

Лекция

Информационный подход
к биоразнообразию

Биологические системы - сложные и упорядоченные объекты, способные сохранять и передавать информацию в виде структур и функций, которые возникают в результате длительной эволюции.

Информация – существование явлений не в свойственной их природе материальной форме, но в форме отображений, изображений и сообщений. Информация возникает как изменение структуры, формы, свойств или энергии объекта-носителя.

В отличие от вещества и энергии информация может исчезать бесследно, ни во что не превращаясь (*закон исчезновения информации*).

Носителями информации могут являться все существующие каналы связи. В биологических системах это химические вещества (метаболиты, феромоны и др.), оптические сигналы (зрительные образы, фотопериод), механические колебания среды (звуковые сигналы), электромагнитные волны (биолюминесценция).

При этом информация существует как в структурах организмов, так и в потоках между структурами.

Отсюда основу внутренней структуры экосистемы составляют не только вещественные и энергетические, но и информационные связи. Последние играют главную организующую роль в связях между популяциями отдельных видов, относящихся к одному или разным функциональным блокам экосистемы.

Они, а также информационные связи с неживыми частями системы образуют единую информационную сеть, которая определяет все внутренние процессы.

С точки зрения кибернетики информация (**I**) представляет собой отрицательную энтропию (**S**), или *негэнтропию*; т. е.

$$\mathbf{I} = - \mathbf{S}.$$

Изменения энтропии системы равно отношению величины энергии, выделяемой системой (ΔE), к абсолютной температуре (**T**, °K):

$$\mathbf{S} = \Delta E / T$$

Она является мерой необратимого рассеяния энергии и согласно принципу Больцмана связана с числом состояний (вероятностей) системы (**p**):

$$\mathbf{S} = k \cdot \ln p$$

где **k** – универсальная постоянная Больцмана, равная $1,38054 \cdot 10^{-23}$ дж/Т; **T** – абсолютная температура. Тогда:

$$\mathbf{I} = -\mathbf{S} = - k \ln p$$

Поэтому поток информации энергии (ΔI) связан с потоком энергии (ΔE) простой зависимостью:

$$\Delta I = \Delta E / T$$

Поэтому наряду с потоками вещества и энергии в экосистемах существуют и потоки информации. Иногда малые по биомассе популяции, через которые протекает ничтожно малая часть энергии, трансформирующейся в экосистеме, оказывает сильнейшее воздействие на величины и направленность потоков энергии в ней.

Потоки информации в экологических системах можно определить по потокам фосфора, поскольку в процессах трансформации энергии и передачи информации в биологических системах большое значение имеют потоки фосфора.

Синтез органических веществ, запасание и расходование энергии в организме идут только при участии АТФ и других макроэргических соединений, в том числе нуклеозидов.

Нуклеозиды, являющиеся составными частями ДНК и РНК, участвуют также в переносе генетической информации, а значит, в увеличении и уменьшении энтропии.

При отщеплении фосфат-иона от макроэргической связи АТФ происходит не только передача энергии, но и передача информации объемом в 1 бит.

Зная атомную массу фосфора и его содержание в организме, нетрудно рассчитать количество его молей.

Каждый моль фосфора, проходящий через живые организмы, несет количество информации в битах, равное числу Авогадро ($6 \cdot 10^{23}$).

Отсюда, зная скорость оборота живой биомассы (P/B-коэффициент) и содержание в ней фосфора, можно рассчитать количество информации в веществе, продуцируемом организмом за определенный период времени.

Например, количество фосфора, которое вовлекается в круговорот в биогеоценозе луга, составляет около $100 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. Это соответствует ежегодному потоку информации, около $2 \cdot 10^{27} \text{ бит} \cdot \text{га}^{-1}$.

Для сравнения, объем информации, содержащийся во всех книгах, изданных с начала эпохи книгопечатания, на 13 порядков ниже.

Для количественной оценки видового разнообразия сообществ живых организмов используются различные *индексы разнообразия*. Из них наибольшее распространение получил *информационный индекс Шеннона (H)*.

