БИОФИЗИКА, 2015, том 60, вып. 3, с. 564–573

БИОФИЗИКА СЛОЖНЫХ СИСТЕМ

УДК 519.233.2: 593.171.4

АППРОКСИМАЦИЯ ВРЕМЕННЫ́Х РЯДОВ ПО ДИНАМИКЕ *Paramecia caudatum* МОДЕЛЯМИ ФЕРХЮЛЬСТА И ГОМПЕРТЦА: НЕТРАДИЦИОННЫЙ ПОДХОД

© 2015 г. Л.В. Недорезов

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

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

Поступила в редакцию 20.03.15 г.

Для аппроксимации известных экспериментальных временны́х рядов по изменению численностей *Paramecia caudatum*, представленных в монографии Г.Ф. Гаузе (G.F. Gause, The Struggle for Existence, 1934), использованы модели Ферхюльста и Гомпертца. Для каждой модели оценены параметры всех временны́х рядов двумя различными методами: методом наименьших квадратов и нетрадиционным методом, не требующем использования каких-либо функций потерь. Полученные результаты сопоставлены между собой и с результатами, представленными в монографии Г.Ф. Гаузе. Свойства отклонений теоретических (модельных) данных от экспериментальных проверены с помощью множества различных непараметрических статистических тестов. Показано, что оценки методом наименьших квадратов приводят к результатам, которые не всегда соответствуют требованиям, предъявляемым к «хорошим» моделям. Также показано, что в некоторых случаях возможна незначительная модификация оценок методом наименьших квадратов, позволяющая получить удовлетворительные результаты аппроксимации экспериментальных данных.

Ключевые слова: динамика популяции, оценка параметров модели, анализ отклонений.

Наверное, не существует в природе учебника по экологическому моделированию, в котором не были бы представлены результаты известных опытов Г.Ф. Гаузе [1–5] по культивированию популяций простейших и анализу динамики их численности (в том числе, результаты опытов по раздельному и совместному культивированию *Paramecia aurelia* и *Paramecia caudatum*). Во многих случаях эти результаты используются и как хорошие иллюстрации соответствия экспериментальных траекторий и траекторий логистической модели (модели Ферхюльста [6]), и как обоснование правомерности использования данной математической модели для аппроксимации реальных данных. Результаты совместного культивирования видов часто используются в качестве иллюстративного материала для модели конкуренции двух видов Лотки–Вольтерра [7–10].

Следует, однако, заметить, что в указанных работах [1–5] статистический анализ соответствия теоретических (модельных) результатов с экспериментальными данными не проводился. Кроме этого, не проводилось сравнения с результатами аппроксимации данных с помощью других, известных к тому времени моделей (в частности, с моделью Гомпертца [11]). Таким образом, автором фактически постулировалось, что модель Ферхюльста является единственно верной и пригодной для аппроксимации данных. Проведение сравнения результатов аппроксимации для группы моделей примерно одного класса (моделей Ферхюльста, Гомпертца, Свирежева и тета-логистической модели [6,11–15]), анализ отклонений экспериментальных данных от теоретических значений показывают [16,17], что не всегда наилучшие результаты аппроксимации данных получаются с помощью модели Ферхюльста.

Кроме этого, в монографии Г.Ф. Гаузе [1] приводятся данные для оценок параметров модели Ферхюльста, но не указывается, как именно эти оценки были получены. Новый анализ данных Г.Ф. Гаузе показывает [16–19], что точность оценок параметров модели Ферхюльста невысока.

В настоящей работе сравниваются результаты аппроксимации данных с использованием метода наименьших квадратов (МНК) с резуль-

Сокращения: МНК – метод наименьших квадратов, МЭТ – метод экстремальных точек.

татами, полученными в работах Г.Ф. Гаузе и с помощью нетрадиционного подхода. Суть нетрадиционного метода заключается в следующем: сначала в пространстве параметров модели находится *допустимое множество*, для каждой точки которого совокупность отклонений теоретических и экспериментальных данных удовлетворяет всем выбранным статистическим критериям, и в дальнейшем в допустимом множестве находятся точки с экстремальными свойствами (для которых реализуются наиболее сильные результаты в рамках выбранных критериев). В дальнейшем будем различать МНК-оценки параметров, оценки по Гаузе (Г-оценки) и оценки, полученные методом экстремальных точек (МЭТ-оценки).

При традиционном (и общепринятом) подходе к анализу соответствия модели и эксперимента совокупность отклонений проверяется на нормальность (с нулевым средним), а также на отсутствие/наличие сериальной корреляции в последовательности отклонений [20–22]. Требование нормальности отклонений (точнее, невозможность отклонения гипотезы о том, что отклонения имеют Нормальное распределение для выбранного уровня значимости) представляется слишком сильным и не имеющим веских оснований. Вместо этого требования распределения отклонений проверяются на симметрию относительно нуля и на монотонность поведения ветвей плотности распределения.

Одной из основных задач настоящей публикации стала следующая: выявить, не являются ли допустимые множества для моделей Ферхюльста и Гомпертца пустыми для временны́х рядов по динамике численности *Paramecia caudatum* (если это так, то обе модели следует признать непригодными для аппроксимации данных). Если же эти множества не пусты, то включают ли они МНК-оценки и Г-оценки? Наконец, немаловажным для дальнейшего развития моделирования популяционных процессов является решение вопроса о доказательстве (или опровержении) широко распространенного мнения о том, что модель Ферхюльста значительно лучше описывает популяционную динамику, чем модель Гомпертца.

