

МОДЕЛИРОВАНИЕ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ОБИЛИЯ ПОПУЛЯЦИЙ
ЛИЧИНОК *CHIRONOMUS PLUMOSUS* (L., 1758) И *CH. ANTHRACINUS* ZETT., 1860
С ПРИМЕНЕНИЕМ ИСКУССТВЕННЫХ НЕЙРОННЫХ СЕТЕЙ (ОЗ. КРАСНОЕ,
КАРЕЛЬСКИЙ ПЕРЕШЕЕК, ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

В.В. Скворцов

MODELING OF LONG-TERM DYNAMICS OF ABUNDANCE OF LARVAE POPULATIONS
OF *CHIRONOMUS PLUMOSUS* (L.) AND *CH. ANTHRACINUS* ZETT. WITH THE USE
OF ARTIFICIAL NEURAL NETWORKS (LAKE KRASNOYE, KARELIAN ISTHMUS,
LENINGRAD REGION)

V.V. Skvortsov

Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена, наб. реки Мойки, 48, Санкт-Петербург, 191186, Россия. E-mail: skvortsov@ Herzen.spb.ru, vlad_skvortsov@mail.ru

Ключевые слова: *Chironomus plumosus*, *Chironomus anthracinus*, зообентос, временные ряды, прогноз, искусственные нейронные сети, Красное озеро

Резюме. В настоящей статье излагаются результаты изучения многолетних рядов (1964-1983 гг.) численности и биомассы личинок двух видов хирономид *Chironomus plumosus* L. и *Ch. anthracinus* Zett, доминирующих в составе сообщества зообентоса озера Красного. Многолетние ряды динамики анализировались с применением методов спектрального (Фурье) анализа, что позволило определить их основные гармонические составляющие и оценить статистические связи с гармониками многолетнего ряда величин концентрации хлорофилла «а» в озере. В статье приводятся результаты прогнозирования динамики численности и биомассы личинок хирономид двумя типами регрессионных моделей: при помощи линейной множественной регрессии и регрессионных моделей по технологии искусственных нейронных сетей. Как показали результаты, для моделирования и прогнозирования временных рядов популяционной динамики личинок хирономид в озере Красном, регрессионные модели на основе технологии искусственных нейронных сетей оказались значительно более точны в прогнозах по сравнению с линейными множественными регрессионными моделями.

Herzen State Pedagogical University of Russia, 48, Moika Emb., Saint-Petersburg, 191186, Russia. E-mail: skvortsov@ Herzen.spb.ru, vlad_skvortsov@mail.ru

Key words: *Chironomus plumosus*, *Chironomus anthracinus*, zoobenthos, time-series, forecast, artificial neural networks, Krasnoye Lake

Summary. This article presents the results of a study of long-term series (1964 -1983) of population dynamics of larvae of two species of chironomid of *Chironomus plumosus* L. and *Ch. anthracinus* Zett, which dominate the zoobenthos community of the Krasnoye Lake. The main goal of this work is to develop multiple regression models of time-series to predict the dynamics of the number and biomass of populations of two types of chironomids and to assess their predictive ability. The long-term dynamics series were analyzed using the methods of spectral (Fourier) analysis, which made it possible to determine their main harmonic components and evaluate the statistical relationships with the harmonics of the dynamics of chlorophyll concentration “a” in the lake. The article presents the results of forecasting the dynamics of abundance and biomass of chironomid larvae by two types of regression models: using linear multiple regression and regression models using the technology of artificial neural networks. As the results showed, to simulate and predict the time series of the population dynamics of chironomid larvae in the Krasnoye Lake, regression models based on the technology of artificial neural networks turned out to be much more accurate in predictions compared to linear multiple regression models.

ВВЕДЕНИЕ

Материалом для настоящей работы послужили уникальные материалы исследования зообентоса оз. Красного, проведенного к.б.н. Н. Кузьменко в 1964-1983 гг. на озере Красном (первичные материалы хранятся в архиве Института озераедения РАН).

Личинки хирономид видов *Chironomus plumosus* (L.) и *Ch. anthracinus* Zett. являются доминирующими в составе донного сообщества оз. Красного (Ленинградская область, Карельский перешеек). Динамика многолетних изменений их численности и биомассы в связи с изменчивостью метеорологических и внутриводоёмных процессов описана достаточно подробно [Кузьменко, 1988]. Была сделана первая попытка описать многолетнюю динамику численности второго из этих видов методами спектрального анализа [Кузьменко, Скворцов, 1988]. В этих работах отмечалась связь обилия популяций этих видов с флуктуациями абиотических факторов и взаимными конкурентными пищевыми отношениями. Вместе с тем, необходимо учитывать такой важный фактор, как пищевой. Хотя в рационе личинок этих видов содержание фитопланктона не превышает 4 % [Johnson, 1987], так или иначе, диета их формируется за счет фитопланктонного детрита, либо «свежего», либо отложенного на дно в предшествующие периоды времени.

Целью настоящей работы является разработать модели множественной регрессии временных рядов (как традиционные, так и основанные на алгоритмах искусственных нейронных сетей) для прогнозирования динамики численности и биомассы популяций двух видов хирономид и оценить их прогнозную способность.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы макробентоса отбирались дночерпателем в центре озера на глубине 10 метров с периодичностью два раза в месяц в течение мая – октября, один раз в апреле и ноябре, зимние наблюдения (декабрь – март) проводились не каждый год, поэтому зимние данные представляют собой интерполяцию. В предлагаемой работе анализируется динамика среднемесячной численности и биомассы

популяций личинок двух видов хирономид *Ch. plumosus* и *Ch. anthracinus* на протяжении 240 месяцев (1964 -1983 гг.), в том числе, в связи с многолетней (1977-1983 гг.) изменчивостью концентрации хлорофилла «а» в водной толще [Трифорова, Станиславская, 1988].

Первоначально исходные данные были проанализированы с применением метода спектрального (Фурье) анализа временных рядов. Исходя из общей продолжительности наблюдений (240 месяцев) и дискретности временных рядов (1 месяц) в работе анализируются колебания обилия двух видов хирономид и концентрации хлорофилла «а» с периодами гармоник от 2 месяцев до 2 лет [Вайну, 1977]. Ряды изменчивости оценок обилия популяций (численность и биомасса) возможно, представить, как сумму гармонических составляющих случайного процесса с различными периодами колебаний (т.н. гармоник). Для каждого ряда данных определялись значимые гармоники и их вклад в общую дисперсию процесса. Кроме того, при сравнении двух процессов (динамики численности личинок хирономид с концентрацией хлорофилла «а») рассчитывался такой показатель, как квадрат когерентности, который интерпретируется как квадрат коэффициента корреляции и имеет значения в интервале от 0 до 1 [Вайну, 1977].

