

УДК 577.3

АНАЛИЗ ВЗАИМНЫХ КОРРЕЛЯЦИЙ МЕЖДУ КОЛЕБАНИЯМИ ОБИЛИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ПЛАНКТОНА И КОРРЕЛЯЦИЙ МЕЖДУ КОЛЕБАНИЯМИ ПЛАНКТОННОГО ОБИЛИЯ И ВАРИАЦИЯМИ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ПРИМЕРЕ ЭКОСИСТЕМЫ НАРОЧАНСКИХ ОЗЕР

© 2019 г. Д.А. Тихонов* **, А. Б. Медвинский*

*Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН,
142290, Пущино Московской области, ул. Институтская, 3

**Институт математических проблем биологии РАН – филиал Института прикладной математики
им. М.В. Келдыша

РАН, 142290, Пущино Московской области, ул. Профессора Виткевича, 1

E-mail: alexander_medvinsky@yahoo.com

Поступила в редакцию 08.04.2019 г.

После доработки 08.04.2019 г.

Принята к публикации 11.04.2019 г.

Демонстрируется эффективность использования кросс-корреляционной энтропии Шеннона, представляющей собой обобщение широко применяемой в научных исследованиях спектральной энтропии, как метода анализа взаимных корреляций между колебаниями планктонного обилия и вариациями температуры. На примере анализа временных рядов, характеризующих динамику зоопланктона, фитопланктона, бактериопланктона и вариации температуры воды, показывается, в частности, что наиболее значимыми являются взаимные корреляции между температурой и бактериопланктоном.

Ключевые слова: кросс-корреляционная энтропия Шеннона, планктон, температура.

DOI: 10.1134/S0006302919040148

Колебания численности популяций в большинстве случаев характеризуются нерегулярностью и ограниченной предсказуемостью [1,2]. В качестве причины такой нерегулярности часто рассматривают динамический хаос, т.е. неустойчивость динамики, независимую от внешних влияний. Подобная неустойчивость во многих математических моделях темпоральных вариаций популяционного обилия проявляется в виде зависимости нерегулярных временных рядов от начальных условий [2–4]. Необходимо, однако, учитывать то, что реальные, а не модельные, популяции связаны между собой, образуя сложные сети трофических взаимодействий (см., например, [5]), и потому не являются независимыми. Кроме того, все природные популяции подвержены воздействию внешних абиотических факторов, таких как: температура, солнечная радиация, ветер, — что далеко не всегда учитывается в ходе математического моделирования [6]. Поэтому оценки влияния динамики внешних абиотических факторов на динамику популяций, наряду с исследованиями межпопуляционных взаимодействий, базирующиеся на данных, полученных в

ходе полевых измерений (мониторинга экосистем), представляют существенный интерес.

Мониторинг экосистем предполагает проведение одновременных измерений биотических и абиотических факторов (см. например, работу [7]), что позволяет сопоставлять между собой соответствующие временные ряды и, в частности, оценивать степень их сопряженности. Так, в результате анализа данных полевых исследований экосистемы Нарочанских озер (Белоруссия) было показано [8], что уровень фазовой синхронизации колебаний температуры воды и колебаний биомассы фитопланктона связан со степенью сопряжения колебаний популяционного обилия фитопланктона и бактериопланктона.

Отметим, что адекватность оценки степени сопряжения планктонных осцилляций и их синхронизации с вариациями температуры в значительной мере зависят от объема и качества данных, полученных в ходе полевых наблюдений. В этой связи использование таких методов оценки взаимосвязи между колебаниями обилия популяций планктона и связи планктонной динамики с ва-

