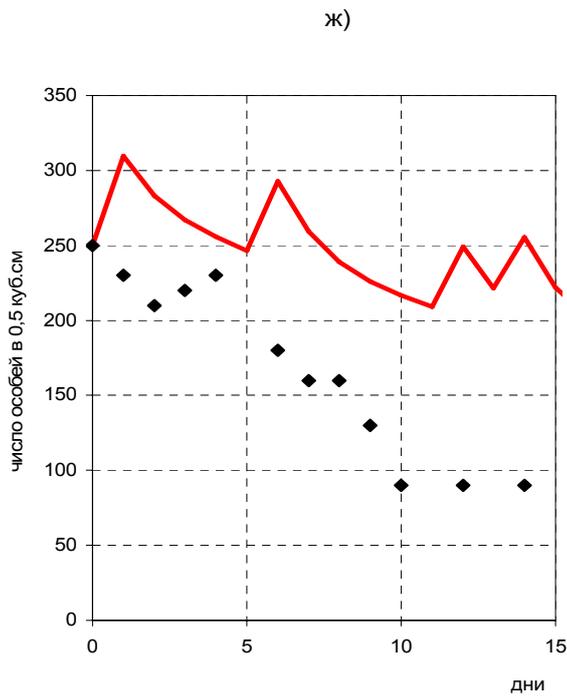
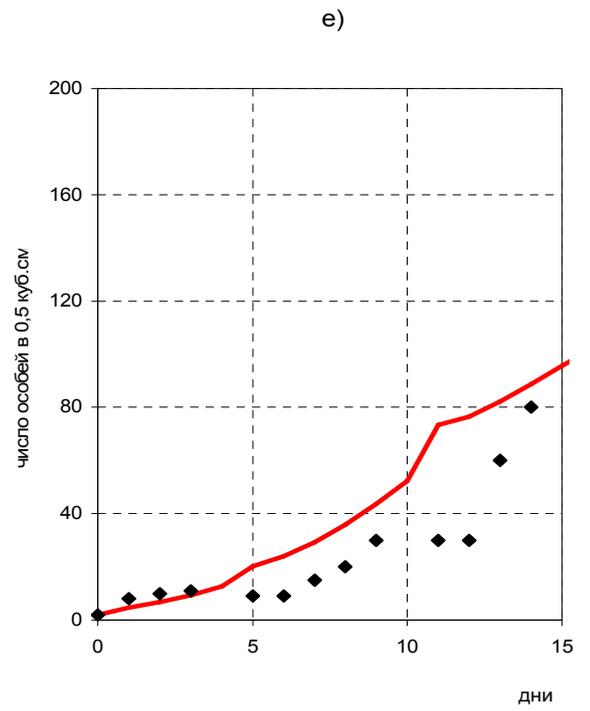
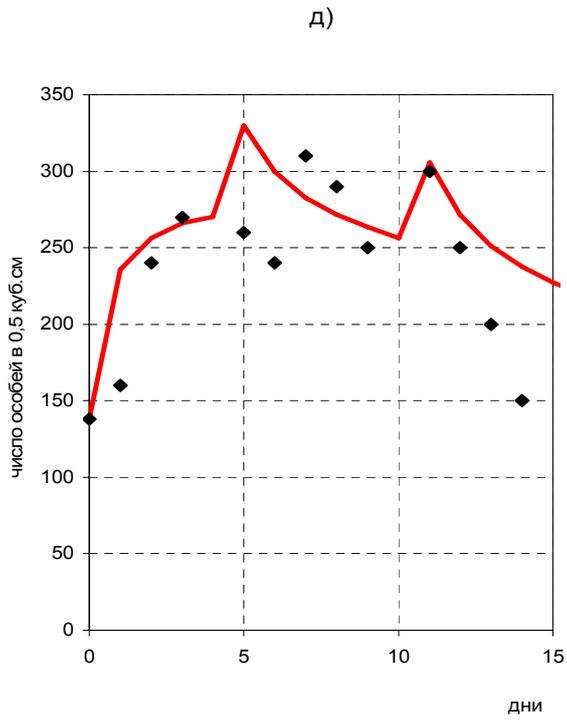


Рис.11. д) *P.aurelia*, начальные условия: $P.aur=138$; $P.bur=2$; е) *P.bursaria*, начальные условия: $P.aur=138$; $P.bur=2$; ж) *P.aurelia*, начальные условия: $P.aur=250$; $P.bur=25$; з) *P.bursaria*, начальные условия: $P.aur=250$; $P.bur=25$.

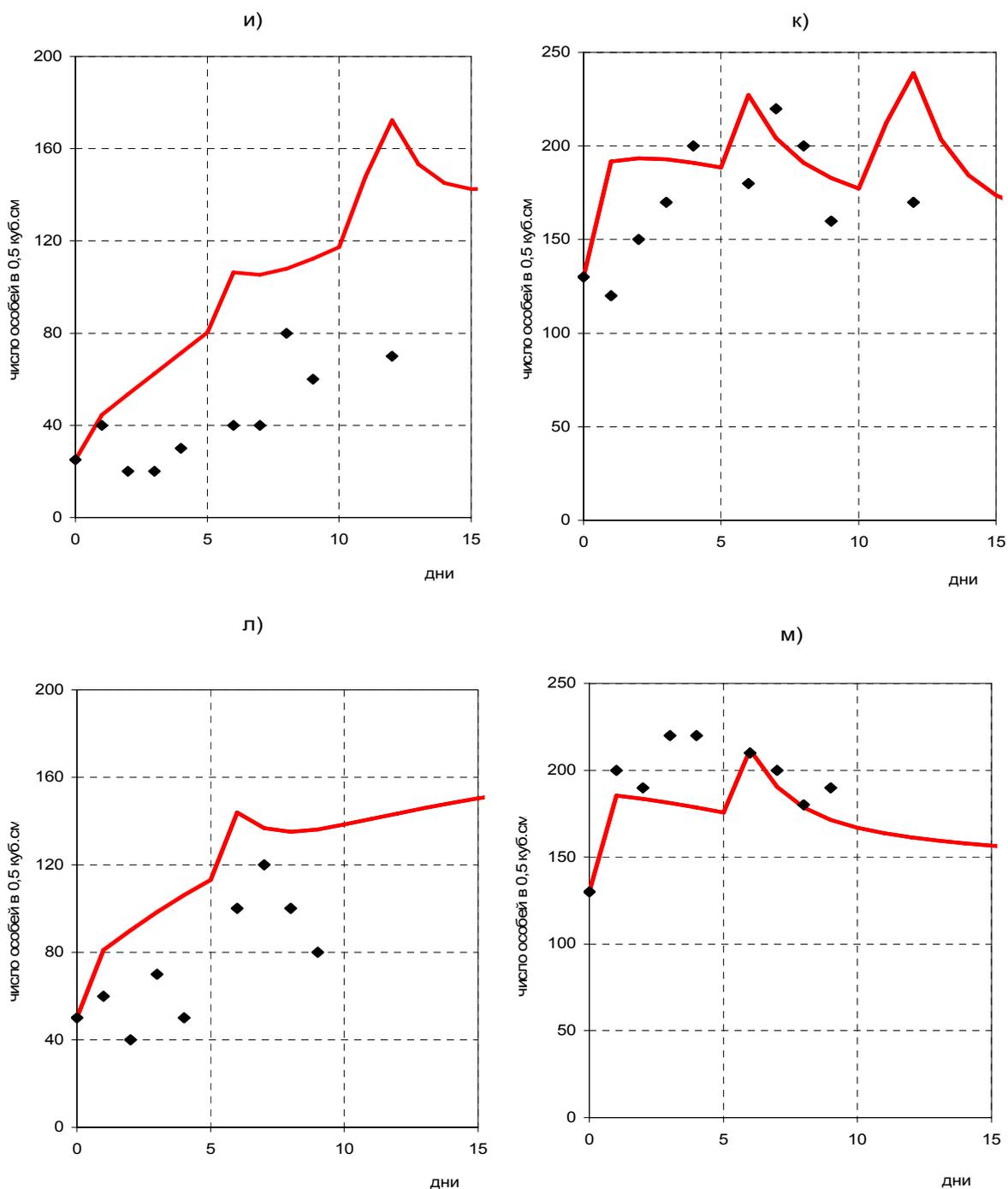


Рис.11. и) *P.aurelia*, начальные условия: $P.aur=25$; $P.bur=130$; к) *P.bursaria*, начальные условия: $P.aur=25$; $P.bur=130$; л) *P.aurelia*, начальные условия: $P.aur=50$; $P.bur=130$; м) *P.bursaria*, начальные условия: $P.aur=50$; $P.bur=130$.