Для суждения о степени устойчивости системы изучаемого донного сообщества профундали в многолетнем аспекте была проведена оценка эффективности механизмов стабилизации, для чего были определены значения величины коэффициента компенсации Z [Ердаков, Рябко, 1981]:

$Z = 1 - D \sum x_i / \sum \sqrt{Dx_i^2}$, где Dx_i – дисперсия численности (биомассы) i -го вида.

Согласно авторам, исследуемое сообщество оценивается как стабильное, если снижение обилия одного вида в системе полностью компенсируется увеличением обилия другого. Таким образом, значения Z близкие к 0 характеризуют нестабильные системы, а близкие к 1 – стабильные. Такое понимание стабильности в случае изучения сосуществования *Ch. plumosus* и *Ch. anthracinus* нас вполне удовлетворяет. Коэффициент компенсации Z рассчитывался по значениям числен-

ности и также биомассы как для всего периода наблюдений, так и для периодов с 1964 по 1972 гг. и с 1976 по 1983 гг.

Степень напряженности конкурентных отношений между двумя популяциями была оценена при помощи индекса перекрывания ниш Э. Пианки (цитировано по: Федоров, Гильманов, 1980):

$$O_{ij} = O_{ji} = \frac{\sum P_{ih} * P_{jh}}{\sqrt{P_{ih}^2 * P_{jh}^2}}$$

где O_{ij} – индекс перекрывания вида i видом j ; P_{ih} – доля обилия вида i в пробе h от его суммарного обилия во всех пробах; P_{jh} – доля обилия вида j в пробе h от его суммарного обилия во всех пробах.

В работе были использованы два типа регрессионных моделей временных рядов:

1. Авторегрессионные модели (данные за весь период наблюдения, то есть за 240 месяцев) с временным лагом в 24 месяца (этот порядок лага был установлен экспериментальным путём как наилучший);
2. Множественные регрессионные модели, в которых в качестве предикторов были взяты значения концентрации хлорофилла «а» с тем же лагом (данные за 1977-1983 гг. – 84 месяца).

При построении всех моделей в анализе использовались ряды без последних двенадцати членов (т.е. без данных 1983 г), которые выступали в качестве независимой выборки для оценки качества прогноза построенных моделей. Оставшийся массив данных разбивался на обучающую совокупность и тестовую в соотношении 80% и 20% соответственно. Точность прогноза оценивалась величиной средней абсолютной процентной ошибки (MAPE – The mean absolute percentage error) и при помощи коэффициента несовпадения Тейла, значения которого тем ближе к нулю, чем выше совпадение прогноза с измеренными данными [Тейл, 1971]. Для статистического анализа временных рядов численности и биомассы личинок хирономид, для построения регрессионных моделей и анализа их качества использовались Statistica 12 и MS Excel. Я ему объяснил, что программа Statistica не предусматривает возможность записи нейронной модели в аналитической форме, а только Наилучшие модели сохранены в виде файлов

PMML (Predictive Model Markup Language), записанных на языке XML.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетние ряды динамики численности и биомассы личинок *Ch. plumosus* и *Ch. anthracinus* не являются стационарными, т.е. величины их средних значений и дисперсий изменяются во времени. Тенденции этих изменений (тренды) лучше всего аппроксимируются уравнением параболы и имеют разную направленность: при снижении численности (биомассы) *Ch. anthracinus* наблюдается возрастание соответствующих показателей *Ch. plumosus* [Кузьменко, 1988]. Снижение биомассы *Ch. anthracinus* следует за снижением уровня воды в озере [Воронцов и др., 1988], что демонстрирует зависимость личинок этого вида от многолетней изменчивости погодных и внутриводоемных процессов. Возрастание обилия популяции *Ch. plumosus* (особенно в 1973 г.) можно объяснить снижением конкурентного пресса популяции *Ch. anthracinus*, что вызвано ее исчезновением из состава бентоса в 1972 г. на несколько лет [Кузьменко, 1988].

Значения величин коэффициента компенсации Z изменялись в узких пределах – от 0.62 (0.81 по биомассе) для первого периода до 0.72 (0.73 – для второго). Для всего периода наблюдений величины Z были равны 0.72 по численности и 0.81 по биомассе, т.е. достаточно высокими для того, чтобы сделать заключение о стабильности донного сообщества оз. Красного на протяжении двадцати лет. Из этого заключения следуют два вывода. Во-первых, при снижении плотности популяции *Ch. anthracinus* ее место в сообществе замещается увеличившейся популяцией *Ch. plumosus*, что может свидетельствовать о наличии конкурентных отношений между ними, на что и указывалось ранее [Кузьменко, 1988]. Во-вторых, отличие величины Z от 1 показывает, что развитие происходит несинхронно во времени.

Величины индекса перекрывания ниш O_{ij} для всего двадцатилетнего ряда наблюдений можно оценить, как средние: рассчитанные по численности давали оценку $O_{ij} = 0.60$, по биомассе $O_{ij} = 0.41$. До катастрофического подавления популяции *Ch. anthracinus* в

Таблица 1

Вклад гармоник с различным периодом в суммарную дисперсию биомасс личинок хирономид и хлорофилла «а» в оз. Красном (%%)

Гармоника	Период, мес.	<i>Chironomus plumosus</i>	<i>Chironomus anthracinus</i>	Хлорофилл «а»
	>24	11.75	28.16	5.93
1	24±	1.40	1.24	–
2	12±	29.83	39.72	57.36
3	6±	27.83	16.44	13.26
4	3±	23.83	14.45	23.45
Сумма		88.25	71.84	94.07

Таблица 2

Величины когерентности колебаний биомассы личинок хирономид с концентрацией хлорофилла «а» в оз. Красном

Период гармоника, мес.	<i>Chironomus plumosus</i>	<i>Chironomus anthracinus</i>
12±	0.57	0.79
6±	0.81	0.84
3±	0.68	0.78

Таблица 3

Описание параметров авторегрессионных моделей динамики численности и биомассы личинок *Ch. plumosus*

№	Модель	Число скрытых нейронов	R, обучающая последовательность	R, тестовая последовательность	Функция активации скрытых нейронов	Функция активации выходных нейронов
1.	Численность	28	0,832	0,720	Логистическая	Тождественная
2.	Биомасса	32	0.748	0.616	Логистическая	Функция гиперболического тангенса

Таблица 4

Оценка качества авторегрессионных моделей динамики численности и биомассы личинок *Ch. plumosus* и оценки прогноза

№	Модель	Оценка модели		Оценка прогноза	
		МАРЕ, %	Индекс Тейла	МАРЕ, %	Индекс Тейла
1.	Численность	30.0	0,14	121.4	0,29
2.	Биомасса	10.3	0.14	106.1	0.25

Таблица 5

Описание параметров авторегрессионных моделей динамики численности и биомассы личинок *Ch. anthracinus* (R – коэффициент множественной корреляции)

№	Модель	Число скрытых нейронов	R, обучающая последовательность	R, тестовая последовательность	Функция активации скрытых нейронов	Функция активации выходных нейронов
1.	Численность	54	0,800	0,715	Тождественная	Логистическая
2.	Биомасса	11	0,823	0,880	Тождественная	Функция гиперболического тангенса