Он первоначально использовался в кибернетике для оценки количества информации, передаваемой двоичным кодом. Поэтому при расчете информационного индекса использовались двоичные логарифмы (по основанию 2).

В экологию индекс Шеннона впервые применил испанский эколог *P. Маргалеф*.

Расчеты H производятся по формуле

$$H = - \sum_{i=1}^n \left(\frac{X_i}{X} \times \log_2 \frac{X_i}{X} \right)$$

где X_i - численность (биомасса, продукция и т.п.) каждого i -того вида, X – общая численность (биомасса, продукция и т.п.) всех видов в сообществе.

При использовании двоичных логарифмов полученные значения H имеют размерность «бит·особь⁻¹», «бит·г⁻¹», «бит·джоуль⁻¹» и т.п.

Однако в экологии для расчетов H гораздо чаще используются натуральные или десятичные логарифмы.

Чтобы получить значения H в битах, соответствующие значения, полученные для натуральных или десятичных логарифмов, умножают на определенные пересчетные коэффициенты:

$$H(\text{для } \log_2) = H(\text{для } \log_e) \cdot 1,4426$$

и

$$H(\text{для } \log_2) = H(\text{для } \log_{10}) \cdot 3,3219$$

В любом случае необходимо оговаривать, какие логарифмы (десятичные, натуральные, двоичные) использованы для расчетов H .

Пример.

Допустим, в некотором гипотетическом сообществе имеется 7 видов, численность которых одинакова.

Тогда доля каждого вида в общей численности сообщества одинакова и равна

$$X_i/X = 1/7 = 0,143$$

Отсюда Тогда значение **H** для этого сообщества рассчитывается следующим образом:

Расчет коэффициента Шеннона (H) для гипотетического сообщества из 7 видов

X_i/X	$\ln(X_i/X)$	$(X_i/X) \ln (X_i/X)$
0,143	-1,945	-0,278
0,143	-1,945	-0,278
0,143	-1,945	-0,278
0,143	-1,945	-0,278
0,143	-1,945	-0,278
0,143	-1,945	-0,278
Суммарное значение		-1,946

Отсюда значение H (для \log_2) равно:
 $H = 1,946 \cdot 1,4425 = 2,81 \text{ бит} \cdot \text{особь}^{-1}$

Индекс Шеннона учитывает как общее количество видов в сообществе, так и вклад каждого вида в общую численность или биомассу сообщества.

В этом легко убедиться, рассчитав его значения для четырех гипотетических сообществ.

В верхней части таблицы приведена относительная численность каждого вида в сообществе, в нижней ряд показателей разнообразия.

Значения H рассчитаны по натуральным логарифмам.

Расчеты коэффициентов Шеннона (**H**) и индексов выравненности (**J**)
для четырех гипотетических сообществ

Сообщество 1	Сообщество 2	Сообщество 3	Сообщество 4
0,143	0,40	0,10	0,40
0,143	0,20	0,10	0,20
0,143	0,15	0,10	0,15
0,143	0,10	0,10	0,10
0,143	0,05	0,10	0,025
0,143	0,05	0,10	0,025
0,143	0,05	0,10	0,025
		0,10	0,025
		0,10	0,025
		0,10	0,025
		0,10	0,025
S = 7	S = 7	S = 10	S = 10
H = 1,95	H = 1,65	H = 2,30	H = 1,76
J = 1,00	J = 0,85	J = 1,00	J = 0,76

Из представленной таблицы следует, что значения H возрастают с увеличением числа видов в сообществе, но снижаются с возрастанием неравномерности по доле каждого вида в его общей численности.

Легко видеть, что в одновидовом сообществе индекс Шеннона равен нулю.

Соотношение реального (H) и максимально возможного при данном числе видов (H_{\max}) значений коэффициента Шеннона представляет *индекс выравненности, или индекс Пиелу (J)*:

$$J = H/H_{\max}$$

Значения J могут изменяться от 0 до 1.

Чем ниже J , тем выше степень доминирования одного или немногих видов в сообществе.

При равной относительной численности всех видов в сообществе $J = 1$.

