

- Castillo M.G., Yoshino T.P., 2002. Carbohydrate inhibition of *Biomphalaria glabrata* embryonic (Bge) cell adhesion to primary sporocysts of *Schistosoma mansoni* // Parasitology. V. 125 (Pt 6). P. 513–525.
- Fryer S.E., Bayne C.J., 1996. Phagocytosis of latex beads by *Biomphalaria glabrata* hemocytes is modulated in a strain-specific manner by adsorbed plasma components // Dev. Comp. Immunol. V. 20. P. 23–37.
- Hahn U.K., Bender R.C., Bayne C.J., 2000. Production of reactive oxygen species by hemocytes of *Biomphalaria glabrata*: carbohydrate-specific stimulation // Dev. Comp. Immunol. V. 24. P. 531–541.
- Johnston L.A., Yoshino T.P., 1996. Analysis of lectin- and snail plasma-binding glycopeptides associated with the tegumental surface of the primary sporocysts of *Schistosoma mansoni* // Parasitology. V. 112. P. 469–479.
- Pipe R.K., Farley S.R., Coles J.A., 1997. The separation and characterisation of haemocytes from the mussel *Mytilus edulis* // Cell Tissue Res. V. 289. P. 537–545.
- Tripp M.R., 1992. Agglutinins in the hemolymph of the hard clam, *Mercenaria mercenaria* // J. Invert. Path. V. 59. P. 228–234.
- Wootton E.C., Dyrinda E.A., Ratcliffe N.A., 2003. Bivalve immunity: comparisons between the marine mussel (*Mytilus edulis*), the edible cockle (*Cerastoderma edule*) and the razor-shell (*Ensis siliqua*) // Fish Shellfish Immunology. V. 15. P. 195–210.

ИССЛЕДОВАНИЕ СЕЗОННОЙ ЦИКЛИЧНОСТИ ПЕЛАГИЧЕСКОГО ЗООПЛАНКТОНА ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА

М.Т. Сярки

Учреждение Российской академии наук Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН,
г. Петрозаводск, Россия
e-mail: MSyarki@yandex.ru

Водные экосистемы обладают рядом свойств, которые диктуют необходимость особенных подходов к их исследованию. Ввиду специфики гидробиологических данных для их анализа не всегда применимы стандартные статистические методы. В связи с этим необходим поиск новых подходов к анализу гидробиологических данных (Шитиков и др., 2005; Розенберг и др., 2005). Важной проблемой анализа данных является оценка стохастической компоненты изменчивости. Поскольку гидробиологические данные обладают высокой изменчивостью и в пространстве, и во времени, то определение ее количественной оценки и вероятных причин становится актуальной задачей при определении современного статуса и прогнозирования состояния экосистем.

В природе практически для всех явлений характерна цикличность. Циклы имеют различные масштабы: суточные, месячные, годовые и многолетние (от 3 до 10–12 и более лет). При этом сезонная цикличность относится к самым заметным явлениям в озерах северных широт. Именно сезонные циклы объясняют до 70–80% изменчивости гидробиологических данных, особенно в планктонных системах (Страшкраба, Гнаук, 1989; Сярки, 2007), поэтому учет сезонной динамики необходим для любых оценок и прогнозов. Актуальной проблемой является также оценка реакции водных экосистем на изменение температурного режима. При климатических флуктуациях, например, возможном глобальном потеплении, сдвигаются не только амплитуды колебаний, но и сроки, а также продолжительность весеннего и осеннего периодов (Климат Карелии, 2004; Оценочный доклад..., 2008). Чтобы оценить реакцию природных экосистем, необходимо обратить внимание на даты и продолжительность периодов основных явлений в планктоне, а также на их межгодовую изменчивость. Если для наземных экосистем время событий можно наблюдать непосредственно и даты фиксировать в фенологическом сценарии, то для водных систем, особенно крупных озер, совместить сроки съемок и важных биологических событий невозможно, поэтому определение дат и периодов представляет важнейшую задачу, решить которую можно лишь с применением моделирования.

