

ИНФОРМАЦИОННАЯ МЕРА ШЕННОНА И ЕЕ ПРИМЕНЕНИЕ В ОЦЕНКАХ БИОРАЗНООБРАЗИЯ (НА ПРИМЕРЕ МОРСКОГО ЗООБЕНТОСА)

С.Г. Денисенко

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург; e-mail: dest@zin.ru

Кратко рассмотрена история и предпосылки появления «теории информации» Шеннона (Shannon, 1948). Проанализированы общепринятые определения информационной меры Шеннона в работах по оценке биоразнообразия. Приводится эмпирический вывод формулы и дано конкретное определение индекса Шеннона применительно к оценке биоразнообразия. На основе «информационной меры» предложен новый индекс D_E для оценки экологического благополучия сообществ морского зообентоса. Приведены примеры использования нового индекса.

SHANNON INFORMATION MEASURING AND ITS APPLICATION TO ESTIMATION OF A BIODIVERSITY (ON EXAMPLE OF MARINE ZOOBENTHOS)

S.G. Denisenko

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St.Petersburg; e-mail: dest@zin.ru

The history and preconditions of “the information theory” created by Shannon (Shannon, 1948) is briefly considered. Common definitions of Shannon information measure in publications of biodiversity assessment are analyzed. The empirical deducing of Shannon formula is given, and concrete definition of information index for estimation of a biodiversity is specified. On a basis of “information measure” new index D_E for estimation of ecological stress of marine zoobenthos communities is offered. The examples of new index use are presented.

Биологическое разнообразие в самом простом случае характеризует количество видов в том или ином местообитании. Более сложными показателями биоразнообразия являются ранжированные ряды численностей видов, аппроксимирующие их функции и статистики. Наиболее мощными инструментами оценки биоразнообразия служат различные индексы. Самым популярным из них стал информационный индекс Шеннона — формула для вычисления информации, содержащейся в символьном выражении, которая была опубликована Клодом Шенноном (1916–2001) в известном труде “A Mathematical Theory of Communication” (Shannon, 1948). Индекс учитывает как количество видов, так и видовое количество индивидуумов. В настоящий момент в Интернете можно найти ссылки на многие тысячи публикаций по биологии и экологии, в которых приводятся или обсуждаются данные по результатам использования индекса. Формула его достаточно проста:

$$H' = -k \sum_{i=1}^m p_i \log p_i,$$

где H' — количество информации о системе; p_i — вероятность того, что система примет i -е состояние из m возможных; k — константа пропорциональности, зависящая от основания логарифма. Обозначение “ H ” для информации Шеннон дал в честь своего предшественника по “Bell Telephone Laboratories” до 1941 г. Ральфа Хартли, предложившего простую логарифмическую функцию для измерения количества информации (Hartley, 1928) в системе с равновероятными состояниями (событиями).

Основные исторические моменты

«Теория информации» возникла не на пустом месте. Предложенная Шенноном формула очень напоминает формулу энтропии, выведенную А. Эйнштейном в 1910 г. через функцию распределения вероятностей, и формулу энтропии Л. Больцмана как логарифм числа возможных состояний системы (Kline, 2004). Кроме того, математическое сходство существует между негэнтропией Шеннона и мерой информации, предложенной в 1935 г. известным британским генетиком и статистиком Р. Фишером, сформулировавшим понятие «количества информации», предположительно содержащейся в каком-либо неизвестном статистическом параметре (например, среднем значении), получаемом по результатам заданного числа наблюдений (Fisher, 1935). Известны и другие независимые попытки самостоятельных разработок «теории информации», а также более поздние ее модификации.

Однако формула Шеннона не тождественна формулам вышеперечисленных авторов и была выведена самостоятельно. Общими для них являются логарифмы количества возможных состояний или их вероятностей. Эта общность не случайна и является результатом того, что наука разными путями пришла к настоятельно требовавшейся ей универсальной мере оценки неоднородности систем, позволяющей сравнивать их сложность.

Мерой информации по Шеннону (1948) является устраняемая неопределенность (непредсказуемость) о содержании сообщения. Основная единица количества информации, названная «битом», представляет собой сообщение в одном из двух вариантов (например, «да» или «нет»). Количество информации связано с понятием физической энтропии (мерой беспорядка — хаоса), что теоретически было обосновано Л. Бриллюэном (Brillouin, 1956). Рассматривая энтропию как меру дезорганизованности, информацию можно считать мерой организованности, которая соответственно может быть определена как отрицательная энтропия (негэнтропия), или отрицательный логарифм вероятности.

Несмотря на продолжающиеся дискуссии о сути информации, мера Шеннона стала очень популярной среди исследователей, благодаря простоте вычислений и возможности использования в качестве универсального показателя гетерогенности. Многообразное, почти всеобъемлющее, приложение теории информации побудило отдельных ученых придать ей научно-фундаментальную значимость.

Сам Шеннон достаточно скромно оценивал свои заслуги в создании теории информации и считал ее слишком «раздутой» многочисленными последователями. По его же признанию выполненные им разработки в “Bell Telephone Laboratories” были в какой-то степени результатом оказанного на него влияния работ выдающегося американского математика Норберта Винера (1894–1964) — сына российского эмигранта (Kline, 2004). В свою очередь, Винер говорил, что его теория сходна с теорией российского математика Андрея Колмогорова (Колмогоров, 1941), но большую часть своих разработок он сделал до того, как обратил внимание на эти более ранние работы (Jerison, Stroock, 1995; Mandrekar, 1995). Тем не менее, Шеннон разрабатывал математическую теорию коммуникаций под другим углом. Винер «отфильтровывал» сигналы, составляющие сообщения, от «шума», а Шеннон кодировал сообщения в сигналы для их передачи в присутствии «шума» (Kline, 2004).

Известный труд Винера “Cybernetics: or Control and Communication in the Animal and the Machine”, как и труд Шеннона, был опубликован в 1948 г., однако, в отличие от работы Винера, работа Шеннона была мастерски популяризована Уорреном Уивером — руководителем отдела естественных наук фонда Рокфеллера, который переиздал «Математическую теорию связи» в виде небольшой книги и добавил в нее свои комментарии (Shannon & Weaver, 1949). Теория Шеннона была математически элегантной, понятной и легко применимой к практическим проблемам связи. Благодаря большей дружелюбности к пользователям, чем кибернетика, именно она стала основой такой дисциплины, как «теория информации». Тем не менее, именно Винеру принадлежала мысль о возможном применении теории информации к функционированию живых биологических систем.

В одних публикациях авторами теории информации называют Шеннона и Уивера, в других — Шеннона и Винера, в третьих — только Шеннона. В некоторых статьях одновременно присутствуют все три варианта, при этом авторы, по-видимому, путают фамилии Уивера (Weaver, иногда встречается и Weaver) и Винера (Weiner). Там, где помимо фамилий приводятся имена, дополнительная неразбериха для не очень внимательного читателя возникает при упоминании руководителя магистерской и докторской диссертаций Шеннона — Ванневара Буша.