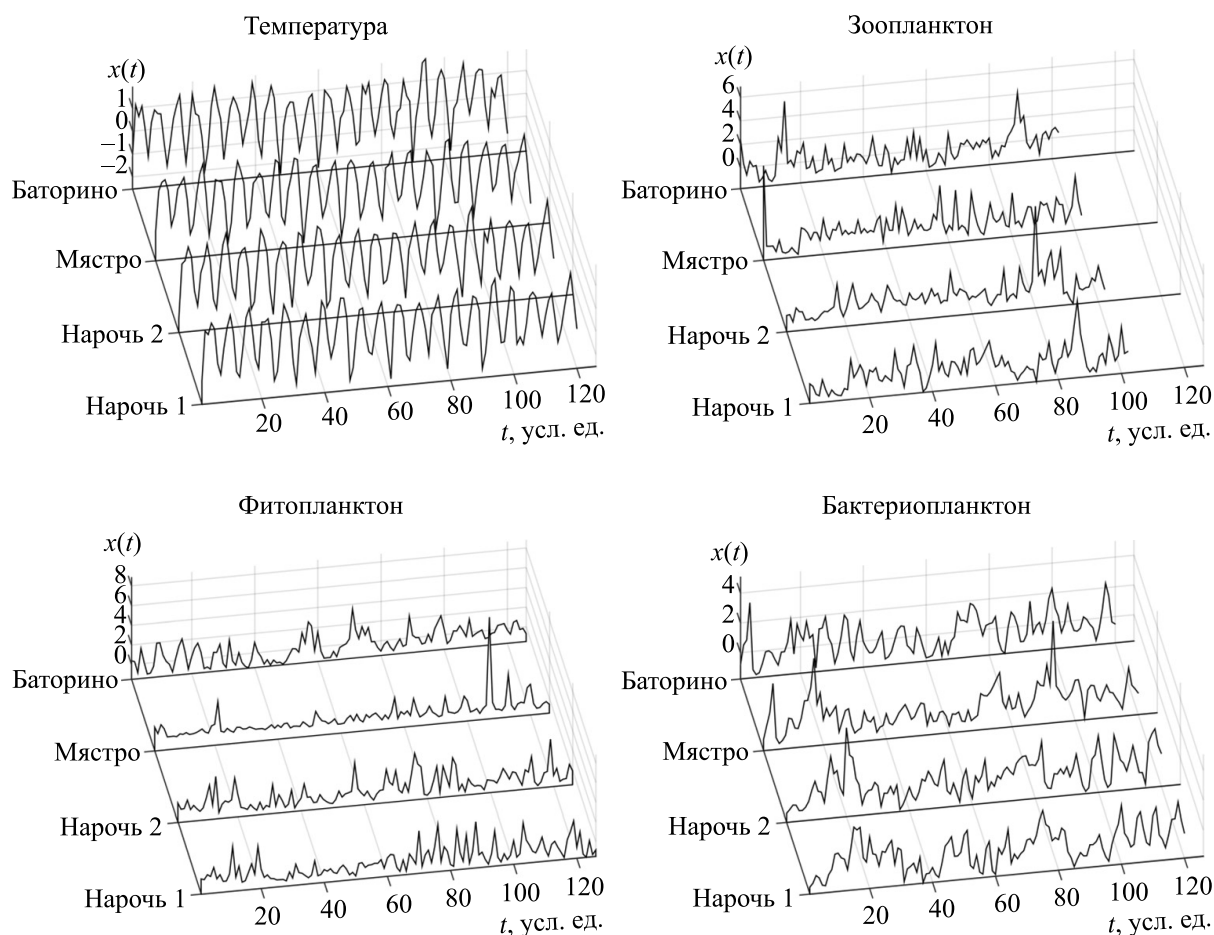


Рис. 1. Временные ряды, иллюстрирующие колебания обилия планктона и вариации температуры воды в каждом из водоемов, входящих в систему Нарочанских озер. Один шаг по времени соответствует одному месяцу. Обозначения: Нарочь 1 — Малый плес оз. Нарочь, Нарочь 2 — Большой плес оз. Нарочь.

риациями температуры, которые отличны и независимы от методов, применявшихся ранее в работе [8], представляется оправданным. Целью настоящей работы является установление корреляций между спектрами мощности, которые характеризуют динамику популяций фитопланктона, зоопланктона, бактериопланктона, а также колебания температуры в озерах Нарочанской группы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Нарочанские озера, расположенные в северо-западной части Белоруссии, представляют собой систему трех связанных между собой протоками водоемов: оз. Нарочь, которое, в свою очередь, подразделяется на Большой плес и Малый плес, оз. Мястро и оз. Баторино. Основные характеристики этих водоемов — площадь, объем водной массы, средняя и максимальная глубины, время

полного водообмена, трофический статус — приведены в работе [7].

Временные ряды, характеризующие колебания планктонного обилия и вариации температуры воды в Нарочанских озерах, показаны на рис. 1.