МЕТОДЫ

Использованные данные. В настоящее время монография Г.Ф. Гаузе [1] имеется в свободном доступе на сайте www.ggause.com. Данные по изменению численности *Paramecia caudatum*, анализируемые в настоящей работе, представлены в указанной монографии на рис. 24 и 25 (в дальнейшем именуемые первый и второй временны́е ряды соответственно). Перевод в числовой формат осуществляли с помощью графического редактора, а полученные значения округляли до ближайшего целого.

Используемые модели. В современной литературе можно найти большое количество самых разнообразных моделей динамики численности популяции, в рамках которых учитывается влияние только саморегуляторных механизмов на скорость размножения [15,18,23–25]. Наиболее простые математические модели таковы [6,11]:

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x\left(1 - \frac{x}{K}\right), \tag{1}$$

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x \ln\frac{K}{x}, \tag{2}$$

где $x(t)$ – численность популяции в момент времени t. Начальное значение численности популяции x_0 в экспериментах Г.Ф. Гаузе определено однозначно и потому не является неизвестным параметром, подлежащим определению по экспериментальным данным. Для модели (2) необходимо дополнительно предположить, что $\forall t \geq 0 \quad x(t) \geq 1$; в области $x < 1$ модель (2) «не работает», выражение $-\alpha x \ln x$ становится положительным, что не соответствует предположению о негативном влиянии саморегуляторных механизмов на динамику популяции.

Величина α в модели (1) – максимальная относительная скорость роста, которая реализуется в популяции при достаточно малой численности; в модели (2) эта же величина равна $\alpha \ln K$ и реализуется при x, близких к 1. В обеих моделях параметр – предельная численность, которая достигается асимптотически при положительных начальных значениях.

Статистические критерии. Пусть дана выборка $\{x_k\}$, $k = 0,1,\ldots, N$, где x_k – численность популяции в k-й момент времени, $N + 1$ – объем выборки. Пусть также $x = x(t, x_0, \overrightarrow{\alpha})$ – решение уравнения (1) или (2) при заданном начальном значении численности x_0 и заданных значениях параметров модели. Поскольку в экспериментах Г.Ф. Гаузе начальное значение численности было известно, то, следовательно, $x_0 = x(0, x_0, \overrightarrow{\alpha})$.

Для моделей (1), (2) задача нахождения МНК-оценок ставилась следующим образом: по имеющейся экспериментальной выборке $\{x_k\}$ оценить значения параметров модели при использовании следующего критерия:

$$Q(\overrightarrow{\alpha}) = \sum_{k=1}^{N}(x_k - x(k,x_0,\overrightarrow{\alpha}))^2 \to \min_{\overrightarrow{\alpha}}, \quad (3)$$

где $x(k, x_0, \overrightarrow{\alpha})$ – значения решения уравнения (1) или (2) в соответствующие моменты времени. Выбор данного критерия означает, что *a'priori* предполагается, что одни сутки (время между двумя измерениями численности в экспериментах Г.Ф. Гаузе) в точности равняются $h = 1$ шагу по времени в модели. Это связано с тем, что в моделях типа (1) и (2) изначально нет никакого реального времени, а поэтому можно выбирать шаг h исходя исключительно из соображений удобства. Выбор критерия (3) для аппроксимации данных также означает, что во множествах траекторий моделей (1) и (2) ищутся такие, которые ближе других располагаются к экспериментальной траектории (*глобальное приближение*).

Обозначим через e_k следующую величину:

$$e_k = x_k - x(k,x_0,\overrightarrow{\alpha}).$$

Пусть также $\{e_k^+\}$ – совокупность положительных отклонений, $\{e_k^-\}$ – совокупность отрицательных отклонений.

Нахождение МЭТ-оценок параметров включает два этапа. На первом из них в пространстве параметров рассматриваемой модели находится *допустимое множество*. Допустимое множество включает только те точки пространства параметров, для которых соответствующие отклонения теоретических и экспериментальных данных $\{e_k\}$ удовлетворяют ряду статистических критериев (при выбранных значениях уровней значимости). Предполагается, что траектория модели дает удовлетворительную аппроксимацию данных, если:

1. Плотность распределения отклонений $\{e_k\}$ симметрична относительно оси ординат. Симметричность относительно оси ординат означает, что выборки $\{e_k^+\}$ и $\{-e_k^-\}$ имеют одну и ту же функцию распределения. Поэтому для проверки симметричности можно использовать критерии однородности выборок Колмогорова–Смирнова, Вальда–Вольфовица, Манна–Уитни и Лемана–Розенблатта [26–28].

2. Ветви плотности распределения должны быть монотонны: значение плотности должно возрастать при $x < 0$ и снижаться в области $x > 0$ (большие отклонения должны наблюдаться с меньшими вероятностями).

Для проверки монотонности поведения ветвей плотности распределения использовался коэффициент корреляции Спирмена [26]. Пусть $\{e_k^{*+}\}$ – упорядоченная по возрастанию выборка $\{e_k^+\}$: $e_1^{*+} < e_2^+ < \ldots$. При монотонном снижении плотности распределения *в идеальном случае* длины интервалов $[0,e_1^{*+}]$, $[e_1^{*+}, e_2^{*+}]$, … также должны быть упорядочены по возрастанию (и могут быть ранжированы 1, 2,…). Пусть ρ – ранговый коэффициент корреляции Спирмена. Сравнивая ранги длин интервалов для выборки $\{e_k^{*+}\}$ с идеальным случаем, нулевая гипотеза $H_0 : \rho = 0$ (при альтернативной гипотезе $H_1 : \rho > 0$ и выбранном уровне значимости) должна быть отклонена.

3. В последовательности отклонений не должно быть сериальной корреляции. Для этих целей использовали тест серий Сведа–Эйзенхарта [21,22] и тест серий «скачков вверх – скачков вниз» [27].