Таблица 6

Оценка качества авторегрессионных моделей динамики численности и биомассы личинок *Ch. anthracinus* и оценки прогноза

№	Модель	Оценка модели		Оценка прогноза	
		MAPE, %	Индекс Тейла	MAPE, %	Индекс Тейла
1.	Численность	10,0	0,21	17,4	0,12
2.	Биомасса	16,9	0,18	12,4	0,07

Таблица 7

Описание параметров регрессионных моделей динамики численности и биомассы личинок *Ch. plumosus* (R – коэффициент множественной корреляции)

№	Модель	Число скрытых нейронов	R, обучающая последовательность	R, тестовая последовательность	Функция активации скрытых нейронов	Функция активации выходных нейронов
1.	Численность	2	0,904	0,428	Синусоидальная	Тождественная
2.	Биомасса	7	0,855	0,458	Функция гиперболического тангенса	Экспоненциальная

Таблица 8

Оценка качества регрессионных моделей динамики численности и биомассы личинок *Ch. plumosus* и оценки прогноза

№	Модель	Оценка модели		Оценка прогноза	
		MAPE, %	Индекс Тейла	MAPE, %	Индекс Тейла
1.	Численность	39,0	0,07	68,2	0,33
2.	Биомасса	26,7	0,14	80,7	0,20

Таблица 9

Описание параметров регрессионных моделей динамики численности и биомассы личинок *Ch. anthracinus* (R – коэффициент множественной корреляции)

№	Модель	Число скрытых нейронов	R, обучающая последовательность	R, тестовая последовательность	Функция активации скрытых нейронов	Функция активации выходных нейронов
1.	Численность	4	0,979	0,924	Экспоненциальная	Тождественная
2.	Биомасса	8	0,989	0,797	Функция гиперболического тангенса	Экспоненциальная

Таблица 10

Оценка качества регрессионных моделей динамики численности и биомассы личинок *Ch. anthracinus* и оценки прогноза

№	Модель	Оценка модели		Оценка прогноза	
		MAPE, %	Индекс Тейла	MAPE, %	Индекс Тейла
1.	Численность	16,7	0,07	28,9	0,36
2.	Биомасса	38,7	0,09	19,9	0,12

1972 г., вызванного установлением анаэробных условий в придонном слое воды в августе, конкурентные отношения были более напряжены (O_{ij} для численности и биомассы соответственно – 0.84 и 0.57). Тем не менее, сравнительно низкие значения индекса перекрывания ниш говорят, что существуют механизмы снижения напряженности конкуренции между двумя видами. К этим механизмам следует отнести различия в способе питания и десинхронизации их жизненных циклов [Johnson, 1986].

После того, как из рядов изменчивости численности и биомассы популяций личинок хирономид были удалены тренды, удалось выявить основные гармоники, которые объясняют большинство дисперсии ряда (табл. 1). Из приведенных в этой таблице данных видно, что большая часть дисперсии биомассы личинок хирономид связана с колебаниями, имеющими период в один год, шесть и три месяца. Вместе с тем, здесь отчетливо выявляются различия в характере жизненных циклов рассматриваемых видов личинок хирономид. Дисперсия величин биомассы *Ch. plumosus* почти равномерно распределяется между 2-4 гармониками. Такое распределение дисперсий определяется «сглаженным» характером внутригодовой динамики популяции этого вида, при которой большая часть популяции вылетает в начале августа, а оставшаяся часть вместе с новым пополнением переходит на следующий год и превращается в имаго только весной [Кузьменко, 1976]. *Ch. anthracinus*, в отличие от предыдущего вида, имеет одну четко выраженную генерацию в течение года, что и отражает распределение дисперсий по гармоникам.

Колебания величин концентрации хлорофилла «а» в воде озера складываются из гармоник, имеющих те же периоды, что популяции хирономид (табл. 1). Однако, на их долю приходится значительно большая часть суммарной дисперсии, что следует из стационарности этого ряда. Выделение короткопериодных колебаний концентрации хлорофилла «а» отражает наличие двух пиков в течение вегетационного сезона.

Величины когерентности рядов динамики биомассы популяций *Ch. plumosus* и *Ch.*

anthracinus с динамикой концентрации хлорофилла (табл. 2) свидетельствуют о наличии существенной связи между их основными гармоническими составляющими. Как правило, возможно, наличие корреляции с запаздыванием между исследуемыми рядами динамики. В рассматриваемом случае вычисленные значения запаздывания колебаний биомассы популяций личинок хирономид относительно колебаний концентрации хлорофилла в большинстве случаев не превышают одного месяца. Выбранная дискретность наблюдений (один месяц) не позволяет признать значимыми величины запаздывания менее одного месяца. Здесь необходимо указать, что запаздывание гармоники с периодом шесть месяцев для *Ch. plumosus* относительно хлорофилла составляет восемь месяцев, а у *Ch. anthracinus* гармоника с периодом в три месяца имеет запаздывание три месяца. Связь гармонических колебаний биомассы популяций хирономид между собой высока и осуществляется практически без запаздывания во времени. Только короткопериодные (3 месяца) колебания обилия имеют временной сдвиг от одного до трех месяцев на протяжении двадцатилетнего периода наблюдений.

Проведенный кросс-спектральный анализ рядов динамики биомасс популяций хирономид *Ch. plumosus* и *Ch. anthracinus* совместно с концентрацией хлорофилла выявил связи этих процессов. Существенным является и то обстоятельство, что связи эти осуществляются с временным запаздыванием. Основываясь на результатах спектрального анализа был сделан вывод о том, что можно использовать концентрацию хлорофилла в качестве предиктора (независимой переменной) в регрессионных моделях.

Следующим этапом анализа взаимных связей динамики обилия *Ch. plumosus*, *Ch. anthracinus* с фитопланктоном в оз. Красном было построение множественных линейных регрессионных моделей. Для регрессионного уравнения, моделирующего динамику биомассы личинок *Ch. anthracinus* в качестве предикторов (независимых переменных) были выбраны величины концентрации хлорофилла «а» с временным сдвигом от 0 до 12 месяцев назад [Drabkova et al., 1998]. Рассчитанная



линейная множественная регрессионная модель имеет вид

$$Y = 112 \text{ CHL}_{t-4} + 99 \text{ CHL}_{t-5} + 126 \text{ CHL}_{t-7} + 118 \text{ CHL}_{t-10},$$

где Y – биомасса *Ch. anthracinus* (mg/m^2), CHL_{t-n} – концентрация хлорофилла «а» (mg/l) лагом n имеет довольно высокий коэффициент детерминации $R^2 = 0.657$ ($p < 0,0000$), величина же средней абсолютной процентной ошибки (МАРЕ) модели составляет 51,3%, а коэффициент несовпадения Тейла – 0,34. Те же величины для прогноза на год вперед (на 1983 г.) оказались значительно выше 55,7% и 0,47 соответственно (рис. 1).