Некоторые из них показывают неплохое согласие, другие же – никакого. В общем, лучшее, что можно сказать о расчетах динамики численностей, не участвовавших в оценках параметров, - что они заслуживают некоторого внимания, но не гарантируют согласия с экспериментом.

Немного метрологии. Можно сделать некую попытку понять, с чем именно связаны большие погрешности в экспериментах по исследованию конкуренции (то, что погрешности большие, ясно из сопоставления данных для повторностей любого

эксперимента). С одной стороны, имеется микрокосм, который содержит от десятков (в начале опыта) до тысяч (в конце опыта) инфузорий того или иного вида. С другой стороны, из этого микрокосма берется проба, составляющая от одной до трех десятых объема микрокосма, но число инфузорий в ней просчитывается не полностью (фактически просчитывается несколько десятков). Считая, что выборочные ошибки подчиняются закону Пуассона (т.е. приближенно нормальному), мы приходим к выводу, что взятие пробы из микрокосма вносит пренебрежимо малую ошибку в сравнении с неполным просчетом. Но может быть, в самом микрокосме численности инфузорий случайно колеблются? Дело в том, что ошибки подсчета не имеют влияния на последующую динамику численностей видов в микрокосме, а случайные колебания численностей в самом микрокосме влияют на их последующую динамику. Правда, в случае логистического роста или конкуренции имеется и обратная тенденция: при повышении численности микрокосма замедляется его дальнейший рост, а при понижении численности – наоборот, ускоряется. Явно нужны какие-то численные прикидки, сколь велики могут быть случайные колебания внутри самого микрокосма.

В литературе существует формальный способ такой оценки, предложенный в книге Реншоу [8]. Насколько нам известно, он не подтвержден экспериментально, но все же можно надеяться, что дает некую ориентировку на порядок величины возможных случайностей.

Суть приема такова. Пусть имеется дискретная модель

$$X(t+1) = A(X(t))X(t),$$

где $X(t)$ и $X(t+1)$ – векторы численностей видов микрокосма в моменты t и $t+1$, $A(X(t))$ – диагональная матрица, которая описывает эволюцию математических ожиданий численностей видов микрокосма. Как теоретически оценить влияние случайностей на эту эволюцию? Ответ: разложим каждый элемент a_{ii} матрицы $A=A(X(t))$ в сумму $b_i - d_i$, где b_i – максимально возможное значение коэффициента a_{ii} (коэффициент свободного роста), а d_i – коэффициент, отражающий снижение скорости свободного роста (в работе [8] называемый «коэффициентом смертности»). Далее будем считать, что изменение $X_i(t+1)-X_i(t)$ численности i -го вида есть сумма независимых пуассоновских величин – рождаемости и смертности – имеющих, соответственно, параметры $b_i X_i(t)$ и $d_i X_i(t)$. При больших значениях этих параметров дело сводится к тому, чтобы за численность i -го вида в момент $t+1$ принять величину $Y_i(t+1) = X_i(t+1) + \xi_i(t+1)\sqrt{(b_i + d_i)X_i(t)}$, где $\xi_i(t+1)$ – набор независимых (при разных i и t) случайных величин, имеющих (каждая) стандартное нормальное распределение.

На рис.12 показана динамика численностей видов: теоретическая (без учета случайности) – линия черного цвета, и наблюдаемая по 2-ум повторностям – линии красного цвета; зеленые линии на этих рисунках представляют 10 реализаций случайных численностей, смоделированных указанным образом. Видно, что наблюдаемые численности колеблются гораздо сильнее, чем теоретические с учетом случайности. То есть в рассматриваемой ситуации случайные колебания микрокосма относительно слабо влияют на разброс численностей, и, следовательно, основную роль в колебаниях наблюдаемых численностей играют ошибки подсчета.

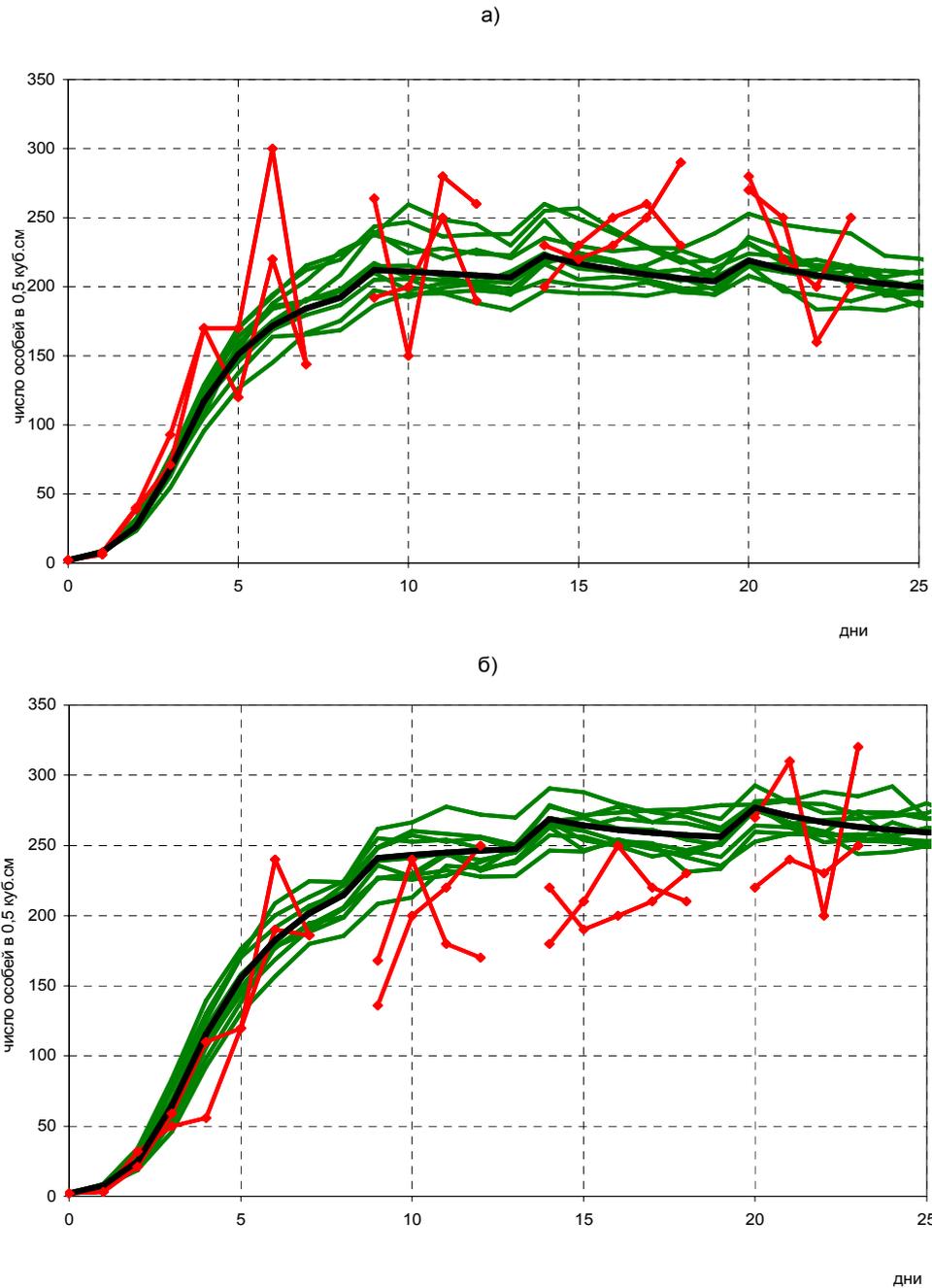


Рис.12. Теоретические и наблюдаемые численности микрокосма при сосуществовании видов ($m=0.1$): а) *P.aurelia* ; б) *P.bursaria*.