По нашему мнению, популяризаторская деятельность Уивера не может рассматриваться как полноценный вклад в создание теории информации. Наиболее близкой по смыслу, но не идентичной информационной теории Шеннона, была работа Винера. В то же время основой научного направления теория стала не сразу после известной публикации Шеннона в 1948 г., а только после многолетнего обсуждения среди сотен математиков, физиков, инженеров и гуманитариев самого понятия «информация», строгости исходных положений и перспектив практического применения. Последнее лишнее раз доказывает, что истинно научное знание является общественным продуктом. Если бы Шеннона не было, мы бы все равно сейчас знали то, что он привнес в науку (Atmar, 2001).

Понимая это и не забывая о предшественниках и (в разной степени) близких или далеких коллег Шеннона, его можно (с определенными допущениями) именовать автором информационной теории, особенно как человека, непосредственно породившего весь последующий вал информационных и «околоинформационных» исследований.

Интерпретация информационной меры Шеннона в экологии

В свое время много внимания было уделено поиску смысловой нагрузки информации в различных областях науки. В основополагающих работах самого Шеннона информация рассматривается как мера неопределенности — степень нашей неосведомленности о системе, что соразмерно ее сложности или внутреннему разнообразию (Shannon, 1948). Именно последнее свойство является наиболее ценным и прагматическим при анализе естественнонаучных данных (Егоров, 1997).

У малоискушенных в математике исследователей, к которым относится большинство биологов, интуитивное понимание механизмов действия индекса появляется только после достаточного опыта работы с ним. При этом считают, что индекс не имеет прямого биологического смысла (Песенко, 1982), и многих вполне удовлетворяет формулировка: *«Индекс измеряет разнообразие многовидового сообщества в среднем на одну особь — идея, которая усваивается без специальных знаний»* (цит. по: Андреев, 2002). Никого почему-то не смущают сравнительно давние разработки Гуда (Good, 1953) и Хилла (Hill, 1973), демонстрирующие, что такие показатели биоразнообразия, как количество видов, индексы Симпсона, Шеннона, Бергера-Паркера и т.п., могут быть выведены из одного семейства кривых при разных значениях одних и тех же параметров (a и b):

$$H(a,b) = -k \sum_{i=1}^m (p_i)^a (\log p_i)^b.$$

Кроме того, если возвести основание натурального логарифма в степень, равную индексу Шеннона (т.е. вычислить экспоненциальную функцию), то в результате получается количество равнообильных видов, дающих такое же информационное разнообразие, как и анализируемая выборка. На основании этого Шелдоном была предложена так называемая *экспоненциальная форма индекса Шеннона* (Sheldon, 1969; Whittaker, 1972 и др.). Интересно, что точно такое же определение имеет и индекс полидоминантности Симпсона (Gibson, 1966; Hill, 1973 и др.), в существовании биологического смысла которого мало кто сомневается.

Сравнительно понятным, но математически неверным является определение индекса Шеннона как величины, обратной мере вероятности того, что следующий индивидуум из анализируемой выборки будет принадлежать тому же виду, что и предыдущий.

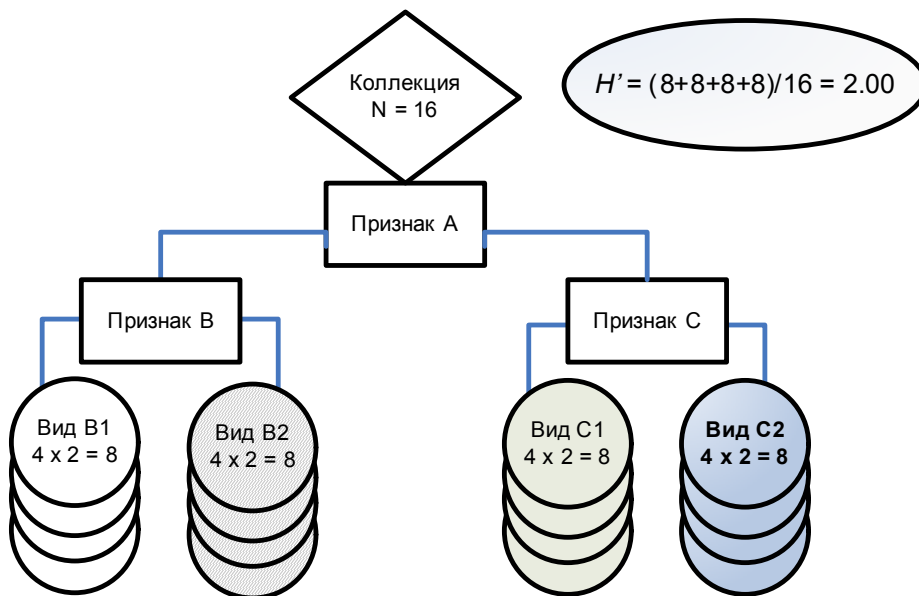
Достаточно верно, но и несколько трудно для понимания биологами следующее определение: *«Количество информации равно количеству устраняемой ею неопределенности, которая понимается как степень неоднозначности принадлежности случайно взятого символа к определенной категории (виду)»* (Песенко, 1982). К нему близка по смыслу и такая формулировка: *«Информационная интерпретация энтропийного индекса Шеннона состоит в том, что разнообразие трактуется как приходящееся на одну особь количество информации, заключенной в распределениях по видам, особям или энергии по трофическим связям (McArthur, 1955)»* (Алимов, 2000).

Суть шенноновской меры информации при оценке биоразнообразия может быть продемонстрирована на следующем примере. Представим себе, что перед вами на столе находятся две особи (a и b), принадлежащие к незнакомым вам видам (A и B), таксономическая информация о которых хранится в закрытой двухклеточной таблице (2×1). Для того чтобы правильно открыть клетку таблицы с названием вида, который вы, к примеру, первым взяли в руки, достаточно получить ответ всего лишь на один вопрос: *«В левой или правой части таблицы?»* Если перед вами четыре разных вида ($4=2 \times 2$), то для полной информации о них достаточно четырехклеточной таблицы. При этом для выяснения названия любого из видов нужно получить ответ лишь на два вопроса: *«Справа или слева?»* и *«В верхнем или нижнем ряду?»* (для квадратной таблицы), либо *«В левой или правой половине?»* и *«В левой или правой части половины?»* (для однополосной таблицы). Для совокупности представленной восьмью ($8=2 \times 2 \times 2$) особями восьми разных видов таких ответов должно быть получено 3, шестнадцатью особями разных видов ($16=2 \times 2 \times 2 \times 2$) — 4, тридцатью двумя ($32=2 \times 2 \times 2 \times 2 \times 2$) — 5 и т.д. (рис. 1, А).