Большая часть работ, представленных в литературе, описывает сезонные изменения посредством скалярных усредненных величин, иногда с оценкой их разброса. Такие величины не очень подходят для описания процессов, т.к. значительная часть информации о динамике системы в них теряется. Для описания сезонной цикличности как процесса требуется использование динамических понятий – скорости, траектории, особые точки, фазовые сдвиги, синхронность процессов и т.д. Одним из самых известных динамических методов изучения природных систем является имитационное моделирование. Но он имеет определенные ограничения, и при увеличении числа моделируе-

мых элементов и, соответственно, большом количестве параметров, модель становится информационно необеспеченной и, следовательно, неадекватной объекту исследования (Страшкраба, Гнаука, 1989; Шитиков и др., 2005). Кроме того, метод имитационного моделирования не может дать оценку реальной изменчивости процессов, которые могут быть определены только в результате анализа эмпирических данных.

Нами предложен новый подход – аппроксимация эмпирических данных заданной функцией, значения которой описывают ход сезонной динамики и одновременно служит критерием для выявления особых событий в жизни планктона, в том числе нарушения естественного цикла. Основная идея, положенная в основу данной работы, состоит в том, чтобы рассматривать планктон пелагиали как систему, совершающую постоянные циклические колебания. Цикличность сезонных изменений планктона (численности, биомассы, как общих, так и видовых) и других характеристик (первичной продукции, температуры и т.д.) имеет некую среднюю траекторию, вокруг которой с той или иной вероятностью реализуются конкретные состояния системы. Экстремальные воздействия факторов среды вызывают в системе сильные отклонения от средней траектории, которые могут быть описаны и оценены с применением предлагаемого подхода. В данной работе анализируются явления, масштаб которых связан с годовой цикличностью. Изменчивость меньшего масштаба (суточная и месячная) входит в состав ее стохастической компоненты.

При формализации сезонной цикличности были сделаны следующие допущения:

1. Существует среднемноголетняя траектория сезонного изменения величин, и она может быть описана плавной гладкой функцией подходящей формы, где предикторной величиной является время (в сутках с начала года);
2. Эмпирические данные гидробиологических съемок, кроме сильно отскакивающих, отклоняются от среднемноголетней величины случайно, т.е. имеют случайную ошибку относительно наблюдаемой модельной средней;
3. Дата каждого измеренного значения также имеет случайную ошибку относительно среднемноголетнего модельного состояния.

Для того чтобы описать сезонную цикличность планктона как процесса, т.е. распределение величин по времени, был применен метод аппроксимации функцией, имеющую кривую соответствующей формы (Сярки, Чистяков, 2008). Предполагается, что модельная функция описывает некую среднюю величину на каждые сутки вегетационного периода. Возможно, что эта величина никогда не будет отмечена при конкретных измерениях, но она будет считаться наиболее вероятной в модели.

Как было установлено многолетними исследованиями, траектория сезонного изменения многих величин зоопланктона под квадратным метром представляет собой асимметричную колоколообразную кривую, аналогичную температурной кривой (Куликова и др., 1997). Зимнее подледное состояние системы предполагается квазистабильным, т.к. масштабы явлений в этот период очень малы по сравнению с амплитудами колебаний в годовом цикле, поэтому предполагается, что на концах функция приближается к постоянной величине и ее производная равна нулю. Одни и те же ряды данных могут быть достаточно точно аппроксимированы функциями различных классов. Нами были проверены несколько классов функций и показано, что они достаточно близко описывают одни и те же данные. Поскольку многие процессы в пелагиали зависят от температуры воды, в основу аппроксимации была положена функция, хорошо зарекомендовавшая себя в описании сезонного изменения температуры воды (Толстикова и др., 2004; Пальшин, Ефремова, 2005) и сезонного хода некоторых величин планктона (Сярки, 2007; Теканова, Сярки, 2008).