В принципе, такой результат был ожидаем, поскольку сам алгоритм множественной регрессии предполагает, что взаимодействия между переменными в модели имел исключительно линейный характер. По этой причине было решено, что последующие модели будут строиться с использованием нейронно-сетевых алгоритмов регрессии. Главное преимущество

нейронных сетей в данном случае, что взаимодействие между входными и выходными переменными (и между так называемыми скрытыми нейронами) могут описываться различными нелинейными функциями. Это преимущество делает регрессионные модели более гибкими.

Как указывалось, выше, для построения авторегрессионных моделей использовались данные за весь период наблюдений (то есть за 240 месяцев) с временным лагом в 24 месяца. В таблицах 3-6 приводятся параметры и оценки наилучших из построенных нейронно-сетевых авторегрессионных моделей для прогнозирования численности и биомассы *Ch. plumosus* и *Ch. anthracinus* в 1983 г. Графическое сопоставление прогнозов с данными исходных рядов представлены на рисунках 2-5.

Как указывалось, выше, для построения множественных регрессионных моделей использовались данные наблюдений за период с 1977 по 1983 годы (84 месяца). В этих моделях

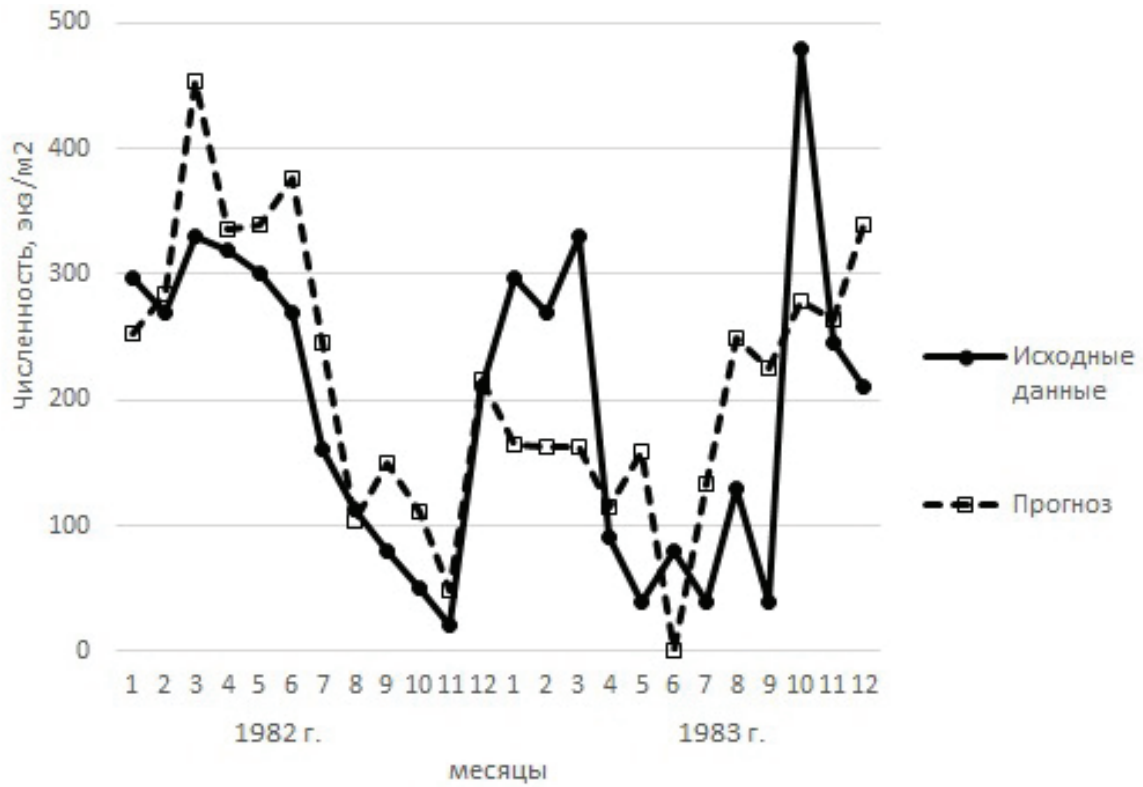


Рис. 2. Прогноз численности личинок *Ch. plumosus* в 1983 г. с помощью авторегрессионной модели

Fig. 2. Forecast of number of *Ch. plumosus* larvae in 1983 by autoregression model

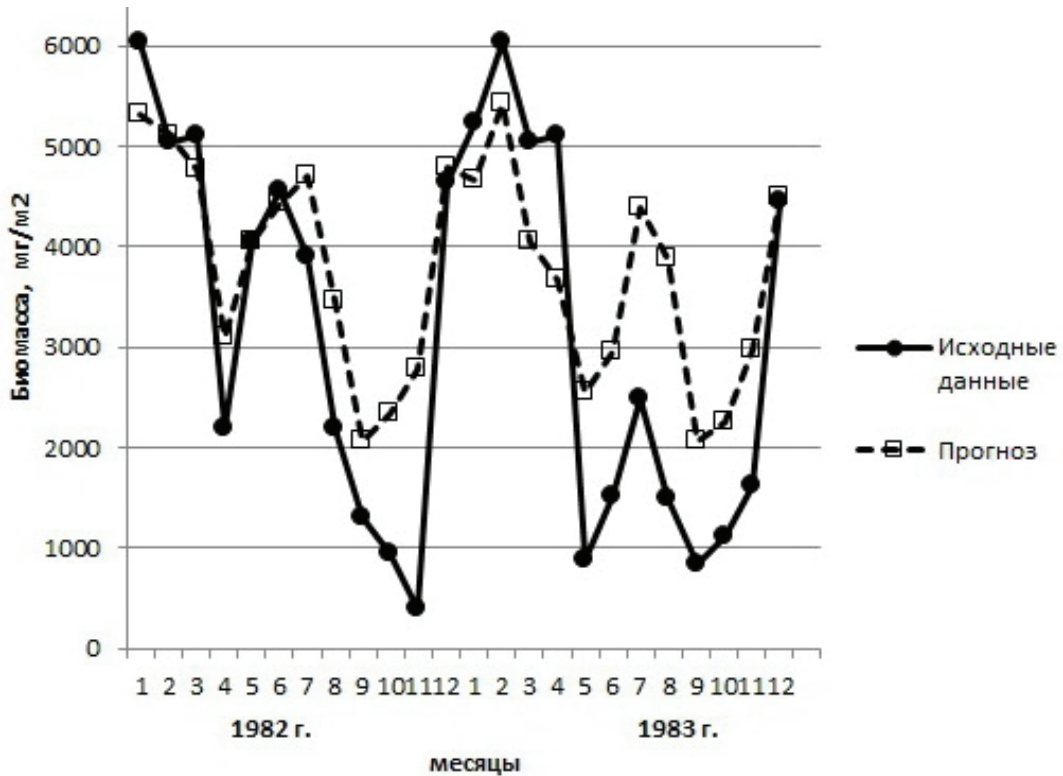


Рис. 3. Прогноз биомассы личинок *Ch. plumosus* в 1983 г. с помощью авторегрессионной модели