Если какой-либо из используемых статистических критериев давал негативный результат, то предположение о пригодности соответствующей модели для аппроксимации данных отклонялось (соответственно, модель считалась непригодной для данных целей). Если же все используемые критерии давали положительный результат (т.е. гипотеза о симметрии относительно оси ординат распределения отклонений не отвергалась ни одним из критериев, не отклонялась гипотеза об отсутствии сериальной корреляции), то это означало, что модель вполне можно использовать для аппроксимации исходных данных и объяснения особенностей популяционной динамики.

На втором этапе нахождения МЭТ-оценок из всех полученных точек допустимого множества выбираются такие, для которых требуемый результат может быть получен с максимальным (или в некоторых случаях с минимальным) уровнем значимости. Если, к примеру, гипотеза о симметрии распределения не может быть отклонена с уровнем значимости 5%, то это может служить основанием для принятия нулевой гипотезы; но существенно более сильный результат наблюдается в случае, когда та же гипотеза не может быть отклонена с 95% уровнем значимости. Понятно, что увеличение уровня значимости (в некоторых случаях – уменьшение) характеризует более хорошее соответствие теоретических и экспериментальных данных.

В некоторых случаях (при фиксированном уровне значимости в 5%) оказывалось довольно много точек с экстремальными свойствами. Именно поэтому основное внимание уделялось точкам пространства параметров, для которых критерии Колмогорова–Смирнова, Лемана–Розенблатта показывают наилучшие значения, а коэффициент корреляции Спирмена имеет максимальное значение. При близких значениях показателей критериев выбиралась точка допустимого множества, дающая минимум функционала (3).

РЕЗУЛЬТАТЫ РАСЧЕТОВ

Первый временно́й ряд, модель Ферхюльста. В работе [1] для модели Ферхюльста (1) были указаны следующие параметры (Г-оценки): α = 0,794, K = 64. При этих параметрах сумма квадратов отклонений равна Q = 1034,44. Распределение отклонений симметрично относительно начала координат с вероятностью p = 0,911 (критерий Вальда–Вольфовица); с уровнем значимости 94% эта гипотеза о симметричности распределения не может быть отклонена по критерию Колмогорова–Смирнова; p для критерия Манна–Уитни близко к единице. Таким образом, имеются веские основания для принятия гипотезы о симметричности распределения отклонений относительно нуля.

Коэффициент корреляции Спирмена близок к нулю, r = –0,04286, при достаточно большом значении p (p = 0,8795). Также малое значение имеет коэффициент корреляции τ Кендалла при большом значении p: τ = 0,00952, p = 0,961. Таким образом, есть определенные основания для принятия гипотезы о симметрии распределения отклонений, однако гипотеза о монотонном поведении ветвей плотности распределения должна быть отклонена. Указанная выше точка пространства параметров не принадлежит допустимому множеству.

МНК-оценки параметров модели таковы: α = 0,849, K = 60,41 при Q = 929,42. При этих оценках проверка симметрии распределения совокупности отклонений показывает, что распределение симметрично с вероятностью p = 0,911 (критерий Вальда–Вольфовица); с уровнем значимости 47% эта гипотеза не может быть отклонена по критерию Колмогорова–Смирнова; p для критерия Манна–Уитни достаточно мало: p = 0,157. Коэффициент корреляции Спирмена близок к нулю, r = 0,0536, при достаточно большом значении p (p = 0,8496). Также малое значение имеет коэффициент корреляции τ Кендалла при большом значении p: τ = 0,0667, p = 0,729. Таким образом, есть определенные основания для принятия гипотезы о симметрии распределения, однако гипотеза о монотонном поведении ветвей плотности распределения должна быть отклонена. Указанная выше точка пространства параметров не принадлежит допустимому множеству.

Одной из экстремальных точек допустимого множества является α = 5,32201, K = 51,67 при Q = 5435,44 (наибольшее значение коэффициента корреляции Спирмена). Гипотеза о симметрии распределения отклонений не может быть отклонена по критерию Колмогорова–Смирнова с уровнем значимости 49,62%, по критерию Лемана–Розенблатта – с 38,965%, по критерию Вальда–Вольфовица – с 80,16%, по критерию Манна–Уитни – с 48,75%. Таким образом, имеются определенные основания для принятия гипотезы о симметрии распределения отклонений. Коэффициент корреляции Спирмена равен 0,95; нулевая гипотеза (о равенстве коэффициента нулю) отклоняется с уровнем значимости, меньшим 0,001%. Нулевая гипотеза для коэффициента корреляции τ Кендалла отклоняется с 0,001% уровнем значимости. Следовательно, гипотеза о монотонном поведении ветвей плотности распределения *должна быть принята*.

Для критерия серий «вверх и вниз» число серий равно 9 при критических значениях 6 и 14 (для 5% уровня значимости; при 20% уровне значимости – значения 7 и 13). Для критерия Сведа–Эйзенхарта число отрицательных отклонений равно 7, положительных – 8, число серий – 6; вероятность комбинации – 0,149, и, таким образом, с достаточно высокой вероятностью сериальная корреляция в последовательности отклонений отсутствует.

Другой экстремальной точкой допустимого множества является α = 2,104, K = 52,6 при Q = 3193,21 (наименьшее значение теста Колмогорова–Смирнова). Гипотеза о симметрии распределения отклонений по критерию Колмогорова–Смирнова не может быть отклонена с уровнем значимости 99,96%, по критерию Лемана–Розенблатта – с 93,325%, по критерию Вальда–Вольфовица – с 5% (p-уровень равен 0,0571), по критерию Манна–Уитни – с 90,79%. Таким образом, имеются весомые основания для принятия гипотезы о симметрии распределения отклонений. Коэффициент корреляции Спирмена равен 0,7607; нулевая гипотеза (о равенстве коэффициента нулю) отклоняется с 0,1% уровнем значимости. Нулевая гипотеза для коэффициента корреляции τ Кендалла отклоняется с 3,7% уровнем значимости. Следовательно, гипотеза о монотонном поведении ветвей плотности распределения *должна быть принята*.