Зависимость между выравненностью (J) и числом видов в реальных сообществах (N) описывается следующим эмпирическим уравнением:

$$J = H/\ln N.$$

где H – коэффициент Шеннона, рассчитанный по натуральным логарифмам

Разнообразие сообщества как системы определяется двумя характеристиками – количеством ее элементов (видов) и их относительной представленностью по избранному параметру, в данном случае по их относительной численности.

При равном числе видов в сообществе (N) максимальное значение H достигается в случае равновероятного их распределения, т.е. когда доля численности всех видов в сообществе одинакова.

Легко доказать, что

$$H_{\max} = \log_2 N.$$

Тогда при $N = 2$, $H_{\max} = 1$ бит·особь⁻¹;
при $N = 4$, $H_{\max} = 2$ бит·особь⁻¹;
при $N = 8$, $H_{\max} = 3$ бит·особь⁻¹
и т. д.

Считается, что в Биосфере Земли существует не менее 4 миллионов видов живых организмов.

Тогда H_{\max} для Биосферы составит $21,9 \text{ бит} \cdot \text{особь}^{-1}$.

В действительности разнообразие реальных, даже самых богатых видами природных сообществ, не превышает $6-7 \text{ бит} \cdot \text{особь}^{-1}$.

Отсюда максимальное значение J для всего видового разнообразия Биосферы составляет $7/21,9 = 0,32$

Между выравненностью (**J**) и числом видов в сообществе (**N**) существует простая зависимость:

$$\mathbf{J} = \mathbf{H}/\ln\mathbf{N}.$$

где **H** – коэффициент Шеннона, рассчитанный по натуральным логарифмам.

Между **N** и количеством звеньев в пищевых цепях сообщества (**L**) существует связь:

$$\mathbf{L} = \gamma \cdot \mathbf{N},$$

Между информацией сообщества и числом видов в ней существует следующая зависимость:

$$\ln\mathbf{L} = \mathbf{H}_{\max} + \ln\gamma.$$

Отсюда в сообществах с бóльшим видовым разнообразием следует ожидать более длинные пищевые цепи и более сложные и разветвленные трофические сети.

Видовое разнообразие природных сообществ и доля каждого вида в них постоянно изменяются под воздействием многочисленных факторов.

При загрязнении водоемов в их биоте происходит упрощение их трофической структуры, выпадение из сообщества отдельных видов, что приводит к снижению их видового разнообразия.

Например, в незагрязненных водоемах доминируют стенобионтные виды, а в загрязненных – эврибионтные, способные выжить в неблагоприятных условиях.

Так, в водоемах, загрязненных стоками животноводческих ферм, обычно встречается лишь несколько видов бентосных беспозвоночных.

В их числе водяной ослик, немногие виды олигохет, личинок хирономид и некоторые другие виды.

Индекс Шеннона (H) широко используется для оценки воздействия антропогенных факторов среды на видовое разнообразие сообществ.

Загрязнение водоема приводит к вымиранию большинства стенобионтных видов, которые по своим биологическим особенностям не способны быстро приспособиться к изменившимся условиям среды, а выживает сравнительно небольшое число эврибионтных видов.

Поэтому в биоте водоемов, не подверженных антропогенному загрязнению, преобладают стенобионтные, а в загрязненных – эврибионтные виды.