Fig. 3. Forecast of biomass of *Ch. plumosus* larvae in 1983 by autoregression model

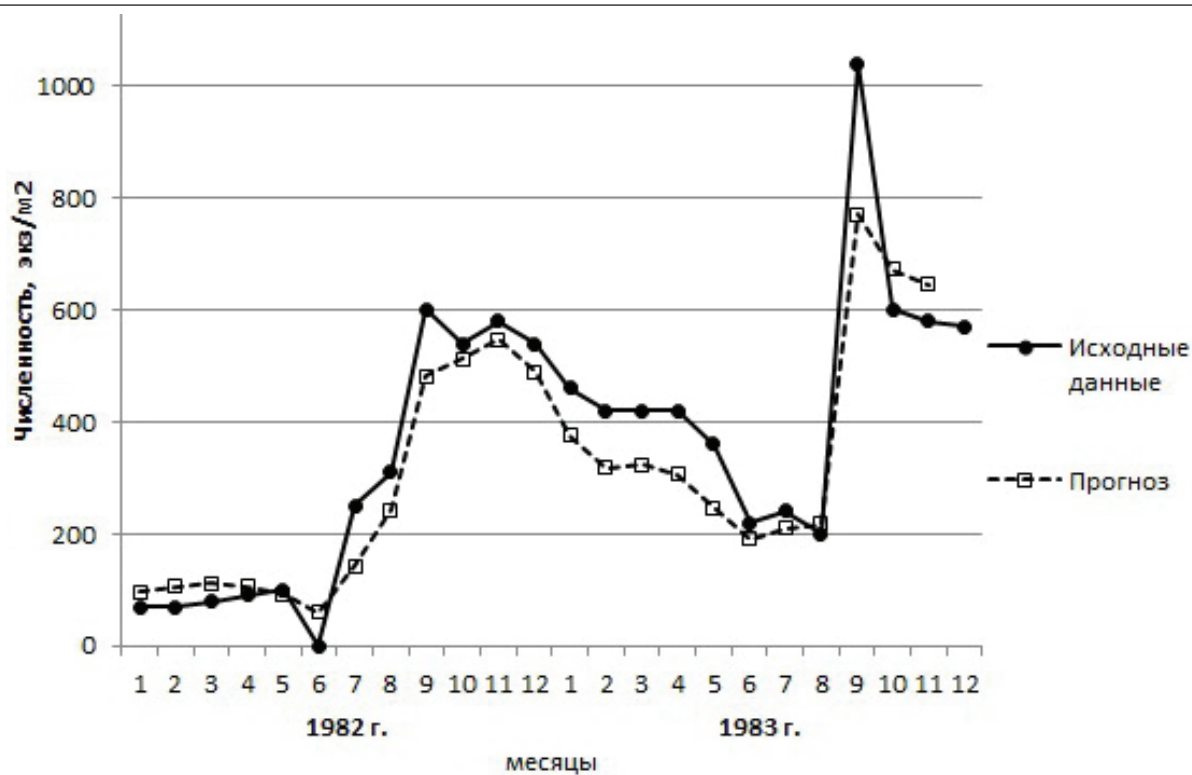


Рис. 4. Прогноз численности личинок *Ch. anthracinus* в 1983 г. с помощью авторегрессионной модели

Fig. 4. Forecast of number of *Ch. anthracinus* larvae in 1983 by autoregression model

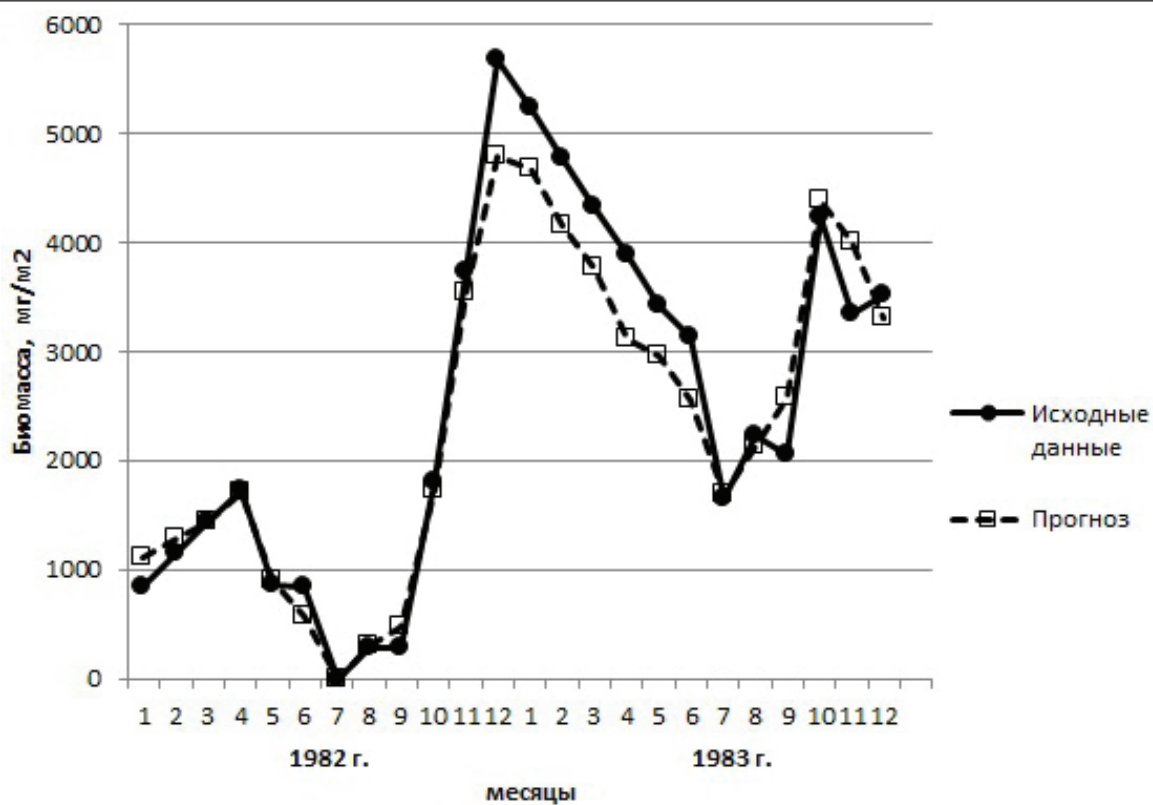


Рис. 5. Прогноз биомассы личинок *Ch. anthracinus* в 1983 г. с помощью авторегрессионной модели

Fig. 5. Forecast of biomass of *Ch. anthracinus* larvae in 1983 by autoregression model