Шесть вариантов того, что можно было бы наблюдать в экспериментах Гаузе, с учетом как случайности микрокосма, так и случайной ошибки подсчета даны на рис.13. Видно, что в опыте с $m=0.3$ никакой учет случайностей не может объяснить расхождения между фактом и моделью.

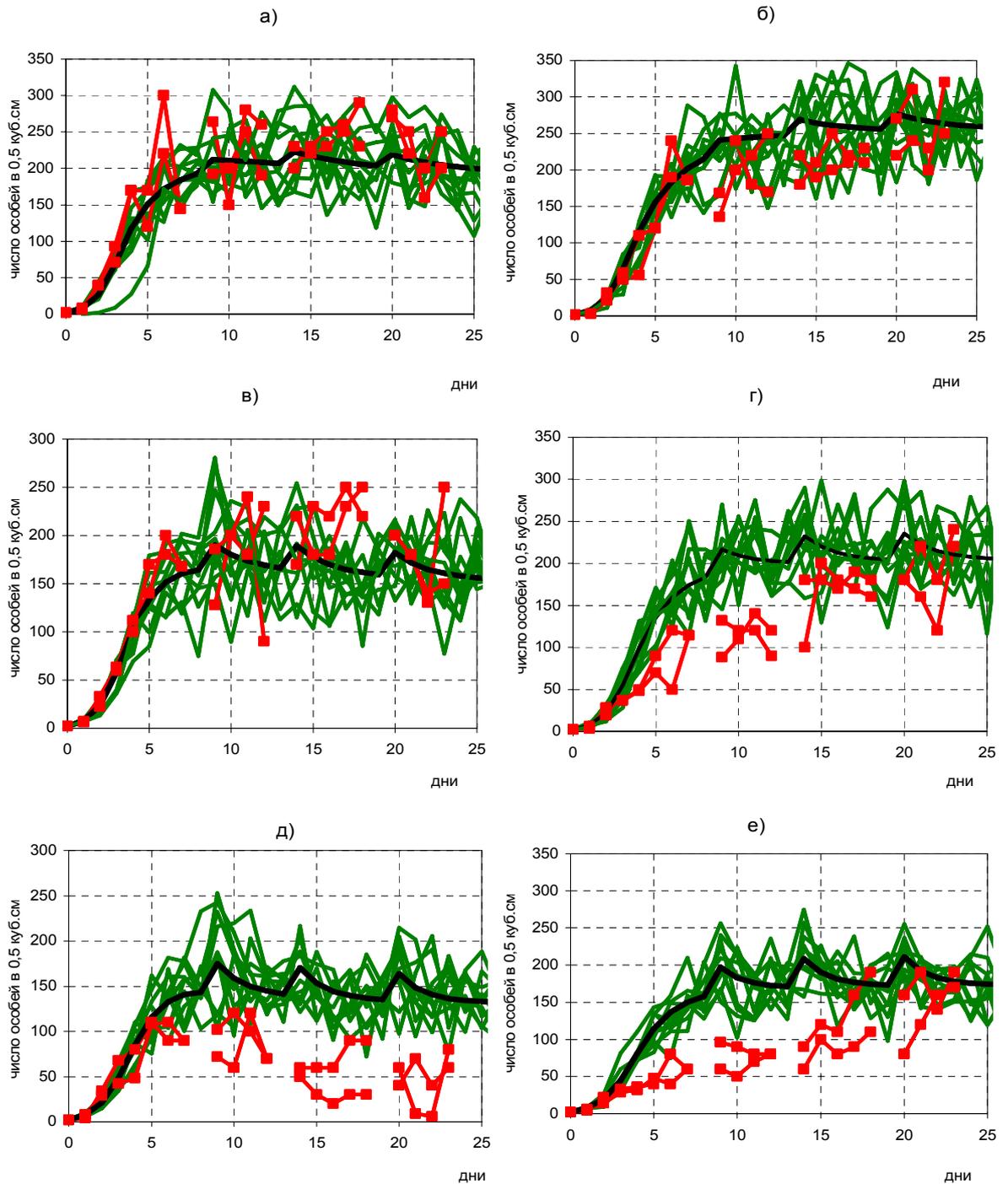


Рис.13. Теоретические и наблюдаемые численности видов в двухвидовом сообществе: а) *P.aurelia*, $m=0.1$; б) *P.bursaria*, $m=0.1$; в) *P.aurelia*, $m=0.2$; г) *P.bursaria*, $m=0.2$; д) *P.aurelia*, $m=0.3$; е) *P.bursaria*, $m=0.3$. (Черные линии - математические ожидания, красные линии- наблюдения, зеленые - 10 независимых реализаций микрокосма).

Вывод из метрологических упражнений: основная причина разброса наблюдаемых численностей лежит в недостаточном количестве реально просчитываемых особей. Но так как повышение точности в данном случае пропорционально квадратному корню из числа просчитанных особей, то значительное повышение точности нереально. Возникает также мысль о том, что, несмотря на все усилия в этом направлении, Гаузе, возможно, не смог в достаточной мере стабилизировать условия эксперимента,

поскольку не всякие разбросы в экспериментальных результатах могут быть объяснены случайными ошибками.

Вывод из новой обработки данных Гаузе: замена логистического закона динамики одновидовых популяций некоторым другим (но с тем же числом параметров, а именно с двумя) снимает для одновидовых популяций вопрос о непостоянных значениях этих параметров. Однако прогнозы динамики двухвидовых сообществ напоминают по своей точности прогнозы погоды: иногда они получаются, а иногда нет. Возникает гипотеза о недостаточной стабильности экспериментов Гаузе. Но в таком случае нечего рассчитывать на то, чтобы в природных условиях найти такую ситуацию, в которой динамика численностей видов согласуется с какими-либо уравнениями конкуренции.

4.2.2. Работа [6], таблица 3.

В этой таблице приводятся данные о конкуренции между *P.bursaria* и *P.caudatum*. В первых двух столбцах - результаты опытов, где в качестве пищи использовались дрожжи. Данные о росте одновидовой популяции приводятся только для *P.bursaria*, причем эти данные противоречат данным таблицы 4 (рассмотренной выше). Если сравнить данные для *P.bursaria*, приводимые в этих двух таблицах (для изъятия $m=0.2$, в обоих случаях пищей служили дрожжи), то выясняется, что сами числа довольно близки, но в таблице 3 они соответствуют числу особей в 1см^3 среды, а в таблице 4 – числу особей в 0.5 см^3 среды (т.е в таблице 3 должны были бы стоять примерно вдвое большие числа, чем в таблице 4, однако этого не наблюдается). Поэтому первые два столбца таблицы 3 мы не рассматривали.

а) Как Гаузе обрабатывал свои данные

В данном случае Гаузе не определял параметры роста одновидовых популяций. Как отмечалось выше, он полагал, что и при наличии прореживания динамика численностей видов будет управляться уравнениями конкуренции. Качественная теория этих уравнений (теорема Гаузе) не зависит от параметров экспоненциального роста одновидовых популяций. Поэтому Гаузе определял лишь предельные численности и параметры взаимовлияния видов. Получился тот случай (см. п.1 «Теорема Гаузе»), когда возможно неограниченное сосуществование видов с установлением равновесных численностей. Но в опытах такая картина не всегда наблюдалась. Так, если внести в плотную культуру *P.caudatum* несколько особей *P.bursaria*, то им удавалось частично вытеснить *P.caudatum*, так что устанавливалось нечто вроде равновесия численностей. Но если внести несколько особей *P.caudatum* в плотную культуру *P.bursaria*, то им не удавалось даже частично вытеснить *P.bursaria*. Гаузе объясняет это тем, что в разных участках фазовой плоскости могут быть различными коэффициенты взаимовлияния видов. Эта идея поддерживается экспериментами по выяснению влияния метаболитов одного вида на рост другого. Именно, метаболиты *P.bursaria* угнетают рост *P.caudatum*, но обратного влияния не замечается.