Для критерия серий «вверх и вниз» число серий равно 7: гипотеза об отсутствии корреляции в последовательности отклонений не отклоняется при 5% уровне значимости. Для кри-

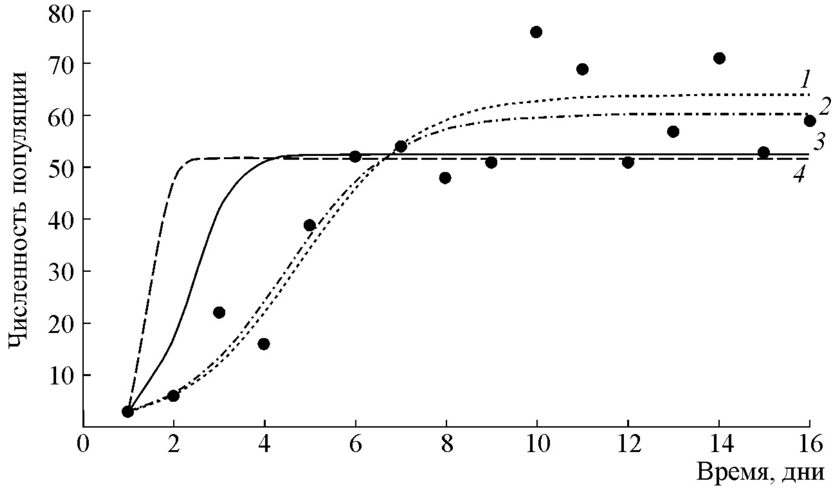

Рис. 1. Результаты аппроксимации данных для *P. caudatum* траекториями модели Ферхюльста: *1* – траектория модели при параметрах, указанных в работе Г.Ф. Гаузе [1]; *2* – траектория модели при МНК-параметрах; *3* – траектория модели при МЭТ-параметрах (минимальное значение критерия Колмогорова–Смирнова); *4* – траектория модели при МЭТ-параметрах (максимальное значение коэффициента корреляции Спирмена). Изолированные точки – экспериментальные данные.

терия Сведа–Эйзенхарта число отрицательных отклонений – 8, положительных – 7, число серий – 6; вероятность комбинации равна 0,149, и, таким образом, с достаточно высокой вероятностью сериальная корреляция в последовательности отклонений отсутствует.

На рис. 1 представлены экспериментальные значения по динамике *P. caudatum* и четыре траектории модели Ферхюльста, полученные для различных значений параметров, указанных выше. Заметим, что представленная картина вызывает некое недоумение: *визуально* траектории модели с Г-оценками и МНК-оценками параметров лучше соответствуют экспериментальным данным. Но, как показывают расчеты, при этих параметрах не удовлетворяются некоторые из статистических критериев. Все с точностью до наоборот выполняется для МЭТ-оценок. Выбор в такой ситуации какой-либо одной (наилучшей) траектории весьма затруднен и, видимо, следует предпочесть наиболее близкую к траектории 2 (разница значений минимизируемых функционалов должна быть минимальной), но с параметрами, принадлежащими допустимому множеству.

Первый временнóй ряд, модель Гомпертца. МНК-оценки параметров модели (2) таковы: α = 0,449, K = 62,3 при Q = 976,63. При этих оценках проверка симметрии распределения совокупности отклонений показывает, что гипотеза не может быть отклонена с 77,4% уровнем значимости (критерий Вальда–Вольфовица); с 99,87% – по критерию Колмогорова–Смирнова; для критерия Манна–Уитни эта величина близка к 100%. Коэффициент корреляции Спирмена r = 0,325: нулевая гипотеза не отклоняется с уровнем значимости 23,72%; коэффициент корреляции τ Кендалла τ = 0,2571: гипотеза не отклоняется с 18,15%. Таким образом, есть весомые основания для принятия гипотезы о симметрии распределения, но гипотеза о монотонном поведении ветвей плотности распределения должна быть отклонена. Указанная выше точка пространства параметров не принадлежит 5% допустимому множеству (для точек множества нулевые гипотезы для коэффициентов корреляции *должны отклоняться* на 5% уровне значимости).

Одной из экстремальных точек допустимого множества является α = 0,518, K = 52,95 при Q = 1609,003. По критерию Колмогорова–Смирнова гипотеза о симметрии распределения отклонений не может быть отклонена с уровнем значимости 76,04%, по критерию Лемана–Розенблатта – с 45,675%, по критерию Вальда–Вольфовица – с 92,56%, по критерию Манна–Уитни – с 43,34%. Таким образом, имеются веские основания для принятия гипотезы о симметрии распределения отклонений. Коэффициент корреляции Спирмена равен 0,95; нулевая гипотеза (о равенстве коэффициента нулю) отклоняется с 0,0001% уровнем значимости. Нулевая гипотеза для коэффициента корреляции τ Кендалла отклоняется с 0,0007% уровнем значимости. Следовательно, гипотеза о монотонном поведении ветвей плотности распределения *должна быть принята*.