Таблица с ответами может быть представлена дихотомически ветвящимся графом минимальной длины. Узлы этого графа на разных ярусах будут соответствовать промежуточным ответам, получаемым из выше рассмотренных таблиц, а на концах ветвей будут располагаться названия самих видов. Если все дочерние узлы расположить в порядке убывания численности видов и поставить им в соответствие наличие-отсутствие характерных для коллекции таксономических признаков, то фактически мы получим дихотомический определительный ключ (рис. 1, Б). Степень графической симметрии этого ключа будет зависеть от таксономического состава изучаемой коллекции и равномер-

В 1	В 1	В 1	В 1	В 2	В 2	В 2	В 2
С 1	С 1	С 1	С 1	С 2	С 2	С 2	С 2

А



А 1	А 1	А 1	А 1	А 1	А 1	А 1	А 1
С 1	С 1	С 2	С 2	В 1	В 1	В 1	В 1

Б

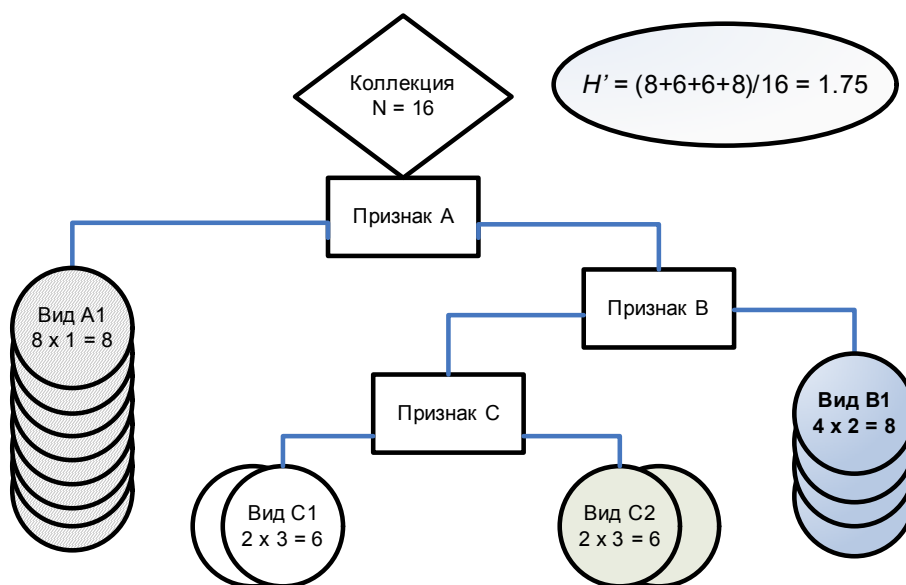


Рис. 1. Схематическое расположение идентификационных карточек для 4 видов в равных по объему коллекциях и соответствующие дихотомические ключи (пояснение в тексте): А — для коллекции с одинаковыми численностями видов, Б — для коллекции с разными численностями видов

ности распределения количества особей по видам. Однократное прохождение по каждой из граней (или ветвей) этого ключа к каждой особи будет давать элементарный ответ («да» или «нет») и увеличивать общую информацию о сложности коллекции на 1 единицу, именуемую *битом*. Среднее количество информации, приходящейся на одну особь, будет равно общей (суммарной) информации, деленной на количество особей. При этом количество информации (H'), необходимое для идентификации того или иного вида из N равновероятных видов, может быть найдено не только вышеприведенным подсчетом двоек и граней графа, но и с помощью равенства: $H' = -\log_2(N)$.

Если состояния системы не равновероятностные (в нашем случае — неодинаковая численность или биомасса разных видов), то формула для N видов принимает следующий вид:

$$H' = -k \sum_{i=1}^N p_i \log_2 p_i,$$

где p_i — вероятность того или иного состояния i (доля i -го вида в общей численности). Количество информации H' при этом характеризует среднюю величину для значений, получаемых при идентификации разных особей. Чем больше разница в численности или биомассе разных видов, тем меньше (по сравнению с равновероятностными состояниями) нужно элементарных ответов для распознавания видовой принадлежности «средней» особи или единицы биомассы.

Таким образом, информационная мера, предложенная Шенноном, отражает количество информации, необходимое для определения принадлежности состояния системы к конкретному классу (виду) состояний (Shannon, 1948).

При оценках биоразнообразия она показывает среднее минимальное количество информации в битах (бинарных ответов типа «да» или «нет»), необходимое для таксономической идентификации одной особи или единицы биомассы из анализируемой коллекции или выборки, структура которой описывается минимизированным дихотомически упорядоченным бинарным массивом (определяющей таблицей, например, или соответствующим графом минимальной длины). Иными словами, это — средняя минимальная длина (в битах) уникального бинарного таксономического кода одной структурной единицы из анализируемой коллекции (выборки).

Непосредственное понимание информационной меры Шеннона в вышеизложенном толковании при оценках биоразнообразия может иметь место только в случае конечного результата, измеряемого в битах. Изначально вычисления индекса проводили именно с двоичными логарифмами, и константу k , равную в этом случае 1, безболезненно удаляли из формулы. Позже без всяких на то причин стали использовать натуральные и десятичные логарифмы, забыв о вышеупомянутой константе. Если указывать в работах основание используемого логарифма и не использовать (в качестве единиц измерения) биты для формул с натуральными и десятичными логарифмами, то такой подход формально можно считать правильным. Однако он становится похожим на измерение расстояний на карте метрического масштаба линейкой, имеющей дюймовую шкалу делений, при беспрепятственной возможности использования линейки с сантиметровыми делениями.

В настоящей работе не будут рассматриваться достоинства и недостатки классического использования информационной меры Шеннона при оценках биоразнообразия. Можно лишь упомянуть, что большинство авторов положительно оценивают его работу и лишь некоторые рекомендуют пользоваться исключительно другими индексами, но таких мнений гораздо меньше (Magurran, 1983).

Информационные показатели и оценка экологического благополучия морского зообентоса

Первые попытки оценок состояния морских экосистем на основе изучения зообентоса были сделаны с учетом солидного опыта, накопленного гидробиологами при изучении пресноводных экосистем. Эти исследования были направлены на поиск так называемых *видов-индикаторов*, присутствие или отсутствие которых может характеризовать степень загрязнения среды обитания (Selye, 1973; Pearson, Rosenberg, 1978). Однако полученные результаты оказались намного менее удовлетворительными, чем для пресноводных экосистем, поскольку выявленные индикаторы в большинстве своем оказались узко специфическими (Gray, 1989). Причина этого заключается в гораздо большем разнообразии жизни в морских водоемах по сравнению с пресноводными, где фауна вторична по своему происхождению, а условия обитания гораздо менее комфортны.

Большие усилия исследователей были направлены также на разработку методов оценки состояния экосистем, учитывающих их структурно-функциональную сложность и предполагающих, что ненарушенные биологические сообщества более разнообразны и комплексны, нежели нарушенные (Magurran, 1983). В этом направлении пионерскими работами были исследования Мак-Артура (MacArthur, 1955) и Маргалефа (Margalef, 1957), которые использовали информационные показатели, аналогичные показателю Шеннона.

