

УДК 574.3 591.526 559.323.4 519.233.24

*Кшняев И. А., Давыдова Ю. А.*

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург*

## **СТАТИСТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ РОСТА ОСОБЕЙ: ИСКУССТВО ПАРАМЕТРИЗАЦИИ**

Рассмотрены приложения аппарата теории линейных (по параметрам) и нелинейных регрессионных моделей и их комбинации к практическим задачам статистического моделирования роста позвоночных животных.

**Ключевые слова:** монофазный или двухфазный асимптотический рост особей, статистическое моделирование.

*Kshnyasev I. A., Davydova Yu. A.*

*Institute of plants and animals ecology, UB RAS, Ekaterinburg*

## **STATISTICAL MODELING OF INDIVIDUAL GROWTH: THE ART OF PARAMETERIZATION**

Applications of the theory of linear (in parameters) and nonlinear regression models to problems of vertebrates' growth shortly reviewed.

**Keywords:** mono- or biphasic asymptotic individual' growth, statistical modeling.

Статистическое моделирование биометрических данных не сводится только к рутинному вычислению средних (арифметических, геометрических и т. д.), их стандартных ошибок, или доверительных интервалов (ДИ). Рациональные модели должны не только «адекватно» воспроизводить закономерности данных, но и иметь теоретически обоснованную форму связи и ясный физический/механистический/биологический смысл параметров. Например, при моделировании роста животных интерес может представлять не только формальное описание зависимости (среднего или ожидаемого) размера (или прироста) индивидуумов от возраста (Мина, Клевезаль, 1976), но и количественная оценка особенностей роста, сопоставляемых генетическим и/или средовым (или другим, интересующих исследователя) эффектам (Kshnyasev, Davydova, 2016a, b). Поэтому при моделировании крайне актуален выбор таких «оптимальных» – компромиссных моделей, которые бы сочетали в себе удобство интерпретации (что часто мотивирует стремление исследователя к «экономии» – использованию минимального числа параметров) и хорошие описательные и прогностические способности предлагаемых моделей. Цель работы – подбор формальной, но удобно интерпретируе-

мой параметризации для описания роста рыжей полевки (*Clethrionomys [Myodes] glareolus* Schreber, 1780).

Отловы рыжей полевки проведены (1995–2015 гг.) в темнохвойных южно-таежных лесах Среднего Урала (Висимский государственный природный биосферный заповедник), в том числе, и в зимний период (с 2004 г). У животных измерены масса (с точностью до 1–0.1 г) и длина тела (1 мм), возраст определен по методике Оленева Г. В. (1989). Статистическое моделирование выполнено с помощью аппарата нелинейного оценивания в пакете «Statistica» (StatSoft, лиц. № АХХR003A622407FAN8).

Традиционно у позвоночных рост характеризуют как асимптотический, причем существенное торможение роста сопоставляется с наступлением неблагоприятных периодов и/или половой зрелости. Для описания роста животных традиционно используют нелинейные модели: 3-х параметрические – логистическую, Берталанфи, Гомпертца, 2-х параметрические – Михаэлиса-Ментен и др. Однако с точки зрения возможности расширения модели (для включения в число предикторов не только возраста, но и прочих интересующих исследователя эффектов) более удобным может быть линеаризация (Ivanova, Kshnyasev, 2016) и дальнейшее применение стандартных (с общими или специфичными регрессионными коэффициентами) моделей ANCOVA (в предположении монофазного роста). Альтернативным подходом может быть приложение линейных или нелинейных моделей с индикаторными переменными. Один из возможных примеров последнего подхода и проиллюстрирован в настоящей работе.