б) Новая обработка данных Гаузе

Эти данные мы обработали так же, как в случае с таблицей 4. Сначала мы оценили параметры c_1 и c_2 роста одновидовых популяций: для *P.bursaria* $c_1=0.8121$, $c_2=0.0060$, а для *P.caudatum* $c_1=1.1049$, $c_2=0.0138$. Затем мы подобрали параметры взаимовлияния так, чтобы обеспечить по возможности лучшее зрительное сходство с фактическими данными по динамике численностей при совместном культивировании – в том случае, когда начальные численности были одинаковы и малы. Результат подбора параметров для *P.caudatum* показан на рис.14а. Видно, в частности, что две повторности опыта (серия 1 и серия 2) дали сильно различающиеся численности *P.caudatum*. Теоретическая кривая удовлетворительно соответствует наблюдениям второй

повторности. На рис.14б то же самое показано для *P.bursaria*. Здесь результат подбора удовлетворителен для обеих повторностей.

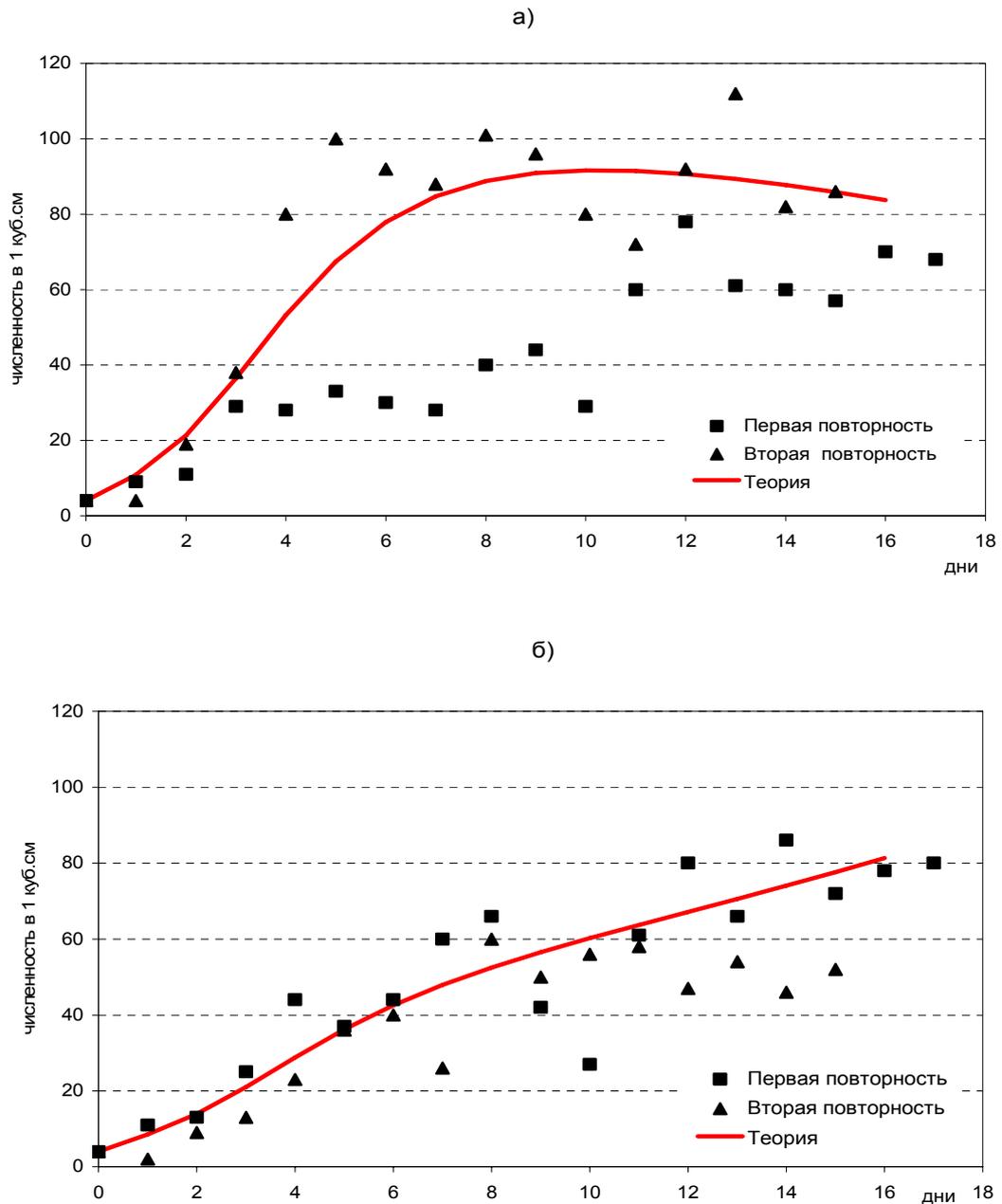


Рис.14. Наблюдаемая и теоретическая динамика роста видов в двухвидовом сообществе: а) *P.caudatum*. Параметры: $c_1=1.1049$, $c_2=0.0138$, $\alpha=0.9$, $\beta=1.75$; б) *P.bursaria*. Параметры: $c_1=0.8121$, $c_2=0.0060$, $\alpha=0.9$, $\beta=1.75$.

Решительное испытание действия модели произведено на опытах, относящихся к резко различным начальным численностям. На рис.15а начальные численности *P.c./P.b.* были 50/8. Результаты опыта не имеют ничего общего с теоретическим кривыми. На рис.15б соотношение численностей в начале опыта 4/44. Имеется некоторое сходство с теорией. То же относится и к рисункам 15в - 15д.