Было показано, что в ненарушенных экосистемах информационное биоразнообразие (по численности видов) обычно находится в пределах 2–5 бит/особь. Однако нечеткость исходной посылки

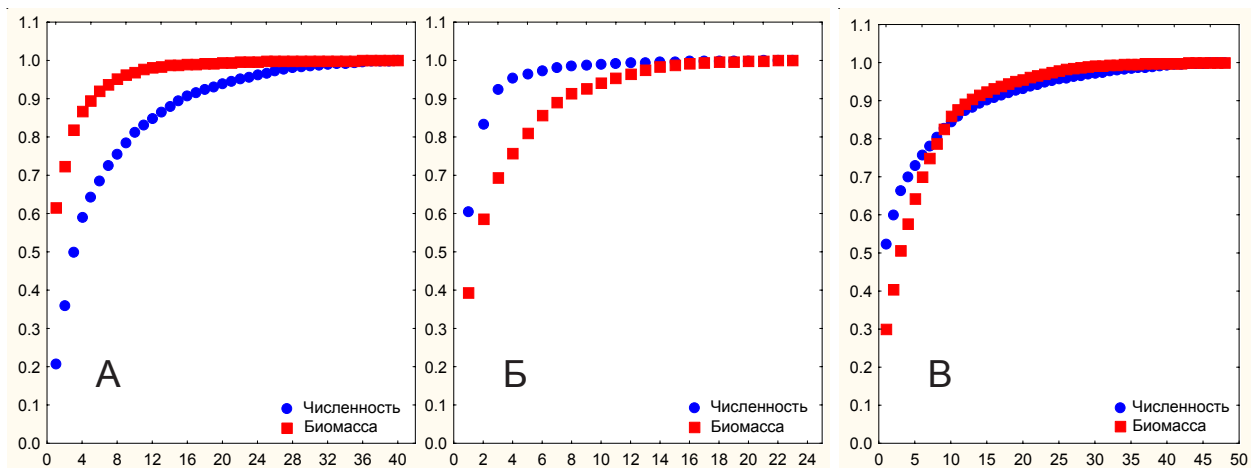


Рис. 2. Взаиморасположение кривых накопленных частот численности и биомассы в количественных пробах зообентоса в отсутствие экологического стресса (А), при наличии стресса (Б) и в переходной ситуации (В). Рассчитано и построено по материалам Пирсона (Pearson, 1975) для проб, взятых в 1964 (А), 1972 (Б) и 1968 (В) годах в Лох-Линх

и отсутствие однозначных критериев не позволили путем простого вычисления информационных показателей создать какую-либо внятную систему оценки состояния экосистем.

В середине 80-х годов прошлого столетия англичанин Уорвик (Warwick, 1986) проанализировал работу Шоу с соавторами (Shaw et al., 1983) по использованию геометрических рядов численности видов применительно к оценке стресса, испытываемого морскими сообществами вследствие загрязнения, и на основе этого предложил АВС-метод (*abundance-biomass curves*). Ряд накопленных видовых численностей он дополнил рядом накопленных биомасс. Оказалось, что при отсутствии стресса соответствующая кривая биомассы для количественных проб зообентоса располагается над кривой численности. При наличии незначительного стресса эти кривые переплетаются, преимущественно в правой части. В условиях сильного стресса кривая численности располагается над кривой биомассы (рис. 2). Такие различия во взаиморасположении кривых при разной комфортности среды обитания объясняются тем, что в сообществах, подверженных стрессу, начинают преобладать мелкие многочисленные организмы с большой плодовитостью и малой продолжительностью жизни (*r*-стратегии), а в сообществах не испытывающих стресса — крупные немногочисленные организмы с малой плодовитостью и большой продолжительностью жизни (*K*-стратегии) (Pianka, 1970).

Метод кумулятивных кривых (АВС) Уорвика (Warwick, 1986) обладает достаточно хорошей разрешающей способностью, но его количественная трактовка очень затруднена. В связи с этим Бьюкема (Beukema, 1988) предложил оценивать взаиморасположение кривых по разности их интегралов, а Кларк (Clarke, 1990) и Мак-Манус с Паули (McManus, Pauly, 1990) — по стандартизованной разности интегралов, варьирующей от -1 до $+1$. Кроме того, последние авторы эмпирически показали, что интегральная оценка взаиморасположения кривых очень хорошо коррелирует с частным от деления информационной выравненности видов по биомассе (Pielou, 1969) на информационную выравненность видов по численности, однако такое частное варьирует в широких, четко не ограниченных пределах.

Переработав конструктивные идеи Кларка (Clarke, 1990), МакМануса и Паули (McManus, Pauly, 1990), мы предложили новый, более удобный индекс оценки преобладающей жизненной стратегии в видовых сообществах (Denisenko, 2004):

$$D_E = [H'(SpB) - H'(SpA)] / \log_2(N),$$

где $H'(SpB)$ — индекс разнообразия видов (Шеннона) по биомассе; $H'(SpA)$ — индекс разнообразия видов (Шеннона) по количеству особей; N — количество видов в выборке. Поскольку данное выражение эквивалентно разности показателей выравненности (Pielou, 1969) или равномерности распределения (*evenness*), обозначаемых часто как E' , то результирующий индекс логично обозначить как D_E (*difference of the evenness*).

Использование показателей выравненности в конструкции индекса заменяет визуальное сопоставление кривых Уорвика, которое является ни чем иным, как сопоставлением выравненности этих кривых. Наиболее выровненная кривая всегда находится внизу, а наименее выровненная — вверху.

Построение аналогичного по смыслу уравнения возможно и с применением других, нежели шенноновская, мер выравненности, а также с помощью показателя Симпсона в форме «вероятностей межвидовых встреч».

Предлагаемый индекс D_E изменяется от -1 (полное отсутствие стресса, что соответствует *K*-стратегии) до $+1$ (наличие очень сильного стресса, что соответствует *r*-стратегии) при переходном

значении — 0. Преимуществами индекса является четко ограниченный интервал варьирования и отсутствие необходимости в ранжировании видов по численности и биомассе, что требуется для всех вышеупомянутых интегральных оценок. При этом численное выражение результатов, в отличие от самого АВС-метода, позволяет эффективно использовать показатель D_E для градиентного картирования и построения ГИС. Кроме того, в его вычислении используется индекс Шеннона, наиболее широко применяемый в экологических исследованиях и как самостоятельный показатель, и как числитель в показателе информационной выравненности (Pielou, 1969). Корреляция H' и D_E в зависимости от анализируемого материала, может практически отсутствовать или быть достаточно высокой ($r^2 > 0.5$).

Всесторонняя оценка эффективности использования предложенного индекса может быть получена только в результате достаточно обширных исследований, но подтверждение его работоспособности уже имеется. Так, в ходе анализа состояния донного населения сублиторали Кольского залива Баренцева моря нам удалось однозначно идентифицировать зоны с неблагоприятными условиями существования зообентоса (рис. 3).