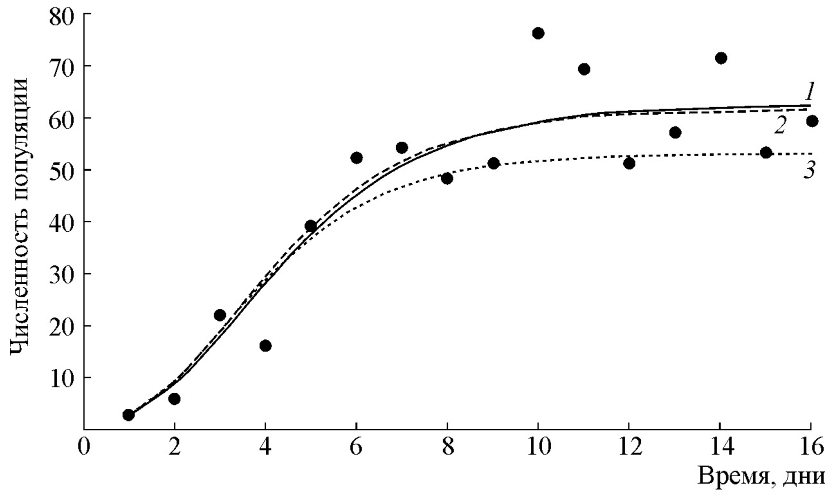

Рис. 2. Результаты аппроксимации данных для *P. caudatum* траекториями модели Гомпертца: *1* – траектория модели при МНК-параметрах (сплошная линия); *2* – траектория модели при МЭТ-параметрах (минимальное значение функционала (3) на допустимом множестве); *3* – траектория модели при МЭТ-параметрах (максимальное значение коэффициента корреляции Спирмена). Изолированные точки – экспериментальные данные.

Для критерия серий «вверх и вниз» число серий равно 7 при критических значениях 6 и 14 (для 5% уровня значимости; при 10% уровне значимости – значения 6 и 13). При 20% уровне значимости гипотеза об отсутствии сериальной корреляции отклоняется. Для критерия Сведа–Эйзенхарта число отрицательных отклонений – 4, положительных – 11, число серий – 8; вероятность комбинации примерно равна 0,85, и, таким образом, с достаточно высокой вероятностью сериальная корреляция в последовательности отклонений отсутствует.

Другой экстремальной точкой допустимого множества является $\alpha = 0{,}472$, $K = 61{,}46$ при $Q = 985{,}855$ (точка с наименьшим значением функционала (3) на допустимом множестве). По критерию Колмогорова–Смирнова гипотеза о симметрии распределения отклонений не может быть отклонена с уровнем значимости 87,72%, по критерию Лемана–Розенблатта – с 69,195%, по критерию Вальда–Вольфовица – с 17,25%, по критерию Манна–Уитни – с 81,7%. Таким образом, имеются весомые основания для принятия гипотезы о симметрии распределения отклонений. Коэффициент корреляции Спирмена равен 0,5214; нулевая гипотеза (о равенстве коэффициента нулю) отклоняется с 5% уровнем значимости. Нулевая гипотеза для коэффициента корреляции τ Кендалла, равного 0,4286, отклоняется с 3% уровнем значимости. Следовательно, имеются основания для принятия гипотезы о монотонном поведении ветвей плотности распределения.

Для критерия серий «вверх и вниз» число серий равно девяти: гипотеза об отсутствии корреляции в последовательности отклонений не отклоняется при 20% уровне значимости. Для критерия Сведа–Эйзенхарта число отрицательных отклонений – 8, положительных – 7, число серий – 9; вероятность комбинации равна 0,704, и, таким образом, с достаточно высокой вероятностью сериальная корреляция в последовательности отклонений отсутствует.

На рис. 2 представлены экспериментальные значения по динамике *P. caudatum* и три траектории модели Гомпертца, полученные для различных значений параметров, указанных выше. Как видно из представленного рисунка, две траектории – при МНК-оценках параметров и МЭТ-оценках (при минимизации функционала (3)) – довольно близки (не только визуально, но достаточно близки и значения оценок параметров). Но при этом отклонения экспериментальных данных от второй траектории удовлетворяют ряду статистических критериев, а первой – нет.

Второй временно́й ряд, модель Ферхюльста. МНК-оценки параметров модели (1) таковы: $\alpha = 1{,}166$, $K = 132{,}7$ при $Q = 1910{,}61$. При этих оценках проверка симметрии распределения совокупности отклонений показывает, что эта гипотеза не может быть отклонена с 29,07% уровнем значимости по критерию Вальда–Вольфовица; с 46,53% – по критерию Колмогорова–Смирнова; с 69,85% – по критерию Манна–Уитни и с 42,17% – по критерию Лемана–Розенблатта. Коэффициент корреляции Спирмена $r = 0{,}6923$ при достаточно малом значении p: $p = 0{,}006071$. Коэффициент корреляции τ Кендалла, $\tau = 0{,}5165$ при $p = 0{,}01008$. Нулевая гипотеза для этого коэффициента отклоняется на 2% уровне значимости. Таким образом, имеются основания как для принятия гипотезы о симметрии распределения, так и гипотезы о монотонном поведении ветвей плотности распределения.

По критерию Сведа–Эйзенхарта: число отрицательных отклонений равно 6, положительных – 8, число серий – 11; для 5% уровня значимости критические значения равны 3 и 12). Для критерия серий «вверх и вниз» число серий равно 10: гипотеза об отсутствии корреляции в последовательности отклонений не отклоняется при 20% уровне значимости (критические значения при объеме выборки 14 равны 6 и 12). Следовательно, указанная выше точка пространства параметров принадлежит допустимому множеству. Кроме этого, она является экстремальной (минимум функционала (3)).

Экстремальной точкой допустимого множества является $\alpha = 1{,}3339$, $K = 121{,}26$ при $Q = 3392{,}3$ (точка с наименьшими значениями критериев Колмогорова–Смирнова и Лемана–Розенблатта). По критерию Колмогорова–Смирнова гипотеза о симметрии распределения отклонений не может быть отклонена с уровнем значимости 99,26%, по критерию Лемана–Розенблатта – с 87,63%, по критерию Вальда–Вольфовица – с 11,23%, по критерию Манна–Уитни – практически со 100%. Таким образом, имеются веские основания для принятия гипотезы о симметрии распределения отклонений. Коэффициент корреляции Спирмена равен 0,556; нулевая гипотеза (о равенстве коэффициента нулю) отклоняется с 5% уровнем значимости ($p = 0{,}03894$). Нулевая гипотеза для коэффициента корреляции τ Кендалла, равного 0,4286, отклоняется также с 5% уровнем значимости ($p = 0{,}03276$).