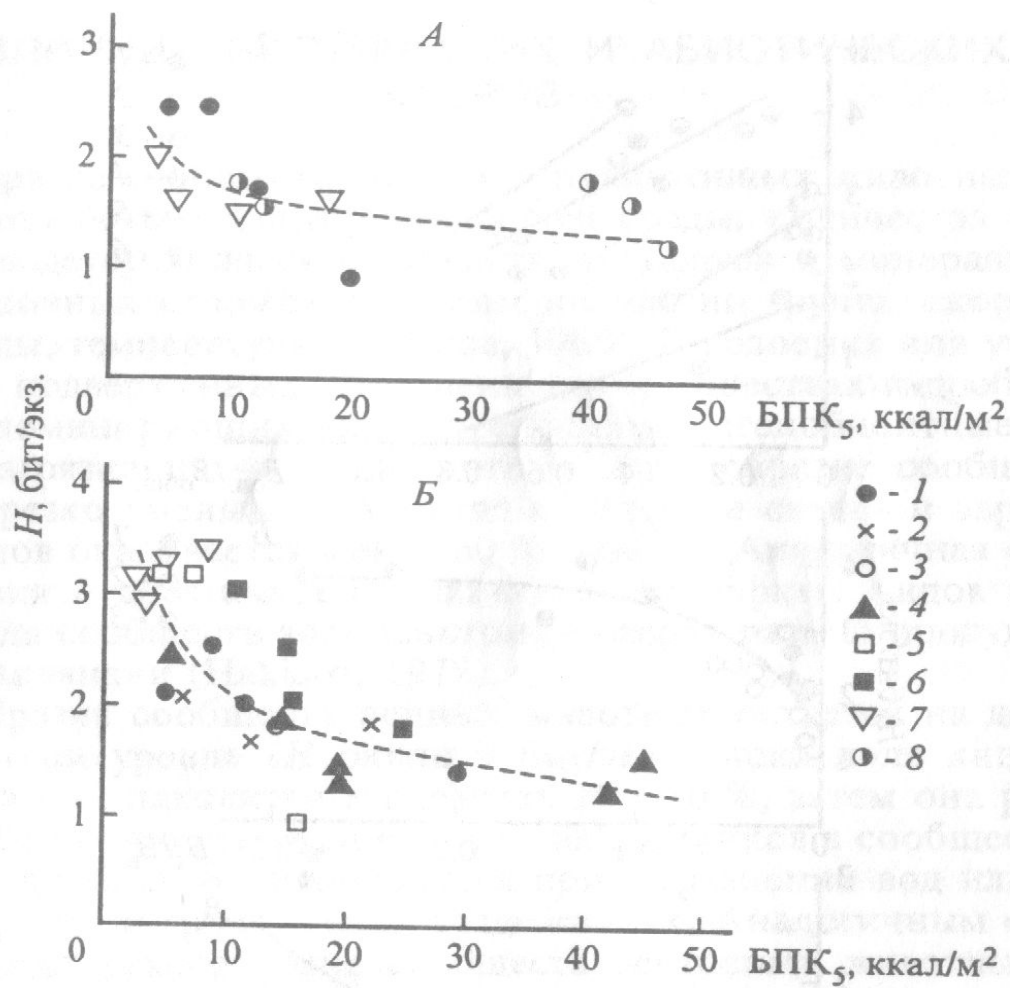
Разнообразие сообществ зоопланктона и зообентоса пресных водоемов снижается по мере возрастания БПК_5 воды, т.е. загрязнения водоемов растворенными органическими веществами.

Зависимость между H ($\text{бит} \cdot \text{особь}^{-1}$) и БПК_5 , отнесенной к единице площади водоема ($\text{ккал} \cdot \text{м}^{-2}$) для сообществ зоопланктона следует уравнению:

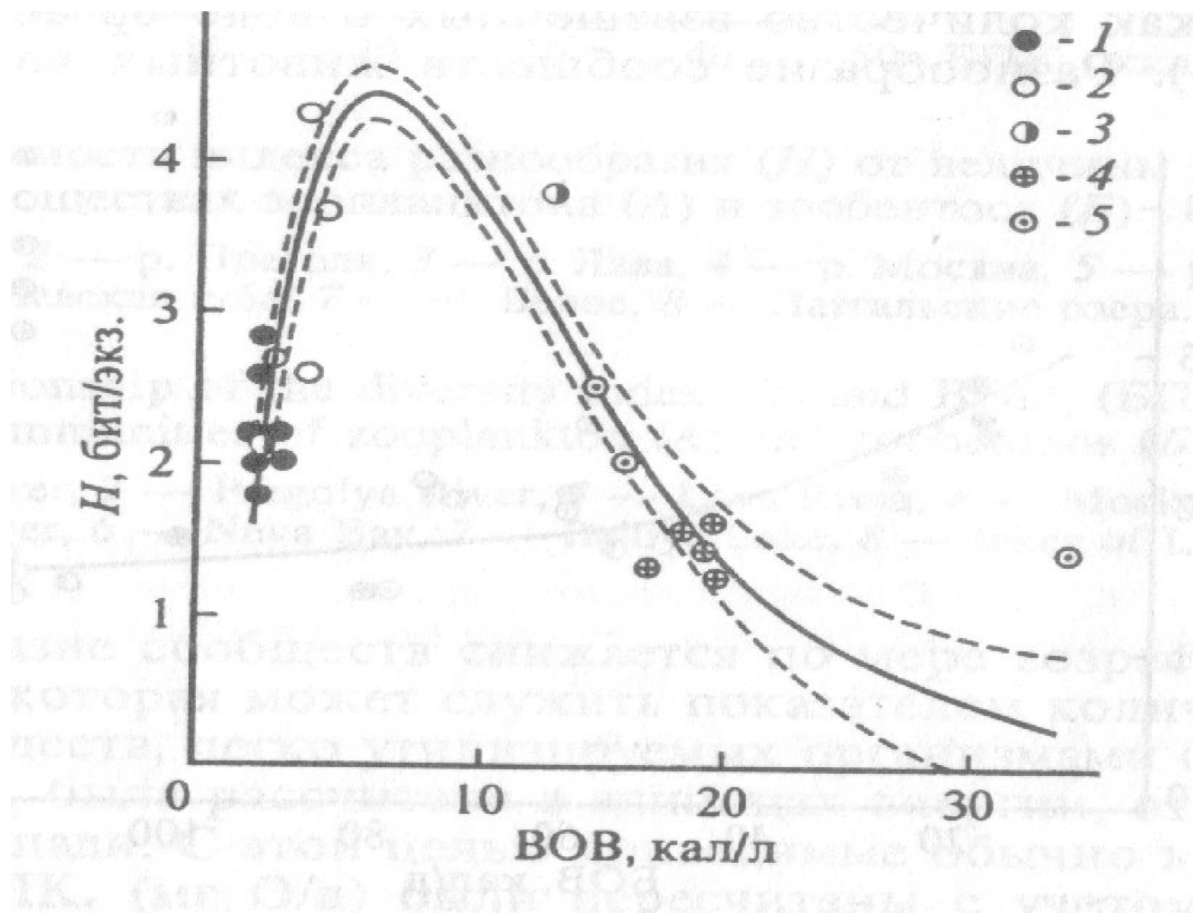
$$H = 2,506 \cdot \text{БПК}_5^{-0,162}$$

Для сообществ зообентоса аналогичное уравнение имеет вид:

$$H = 4,753 \cdot \text{БПК}_5^{-0,269}$$



Зависимость индекса Шеннона (H) в сообществах пресноводного зоопланктона (А) и зообентоса (Б) от величины BPK_5 . 1 – р. Ижора; 2 – р. Преголя; 3 – р. Лава; 4 – р. Москва; 5 – р. Рудная; 6 – Невская губа; 7 – оз. Белое; 8 – Латгальские озера.



Зависимость индекса Шеннона (H) для сообществ пресноводного зообентоса от концентрации взвешенного органического вещества в воде ($ВОВ$). 1 – Невская губа; 2 – залив Б. Онего; 3 – р. Луга; 4 – р. Москва; 5 – р. Ижора.

Различный характер изменения **N** для водных сообществ с увеличением содержания в воде растворенных и взвешенных органических веществ (соответственно РОВ и детрит) объясняется следующим образом.

Водные беспозвоночные способны утилизировать РОВ лишь в ограниченной степени, поэтому РОВ не может рассматриваться как их пищевой ресурс. Напротив, детрит является основным пищевым объектом для многих группы детритофагов и фильтраторов.

Поэтому повышение концентрации детрита до некоторой оптимальной величины (приблизительно $5 \text{ кал} \cdot \text{л}^{-1}$) уровня способствует увеличению их кормовой базы.