Особенностью предлагаемого подхода является модификация метода поиска параметров функции, при котором минимизируются не величины по абсциссе (как при стандартном регрессионном методе), а расстояния от точки до кривой (перпендикуляр к касательной или проекция точки на кривую функции). Эти расстояния считаются остатками и минимизируются при поиске параметров функции. Поскольку функция имеет сложную форму и ее касательные располагаются под различными углами, в остатках появляются две компоненты – по абсциссе и ординате. Было сделано предположение, что в данном случае можно провести аналогию с моделью конфлюэнтного анализа, предполагающего наличие наряду с изменчивостью зависимой переменной – изменчивость независимой величины, в нашем случае, времени (Айвазян и др., 1985). Это вполне реальное предположение, поскольку сдвиги по срокам развития планктона постоянно наблюдаются на всех водных объ-

ектах и тесно связаны с межгодовой изменчивостью в термодинамическом режиме. Условия применения конъюнктного анализа для имеющихся рядов данных и заданной функции проверялись эмпирическим путем (Айвазян и др, 1985). Аналитическая обработка включала: анализ формы распределения величин, поиск функций, адекватно описывающих процесс их изменения, расчет дисперсии, биологическую интерпретацию полученных результатов. Вычисление параметров функции производилось методом Ньютона с помощью оригинального алгоритма в пакете Excel (Коросов, 2002).

В работе использовалась информационная база данных по Онежскому озеру. Ряды данных, в зависимости от изученности, содержали от 25 до 40 членов. Влияние антропогенного воздействия отслеживалось на данных по Кондопожской губе, испытывающей нагрузку сточных вод Кондопожского ЦБК. Максимальная нагрузка наблюдалась в вершинной части губы, по мере удаления от места сброса стоков степень влияния снижалась. Глубоководные участки Онежского озера принимались за контрольные районы с естественным статусом (Куликова, Сярки, 2004).

В целом, модель сезонной цикличности представляет собой серию функций и их параметров, которые описывают среднееголетнее состояние величин численности и биомассы различных элементов планктона и некоторых факторов среды на каждые сутки вегетационного периода (май – сентябрь).

Как пример, представлена модель, описывающая сезонную динамику биомассы рачкового планктона в олиготрофном районе Онежского озера (Большое Онего) (рис. 1).

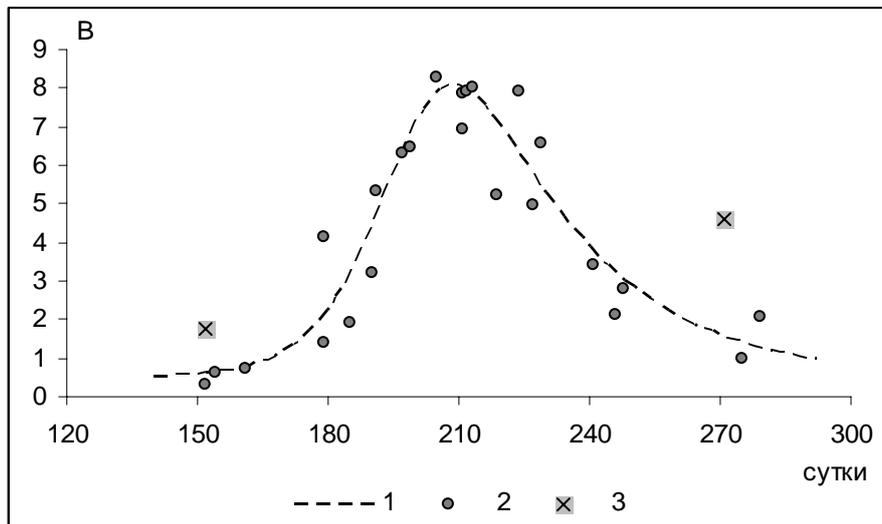


Рис. 1. Сезонная цикличность биомассы рачкового планктона (B , $г/м^2$) в олиготрофном районе Онежского озера

1 – модельная кривая; 2 – эмпирические данные; 3 – отскакивающие точки

Среднеголетний максимум биомассы рачкового планктона приходится на 209 суток с начала года или примерно на 30–31 июля. В среднем для данного ряда ($n=30$) величина временного сдвига составляет 4.5 суток, а стандартное отклонение остатков $\delta = 7,2$ суток. Подобные величины соответствуют экспертным представлениям о межгодовых колебаниях в состоянии планктона. Большая часть данных расположена в коридоре $\pm 2\delta$. Максимальный разброс дат основных явлений может составлять примерно $\pm 3\delta$ или около ± 22 суток, что сопоставимо с временной изменчивостью основных дат гидрологических и гидротермических режимов разных лет, разброс которых может достигать месяца или более (Климат Карелии, 2004; Онежское озеро, 1999).