Для описания двухфазного роста (массы или длины тела –  $Y$ ) особей рыжей полевки, не созревающих в год рождения («II-тип онтогенеза») использована «модульная» модель:

$$E(Y) = b_0 + b_1 \lg(X), \text{ если } X \leq 6 \text{ мес. (1),}$$

$$E(Y) = \max - \{(\max - \min) / [1 + (X/t_{50})^p]\}, \text{ если } X > 6 \text{ мес. (2),}$$

где,  $X$  – возраст (мес.), при этом (1) характеризует зависимость размера тела для первой фазы как линейную – от логарифма возраста. Интерпретация регрессионных коэффициентов (1) удобна и проста:  $b_0$  – ожидаемое значение зависимой переменной в возрасте 1-го месяца ( $\lg(1) = 0$ ), а коэффициент  $b_1$  при предикторе  $\lg(\text{возраст})$  оценивает средний прирост размера, при увеличении возраста в 10 раз (с 1 до 10 мес.). Вторая часть уравнения (2) дает оценки не только верхней ( $\max$ ) и нижней ( $\min$ ) асимптот (среднего дефинитивного размера особей и – размера при зимовке, соответственно), но и среднего возраста реализации 2-го скачка роста ( $t_{50}$ ), который приходится на следующий год поле рождения. Оценки параметров приведены в таблице, а вид полученных зависимостей на рисунке.

**Таблица.** Оценки параметров моделей бифазного (1+2) и монофазного роста (1) для массы и длины особей рыжей полевки, не созревающих в год рождения

Параметр (ед. условия)	Оценка	Ст. ошибка	t(df2)	95% ДИ	
<b>Масса тела</b>					
Бифазный рост: $R=0.83$ , $F(6;921)=2300.5$ , $MSE=11.3$					
$b_0$ (г,  x=1 мес.)	14.3	0.37	38.6	13.5	15.0
$b_1$ (г, x 1→10)	8.7	0.77	11.3	7.2	10.2
Min (г)	20.1	0.37	54.6	19.4	20.8
Max (г)	28.8	0.28	102.3	28.2	29.3
$t_{50}$ (мес.)	10.0	0.12	84.2	9.8	10.2
$p$	25.9	6.12	4.2	13.9	37.9
Бифазный рост («календарь»*): $R=0.75$ , $F(5;922)=2738.2$ , $MSE=15.6$					
$b_0$ (г,  x=1 мес.)	14.3	0.43	32.9	13.4	15.1
$b_1$ (г, x 1→10)	8.7	0.91	9.6	6.9	10.5
Min (г)	22.4	0.51	44.2	21.5	23.4
Max (г)	27.1	0.20	135.7	26.7	27.4
* $t_{50}$ (дни с 01.01.)	65.1	1.87	34.9	61.5	68.8
Монофазный рост: $R=0.76$ , $F(2;925)=6853.0$ , $MSE=15.0$					
$b_0$ (г,  x=1 мес.)	12.3	0.31	39.5	11.7	12.9
$b_1$ (г, x 1→10)	13.5	0.38	35.5	12.7	14.2
<b>Длина тела</b>					
Бифазный рост: $R=0.84$ , $F(5;781)=15648.9$ , $MSE=27.5$					
$b_0$ (мм,  x=1 мес.)	83.5	0.59	142.2	82.4	84.7
$b_1$ (мм, x 1→10)	16.4	1.28	12.8	13.8	18.9
Min (мм)	92.4	0.60	153.7	91.2	93.6
Max (мм)	107.3	0.35	310.6	106.6	108.0
$t_{50}$ (мес.)	9.5	0.13	72.1	9.2	9.7
$p$ (фикс.)	25.0				
Монофазный рост: $R=0.77$ , $F(2;784)=39073.6$ , $MSE=39.2$					
$b_0$ (мм,  x=1 мес.)	81.3	0.52	155.2	80.2	82.3
$b_1$ (мм, x 1→10)	21.7	0.65	33.6	20.5	23.0

Исходя из вышеизложенного, заметим, что:

- 1) модель бифазного роста ожидаемо лучше описывает данные, как для массы, так и для длины тела (более высокий коэффициент множественной корреляции –  $R$ , меньший средний квадрат ошибки –  $MSE$ );
- 2) рост длины тела опережает набор массы примерно на две недели;
- 3) для датировки 2-го скачка роста в (2) вместо возраста можно использовать календарную дату (\* – в табл.);
- 4) первое уравнение предложенной модульной модели может быть модифицировано, например, изменением шкалы возраста в недели или дни, причем для последнего случая удобно не оценивать  $b_0$  из данных (поскольку столь юные особи в отловах будут отсутствовать), а использовать априорную оценку размера новорожденных, например, из сводки