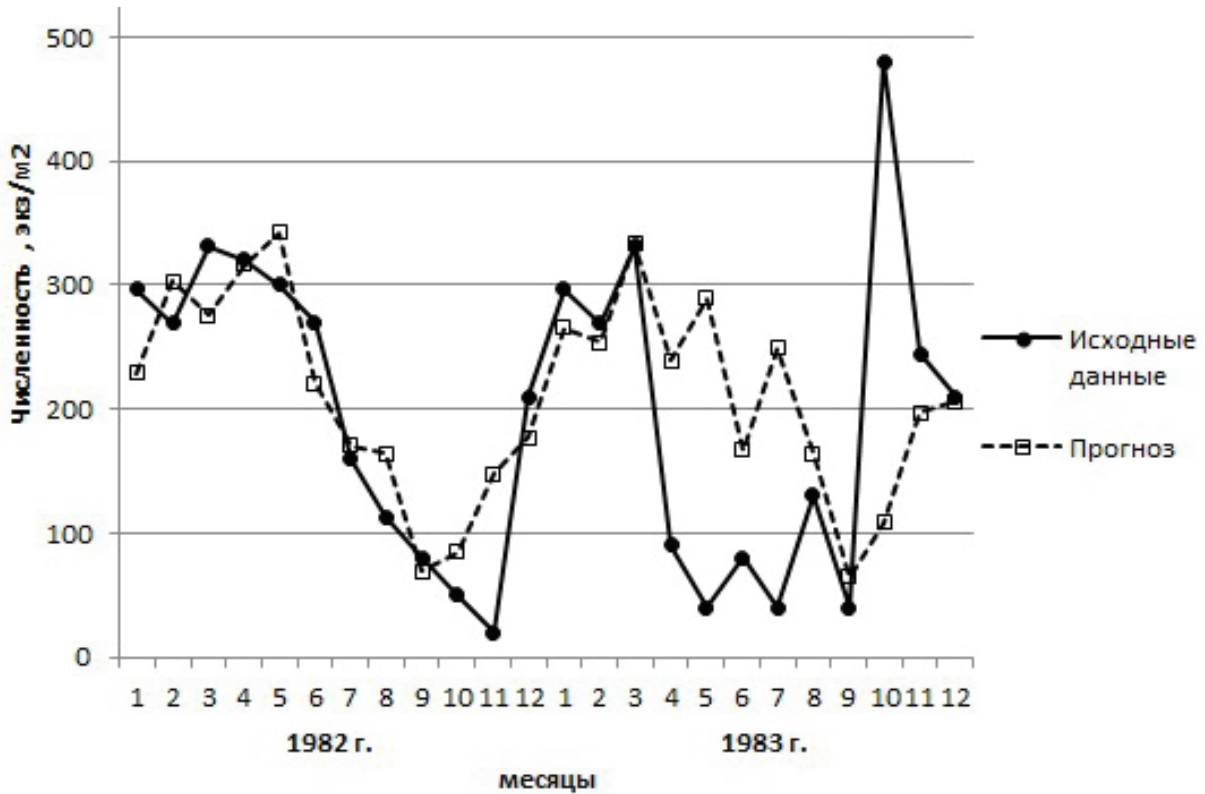


Рис. 6. Прогноз численности личинок *Ch. plumosus* в 1983 г. с помощью множественной регрессионной модели

Fig. 6. Forecast of number of *Ch. plumosus* larvae in 1983 by multiple regression model

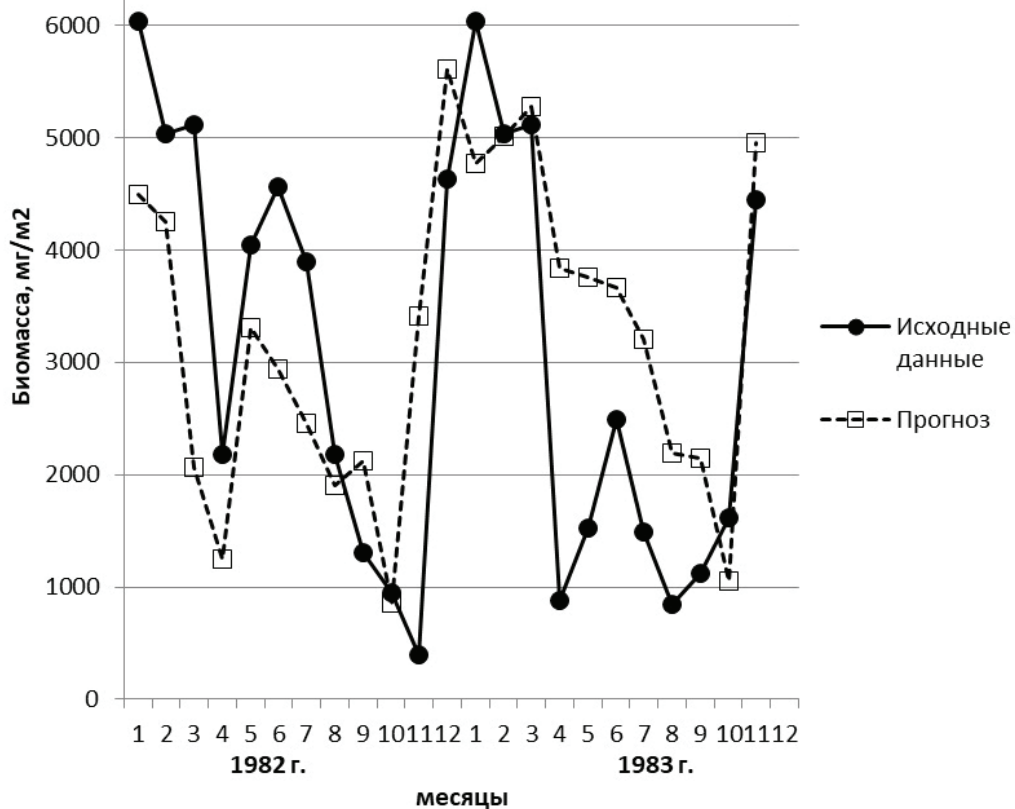


Рис. 7. Прогноз биомассы личинок *Ch. plumosus* в 1983 г. с помощью множественной регрессионной модели

Fig. 7. Forecast of biomass of *Ch. plumosus* larvae in 1983 by multiple regression model