Экспертные оценки показывают, что модельная кривая достаточно корректно описывает сезонный ход величины и распределение эмпирических данных вокруг нее. На кривых выделяются особые точки, которые можно соотнести с важными для сообществ событиями, а именно, датами и величинами максимумов, периодами максимальных абсолютных и относительных скоростей прироста величины, точками перегибов и т.д. Непрерывность функции позволяет вычислять динамиче-

ские характеристики и скорости процессов, которые являются важнейшим экологическим параметром для сообществ, основных групп планктона и отдельных видов. Синхронность процессов и скоростей в разные периоды несет ценную информацию о жизнедеятельности и функционировании планктона в сезонном цикле.

Встречающиеся в рядах данных сильно отскакивающие точки (более чем на 3–4 δ) представляют большой интерес, так как могут являться индикаторами спорадического воздействия естественных или антропогенных факторов. Например, вынос трансформированных сточных вод из Кондопожского залива в олиготрофный залив Большое Онего трудно проследить т.к. он является спорадическим и часто не совпадает по времени с гидробиологическими съемками. Использование модели позволило отразить и проанализировать этот процесс, например, по показателям суточной первичной продукции (Сярки, Теканова, 2008).

Соотношение изменчивости процессов также представляет новую информацию о состоянии планктона. Количественные оценки изменчивости производились на основе сравнения статистик для остатков, в частности, величины стандартного отклонения. Так, анализ оценок изменчивости по динамике биомассы рачкового планктона показал, что в целом она имеет сходные значения, как в открытом озере, так и в Кондопожской губе, несколько повышаясь в центральной ее части. Но для биомасс группы кладоцер картина иная. Если в вершинной и открытой части губы они были близки, то в центральной части губы неустойчивость в динамике кладоцер была выше, а в олиготрофной районе Большое Онего значительно ниже, чем подобные величины для рачкового планктона (табл.).

**Изменчивость данных по биомассе рачкового планктона и кладоцер.
Дисперсия (стандартное отклонение) остатков**

	Кондопожская губа			Залив Большое Онего
	Вершинная часть	Центральная часть	Открытая часть	
Биомасса рачкового планктона	8,3	18,0	10,4	9,1
Биомасса кладоцер	10,5	22,5	9,2	3,6

Причина подобных характеристик изменчивости в динамике этой группы заключается в экологических свойствах составляющих ее видов. В холодноводном районе большого залива развитие кладоцер сильно зависит и даже лимитируется температурным режимом, т.е. скоростями прогрева и охлаждения вод. Поскольку температурный режим в этом районе носит стабильный характер (Онежское озеро, 1999), то и в развитии группы кладоцер изменчивость мала. В центральной части Кондопожской губы, в отличие от остальных ее районов, неустойчивость возникает из-за спорадического влияния трансформированных сточных вод Кондопожского ЦБК. В зависимости от ситуации во время гидробиологической съемки мы отмечаем либо высокие, либо низкие численности кладоцер, что повышает оценки межгодовой изменчивости. В вершинной части, где интенсивность антропогенного влияния достаточно постоянна, и в открытой части, где оно отмечается редко, изменчивость биомасс этой группы ниже. Таким образом, оценки изменчивости дают дополнительную информацию о ненаблюдаемых непосредственно явлениях и подтверждают наши предположения о высокой индикаторной роли группы кладоцер и отдельных ее видов в Онежском озере (Куликова и др, 1997).

Представленный подход к описанию сезонной цикличности открывает новые перспективы в исследовании устойчивости водных экосистем и повышении точности прогнозов. Применение модели позволит оценить изменчивость планктонных систем, уменьшить неопределенность в описании их сезонной цикличности, в определении основных фенологических дат сезонных процессов и прогнозировании реакции озерной экосистемы на возможные климатические изменения.

Для сравнения внутригодовой и межгодовой изменчивости было рассчитано соотношение общей дисперсии ряда без учета сезонной цикличности (принимаемой за 100 %) и дисперсии остатков при аппроксимации. Предполагалось, что дисперсия остатков уменьшилась за счет формализации сезонной цикличности. Для величин планктона объясненная внутригодовой цикличностью и описываемая моделью дисперсия составляет от 50 до 80 % общей дисперсии, а 20–50% остаточной дисперсии приходится на межгодовую и стохастическую изменчивость. Такое соотношение дисперсий указывает на высокую устойчивость экологических процессов в глубоководных районах Онежского

озера, пелагиаль которых еще сохраняет свой естественный олиготрофный статус. В районах, где изменчивость сезонной цикличности увеличивается, она служит индикатором антропогенного воздействия и наличия фронтальных явлений.