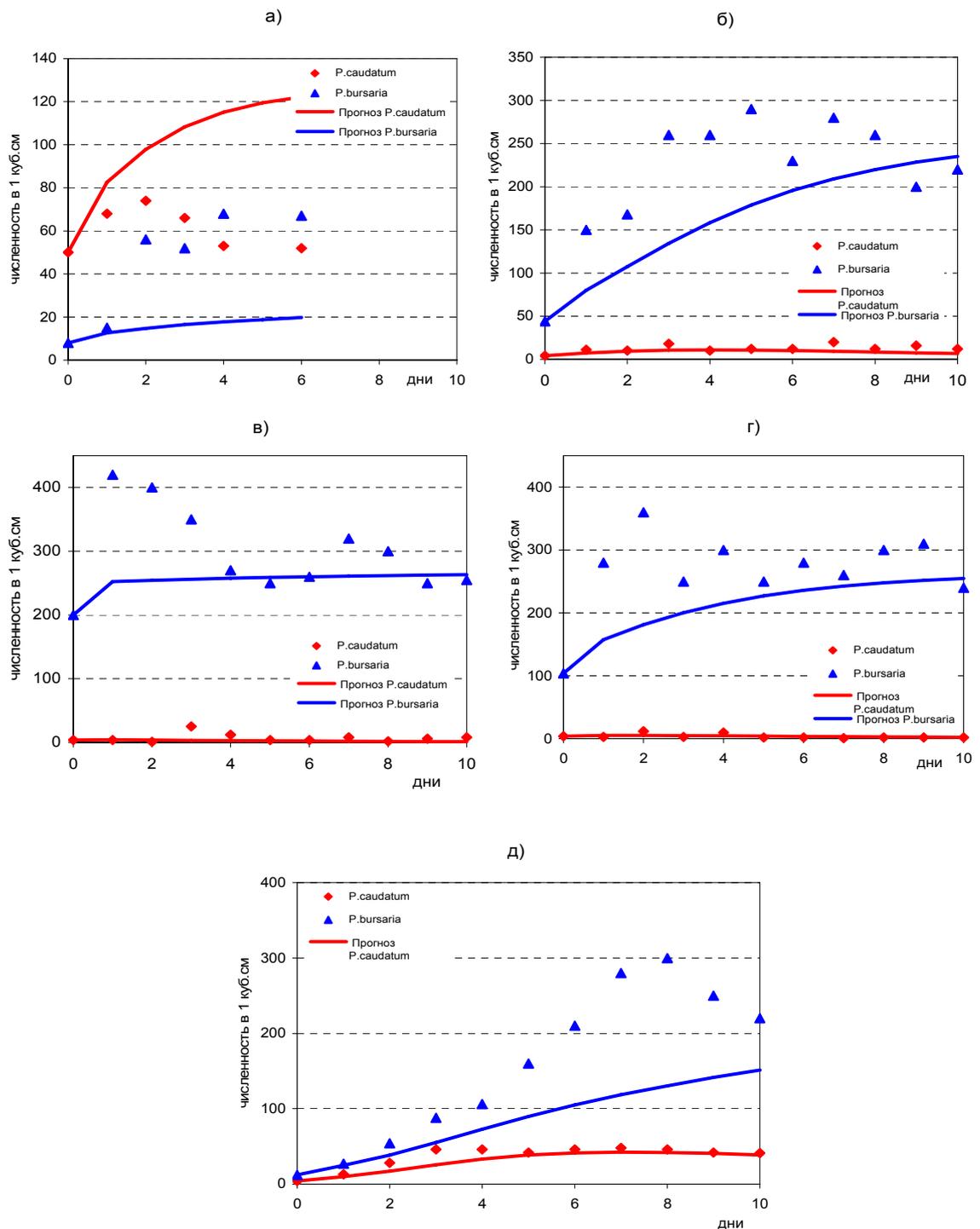


Рис.15. Наблюдаемая и теоретическая динамика роста видов в двухвидовом сообществе (*P. caudatum* совместно с *P. bursaria*) при разных начальных численностях видов: а) $P. caudatum=50$, $P. bursaria=8$; б) $P. caudatum=4$, $P. bursaria=44$; в) $P. caudatum=4$, $P. bursaria=200$; г) $P. caudatum=4$, $P. bursaria=104$; д) $P. caudatum=4$, $P. bursaria=12$.

Таким образом, по нашим данным лишь рис.15а категорически противоречит предположению о том, что динамика численностей может быть описана одними и теми же значениями параметров для любых начальных условий. Следует также отметить, что теория в нашем варианте ни в одном случае (кроме начальных численностей 4/4) не предсказывает достижения равновесных численностей за то время, в течение которого

Гаузе вел наблюдения. Неполнота качественного исследования (теоремы Гаузе) проявляется и в том, что никак не оценивается время, необходимое для достижения стационарной точки.

4.2.3. Работа [4], таблица 4

Этот эксперимент имел целью наблюдать вытеснение одного вида парameций другим при совместном культивировании. А именно, вид *P.caudatum* постепенно вытеснялся видом *P.aurelia*. Кормом служили бактерии *V.puocyanus*. Эксперимент задумывался так, чтобы наблюдать в возможно чистом виде конкуренцию двух видов за пищу. С этой целью при периодической смене среды обитания вносилось заведомо недостаточное количество корма. Бактерии снимались платиновой петлей с твердой среды и разводились в определенном количестве жидкости (это называлось «однопетельная концентрация бактерий»). В другом варианте опыта бактерии разводились во вдвое большем количестве среды, и это называлось «полупетельная концентрация бактерий». В каждую пробирку наливалось 5 см³ среды со взвесью бактерий (и эта операция повторялась каждые сутки). Доля изымаемой популяции $m=0.1$ (т.е. 0.5 см³); изъятие производилось перед центрифугированием и сменой среды.

а) Как Гаузе обрабатывал свои данные

Учет изъятий популяций в математической форме был предложен Гаузе в более поздней работе [6] (хотя и не совсем правильно: см. выше). А в работе [4] имелась в виду в чистом виде логистическая модель для роста одновидовых популяций и система уравнений конкуренции для двухвидового сообщества. Кривые, которыми Гаузе сглаживает экспериментальные данные, не вполне совпадают с логистическими кривыми, хотя в данном случае это различие не столь велико, как в [6]. Но работа с системой двух уравнений конкуренции оборачивается совершенным скандалом.

Дело в том, что коэффициенты α и β взаимовлияния видов Гаузе выбирает из следующих соображений. Пусть предельные численности одновидовых популяций - K_1 и K_2 . Для определенности предположим $K_1 > K_2$. Значит, в смысле потребления пищи одна особь второго вида эквивалентна $\alpha = K_1 / K_2$ особям первого вида. Но, аналогично, $\beta = K_2 / K_1 = 1 / \alpha$. И вот, с таким выбором α и β Гаузе и решает систему уравнений конкуренции. Точнее говоря, он делает α и β переменными, зависящими от численностей видов (либо от времени, прошедшего с начала эксперимента). В первые дни считается $\alpha=0.5$, $\beta= - 1$ (т.е. присутствие *P.aurelia* не замедляет, а ускоряет рост *P.caudatum*, что имеет некоторое гипотетическое биологическое объяснение). В последующие дни берется значение $\alpha = K_1 / K_2 = 1.64$, $\beta = K_2 / K_1 = 1 / \alpha = 0.61$. Дальше (якобы) последовало решение системы уравнений конкуренции с указанными значениями коэффициентов взаимовлияния и приведен рис.5 (стр.13 работы [4]), на котором гладкие (вычерченные пунктиром) кривые (якобы решения уравнений конкуренции) хорошо приближают экспериментальные данные. Но проверка показывает, что эти кривые не являются решениями уравнений конкуренции (следует заметить еще, что коэффициент размножения, равный 0.794 в уравнении для *P.caudatum*, указанный на рис.5 работы [4], противоречит его значению 0.9439, приведенному в таблице 5 на стр.12). Более того, даже качественное поведение решений этих уравнений не может быть таким, как показано на рис.5. Действительно, на этом рисунке для численности *P.caudatum* показан сначала рост, а затем падение. Но в случае выбора $\alpha = K_1 / K_2$, $\beta = K_2 / K_1 = 1 / \alpha$ изоклины системы уравнений конкуренции, т.е. прямые $N_1 + \alpha N_2 = K_1$, $\beta N_1 + N_2 = K_2$ совпадают, и в треугольнике, отсекаемом этой прямой от осей координат фазовой плоскости, обе производные от численностей положительны. Никакого падения численности одного из видов решение уравнений конкуренции показать не могло. Правда, в тексте работы (стр.14) Гаузе

пишет: «Кривые роста каждого вида в смешанной популяции на рис.5 до 5-го дня роста были вычислены мною по системе дифференциальных уравнений конкуренции с такими меняющимися коэффициентами». Это значит (вероятно), что после 5-го дня роста Гаузе расчетов не делал. Но тогда откуда же взялись гладкие кривые на рис. 5, которые и после 5-го дня роста хорошо приближают фактические данные?!

Иными словами, в 1934 году, когда публиковалась работа [4], Гаузе, по-видимому, еще не задумывался о «теореме Гаузе», которая появилась в печати в следующем году. Он проводил кривые, сглаживающие результаты эксперимента, на глаз, а выдавал их за интегральные кривые уравнений конкуренции.

б) Новая обработка данных Гаузе

Мы обработали данные о динамике одновидовых популяций так же, как это описано выше (с помощью сглаживания убывающей экспонентой логарифмических приращений численностей). Результаты представлены на рис.16а (однопетельный корм) и рис.16б (полупетельный корм). Недостаток пищи должен быть (как считал Гаузе) выражен сильнее в полупетельной ситуации. Это и подтверждается: начальные значения сглаживающих кривых на этих рисунках примерно одинаковы, но падение экспонент к нулю гораздо быстрее на рис.16б.