Исходные данные, на основании которых построены эти временные ряды, приведены в работах [8,9]. Необходимо отметить, что в исходных данных наличествовало некоторое количество пропусков, связанных с теми сравнительно короткими, временными интервалами, в течение которых измерения не проводились. Нами в ходе предварительной обработки такие пропуски заполнялись средними величинами, исходя из данных, которые были получены в соответствующие месяцы, но в другие годы. В связи с тем, что исходные данные содержат различное число точек (120 точек для температуры, 102 точки для зоопланктона, 126 точек для фитопланктона и 120 то-

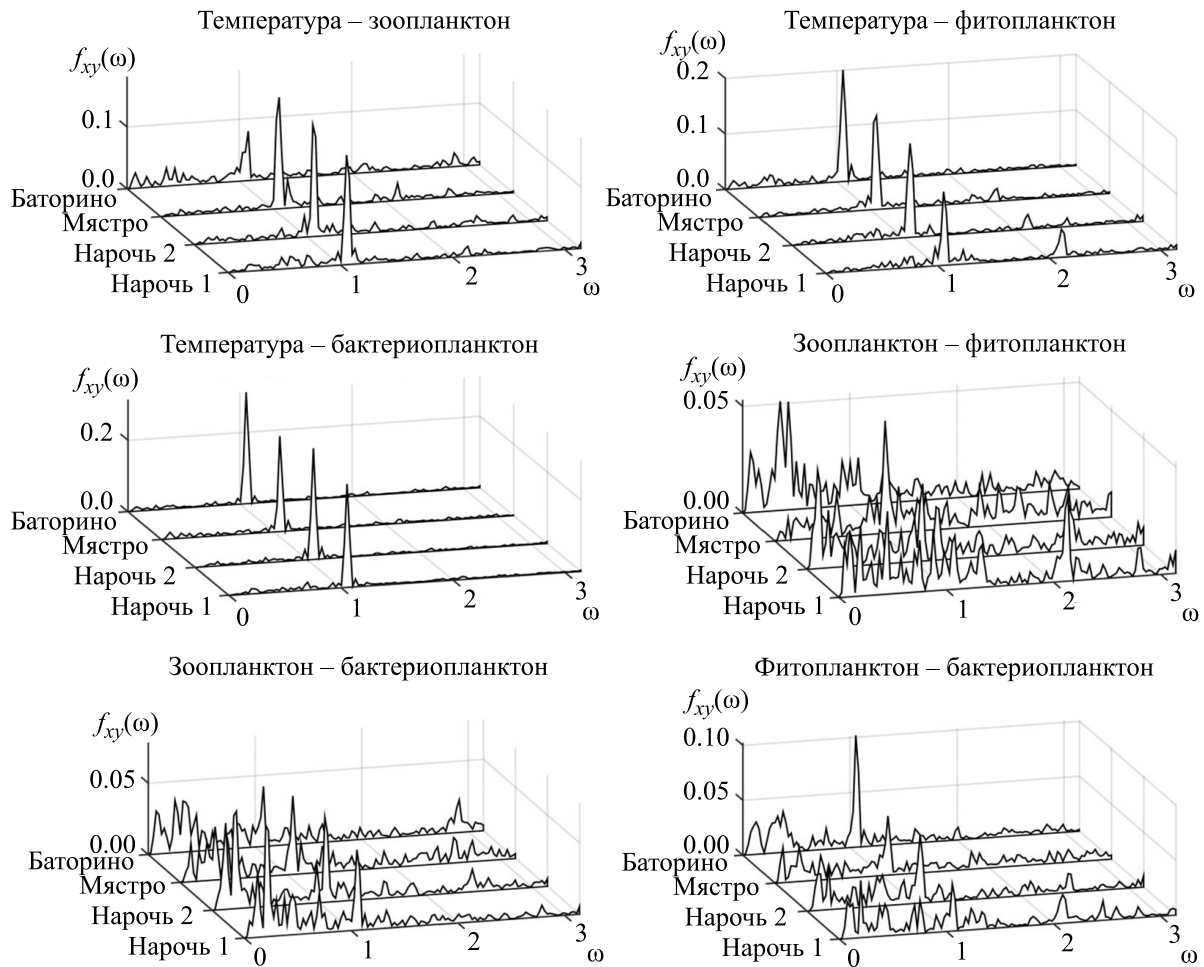


Рис. 2. Спектры взаимных корреляций временных рядов, представленных на рис. 1. Обозначения: Нарочь 1 – Малый плес оз. Нарочь, Нарочь 2 – Большой плес оз. Нарочь.