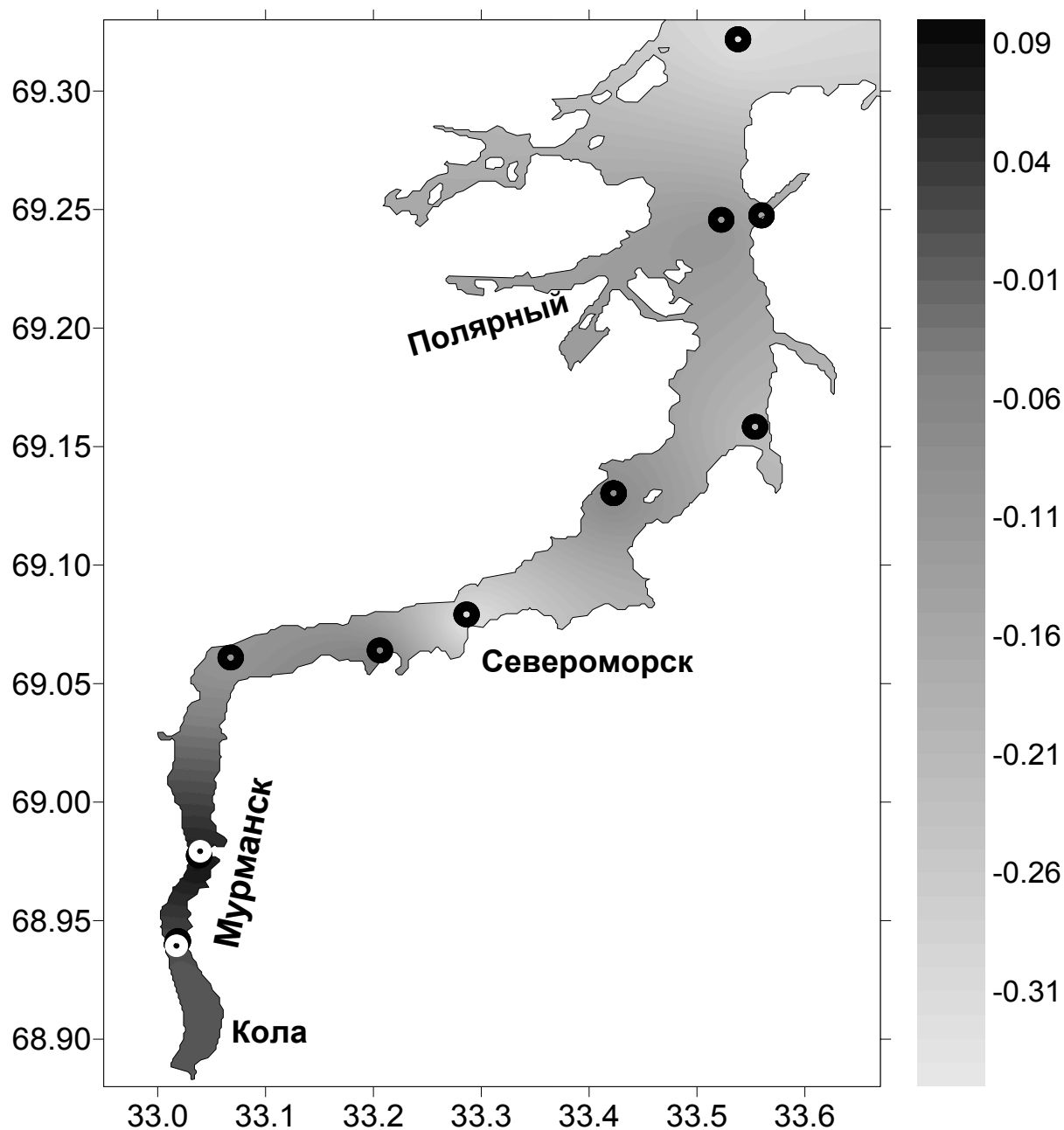


Рис. 3. Зоны неблагоприятного состояния зообентоса в Кольском заливе в 1995 г.
(градиентная заливка — D_E , кружками обозначены станции)

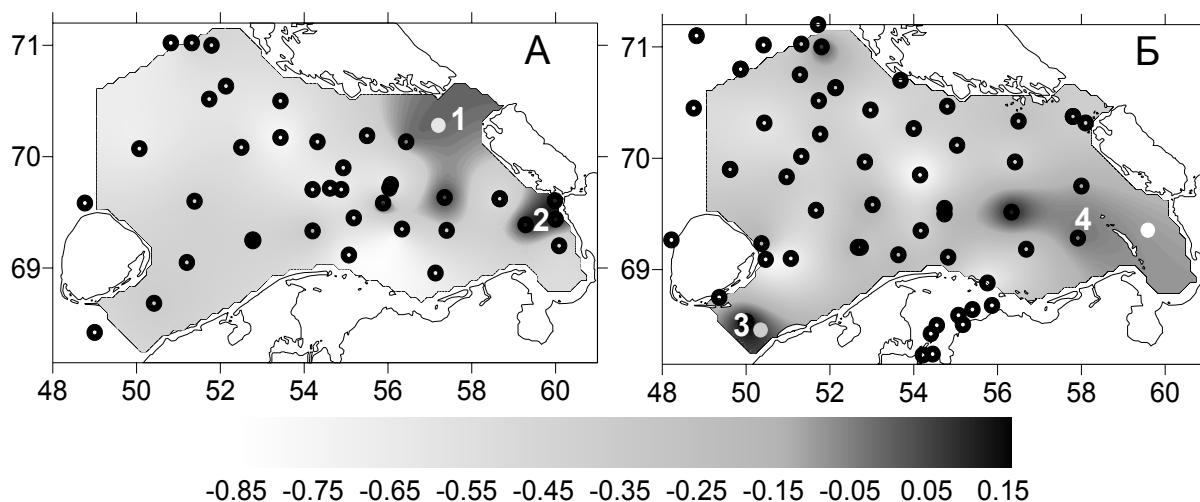


Рис. 4. Предварительно выделенные зоны неблагоприятного состояния зообентоса (градиентная заливка — D_E , кружками обозначены станции) в Печорском море в 1924–25 гг. (А) и в 1958–59 гг. (Б): 1 — Карские Ворота, 2 — Югорский Шар, 3 — Поморский пролив, 4 — Северо-Долгинское мелководье

Во внутренней и центральной части залива они приурочены к городам и крупным населенным пунктам, таким как Кола и Мурманск. В районах Североморска и Полярного, расположенных ближе к выходу из залива, где водообмен с открытым морем наиболее интенсивен, ситуация значительно лучше. В вершине залива, где донная фауна испытывает наибольший стресс, негативное воздействие антропогенной природы усиливается распределяющим влиянием стока рек Туломы и Колы (Denisenko, 2004).

В Печорском море по материалам двух периодов исследований (1924–1925 и 1958–1959 гг.) были выделены зоны стрессового состояния зообентоса в районах проливов Карские Ворота и Югорский Шар, Поморского пролива и о. Долгий (рис. 4). Проанализировав конфигурацию и возможные причины появления этих зон, можно сделать вывод, что в районе Карских Ворот и Югорского Шара стрессовое состояние зообентоса может быть результатом периодического затока холодных вод из Карского моря, усиливающегося в годы с ослабленной адвекцией атлантических вод в Баренцево море (Karcher et al., 2003). Вместе с тем эти зоны могут маркировать и области штормовых поступлений больших объемов взвеси, высокие концентрации которой угнетают поселения животных с фильтрационным типом питания.

Поступление взвеси из Баренцева моря и взмучивание осадков в результате длительных штормов юго-западных направлений, по-видимому, имели место и в районе Поморского пролива, и на мелководье вокруг о. Долгий, и к северо-западу от него. В этих же районах по данным авиаучета постоянно располагаются линные и предмиграционные скопления морских уток (Краснов и др., 2002), питающихся зообентосом и способных существенно снижать численность крупных организмов в донных сообществах.

Антропогенный фактор в рассматриваемые периоды времени не мог быть причиной экологического стресса в Печорском море, поскольку активная хозяйственная деятельность в регионе началась лишь в конце 60-х годов прошлого столетия и стала более или менее значимой только в 90-е годы.

Гипотеза штормовых воздействий на зообентос Печорского моря подтверждается литературными данными по зообентосу бухты Гамильтон на Бермудах (Warwick et al., 1990). Анализ этих материалов с применением предложенного индекса показывают, что r -стратегия выживания сообществ характерна там для участков с повышенным содержанием взвеси в воде вследствие размыва грунта проходящими круизными лайнерами (рис. 5). При этом достаточно хорошо заметна булыжная чувствительность D_E по сравнению с W -статистикой Кларка (Clarke, 1990).