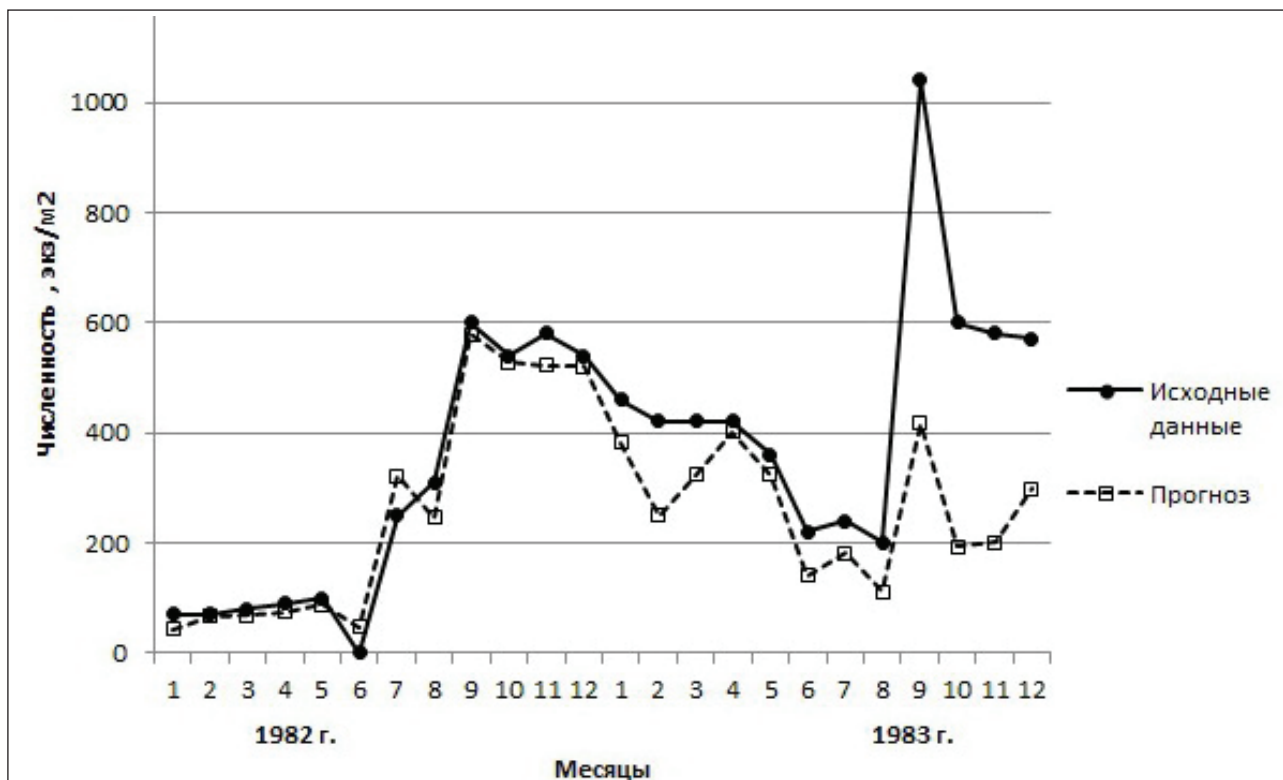


Рис. 8. Прогноз численности личинок *Ch. anthracinus* в 1983 г. с помощью множественной регрессионной модели

Fig. 8. Forecast of number of *Ch. anthracinus* larvae in 1983 by multiple regression model

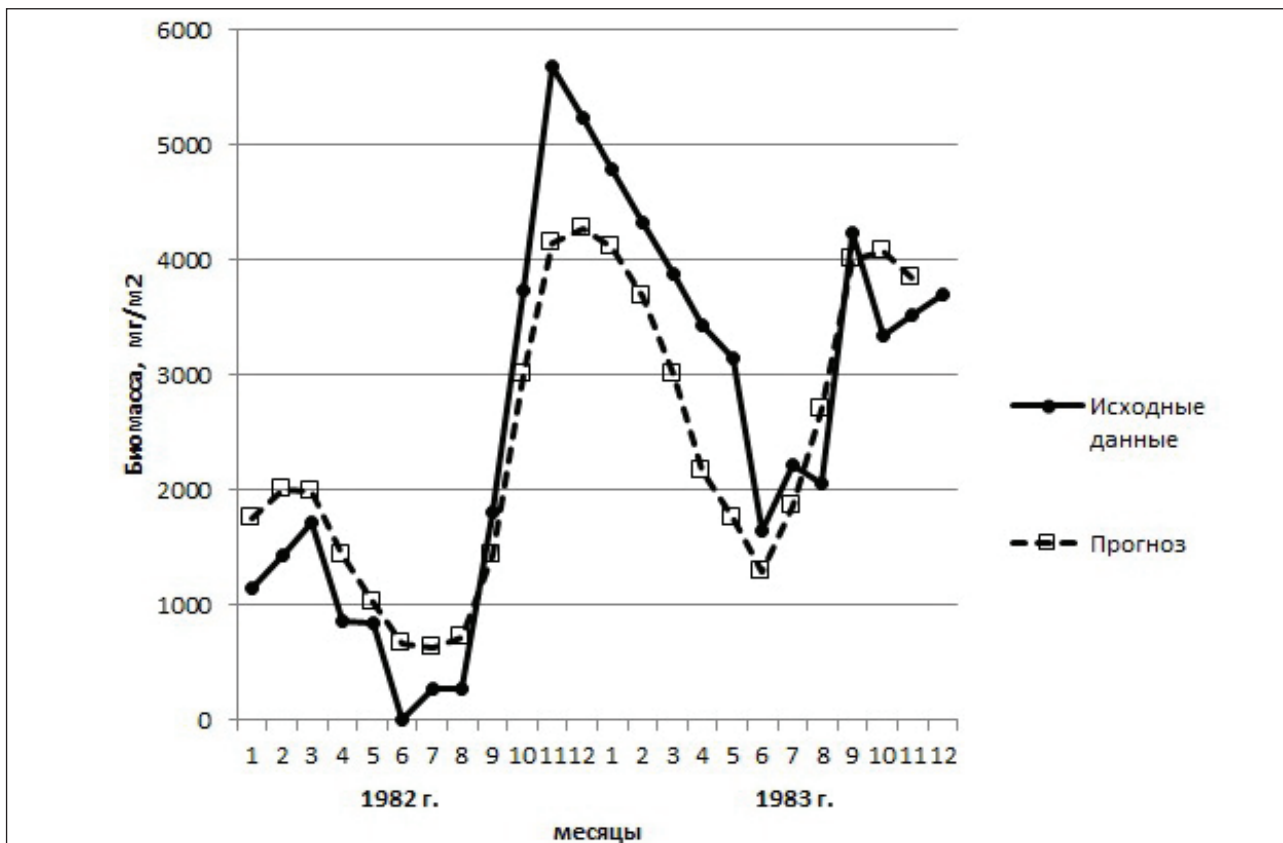


Рис. 9. Прогноз биомассы личинок *Ch. anthracinus* в 1983 г. с помощью множественной регрессионной модели

Fig. 9. Forecast of biomass of *Ch. anthracinus* larvae in 1983 by multiple regression model

в качестве независимых переменных (предикторов) использовались величины концентрации хлорофилла «а» с временным лагом в 24 месяца. В таблицах 7-10 приводятся параметры и оценки наилучших из построенных нейронно-сетевых авторегрессионных моделей для прогнозирования численности и биомассы *Ch. plumosus* и *Ch. anthracinus* в 1983 г. Графическое сопоставление прогнозов с данными исходных рядов представлены на рисунках 6-9.

Проведя анализ результатов моделирования многолетней динамики популяций личинок двух видов хирономид в Красном озере, можно заметить ряд закономерностей.