чек для бактериопланктона), нами было проведено унифицирование длины временных рядов: мы дополняли нулями недостающие значения так, чтобы длина каждого временного ряда составляла 126 точек. Такая унификация может вносить погрешности в том случае, если исследуются фазовые сдвиги между временными рядами. Однако предметом нашего исследования являются взаимные корреляции временных рядов, при вычислении которых сдвиг фазы колебаний усредняется, поэтому проведенная унификация не влияет существенно на результат вычислений. Во всех временных рядах перед проведением анализа корреляций удаляли линейный тренд, кроме того, все временные ряды приводили к нулевому среднему и единичной дисперсии.

Для анализа степени сопряжения временных рядов в данной работе используется нормирован-

ный спектр ($f_{xy}(\omega)$) взаимных корреляций временных рядов $x(t)$ и $y(t)$: $f_{xy}(\omega) = \lambda |\hat{x}(\omega) \hat{y}(\omega)|$,

где $\hat{x}(\omega)$ и $\hat{y}(\omega)$ – фурье-преобразования рядов $x(t)$ и $y(t)$, а λ – нормировочная константа, которая выбирается исходя из следующего условия:

$$\int_{\omega_{\min}}^{\omega_{\max}} f_{xy}(\omega) d\omega = 1,$$

где $\omega_{\min}$ и $\omega_{\max}$ – верхняя и нижняя границы спектров. В соответствии с теоремой Найквиста границы спектров заданы, коль скоро задан временной шаг и число отсчетов временных рядов. В диагональном случае $f_{xx}(\omega)$ является нормированным спектром автокорреляционной функции для временного ряда $x(t)$ или нормированным спектром мощности $|\hat{x}(\omega)|^2$ сигнала $x(t)$. Подробное описание методов анализа степени сопряжения временных рядов приведено в работе [10].

Кросс-корреляционная энтропия Шеннона спектров взаимных корреляций

	Нарочь 1	Нарочь 2	Мястро	Баторино
Температура—зоопланктон	3.757	3.816	3.719	4.372
Температура—фитопланктон	4.002	3.793	3.774	3.730
Температура—бактериопланктон	3.252	3.134	3.505	3.149
Зоопланктон—фитопланктон	4.361	4.459	4.565	4.362
Зоопланктон—бактериопланктон	4.106	4.178	4.433	4.393
Фитопланктон—бактериопланктон	4.291	4.310	4.533	4.140

Примечание. Нарочь 1 — Малый плес оз. Нарочь, Нарочь 2 — Большой плес оз. Нарочь.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На рис. 2 показаны спектры взаимных корреляций $f_{xy}(\omega)$ для всех парных сочетаний временных рядов, представленных на рис. 1. Видно, что спектры взаимных корреляций с участием температуры характеризуются хорошо выраженной прерывной структурой, т.е. наличием отчетливых обособленных высокоамплитудных пиков. Такая структура отражает регулярность вариаций температуры (рис. 1), связанную с сезонностью. В то же время спектры взаимных корреляций колебаний планктонного обилия характеризуются непрерывной структурой. Такая особенность этих спектров обуславливается нерегулярной и, как показано в работах [8,9], хаотической природой планктонной динамики.

Для количественной оценки степени информативности спектров взаимных корреляций мы вводим численное значение энтропии Шеннона. В диагональном случае, когда спектр представляет собой спектр мощности, такая мера хорошо известна. Она получила название спектральной энтропии и широко используется в различных приложениях, таких как: распознавание речи, медицинская энцефалографии, механика и климатические исследования [11–14]. Обобщение понятия спектральной энтропии, кросс-корреляционная энтропия Шеннона, позволяет численно характеризовать упорядоченность спектров взаимных корреляций и тем самым — степень со-

пряженности соответствующих временных рядов. В таблице представлены численные значения кросс-корреляционной энтропии Шеннона для каждого из водоемов системы Нарочанских озер. Из таблицы видно, что кросс-корреляционная энтропия спектров взаимных корреляций, характеризующихся непрерывной структурой, выше, чем кросс-корреляционная энтропия спектров, которые имеют прерывную структуру (ср. с рис. 2).