Для критерия серий «вверх и вниз» число серий равно 10: гипотеза об отсутствии корреляции в последовательности отклонений не отклоняется при 20% уровне значимости. Для критерия Сведа–Эйзенхарта число отрицательных отклонений равно 4, положительных – 10, число серий – 5; нижнее критическое значение теста для числа серий при 5% уровне значимости равно 3. Таким образом, с достаточно высокой вероятностью сериальная корреляция в последовательности отклонений отсутствует.

Еще одна экстремальная точка допустимого множества имеет координаты $\alpha = 1{,}4903$, $K = 124{,}19$ при $Q = 4060{,}71$ (наибольшее значение коэффициента корреляции Спирмена). По критерию Колмогорова–Смирнова гипотеза о симметрии распределения отклонений не может быть отклонена с уровнем значимости 93,25%, по критерию Лемана–Розенблатта – с 81,4%, по критерию Вальда–Вольфовица – практически со 100%, по критерию Манна–Уитни – с 84,8%. Таким образом, в данном случае мы имеем весьма веские основания для принятия гипотезы о симметрии распределения отклонений. Коэффициент корреляции Спирмена равен 0,885714; нулевая гипотеза отклоняется с 0,00025% уровнем значимости. Нулевая гипотеза для коэффициента корреляции τ Кендалла, равного 0,736264, отклоняется также с 0,0025% уровнем значимости. Следовательно, гипотеза о монотонном поведении ветвей плотности распределения *должна* быть принята. Несмотря на то, что значение минимизируемого функционала больше, чем в двух предыдущих случаях, показатели критериев в данном случае существенно лучше.

Для критерия серий «вверх и вниз» число серий равно восьми: гипотеза об отсутствии корреляции в последовательности отклонений не отклоняется при 20% уровне значимости. Для критерия Сведа–Эйзенхарта число отрицательных отклонений равно 7, положительных – 7, число серий – 7; нижнее и верхнее критические значения теста для 5% уровня значимости равны 3 и 13. Таким образом, и в данном случае показатели рассматриваемой экстремальной точки не хуже, чем в двух предыдущих случаях.

На рис. 3 представлены экспериментальные значения по динамике *P. caudatum* и три траектории модели Ферхюльста, полученные для различных значений параметров, указанных выше. Визуально все представленные траектории модели дают вполне удовлетворительную аппроксимацию данных. Однако, учитывая результаты проведенного анализа, следует предпочесть траекторию 3 (рис. 3), соответствующую наибольшему значению коэффициента корреляции Спирмена.

Второй временно́й ряд, модель Гомпертца. МНК-оценки параметров модели (2) таковы: $\alpha = 0{,}5466$, $K = 135{,}87$ при $Q = 2425{,}05$. При этих оценках проверка симметрии распределения совокупности отклонений показывает, что эта гипотеза не может быть отклонена с 72,73% уровнем значимости по критерию Вальда–Вольфовица; с 54,41% – по критерию Колмогорова–Смирнова; с 20,53% – по критерию Манна–Уитни и с 26,75% – по критерию Лемана–Розенблатта. Коэффициент корреляции Спирмена $r = 0{,}7934$ при достаточно малом значении p ($p = 0{,}00071$). Коэффициент корреляции τ Кендалла: $\tau = 0{,}6264$ при $p = 0{,}001806$. Нулевая гипотеза для этого коэффициента отклоняется

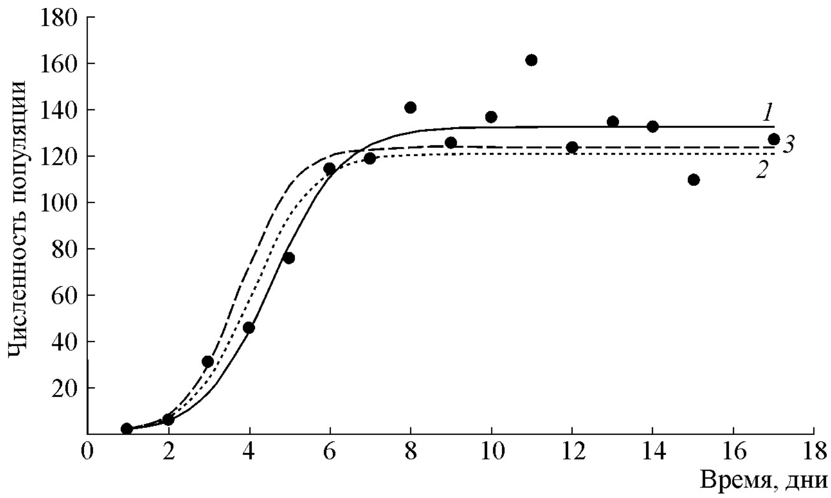

Рис. 3. Результаты аппроксимации данных для *P. caudatum* траекториями модели Ферхюльста: *1* – траектория модели при МНК-параметрах (сплошная линия); *2* – траектория модели при МЭТ-параметрах (минимальные значения критерия Колмогорова–Смирнова и Лемана–Розенблатта); *3* – траектория модели при МЭТ-параметрах (максимальное значение коэффициента корреляции Спирмена). Изолированные точки – экспериментальные данные.