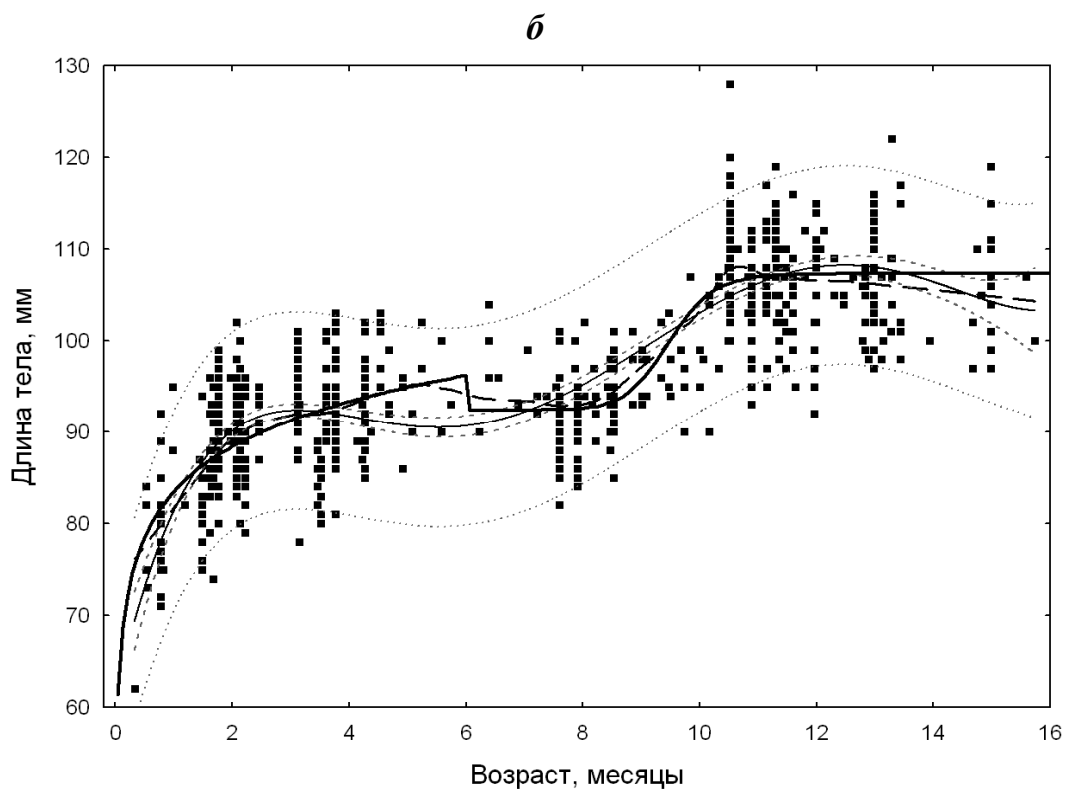
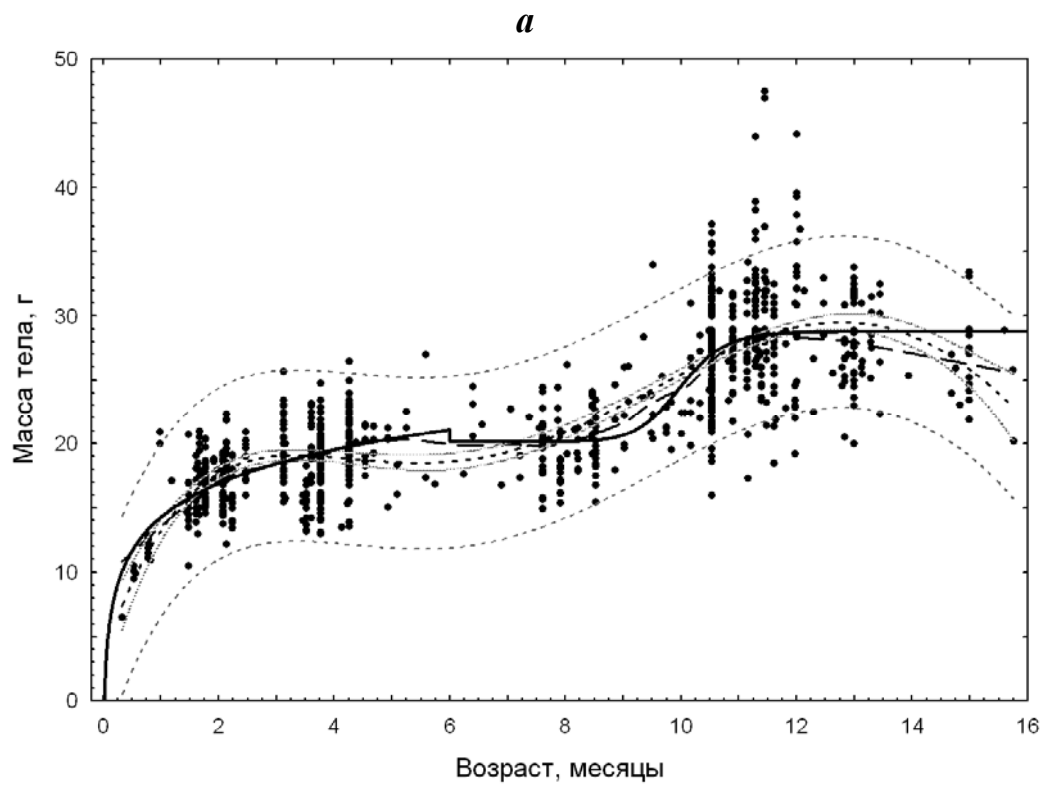