Представляет интерес сравнение полученных нами значений кросс-корреляционной энтропии с величиной энтропии случайного сигнала длиной n , для которого на всех частотах (с учетом нормировки) спектр $f = 1/n$. Для такого случайного сигнала энтропия Шеннона определяется как

$$S = -n \left(\frac{1}{n} \ln \left(\frac{1}{n} \right) \right) = \ln(n).$$

При $n = 126$ $S = 4,836$. Сравнение этой величины с числами, приведенными в таблице, показывает, что энтропия случайного сигнала превышает значения энтропии спектров взаимных корреляций.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В данной работе мы вводим кросс-корреляционную энтропию Шеннона как численную характеристику сопряженности временных рядов [8,9],

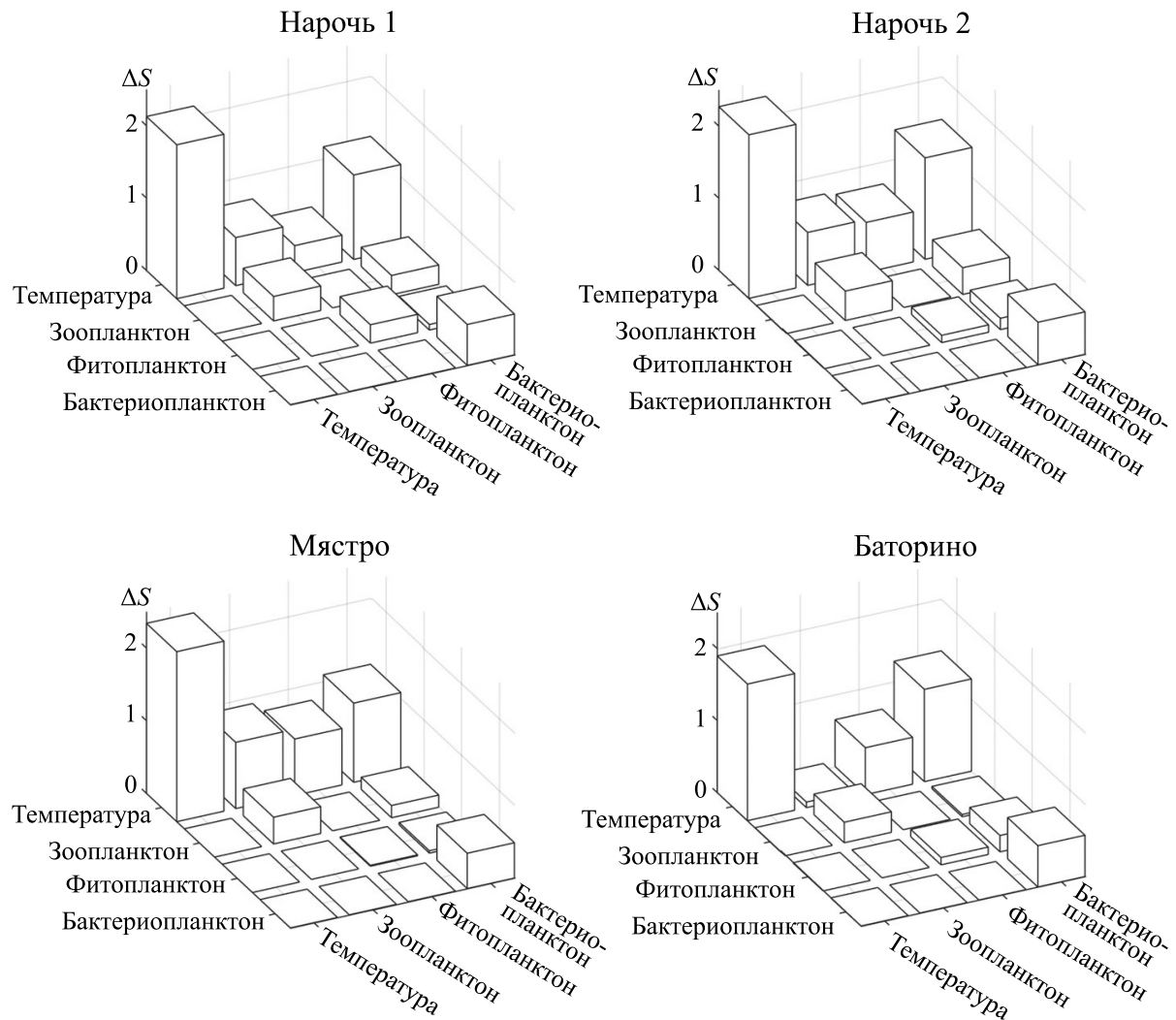


Рис. 3. Гистограммы, представляющие разницу ΔS численных значений кросс-корреляционной энтропии Шеннона, для спектров взаимной корреляции относительно спектров корреляции спектров колебаний обилия зоопланктона и фитопланктона для озер Нарочь, Мястро и Баторино (диагональные гистограммы представляют относительные значения спектральной энтропии). Ввиду того, что матрицы разностей ΔS симметричны, показаны гистограммы только для диагональных и выше элементов этих матриц. Обозначения: Нарочь 1 – Малый плес оз. Нарочь, Нарочь 2 – Большой плес оз. Нарочь, темпер. – температура, зоопл. – зоопланктон, фитопл. – фитопланктон, бактпл. – бактериопланктон.

полученных в результате длительного мониторинга озерной экосистемы. На рис. 3 представлены гистограммы, характеризующие разности величин кросс-корреляционной энтропии (ΔS) относительно базового уровня, в качестве которого выбрано значение энтропии для самого неупорядоченного спектра взаимных корреляций спектров анализируемых нами временных рядов. Для всех водоемов системы Нарочанских озер таким спектром является спектр взаимных корреляций колебаний обилия зоопланктона и фитопланктона (см. таблицу).

Представленные на рис. 3 гистограммы позволяют судить об отличиях между взаимными кор-