Использование нового индекса особенно информативно при мониторинговых наблюдениях за динамикой сообществ зообентоса, что может быть продемонстрировано на материалах по загрязнению озерно-фиордовых заливов Лох-Ил и Лох-Линх в Шотландии отходами целлюлозно-бумажного производства (Pearson, 1975). Реакция донного населения на изменение условий обитания в этом заливе, как показывает наш индекс, проявилась уже в 1968 г. после небольшого загрязнения, начавшегося в 1966 г. (рис. 6, 7). Начальный уровень загрязнения, по данным Пирсона (Pearson, 1975), сохранялся до 1970 г., затем нарастал вплоть до 1972 г., после чего стал едва распознаваем, и это также подтверждается величинами индекса. Изменение значений индекса в районе наблюдений за загрязнением происходило сообразно изменениям содержания кислорода в водном столбе, а насы-

Рис. 5. Изменения индекса D_E и W -статистики Кларка на разных станциях в бухте Гамильтон [рассчитано и построено по материалам Уорвика (Warwick et al., 1990)]

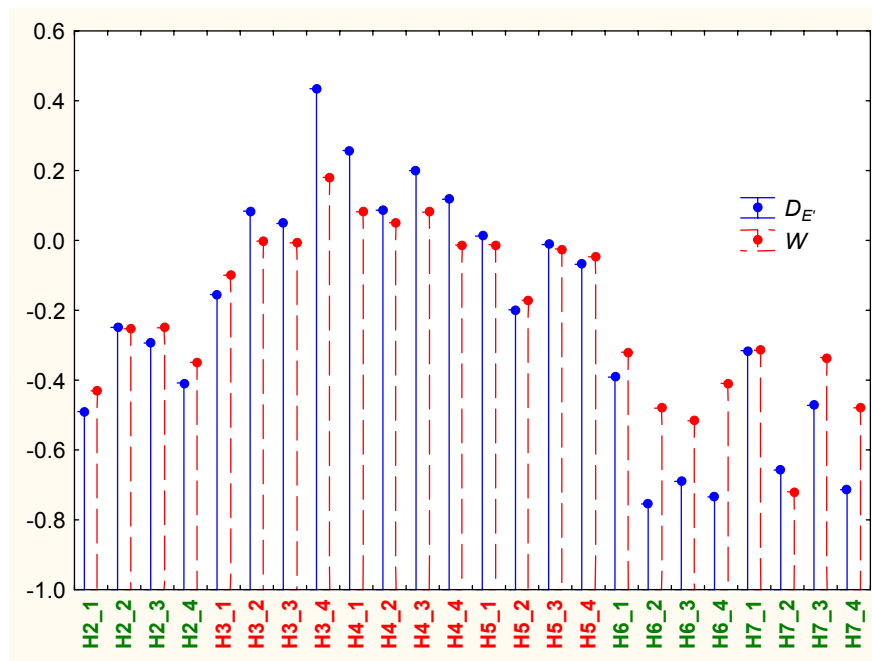
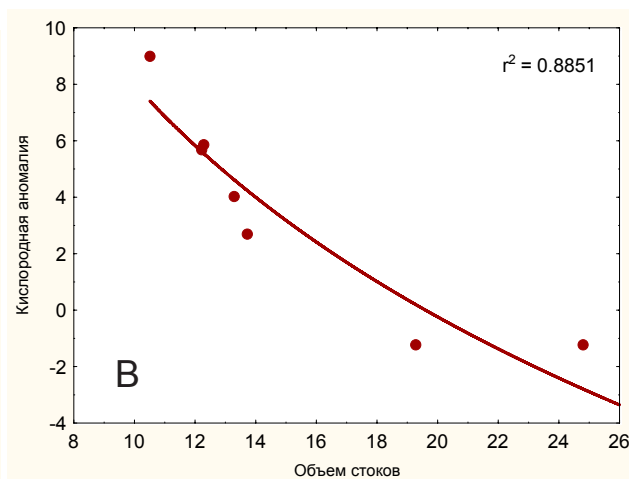
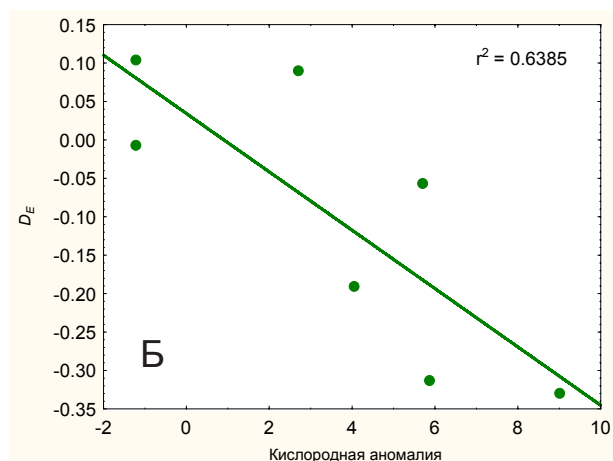
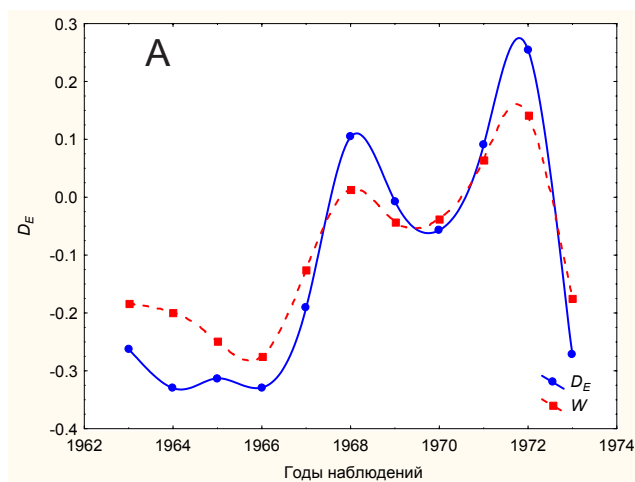


Рис. 6. Изменения индекса D_E и W -статистики Кларка (А), зависимость D_E от аномалии содержания кислорода ($\text{гO}_2/\text{м}^3$) в столбе воды (Б) и зависимость кислородной аномалии от объема пульпы (т/день), сброшенной двумя годами раньше (В) в Лох-Линх в период с 1963 по 1973 гг. [рассчитано и построено по материалам Пирсона (Pearson, 1975)]