Это приводит к снижению интенсивности межвидовой конкуренции в указанных группах, что способствует сохранению высокого видового разнообразия.

Однако дальнейшее повышение концентрации детрита сказывается негативным образом на состоянии водных экосистем, поскольку снижает прозрачность воды.

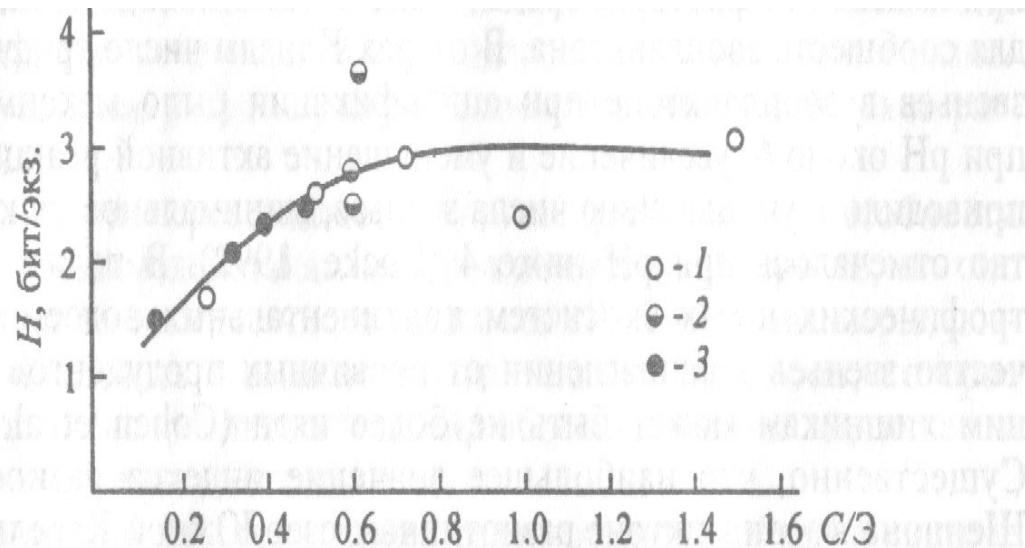
Это подавляет процессы фотосинтеза, что приводит к снижению первичной продукции фитопланктона, а, следовательно, кормовой базы для всех гетеротрофных организмов, находящихся на втором и последующих трофических уровнях.

Видовое разнообразие природных сообществ и доля каждого вида в них постоянно изменяются под воздействием многочисленных факторов.

При загрязнении водоемов в их биоте происходит упрощение их трофической структуры, выпадение из сообщества отдельных видов, что приводит к снижению их видового разнообразия.

Например, в незагрязненных водоемах доминируют стенобионтные виды, а в загрязненных – эврибионтные, способные выжить в неблагоприятных условиях.

Так, в водоемах, загрязненных стоками животноводческих ферм, обычно встречается лишь несколько видов бентосных беспозвоночных, в их числе водяной ослик, немногие виды олигохет, личинок хирономид и некоторые другие виды.



Зависимость индекса Шеннона (H) от соотношения стено- и эврибиотных видов (С/Э) в сообществах зообентоса пресных водоемов. 1 – р. Тюн; 2 – залив Б. Онего Онежского озера; 3 – р. Преголя

С увеличением степени загрязненности водоемов снижается не видовое разнообразие их сообществ, но и доля стенобиотных видов в них. Это соответствующим образом сказывается на значениях H .

Значения H падают особенно резко, когда соотношение между стено- и эврибиотными видами становится меньше 0,60.

Видовое разнообразие сообществ также связано с соотношением хищных и нехищных животных.

Функциональную роль хищников в сообществе можно оценить как отношение ассимилированной ими энергии (A_i) к рациону нехищных животных (R_f).

Если соотношение A_i/R_f достаточно высоко (т.е. пресс хищников велик), разнообразие сообщества сохраняется на стабильном и достаточно высоком уровне.

При $A_i/R_f < 0,02 - 0,03$, значения H для такого сообщества резко снижаются.