реляциями спектров колебаний обилия планктона в разных водоемах. Видно, что наиболее значимыми являются автокорреляции температуры и взаимные корреляции между температурой и бактериопланктоном. Отметим, что столь высокие корреляции спектров вариаций температуры и колебаний обилия бактериопланктона естественным образом связаны с тем фактом, что колебания бактериопланктона и вариации температуры существенно синхронизованы по фазе [8].

Необходимо отметить, что взаимная корреляция временных рядов далеко не всегда сопрягается с фазовой синхронизацией. Например, из рис. 3 следует, что колебания фитопланктона значимо

коррелированы с вариациями температуры. При этом синхронизация колебаний фитопланктона с вариациями температуры имеет место только в эвтрофированном оз. Баторино [8]. Такую синхронизацию связывают скорее не с непосредственным влиянием температуры на динамику фитопланктона, а со взаимосвязью динамики фитопланктона и динамики бактериопланктона; эта взаимосвязь, в свою очередь, зависит от концентрации биогенов (в первую очередь, азота и фосфора) в воде [8]. В озерах Нарочь и Мястро концентрации биогенов не обуславливают синхронизацию колебаний обилия фитопланктона и температуры [8]. Тем не менее эти колебания характеризуются существенным уменьшением кросс-корреляционной энтропии Шеннона по сравнению с базовым уровнем (таблица). Такой факт может свидетельствовать о том, что помимо концентраций биогенов в воде водоемов на корреляцию колебаний фитопланктона с вариациями температуры могут влиять другие факторы (например, трофические связи фитопланктона с зоопланктоном).

Обращает на себя внимание тот факт, что в озерах Нарочь и Мястро величина ΔS , характеризующая корреляцию спектров колебаний температуры и плотности популяций зоопланктона, выше, чем в оз. Баторино (рис. 3). Это может обуславливаться тем обстоятельством, что в эвтрофированном оз. Баторино обилие фитопланктона настолько велико, что его колебания (синхронизованные с температурой [8]) слабо влияют на колебания зоопланктона. В результате корреляции спектров вариаций температуры и колебаний зоопланктона оказываются ослабленными.