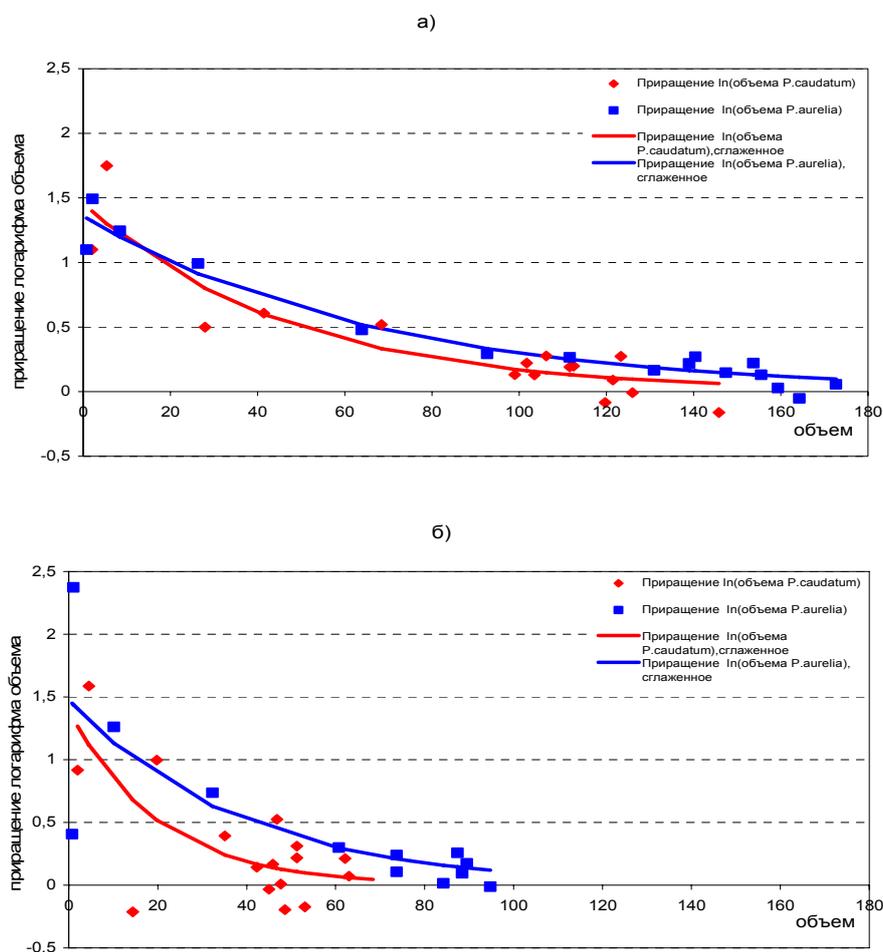


Рис. 16. Логарифмические приращения объемов для одновидовых популяций. Наблюдения и сглаживающие кривые: а).Однопетельный корм. Параметры для *P. caudatum*: $c_1=1.4590$, $c_2=0.0216$; для *P. aurelia*: $c_1=1.3603$, $c_2=0.0152$; б).Полупетельный корм. Параметры для *P. caudatum*: $c_1=1.4011$, $c_2=0.0502$; для *P. aurelia* $c_1=1.4804$, $c_2=0.0265$.

Чтобы оценить возможности математической модели конкуренции, мы сделали следующий компьютерный эксперимент. Подобрали значения параметров α и β по нескольким первым дням роста смешанных популяций (7 дней в однопетельном случае и 4 дня в полупетельном случае): чтобы за эти первые дни модельные численности были визуально похожи на реально наблюдаемые. Затем продлили теоретические численности дальше и сравнили их с наблюдаемыми (т.е. сделали то, что хотел сделать Гаузе, но на этот раз, как мы полагаем, корректно). Результаты представлены на рис.17. Теперь нам действительно повезло: прогноз получился настолько хороший, насколько этого вообще можно ожидать, учитывая большую неточность экспериментальных данных.

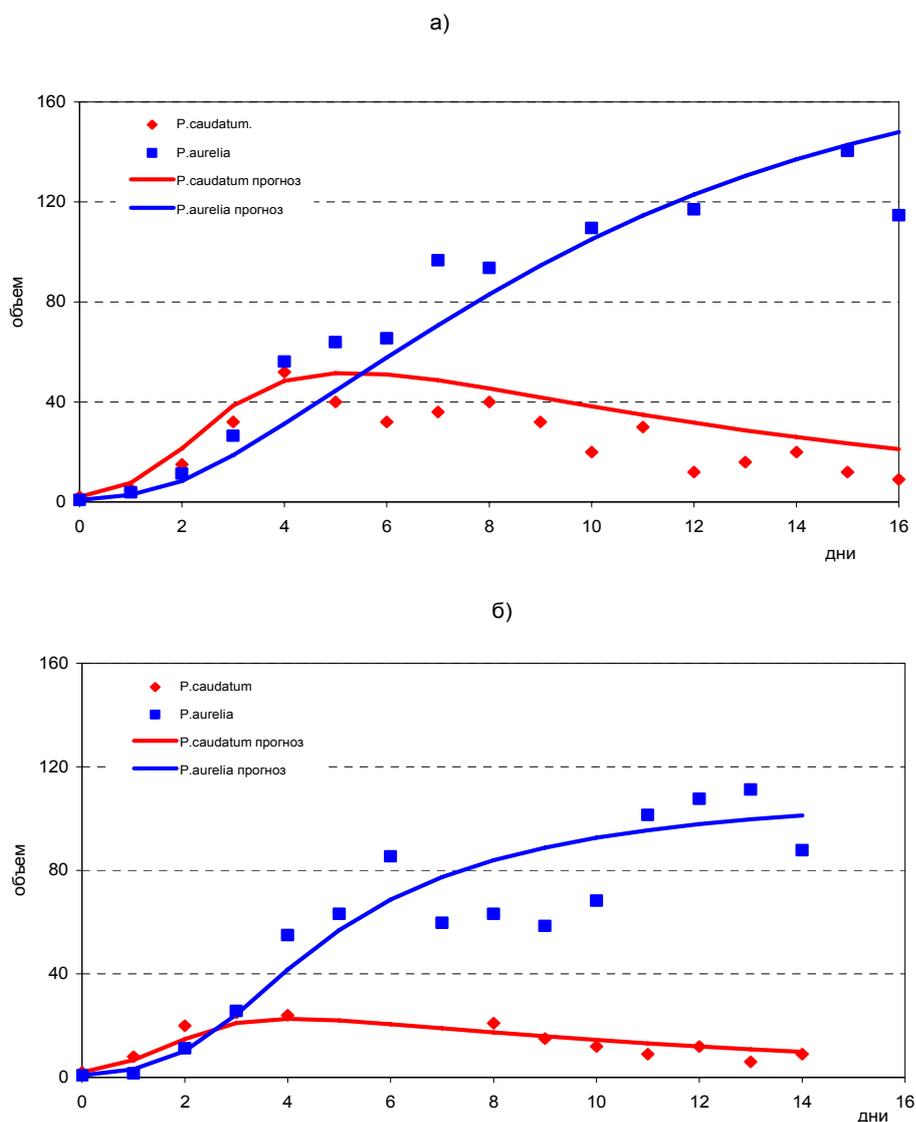
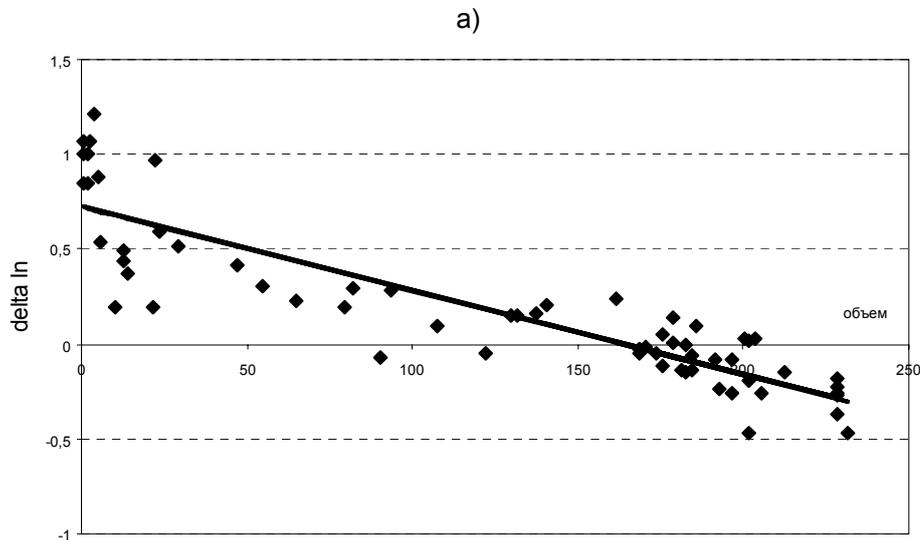


Рис.17. Ручной подбор параметров α и β :
а).Однопетельный корм. Оцененные значения параметров $\alpha=1.23$, $\beta=0.502$ заменены на $\alpha=1$, $\beta=2$ на основании первых 7-ми наблюдений; б).Полупетельный корм. Предыдущие значения параметров $\alpha=1$, $\beta=2$ заменены на $\alpha=0.5$, $\beta=1$ на основании первых 4-х наблюдений.