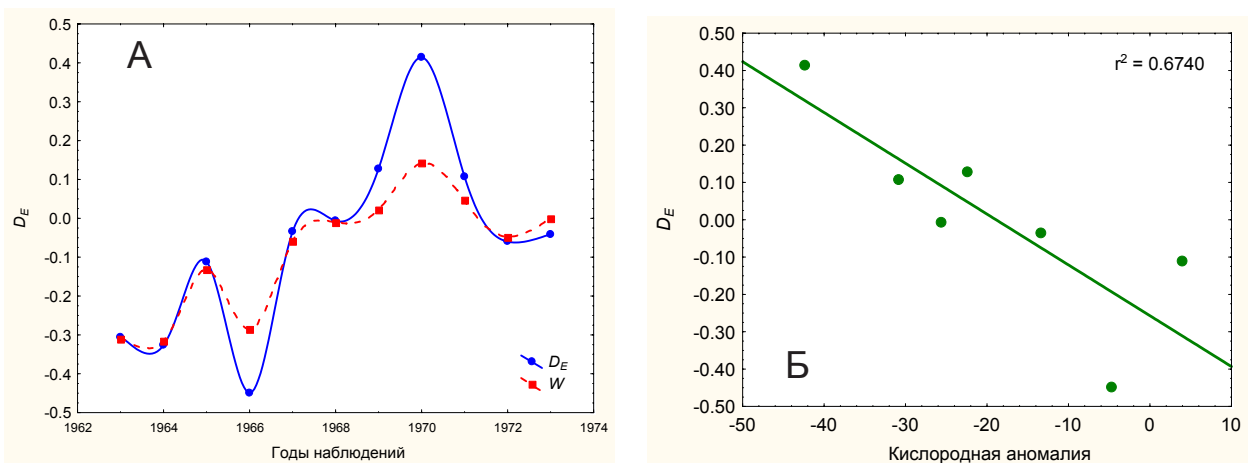


Рис. 7. Изменения индекса D_E и W -статистики Кларка (А) и зависимость D_E от аномалии содержания кислорода ($\text{гО}_2/\text{м}^3$) в столбе воды (Б) в Лох-Ил в период с 1963 по 1973 гг. [рассчитано и построено по материалам публикации Пирсона (Pearson, 1975)]

щенность воды кислородом уменьшалась после увеличения сброса пульпы с измельченной древесиной. При этом чувствительность D_E опять была выше чувствительности W -статистики Кларка.

Индекс оказался чувствительным и к критическим градиентам придонной солености (Хлебович, 1978; McLusky, 1981) в диапазонах 5–8‰ и 18–24‰. Так, например, в Кемской губе Белого моря по материалам 2003 г. (исходные данные любезно предоставлены Н.В. Денисенко) зоны стрессового состояния донных сообществ были отмечены на участках с соленостью 4–7‰ и 22–24‰ (рис. 8). В губе Чупа Белого моря, где придонная соленость превышает 25‰, r -стратегия выживания донных сообществ, согласно материалам 2001 г., была отмечена только на одной станции, где, возможно, имело место чисто антропогенное воздействие.

В Печорский губе Баренцева моря по материалам 1995 г. r -стратегия выживания сообществ была отмечена лишь на станциях, расположенных в самой вершине губы, при солености у дна 6.5–11.0‰ (рис. 9). В Обской губе Карского моря по материалам 1993 г. зона сообществ, подверженных негативному действию солености 6–9‰, очень обширна и охватывает почти 300 км северной части губы. В Енисейском заливе по материалам того же года была выявлена аналогичная, но гораздо меньшая зона.

В трех последних случаях r -стратегия выживания донных сообществ не была отмечена при солености 18–24‰ лишь по той простой причине, что ни одна из станций опробования не находилась в зоне с такой придонной соленостью.

Таким образом, предложенный индекс может использоваться для выявления и (что очень важно) для картирования морских донных сообществ, подверженных стрессу вследствие негативных воздействий антропогенной или естественной природы. Вычисление его не представляет больших сложностей и возможно на материалах, собранных в разные периоды исследований, а анализ полученных результатов (при соблюдении некоторых элементарных правил) очень прост и нагляден. При этом вовсе не обязательно, чтобы таксономическая идентификация была выполнена до ранга видов.

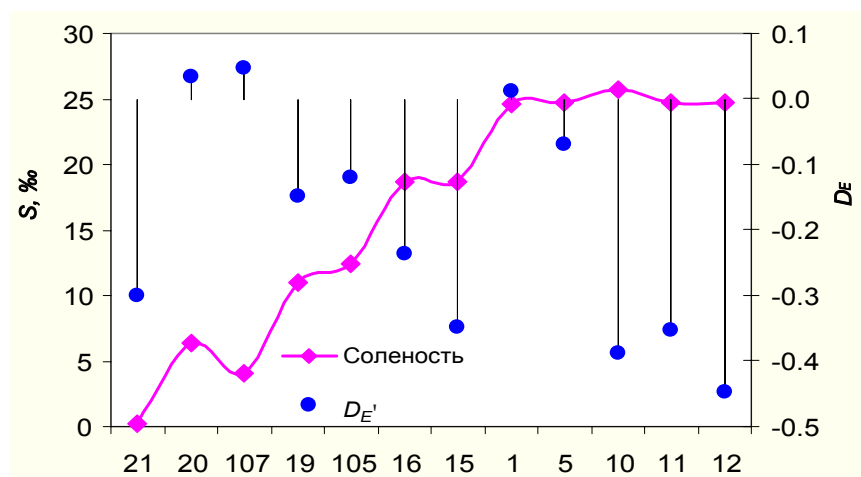
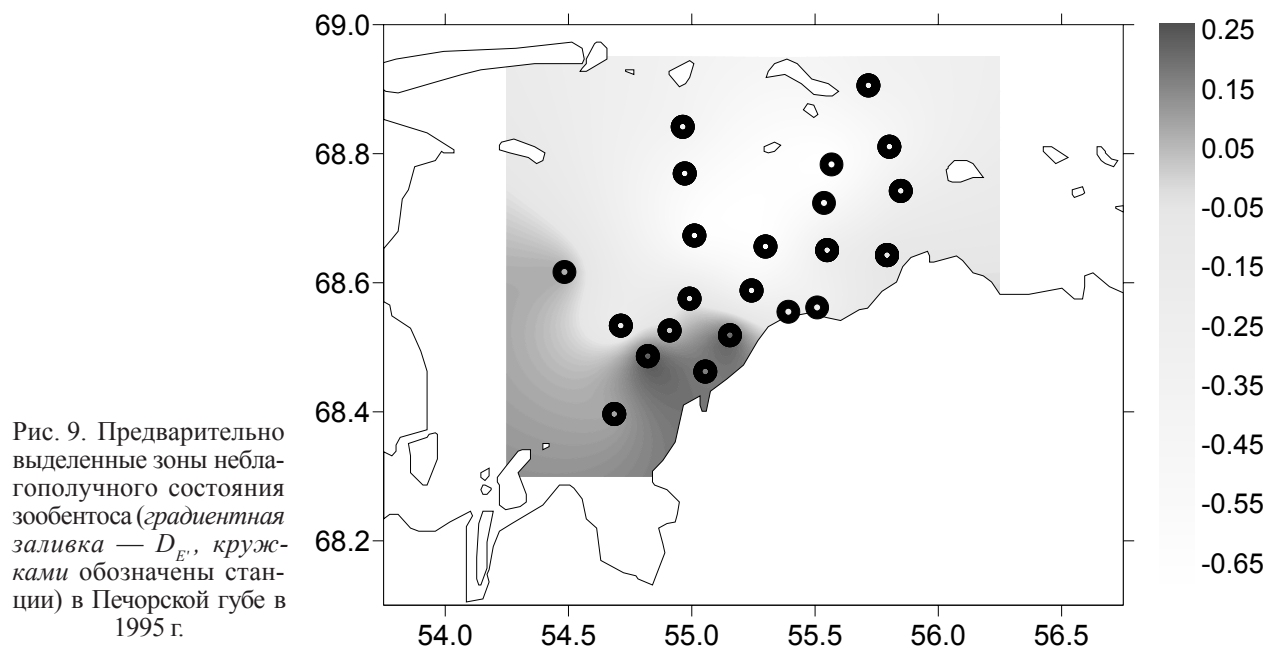


Рис. 8. Изменения индекса D_E и придонной солености на станциях вдоль гидробиологического разреза в Кемской губе Белого моря



Показатель D_E , в отличие от W -статистики Кларка (Clarke, 1990), заметно чувствительнее, менее сложен в вычислениях и легко трактуем как разность информационных выравненностей видов в сообществах по количеству и биомассе индивидов. Мы рекомендуем включение этого индекса в стандартный набор аналитических методов оценки морского биоразнообразия, особенно при описаниях фоновое состояния биоты и мониторинговых наблюдениях.