на 0,2% уровне значимости. Таким образом, имеются основания как для принятия гипотезы о симметрии распределения, так и гипотезы о монотонном поведении ветвей плотности распределения.

По критерию Сведа–Эйзенхарта: число отрицательных отклонений равно 8, положительных – 6, число серий – 7; для 5% уровня значимости критические значения равны 3 и 12. Для критерия серий «вверх и вниз» число серий равно 10: гипотеза об отсутствии корреляции в последовательности отклонений не отклоняется при 20% уровне значимости. Следовательно, указанная выше точка пространства параметров принадлежит допустимому множеству и является экстремальной (минимум функционала (3)).

Экстремальной точкой допустимого множества является $\alpha = 0{,}494$, $K = 131{,}5$ при $Q = 3255{,}76$ (точка с наименьшими значениями критериев Колмогорова–Смирнова и Лемана–Розенблатта). По критерию Колмогорова–Смирнова гипотеза о симметрии распределения отклонений не может быть отклонена с уровнем значимости 95,72%, по критерию Лемана–Розенблатта – с 63,61%, по критерию Вальда–Вольфовица и по критерию Манна–Уитни – практически со 100%. Таким образом, гипотеза о симметрии должна быть принята. Коэффициент корреляции Спирмена равен 0,6044; коэффициент корреляции τ Кендалла равен 0,4286; обе нулевые гипотезы отклоняется с 5% уровнем значимости.

Для критерия серий «вверх и вниз» число серий равно 10: гипотеза об отсутствии корреляции в последовательности отклонений не отклоняется при 20% уровне значимости. Для критерия Сведа–Эйзенхарта число отрицательных отклонений равно 4, положительных – 10, число серий – 7; нижнее критическое значение теста для числа серий при 5% уровне значимости равно 3. Таким образом, оснований для отклонения гипотезы об отсутствии сериальной корреляции в последовательности отклонений нет.

Другой экстремальной точкой допустимого множества является $\alpha = 1{,}306$, $K = 131{,}51$ при $Q = 16054{,}39$ (наибольшее значение коэффициента корреляции Спирмена). По критерию Колмогорова–Смирнова гипотеза о симметрии распределения отклонений не может быть отклонена с уровнем значимости 22,96%, по критерию Лемана–Розенблатта – с 6,8%, по критерию Вальда–Вольфовица – с 72,73%, по критерию Манна–Уитни – с 5,32%. Таким образом, гипотеза о симметрии не отклоняется с 5% уровнем значимости, но отклоняется с 10% (по критериям Лемана–Розенблатта и Манна–Уитни). Коэффициент корреляции Спирмена равен 0,951648; нулевая гипотеза отклоняется с уровнем значимости, меньшим $2 \cdot 10^{-5}$%. Нулевая гипотеза для коэффициента корреляции τ Кендалла, равного 0,8462, отклоняется с 0,0025% уровнем значимости. Следовательно, гипотеза о монотонном поведении ветвей плотности распределения *должна быть принята*.

Для критерия серий «вверх и вниз» число серий равно 7: гипотеза об отсутствии корреляции в последовательности отклонений не отклоняется при 20% уровне значимости. Для

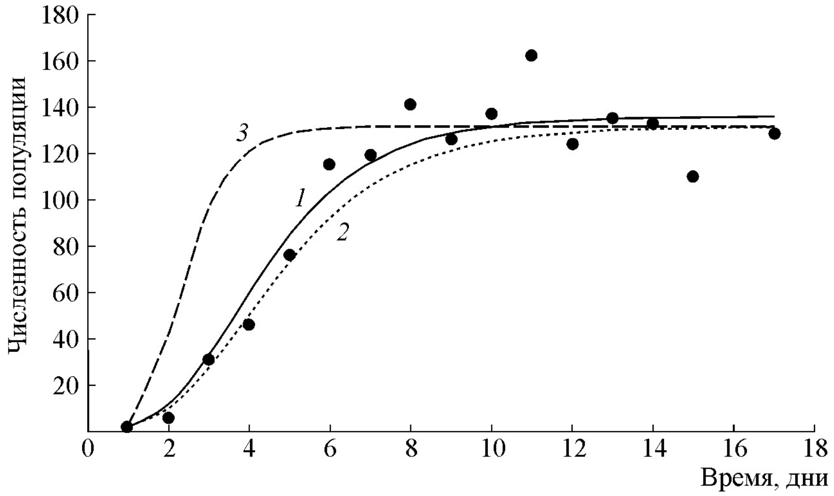

Рис. 4. Результаты аппроксимации данных для *P. caudatum* траекториями модели Гомпертца: *1* – траектория модели при МНК-параметрах (сплошная линия); *2* – траектория модели при МЭТ-параметрах (минимальное значение критерия Колмогорова–Смирнова); *3* – траектория модели при МЭТ-параметрах (максимальное значение коэффициента корреляции Спирмена). Изолированные точки – экспериментальные данные.

критерия Сведа–Эйзенхарта число отрицательных отклонений равно 9, положительных – 5, число серий – 7; нижнее критическое значение теста для числа серий при 5% уровне значимости равно 3. Таким образом, оснований для отклонения гипотезы об отсутствии сериальной корреляции в последовательности отклонений нет.