Модели, построенные для *Ch. plumosus*, как правило, оказываются ниже качеством, чем для *Ch. anthracinus*. Это выражается, в частности, в том, что коэффициент корреляции для тестовой последовательности значительно ниже этого показателя для обучающей последовательности. Точность прогнозов, которая оценивалась по величине средней абсолютной процентной ошибки (МАРЕ) и коэффициента несовпадения Тейла, построенных для первого вида

всегда заметно ниже, чем для второго. Это, по всей видимости, связано с особенностью жизненного цикла *Ch. plumosus*, поскольку в озере постоянно присутствуют личинки двух генераций этого вида – текущего и прошлого годов.

Обращает на себя внимание также, что модели динамики биомассы отличаются лучшим качеством и их прогнозы более точны. Прогнозы авторегрессионных моделей популяционной динамики личинок *Ch. anthracinus* значительно (почти в два раза) точнее прогнозов множественных регрессионных моделей. Однако, это различие, скорее всего, связано с тем, что ряды наблюдений, содержащих данные по концентрации хлорофилла «а», в три раза короче всего ряда данных по динамике личинок хирономид в озере.

Как показали результаты, для моделирования и прогнозирования временных рядов популяционной динамики личинок хирономид в озере Красном, регрессионные модели на основе технологии искусственных нейронных сетей оказались значительно более точны в прогнозах по сравнению с линейными множественными регрессионными моделями.

ЛИТЕРАТУРА

- Вайну Я.Я.-Ф., 1977. Корреляция рядов динамики. М.: Статистика. 118 с.
- Воронцов Ф.Ф., Воронцова Н.К., Кузьменко Л.Г., Тарасова Н.С., Кочков Н.В., 1988. Характеристика метеорологического и гидрологического режимов // Методические аспекты лимнологического мониторинга. Л.: Наука. С. 8-25.
- Ердаков Л.Н., Рябко Б.Я., 1981. Количественная мера эффективности механизмов стабилизации сообщества // Журн. общ. биологии. Т. 42. N4. С. 512-517.
- Кузьменко К.Н., 1976. Продукция зообентоса // Биологическая продуктивность озера Красного. Л.: Наука. С. 181-191.
- Кузьменко К.Н., 1988. Изменения сообщества макрозообентоса в многолетнем ряду // Методические аспекты лимнологического мониторинга. Л.: Наука. С. 93-102.
- Кузьменко К.Н., Скворцов В.В., 1988. Влияние экстремальных условий на характер межгодовых колебаний численности популяции *Chironomus anthracinus* Zett. и возможность прогнозирования ее состояния с помощью спектрального анализа // Методические аспекты лимнологического мониторинга. Л.: Наука. С. 166-172.
- Тейл Г., 1971. Экономические прогнозы и принятие решений. М.: Статистика. 487 с.
- Трифонов И.С., Станиславская Е.В., 1988. Многолетняя изменчивость структуры и продуктивности фитопланктона // Методические аспекты лимнологического мониторинга. Л.: Наука. С. 52-76.
- Федоров В.Д., Т.Г. Гильманов, 1980. Экология. М.: Изд-во МГУ. 464 с.
- Drabkova V.G., Skvortsov V.V., Slepokhina T.D., Trifonova I.S., 1998. Long-term hydrobiological investigations on Lakes in Northwest Russia // Management of Lake and Reservoirs during Global Change /Ed. J.G. Johnes. Kluwer. NATO Advanced science institutes. Sub-ser 2. Environmental security. Vol. 42. P. 185-204.
- Jonhson R.K., 1986. Life histories and coexistence of *Chironomus plumosus* (L.), *C. anthracinus* Zett. (Diptera: Chironomidae) and *Pontoporeia affinis* Lindstrom (Crustacea: Amphipoda) in mesotrophic Lake Erken // Acta Universitatis Upsaliensis. 37. 20 p.

Jonhson R.K., 1987. Seasonal variation in diet of *Chironomus plumosus* (L.) and *C. anthracinus* Zett. (Diptera: Chironomidae) in mesotrophic Lake Erken // *Freshwater biology*. P. 525-532.

REFERENSIS

- Drabkova V.G., Skvortsov V.V., Slepokhina T.D., Trifonova I.S., 1998. Long-term hydrobiological investigations on Lakes in Northwest Russia. *Management of Lake and Reservoirs during Global Change* /Ed. J.G. Johnes. Kluwer. NATO Advanced science institutes. Sub-ser 2. Environmental security. Vol. 42. P. 185-204.
- Erdakov L.N., Ryabko B.Ya., 1981. A quantitative measure of the effectiveness of community. *Biology Bulletin Reviews*. V. 42. No 4. P. 512-517. *In Russian*.
- Fedorov V.D., Gilmanov T.G., 1980. Ecology. M.: MSU press. 464 p. *In Russian*.
- Jonhson R.K., 1986. Life histories and coexistence of *Chironomus plumosus* (L.), *C. anthracinus* Zett. (Diptera: Chironomidae) and *Pontoporeia affinis* Lindstrom (Crustacea: Amphipoda) in mesotrophic Lake Erken. *Acta Universitatis Upsaliensis*. 37. 20 p.
- Jonhson R.K., 1987. Seasonal variation in diet of *Chironomus plumosus* (L.) and *C. anthracinus* Zett. (Diptera: Chironomidae) in mesotrophic Lake Erken. *Freshwater biology*. P. 525-532.
- Kuzmenko K.N., 1976. Production of zoobenthos. *Biological productivity of Krasnoye Lake*. L.: Nauka. P. 181-191. *In Russian*.
- Kuzmenko K.N., 1988. Long-term changes of a macrozoobenthos community. *Methodological aspects of limnological monitoring*. L.: Nauka. P. 93-102. *In Russian*.
- Kuzmenko K.N., Skvortsov V.V., 1988. The impact of extreme conditions on character of year-to-year population dynamics of *Chironomus anthracinus* Zett. and the ability to predict its state using spectral analysis. *Methodological aspects of limnological monitoring*. L.: Nauka. P.166-172. *In Russian*.
- Tail G., 1971. *Economic Forecasts and Decision Making*. M.: Statistica. 487 p. *In Russian*.
- Trifonova I.S., Stanislavskaya E.V., 1988. The long-term variability of the structure and productivity of phytoplankton. *Methodological aspects of limnological monitoring*. L.: Nauka. P. 52-76. *In Russian*.
- Vajnu Y.Ya.-F., 1977. *Correlation of time-series*. M.: Statistics. 118 p. *In Russian*.
- Vorontsov F.F., Vorontsova N.K., Kuzmenko L.G., Tarasova N.S., Kochkov N.V., 1988. Characteristics of meteorological and hydrological regimes. *Methodological aspects of limnological monitoring*. L.: Nauka. P. 8-25. *In Russian*.

Accepted: 03.06.2018

Published: 30.06.2018

Поступила в редакцию: 03.06.2018

Дата публикации: 30.06.2018