Рисунок. Зависимость массы (а) и длины тела (б) рыжей полевки от возраста (только особи II-типа онтогенеза). Модели роста: кусочно-нелинейная бифазного роста (жирная линия); LOWESS локальное сглаживание (длинный штрих); полином 5-го порядка (тонкие линии) с 95% ДИ для средних (узкий интервал) и для наблюдений (широкий интервал).

«Европейская ...» (1981, С. 213): масса тела – 1.3–1.8 г (ср. наша грубая экстрополяция – 1–1.4 г.), длина тела – 45–50 мм.

5) первое уравнение может быть заменено на одно из «классических»: Берталанфи, Гомпертца, Михаэлиса-Ментен и проч.

б) в качестве неожиданного, но приятного «бонуса» наша модель демонстрирует также и т. н. «эффект Деннеля» – «усушку» среднего размера зимующих особей.

Кроме того, в результате моделирования выявлена «интригующая коллизия» – заметное (или все же мнимое?) противоречие оценки среднего возраста особей при втором скачке роста и соответствующей календарной даты. Это правдоподобно можно объяснить смещением оценок, получаемых с помощью использованной методики определения возраста, а именно завышением возраста на 1–2 мес. для старших возрастов. Причем пренебрежение нелинейностью скорости возрастных изменений зубов не сказывается для младших возрастов и дает вполне разумные оценки. Но указанное смещение накапливается, и уже для зимующих и перезимовавших особей приводит к подозрительно неправдоподобным оценкам. Либо придется допустить, что среди перезимовавших полевок присутствуют особи, рожденные еще ранней весной предшествующего года...

В заключение отметим, что формальную модель можно «собирать из кубиков» *ad hoc*, что позволяет описывать все имеющиеся данные (а не моделировать «по кусочкам») причем «кубики» (модули) можно менять в поиске адекватной (задаче и данным) модели. Более того, по видимому, не существует альтернативы математическому моделированию для выявления (и разрешения) противоречий в интерпретации данных.

Работа выполнена при поддержке Комплексной программы УрО РАН (15-3-4-28).

### ПРИМЕЧАНИЯ

Европейская рыжая полевка / Отв. ред. Башенина Н. В. М.: Наука, 1981. 351 с.

*Мина М. В., Клевезаль Г. А.* Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

*Оленев Г. В.* Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. 1989. № 2. С. 9–31.

*Ivanova N. L., Kshnyasev I. A.* Postmetamorphic growth of *Pelophylax ridibundus* in populations of reservoirs – coolers in the Middle Urals // Principles of Ecology. 2016. № 3. С. 55.

*Kshnyasev I. A., Davydova Yu. A.* Mono- and biphasic growth of *Myodes glareolus*: parameters estimation // *ibid.* С. 73.

*Kshnyasev I. A., Davydova Yu. A. Individuals quality dynamics and population cycles in Bank vole // ibid. C. 72.*