Литература

- Айвазян С.А., Бухштабер В.М., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д. 1985. Прикладная статистика. Классификация и снижение размерностей. М.: Финансы и статистика. 487 с.
- Климат Карелии: 2004. Изменчивость и влияние на водные объекты и водосборы. Под ред. Н.Н.Филатова. Петрозаводск. 224 с.
- Коросов А.В. 2002. Имитационное моделирование в среде MS Excel (на примерах из экологии). Петрозаводск: ПетрГУ. 212 с.
- Куликова Т. П., Сярки М. Т. 2004. Влияние антропогенного евтрофирования на распределение зоопланктона в Кондопожской губе Онежского озера // Водные ресурсы, Том 31, № 1. С.91–97
- Куликова Т.П., Кустовлянкина Н.Б., Сярки М.Т. 1997. Зоопланктон как компонент экосистемы Онежского озера. Петрозаводск, 112 с.
- Онежское озеро. Экологические проблемы. 1999. Под ред. Филатова Н.Н. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 293 с
- Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Том II. Последствия изменения климата. 2008. Москва. 288 с.
- Пальшин Н.И., Ефремова Т.В. 2005. Стохастическая модель годового хода температуры поверхности воды в озёрах // Метеорология и гидрология, 2005, №3, с.85–94
- Страшкраба М., Гняук А. 1989. Пресноводные экосистемы. Математическое моделирование. М., 376 с.
- Сярки М.Т. 2007. Межгодовая изменчивость сезонной динамики планктона пелагиали крупного озера и ее оценка // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Матер. III междунар. научн. конф. 17–22 сент. 2007 г., Минск – Нароч. С.71
- Сярки М.Т., Теканова Е.В. 2008. Сезонный цикл первичной продукции в Онежском озере // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2008. №5. С.621–625
- Сярки М.Т., Чистяков С.П. 2008. Применение конфлюэнтного анализа для изучения сезонной динамики планктона онежского озера // Математические методы в экологии. Тез. докл. III всеросс. Школы молодых ученых. Петрозаводск. 24–29 августа 2008 г. Петрозаводск. 2008. С. 126–127
- Толстикова А.В., Петров М.П., Филатов Н.Н. 2004. Влияние изменений климата на океанографические характеристики // Климат Карелии: Изменчивость и влияние на водные объекты и водосборы. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2004. С. 130–134.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2005. Количественная гидроэкология.: методы критерии, решения. Книга 1. М.: Наука, 281 с.
- Розенберг Г.С., Саксонов С.В., Костина Н.В., Г.Э Кудинова 2005. Оценка состояния и подходы к управлению биоресурсами Средней и Нижней Волги // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 351–360.

THE INVESTIGATION OF SEASONAL CYCLING OF PELAGIC ZOOPLANKTON IN LAKE ONEGO

M.T. Syarki

Northern Water Problems Institute of Karelian Research Centre of RAS,
Petrozavodsk, Russia, e-mail: MSyarki@yandex.ru

The seasonal cycling variability increases due to disturbing effects of natural and anthropogenic factors. The model was created to evaluate of repeatability and year-to-year variation of zooplankton seasonal cycling (on the example of Lake Onega pelagic plankton system). The model approximates 20-years time series data by continuous function with using elements of confluent analysis. Average annual course of zooplankton values (density and biomass) during vegetation period were described. The ratios of annual and year-to-year variability (ratio of standard dispersion) were calculated. For some zooplankton values these ratios varied from 60 to 80% (explained seasonal cycling) and from 20 to 40% (explained year-to-year variability). These ratios were similar to ones of water temperature variability. It was found that zooplankton variability was low due to stable state of Lake Onega. In region with sporadic anthropogenic impacts, zooplankton is characterized by decreased stability and by large deviations from average cycling. The model may be used in the biomonitoring to obtain more precise prognosis of Lake Onega state.