Результаты представленного в данной работе анализа временных рядов показывают, что использование кросс-корреляционной энтропии Шеннона является эффективным методом, позволяющим приблизиться к пониманию тех механизмов, которые обуславливают характер колебательных процессов. Результативность этого метода повышается при его сочетании с другими подходами к исследованию таких механизмов. В частности, при изучении динамики популяций гидробионтов, как показано в данной работе, полезно сравнивать взаимные корреляции временных рядов с оценками их фазовой синхронизации. Накопление данных в ходе длительного мониторинга экосистем [7] наряду с математическим моделированием динамики популяций [15–18] и анализом временных рядов [3, 19–21]

является необходимым условием прогресса в исследовании механизмов, обуславливающих сложный характер популяционных процессов.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 17-04-00048).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. B. A. Maurer, *Untangling Ecological Complexity* (University of Chicago, Chicago, 1999).
2. R. V. Solé and J. Bascompte, *Self-Organization in Complex Ecosystems* (Princeton University, Princeton, 2006).
3. A. B. Medvinsky, S. V. Petrovskii, I. A. Tikhonova, et al., *SIAM Rev.* **44**, 311 (2002).
4. А. Б. Медвинский, Н. И., Нуриева, А. В. Русаков и Б. В. Адамович, *Биофизика* **62**, 107 (2017).
5. <https://web.ma.utexas.edu/users/davis/375/LECTURES/L24/trophic.jpg>.
6. P. Turchin, *Complex Population Dynamics. A Theoretical/Empirical Synthesis* (Princeton University, Princeton, 2003).
7. B. V. Adamovich, A. B. Medvinsky, L. V. Nikitina, et al., *Ecol. Indic.* **97**, 120 (2019).
8. A. B. Medvinsky, B. V. Adamovich, R. R. Aliev, et al., *Ecol. Complex.* **32**, 90 (2017).
9. A. B. Medvinsky, B. V. Adamovich, A. Chakraborty, et al., *Ecol. Complex.* **23**, 61 (2015).
10. Д. А. Тихонов и А. Б. Медвинский, *О корреляции временных рядов в экологии аквасистем* (Препринт № 49 ИПМ им. М. В. Келдыша, Москва, 2019).
11. V. Sharma and A. Parey, *Procedia Engineer.* **144**, 253 (2016).
12. J. Shen, J. Hung, and L. Lee, in: *Intern. Conf. on Spoken Language Processing* **3**, 1015 (ASSTA, Sydney, 1998).
13. X. Li, H. Liu, Y. Zheng, B. Xu, in: *Bio-Inspired Computational Intelligence and Application* (Springer, Berlin, Heidelberg, 2007), pp. 36–45.
14. W. Yi, S. Qiu, H. Qi, et al., *J. Neuroeng. Rehabil.* **10**, 106 (2013).
15. В. Д. Фёдоров и Т. Г. Гильманов, *Экология* (Изд-во МГУ, Москва, 1980).
16. M. Kot, *Elements of Mathematical Ecology* (Cambridge University, Cambridge, 2001).
17. Г. Ю. Ризниченко и А. Б. Рубин, *Биофизическая динамика продукционных процессов* (Институт компьютерных исследований, Москва–Ижевск, 2004).
18. S. P. Otto and T. Day, *A Biological Guide to Mathematical Modeling in Ecology and Evolution* (Princeton University, Princeton, Oxford, 2007).
19. H. Kantz and T. Schreiber, *Nonlinear Time Series Analysis* (Cambridge University, Cambridge, 1997).
20. D. A. Tikhonov, J. Enderlein, H. Malchow, and A. B. Medvinsky, *Chaos, Solitons and Fractals* **12**, 277 (2001).
21. D. Tikhonov and H. Malchow, *Chaos, Solitons and Fractals* **16**, 287 (2003).

Analysis of Mutual Correlations between Fluctuations in Plankton Population Abundances and Correlations between Plankton Abundance Fluctuations and Temperature Variations as Applied to the Ecosystem of Narochn Lakes

D.A. Tikhonov* ** and A.B. Medvinsky*

**Institute of Theoretical and Experimental Biophysics, Russian Academy of Sciences,
Institutskaya 3, Pushchino, Moscow Region, 142290 Russia*

***Institute of Mathematical Problems of Biology - Branch of Keldysh Institute of Applied Mathematics
, ul. Professora Vitkevicha 1, Pushchino, Moscow Region, 142290 Russia*

The paper demonstrates the effectiveness of the use of the cross-correlation Shannon entropy, which is a generalization of the spectral entropy widely used in scientific research, as a method of the analysis of mutual correlations between plankton abundance fluctuations and temperature variations. The analysis of time series characterizing the dynamics of zooplankton, phytoplankton, bacterioplankton and water temperature variations shows, in particular, that the most significant are the mutual correlations between temperature and bacterioplankton.

Keywords: cross-correlation Shannon entropy, plankton, temperature