4.2.4. Работа [4], таблица 2

Таблица 2 (стр.7 работы [4]) довольно обширна и содержит от трех до четырех повторностей каждого опыта. В этой таблице приведены данные о конкуренции между теми же видами (*P.aurelia* и *P.caudatum*), что и в таблице 4. Гаузе в то время еще полагал, что в подобном эксперименте обязательно должно произойти конкурентное вытеснение одного вида другим (пока не сформулирована «теорема Гаузе»), но количество пищи в данном эксперименте было значительно больше, чем в предыдущем, и среда обитания была несколько иного состава. В опытах действительно наблюдался сначала рост, а затем падение численности *P.caudatum*, что можно приписать конкурентному вытеснению со стороны *P.aurelia*. Но Гаузе считал, что конкуренция за пищу в этих опытах проявляется в не вполне чистом виде: «... благодаря сравнительно высокой концентрации бактерий и не вполне оптимальной реакции среды здесь, по-видимому, примешивается угнетающее влияние каких-то других факторов, в чем мы вскоре действительно убедимся». Вероятно, по этой причине (неполной «чистоты» опыта) Гаузе ограничивается здесь графической обработкой данных, не пытаясь выписывать какие-либо уравнения. Но мы сделали численную обработку этих данных.

Новая обработка данных Гаузе. Данные о динамике логарифмических приращений для одновидовых популяций в этом эксперименте представлены на рис.18, где применялось периодическое прореживание $m = 0.1$ и численности были пересчитаны в объемы (с учетом соотношения $V_{aurelia} = 0.39V_{caudatum}$). Видно, что представленные на этом рисунке данные не имеет смысла сглаживать экспонентой, а надо сглаживать прямой линией вида $\Delta \ln V(t) = a_0 + a_1 V(t)$, что и было сделано. (Заметим, что возможность сглаживать логарифмические приращения прямой говорит о близости динамики популяций к логистическому закону.)



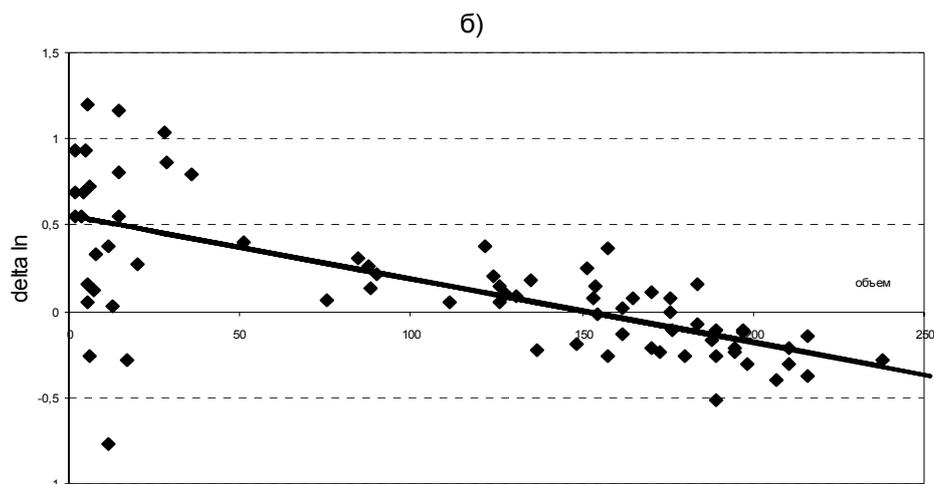
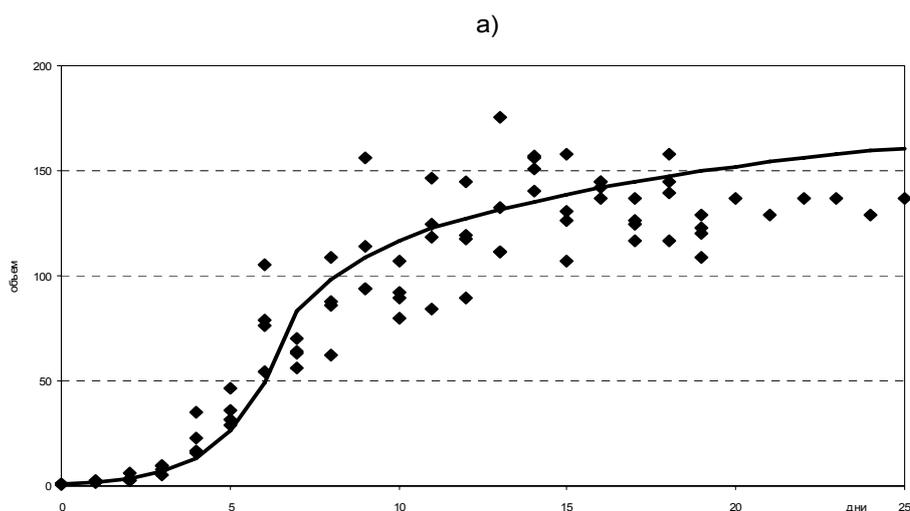


Рис.18. Логарифмические приращения объемов для одновидовых популяций. Наблюдения и сглаживающие кривые:
 а) *P.aurelia*. Параметры $a_0= 0.7243$; $a_1= -0.004417$
 б) *P.caudatum*. Параметры $a_0= 0.5535$; $a_1= -0.00366$.

Затем мы перешли к моделированию роста численностей при совместном выращивании обоих видов.³

Была сделана попытка определить α и β по начальному участку роста численностей и затем сделать прогноз дальнейшего роста (охватив участок конкурентного вытеснения), но в данном случае эта попытка не привела к успеху. Тогда (в качестве крайней меры) было решено использовать экспериментальные данные на всем интервале времени, допустив разные значения параметров в начале и конце этого интервала. Результат показан на рис.19: он формально неплох, но при таком сценарии математическая модель может рассматриваться только лишь в качестве интерполяционной формулы.



³ Как и выше, мы пользовались следующим правилом. При совместном выращивании видов в теоретические логарифмические приращения нужно подставлять вместо $V(t)$ линейную комбинацию $V_1(t)+\alpha V_2(t)$ для первого вида и линейную комбинацию $\beta V_1(t)+V_2(t)$ для второго вида.

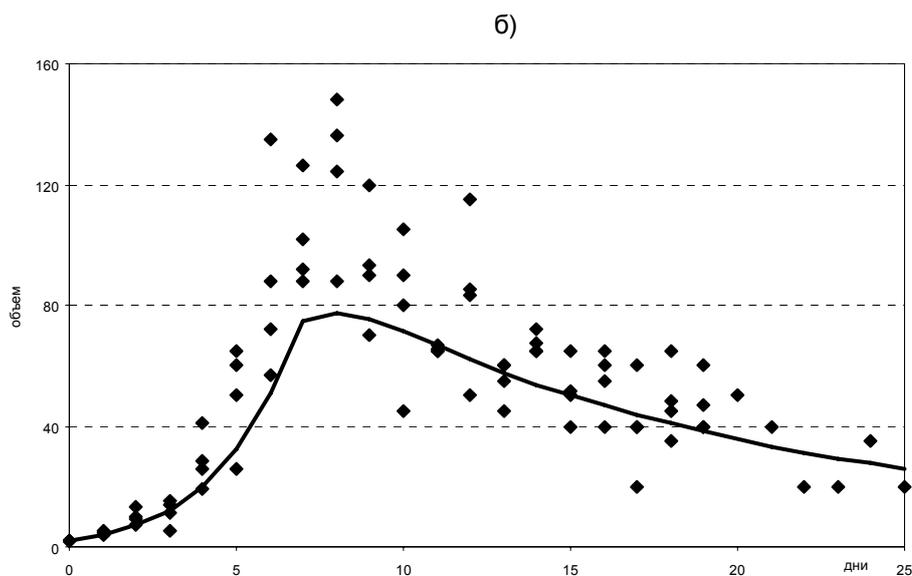


Рис. 19. Интерполяционные кривые роста видов в смешанной популяции с параметрами: 1-7 день $\alpha=\beta=0$, с 8-го дня $\alpha=0.75$, $\beta=1$
 а) *P.aurelia*; б) *P.caudatum*.

Заключение

Как известно, философия является «предельным основанием познания». Это означает, что философия не только предоставляет общие гносеологические конструкции, описывающие отношения научной теории и эксперимента, но и дает интуитивную оценку значимости полученных и предполагаемых научных результатов. Того, что именно наука уже умеет делать и что может стать возможным в обозримом будущем. В этом смысле можно сказать, что Гаузе и ряд современных ему биологов и математиков вдохновлялись философской идеей создания математической теории борьбы за существование. Со времени появления самого понятия этой борьбы и до нашего времени наука узнала мало определенного (и поддающегося количественной оценке и расчету) об этом предмете. Чем же располагал Гаузе для продвижения в этом направлении?