В целом разнообразие бентосных сообществ континентальных водоемов остается на достаточно высоком уровне ($H > 3$ бит·особь⁻¹), если доля хищников в их численности или биомассе превышает 0,1 – 0,3.

При более низкой доле хищников значения H резко снижаются.

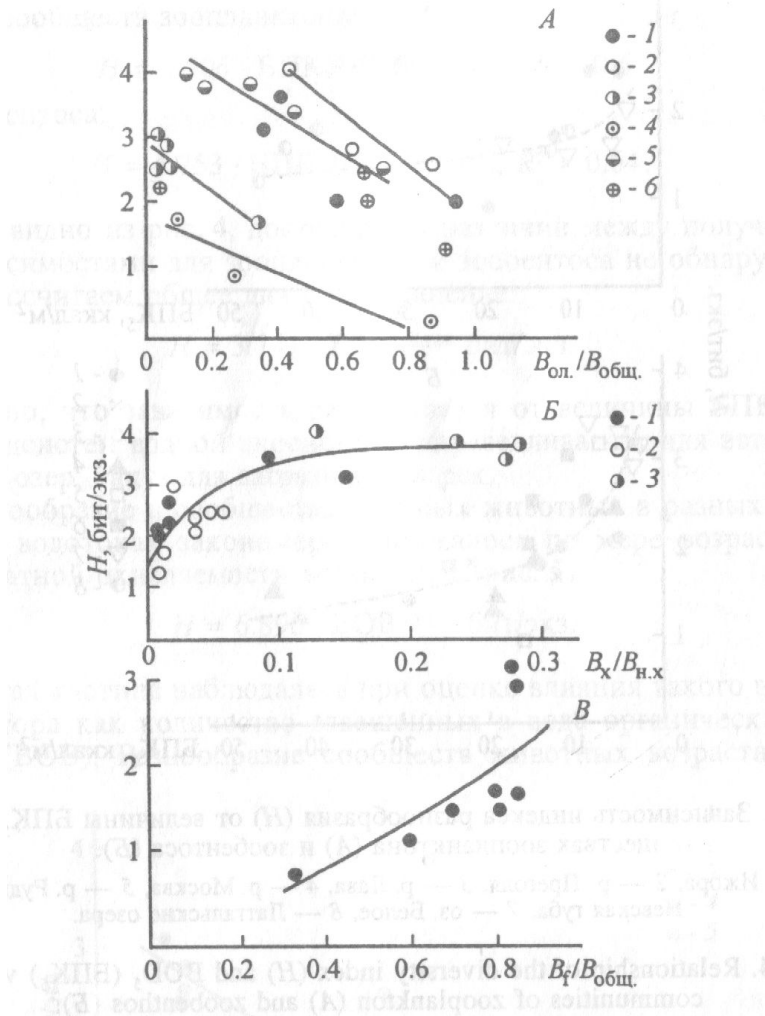
Из сообщества зообентоса одного из изолированных коралловых рифов в Тихом океане удалили самого страшного хищника – один из видов морских звезд.

Снятие пресса хищника привело вначале к кратковременному росту численности популяций его жертв – многочисленных видов брюхоногих и двустворчатых моллюсков.

Однако вскоре общая биомасса моллюсков значительно снизилась, а некоторые их виды даже исчезли.

Это объясняется тем, что хищник поддерживал численность популяций своих жертв на уровне, более низком, чем емкость среды. Поэтому интенсивность конкуренции среди видов-жертв за пищевые и пространственные ресурсы снижалась.

В результате становилось возможным сосуществование нескольких видов жертв, занимающих близкие экологические ниши.



Зависимость индекса Шеннона (H) от соотношений различных групп в сообществах пресных водоемов.

А. Соотношение биомассы олигохет к общей биомассе бентоса ($B_{\text{ол}}/B_{\text{общ}}$).

Б. Соотношение биомассы хищных и нехищных животных ($B_x/B_{\text{нх}}$).

В. Соотношение биомассы фильтраторов и общей биомассы зоопланктона ($B_f/B_{\text{общ}}$).