На рис. 4 представлены экспериментальные значения по динамике *P. caudatum* и три траектории модели Гомпертца, полученные для различных значений параметров, указанных выше. Как видно из представленного рисунка, визуально траектории *1* и *2* мало отличаются друг от друга. Только траектория *3*, у которой значения тестов по симметрии отклонений лежат в критических областях (гипотезы о симметрии отклоняются при 10% уровне значимости), сильно отличается от первых двух. Из траекторий *1* и *2* следует, видимо, предпочесть вторую, если исходить из предположения о том, что симметрия отклонений является более важной характеристикой, чем монотонность ветвей плотности распределения и минимум суммы квадратов отклонений (*3*). В любом случае и та, и другая траектория дают хорошую аппроксимацию данных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ двух временны́х рядов по динамике численности *P. caudatum*, представленных в монографии Г.Ф. Гаузе ([1], рис. 24 и рис. 25), показал, что оценки параметров, полученные с помощью метода наименьших квадратов, не всегда позволяют получить удовлетворительную аппроксимацию экспериментальных данных траекториями моделей Ферхюльста и Гомпертца. Но даже в тех случаях, когда МНК-оценки параметров моделей принадлежали допустимым множествам и позволяли сделать заключение о симметрии распределений отклонений теоретических и экспериментальных данных, об отсутствии сериальной корреляции в последовательностях отклонений и так далее, предпочтение иногда следует отдавать другим оценкам. Эти другие оценки могут соответствовать ситуациям, когда сумма квадратов отклонений существенно больше минимального значения, но при этом свойства множества отклонений значительно лучше.

Сравнивая модели Ферхюльста и Гомпертца друг с другом, следует отметить, что для обоих временны́х рядов модель Ферхюльста позволяет получить меньшее значение функционала (3). Но это не может выступать в качестве критерия при сравнении моделей. Для обеих из них можно указать значения параметров, при которых модели дают удовлетворительную аппроксимацию данных и при этом удовлетворяется множество различных статистических тестов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. G. F. Gause, *The Struggle for Existence* (Williams and Wilkins, Baltimore, 1934)
2. Г. Ф. Гаузе, Зоол. журн. **12** (3), 170 (1933).
3. Г. Ф. Гаузе, Зоол. журн. **13** (1), 18 (1934).
4. Г. Ф. Гаузе, Бюл. МОИП, сер. биол. **43** (1), 69 (1934).

5. Г. Ф. Гаузе и А. А. Витт, Изв. СО АН СССР, № 10, 1551 (1934).
6. P. F. Verhulst, Corresp. Math. et Phys. **10**, 113 (1838).
7. В. Вольтерра, *Математическая теория борьбы за существование* (Наука, М., 1976)
8. V. Volterra, *Lecons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie* (Gauthiers-Villars, Paris, 1931)
9. A. I. Lotka, J. Amer. Chem. Soc. **42** (8), 1595 (1920).
10. A. I. Lotka, *Elements of physical biology* (Williams a. Wilkins, Baltimore, 1925)
11. B. Gompertz, Phil. Trans. Roy. Soc. London **115**, 513 (1825).
12. Ю. М. Свирежев, *Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии* (Наука, М., 1987)
13. M. L. Rosenzweig, Amer. Natur. **103**, 81 (1969).
14. M. L. Rosenzweig and R.H. MacArthur, Amer. Natur. **97**, 209 (1963).
15. Л. В. Недорезов и Ю. В. Утюпин, *Непрерывно-дискретные модели динамики численности популяций. Аналитический обзор,* Сер. «Экология». 95. (ГПНТБ СО РАН, Новосибирск, 2011), вып. 95.
16. Л. В. Недорезов, Журн. общ. биологии **73** (2), 114 (2012).
17. L. V. Nedorezov, Population Dynamics: Analysis, Modelling, Forecast **1** (1), 47 (2012).
18. Л. В. Недорезов, *Хаос и порядок в популяционной динамике: моделирование, анализ, прогноз* (LAP Lambert Academic Publishing, Саарбрюкен, 2012)
19. В. Н. Тутубалин, Ю. М. Барабашева, Г. Н. Девяткова и Е. Г. Угер, *Анализ работ Г. Ф. Гаузе о динамике численностей видов в биологических сообществах* (2010). http://ecology.genebee.msu.ru/3_SOTR/CV_Barabasheva_publ/Analiz-rabot-Gause.pdf.
20. Й. Бард, *Нелинейное оценивание параметров* (Статистика, М., 1979).
21. Н. Дрейпер, Г. Смит, *Прикладной регрессионный анализ* (Финансы и статистика, М., 1986), т. 1.
22. Н. Дрейпер, Г. Смит, *Прикладной регрессионный анализ* (Финансы и статистика, М., 1987), т. 2.
23. А. Д. Базыкин, *Математическая биофизика взаимодействующих популяций* (Наука, М., 1985).
24. Ю. М. Свирежев и Д. О. Логофет, *Устойчивость биологических сообществ* (Наука, М., 1978).
25. Дж. Мейнард Смит, *Модели в экологии* (Мир, М., 1976).
26. Л. Н. Большев и Н. В. Смирнов, *Таблицы математической статистики* (Наука, М., 1983).
27. И. Ликеш и Й. Ляга, *Основные таблицы математической статистики* (Финансы и статистика, М., 1985).
28. М. Холлендер и Д. Вулф, *Непараметрические методы статистики* (Финансы и статистика, М., 1983).

Approximation of Time Series of *Paramecia caudatum* Dynamics by Verhulst and Gompertz Models: Non-traditional Approach

L.V. Nedorezov

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

For approximation of some well-known time series of *Paramecia caudatum* population dynamics (G.F. Gause, The Struggle for Existence, 1934) Verhulst and Gompertz models were used. The parameters were estimated for each of the models in two different ways: with the least squares method (global fitting) and non-traditional approach (a method of extreme points). The results obtained were compared and also with those represented by G.F. Gause. Deviations of theoretical (model) trajectories from experimental time series were tested using various non-parametric statistical tests. It was shown that the least square method-estimations lead to the results which not always meet the requirements imposed for a “fine” model. But in some cases a small modification of the least square method-estimations is possible allowing for satisfactory representations of experimental data set for approximation.

Key words: population dynamics, model parameter estimation, analysis of deviations