Математики создали к этому времени много сложных математических гипотез о том, как могла бы протекать борьба за существование, но на сопоставление с наблюдениями в природных условиях или в эксперименте могли претендовать только простейшие модели: модель хищник-жертва и модель конкуренции. Гаузе с порога отбрасывает всякую мысль о том, чтобы эти модели могли для природных биологических систем дать что-то похожее на действительность (в смысле количественного согласия, а не только в расплывчатом смысле, например, следующего типа: колеблется ведь год от года численность волков и зайцев – так может это потому, что так велел Вольтерра?). Речь идет не о том, чтобы с помощью математических моделей понять, что происходит в реальных биологических системах, а о том, чтобы под готовые математические модели создать такие лабораторные системы, в которых наблюдались бы описанные математическими моделями явления (конечно, с той или иной степенью количественного согласия). Другими словами, являются ли эти математические модели такими гипотезами, о которых Ньютон говорил «гипотез не изобретаю», или представляют собой что-то более существенное?

Что касается хищников и жертв, то, согласно экспериментальным попыткам Гаузе, ситуация оказалась именно такой, какая не нравилась Ньютону. Периодические колебания численностей хищников и жертв удавалось воспроизвести в лабораторных опытах только в том случае, если в среде обитания создавались дополнительные условия: убежища для жертв, иммиграция, или еще что-нибудь не вмещающееся в вольтерровскую модель. Если же этого не делалось, то хищники сначала уничтожали всех жертв, а потом гибли от голода сами. Таким образом модель хищников и жертв была похоронена (и уж если вводить ее в курс математических методов для биологов, то – цитируя Солженицына – как труп дорогого покойника, а не как труп безвестного пьяницы, найденный под забором).

Больше повезло модели конкуренции. Чтобы сказать, в чем состоит это большее везение, нужно сначала углубиться в рассуждения о том, что вообще может математическая модель. Наибольшая удача – это когда модель вскрывает суть какого-нибудь явления с помощью значений некоторых параметров. Например, закон всемирного тяготения определяет движение всех тел Солнечной системы, если знать их массы и гравитационную постоянную.⁴ Есть ли у Гаузе ситуация, когда успех модели конкуренции должен котироваться по этому высшему классу: «вскрывает суть»? Похожий вариант есть в опытах с дрожжами. Коэффициенты α и β взаимовлияния видов, определенные лишь на основании динамики роста численностей, согласуются с биологической сутью – отношением продукции алкоголя на единицу объема клеток того и другого вида. (В этих опытах именно алкоголь ингибирует рост дрожжей.) Правда, как именно согласуются: в одном случае довольно худо, а в другом случае слишком хорошо, и точность отдельных определений численностей здесь не порядка 1%, как для гравитационной постоянной, а хорошо, если десятки процентов. Но тем не менее, не надо сбрасывать модель конкуренции со счета.

Второй (после наилучшего) способ применения модели – это прогноз. Например, если нужно предсказать высоту морского прилива в какой-нибудь бухте, то адекватной (в смысле сути явления) математической моделью был бы закон всемирного тяготения, примененный к каждой частице воды в море плюс гидродинамика, плюс метеорология (прогнозирующая скорость и направление ветра). Понятно, что такое невозможно. Но можно взять данные о высоте прошлых приливов в данном месте, сгладить их с помощью какого-нибудь ряда Фурье и продолжить этот ряд вперед по времени. Коэффициенты ряда Фурье не будут вскрывать никакой сути явления, но могут быть пригодны для прогноза.

Что касается опытов Гаузе с инфузориями, то в этом случае система уравнений конкуренции не может претендовать на раскрытие сути явления. Постепенно совершенствуя методику эксперимента, Гаузе создает в конце концов обстановку конкуренции за пищу в условиях ее недостатка. Суть явления тут в том, с какой скоростью происходит размножение инфузорий при данном недостаточном количестве пищи. Но такая постановка вопроса потребовала бы совершенно иного эксперимента. Речь может идти либо о прогнозе численностей, если коэффициенты взаимовлияния видов определены по данным о начальном участке роста, либо о прогнозе динамики численностей при некотором изменении условий опыта. Надо сказать, что Гаузе в экспериментах с парамециями чрезмерно увлекается сопоставлением с тем конечным результатом, который предсказывает модель уравнений конкуренции: или конкурентное вытеснение одного вида другим, или длительное сосуществование обоих

⁴ Правда, на поверку оказывается, что гравитационная постоянная (а стало быть и массы) в настоящее время вряд ли определена с точностью до одного процента (а мы бы ожидали от небесной механики что-нибудь от шести до десяти правильных цифр в значениях каких-то величин, рассматриваемых этой наукой). Но еще Кэвэндиш гарантировал точность в 1/14, т.е. около 7% , и за эту границу никто никогда не выходил.

видов. Но можно использовать его данные несколько иначе, испытав возможности прогноза либо на будущее, либо для иных условий эксперимента. Непрерывную модель конкуренции естественно упростить до дискретной, а логистический рост одновидовых популяций заменить другим, более соответствующим фактическим данным. Но и после введения этих поправок успех прогнозов иногда достигается, а иногда и нет. Однако наличие успеха хотя бы в некоторых случаях вновь говорит о том, что модель конкуренции не должна быть похоронена, в отличие от модели хищник-жертва.

Наконец, третий, наиболее слабый вариант применения математической модели – это использование ее для сглаживания («интерполяции» с уменьшением влияния экспериментальных ошибок) исходных данных. Этот способ особенно любит математическая статистика, когда, например, для выборки данных подбирается тот или иной «теоретический» закон распределения, параметры которого оцениваются. В применении к одной выборке пользы от такой операции нет вовсе, но если надо сравнить несколько выборок, то дело можно свести к сравнению оцененных параметров некоего общего для всех таких выборок теоретического закона. Возвращаясь же к эксперименту Гаузе (таблица 2 работы [4]) приходится признать, что применительно к нему модель конкуренции не удерживает ни позиции номер один «выяснения сути», ни прогностической позиции, а всего лишь успешно интерполирует экспериментальные данные. Но даже и такой вариант использования поддерживает значимость этой модели.

Окончательный вывод таков: Гаузе сумел создать такие экспериментальные ситуации, в которых модель конкуренции могла быть использована с целью лучшего понимания экспериментальных данных. О природных ситуациях в работах Гаузе вообще нет речи. И мы не будем еще раз повторять аргументы, в силу которых «закон конкурентного вытеснения Гаузе» может считаться только артефактом, обязанным своим появлением лишь лапласовскому процессу искажения информации в массмедиа, в том числе и в научных.

Литература.

1. G.F. Gause. Experimental studies on the struggle for existence. 1. Mixed population of two species of yeast. // J. Exper. Biology. 1932. Vol.9, #4, pp.389-402.
2. Г.Ф. Гаузе. Математический подход к проблемам борьбы за существование. // Зоол. журн. 1933. Т.12. Вып. 3. С.170-177.
3. Г.Ф. Гаузе. Математическая теория борьбы за существование и ее применение к популяциям дрожжевых клеток. // Бюлл. Моск. О-ва испытателей природы, отд. биологии. 1934. Т. 43. №1. С.69-87.
4. Г.Ф. Гаузе. Экспериментальные исследования борьбы за существование между *Paramecium caudatum*, *Paramecium aurelia* и *Stylonichia mytilus*. // Зоол. журн. 1934. Т. 13. Вып. 1. С.1-17.
5. Г.Ф. Гаузе. О процессах уничтожения одного вида другим в популяциях инфузорий. // Зоол. журн. 1934. Т.13. Вып. 1. С. 18-26.
6. Г.Ф. Гаузе. Исследования над борьбой за существование в смешанных популяциях. // Зоол. журн. 1935. Т. 14. Вып. 2. Стр. 243-270.
7. А.М. Гиляров. Популяционная экология. // М.: МГУ, 1990.
8. Renshaw E. Modeling Biological population in Space and Time. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1991.