1- Невская губа; 2 – залив Б. Онего;

3 – Воткинское вдхр.; 4 – Красноярское вдхр.;

5 – р. Тюп; 6 – р. Ижора.

Индекс Симпсона (D):

$$D = 1/\sum(N_i/N)^2:$$

где N_i – численность отдельных видов,
 N – общая численность всех видов.

Равномерность распределения отдельных видов по численности, или выравненность (E) также можно выразить с помощью индекса Симпсона как отношение его реального значения к максимально возможному, достигающемуся при равной численности всех видов в сообществе:

$$E = D/D_{\max} = (1/S) \sum(N_i/N)^2.$$

где S – число видов в сообществе.

Этот показатель изменяется от 0 до 1. При $E = 1$ численность всех видов в сообществе одинакова.

При постоянном числе видов (**S**) в сообществе значения **D** возрастает с увеличением выравненности, а при равномерности распределения — с увеличением видового богатства. При равной численности всех видов в сообществе **D = S**.

Значения **E** можно использовать для определения числа эффективных межвидовых связей (т. е. приводящих к изменению численности популяции хотя бы одного из взаимодействующих видов) в сообществе в расчете на один вид (N_{ef}):

$$N_{ef} = (1 - E)/E.$$

При **E = 1** значение $N_{ef} = 0$, в этом случае любой тип межвидовых взаимодействий между любой парой видов в сообществе не приводит к изменению их численности.

В противоположном случае, при **E = 0**, все связи в сообществе будут эффективными; очевидно, такое сообщество будет очень нестабильным.

Стабильность и устойчивость экологических систем.

Стабильность системы возникает в результате внутривидовых взаимодействий в ней.

Стабильность (stability) рассматривается как способность системы сохранять относительное динамическое постоянство своей структуры и функций в изменяющихся условиях внешней среды.

Стабильность системы часто связывают с ее сложностью.

Считается, что более сложно организованные системы более стабильны. Поэтому многовидовые сообщества и экосистемы многие экологи считают более стабильными.

Стабильность экосистем может быть кратковременной (сукцессионной) и долговременной (эволюционной). В обоих случаях часто наблюдается возрастание видового разнообразия экосистемы с их возрастом.

Различают *упругую* (elastic) *устойчивость* – скорость возврата системы в исходное состояние

и

устойчивость сопротивления (resistance) – способность системы избегать изменений.

Одним из показателей устойчивости сообщества (S) во времени может быть отношение его минимальной биомассы (B_{\min}) к максимальной (B_{\max}) за определенный период времени, т. е.:

$$S = B_{\min} / B_{\max}$$

Значение S может изменяться в пределах от 0 до 1, чем ближе S к единице, тем более устойчивым является сообщество.

Связь между индексом Шеннона (H) и устойчивостью (S) для сообществ зообентоса пресных водоемов выражается уравнением:

$$S = 0,045 \cdot e^{0,51H} .$$

В исследованных водоемах минимальное и максимальное значение H составляли соответственно 0,86 и 4,25 бит·экз⁻¹, тогда как аналогичные значения S – соответственно 0,055 и 0,6.

Отсюда изменение разнообразия сообществ в 5 раз приводит к изменению его устойчивости в 11 раз.

Теоретически максимальной устойчивостью ($S = 1$) будут обладать те сообщества, в которых индекс Шеннона достигает 6,1 бит·особь⁻¹. Одновидовое сообщество, для которого $H = 0$, будет обладать очень низкой устойчивостью ($S = 0,045$).

Более устойчивыми являются сообщества, в которых доминируют стенобионтные виды. Для водных экосистем получено следующее уравнение связи S и соотношением между стено- и эврибионтными видами (C/\mathcal{E}):

$$S = 0,04 \cdot e^{3,64 (C/\mathcal{E})}$$

Поэтому в многовидовых сообществах амплитуда колебаний суммарной численности и биомассы значительно меньше, чем в сообществах с малым числом видов.

Отсюда, более сообщества с высоким видовым разнообразием отличаются и повышенной устойчивостью.