Выводы

1. Общеизвестная формула вычисления количества информации, опубликованная Шенноном в 1948 г., представляет собой обобщение более ранних трудов ряда исследователей в области физики и математики.

2. При оценках биоразнообразия информационная мера Шеннона показывает среднюю минимальную длину уникального бинарного таксономического кода одной структурной единицы из анализируемой коллекции или выборки.

3. Предложенный на основе информационной меры Шеннона индекс D_E для оценки экологического благополучия морских донных сообществ достаточно чувствителен, имеет лимитированный интервал варьирования и может использоваться для картирования.

Автор искренне благодарит академика А.Ф. Алимова за ценные советы и конструктивные критические замечания, высказанные по прочтении рукописи работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А.Ф. 2000. Элементы теории функционирования водных экосистем. — СПб. 147 с.
- Андреев А.В. 2002. Оценка биоразнообразия, мониторинг и экосети. — Кишинев. 168 с.
- Егоров Д.Г. 1997. Информационные меры для анализа геологических самоорганизующихся систем. — СПб. 64 с.
- Колмогоров А.Н. 1941. Интерполирование и экстраполирование стационарных случайных последовательностей // Известия АН СССР. Математика. Т. 5. С. 3–14.
- Краснов Ю.В., Горяев Ю.И., Шавыкин А.А., Николаева Н.Г., Гаврило М.В., Черноок В.И. 2002. Атлас птиц Печорского моря: распределение, численность, динамика, проблемы охраны. — Апатиты. 164 с.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — М. 287 с.
- Хлебович В.В. 1974. Критическая солёность биологических процессов. — Л. 135 с.
- Atmar W. 2001. A Profoundly Repeated Pattern // Bulletin of the Ecological Society of America. Vol. 7. P. 208–211.
- Beukema J.J. 1988. An evolution of the ABC-method (abundance/biomass comparison) as applied to macrozoobenthic communities living in tidal flats in the Dutch Wadden Sea // Mar. Biol. Vol. 99. P. 425–433.
- Brillouin L. 1956. Science and information theory. — New York. 320 p.
- Clarke K.R. 1990. Comparisons of dominance curves // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 138. P. 143–157.
- Denisenko S.G. 2004. Structurally-functional characteristics of the Barents Sea zoobenthos // Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. Vol. 300. P. 43–52.
- Fisher R.A. 1935. The logic of inductive inference. // Journal of the Royal Statistical Society. Vol. 98. P. 39–54.
- Gibson L.B. 1966. Some unifying characteristics of species diversity // Cushman Foundat. Foraminifer. Res. Vol. 17. No 4. P. 117–124.

- Good I.J. 1953. The population frequencies of the estimation of population parameters // *Biometrika*. Vol. 40, pt 3–4. P. 237–264.
- Gray J.S. 1989. Effects of environmental stress on species rich assemblages // *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 37. P. 19–32.
- Hartley R.V.L. 1928. Transmission of information // *Bell System Technical Journal*. Vol. 7. P. 535–563.
- Hill M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences // *Ecology*. Vol. 54. No 2. P. 427–431.
- Jerison D., Stroock D. 1995. Norbert Wiener // *Notices of the AMS*. Vol. 42. No 4. P. 430–438.
- Karcher M.J., Kulakov M., Pivovarov S., Schauer U., Kauker F., Schlitzer R. 2003. Atlantic water flow to the Kara Sea: Comparing model results with observations // *Siberian river run-off in the Kara Sea*. — Amsterdam. P. 47–72.
- Kline R.R. 2004. What Is Information Theory a Theory Of? Boundary Work among Information Theorists and Information Scientists in the United States and Britain during the Cold War // *Interdisciplinary Perspectives. American Society for Information Science and Technology*. P. 15–28.
- MacArthur R.H. 1955. Educations of animal populations, and measure of community stability // *Ecology*. Vol. 36. No 3. P. 533–536.
- Magurran E.A. 1983. *Ecological diversity and its measurement*. — London. 181 p.
- Mandrekar V. 1995. Mathematical Work of Norbert Wiener // *Notices of the AMS*. Vol. 42. No 6. P. 664–669.
- Margalef D.R. 1957. La teoria la informacion an ecologia // *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona*. Vol. 23. P. 373–449.
- McLusky D.S. 1981. *The estuarine ecosystem*. — Glasgow–London. 150 p.
- McManus J.W., Pauly D. 1990. Measuring ecological stress: variations on a theme by R.M. Warwick // *Marine Biology*. Vol. 106. P. 305–308.
- Pearson T.H. 1975. The benthic ecology of Loch Linnhe and Loch Eil, a sea-loch system of the west coast of Scotland. I. Changes in the benthic fauna attributable to organic enrichment // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 20. P. 1–41.
- Pearson T.H., Rosenberg R. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment // *Oceanography and Marine Biology annual Review*. Vol. 16. P. 229–311.
- Pianka E.R.V. On r and K selection // *Amer. Natur.* 1970. Vol. 104. P. 592–597.
- Pielou E.C. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. — New York. 286 p.
- Selye H. 1973. The evolution of the stress concept // *American Science*. Vol. 61. P. 692–699.
- Shaw K. M., Lambshead P.J.D., Platt H.M. 1983. Detection of pollution induced disturbance in marine benthic assemblages with special reference to nematodes // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* Vol. 11. P. 195–202.
- Shannon C.E. 1948. A mathematical theory of communication // *Bell System Technical Journal*. Vol. 27. P. 379–423, 623–656.
- Shannon C. E., Weaver W. 1949. *The mathematical theory of communication* — Urbana. 117 p.
- Sheldon A.L. 1969. Equitability indices: Dependence on the species count // *Ecology*. Vol. 50. No 3. P. 466–467.
- Warwick R.M. 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthos communities // *Mar. Biol.* Vol. 92. P. 557–562.
- Warwick R.M., Platt H.M., Clarke K.R., Agard J., Gobin J. 1990. Analysis of macrobenthic and meiobenthic community structure in relation to pollution and disturbance in Hamilton Harbour, Bermuda // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 138. P. 119–142.
- Whittaker R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity // *Taxon*. Vol. 21 P. 213–251.
- Wiener N. 1948. *Cybernetics: Or control and communication in the animal and the machine*. — Cambridge – New York. 194 p.