تغییر در توزیع فراوانی آشیان اکولوژیک گونه‌های گیاهی در طی مراحل مختلف توالی

محسن فعال فیض‌آبادی[۱*]، پژمان طهماسبی[۱]، رضا امیدی‌پور[۱و۲] و الهه ظفریان[۱]

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۴/۱۰/۳؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۶/۷/۱۷)

چکیده

تغییراتی که در طی توالی رخ می‌دهد تنها محدود به تغییر در ترکیب گیاهی نیست، بلکه به‌واسطه تغییر در منابع غذایی، توزیع فراوانی گونه‌های گیاهی نیز تغییر می‌کند. بنابراین استفاده از مدل‌هایی که در بررسی توزیع فراوانی گونه‌ها، علاوه بر فراوانی نسبی گونه‌ها، به نحوه تقسیم آشیان اکولوژیک نیز توجه داشته باشد اهمیت زیادی دارد. هدف مطالعه حاضر بررسی تغییرات توزیع فراوانی گونه‌ای با استفاده از مدل‌های آشیان اکولوژیک در طی توالی است. ابتدا سه منطقه با توالی زمانی ۵-۳، ۱۵-۱۰، ۵۰-۳۰ سال و منطقه شاهد در مراتع نیمه‌استپی کرسنک، چهارمحال و بختیاری انتخاب شد. در هر منطقه چهار ترانسکت ۱۰۰ متری و در طول هر ترانسکت ۱۰ پلات یک مترمربعی جهت ثبت پوشش گیاهی مستقر شد. پس از بررسی صحت توزیع فراوانی از طریق آزمون مونت‌کارلو، نتایج نشان داد که در توالی ۵-۳ و ۱۵-۱۰ سال مدل شکست تصادفی و در توالی ۵۰-۳۰ و منطقه شاهد مدل شکست مک‌آرتور بیشترین میزان تطابق را با داده‌های واقعی دارند. این موضوع نشان‌دهنده حضور گونه‌ها و اشغال آشیان اکولوژیک در مراحل اولیه توالی به‌صورت تصادفی است و هر چه به‌سمت مراحل انتهایی توالی حرکت می‌کنیم از شانس وقایع تصادفی کاسته می‌شود.

واژه‌های کلیدی: توزیع فراوانی، شکست مک‌آرتور، شکست تصادفی، توالی

۱. گروه مرتع و آبخیزداری، دانشکده منابع طبیعی و علوم زمین، دانشگاه شهرکرد

۲. باشگاه پژوهشگران جوان و نخبگان

*: مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: Mo.faal65@gmail.com

[Downloaded from ijae.iut.ac.ir on 2026-11-03]

[DOR: 20.1001.1.24763128.1396.6.3.2.3]

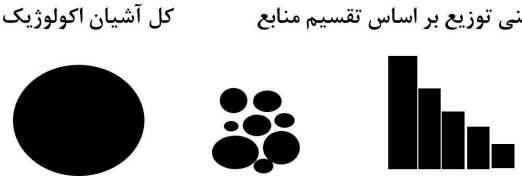
[DOI: 10.29252/ijae.6.3.57]

مقدمه

سیر تحول و تکامل تدریجی جوامع گیاهی را در طی زمان توالی گیاهی گویند. هم‌زمان با وقوع توالی بسیاری از مشخصه‌های اکوسیستم در مسیر معینی تغییر کنند و یا به بیان دقیق‌تر وقوع توالی معلول تغییر در عده‌ای از ویژگی های اکوسیستم است. توالی با تغییراتی که در نوع گونه و فراوانی آنها به‌وجود می‌آورد، ساختار و عملکرد جامعه را تحت تأثیر قرار داده و به تبع آن کلیه خصوصیات اکوسیستم تغییر می‌کند. تنوع گیاهی در طی مراحل توالی معمولاً زیاد شده و به بیشترین مقدار خود در مراحل انتهایی می‌رسد (۸). مراحل اولیه توالی با استقرار کم نیازترین جامعه‌ها آغاز می شود و هر جامعه‌ای شرایط محیط را برای استقرار جامعه‌ای دیگر آماده می‌سازد. بنابراین گونه‌های هر مرحله متفاوت از گونه‌های مراحل قبل‌تر است، از آنجایی‌که هر گونه گیاهی از لحاظ تأثیری که بر خصوصیات عملکردی جامعه می‌گذارد متفاوت است (۲۲)، پس انتظار می‌رود گونه‌های گیاهی در طی روند توالی نوع خاصی از الگوی توزیع فراوانی را انتخاب کنند. حال اگر هر عاملی در روند توالی وقفه‌ای ایجاد کند، باعث شروع مرحله‌ای جدید در توالی جامعه می شود و ممکن است جامعه گیاهی جدید خصوصیات کاملاً متفاوتی از لحاظ ترکیب و عملکرد نسبت به جامعه قبل دارا باشد. در این راستا آگاهی از فشارهای محیطی مخرب بر اکوسیستم که باعث تخریب زیستگاه‌ها و بیوم‌ها و در نتیجه کاهش تنوع موجود می‌شود ضروری است (۱۹). از جمله این فشارهای مخرب فیزیکی بر عرصه مراتع که باعث تغییر در تنوع و از بین رفتن عناصر حساس گیاهی می‌شود، شخم اراضی مرتعی و تبدیل آنها به اراضی زراعی و سپس رهاسازی این اراضی است که باعث تغییر جهت توالی گیاهی، تغییر نوع و فراوانی گونه‌های کلید و سوق مرتع در جهت تخریب بیشتر می‌گردد (۱). با توجه به مطالب ذکر شده در هر یک از مراحل توالی گونه‌های موجود، نوع خاصی از الگوی توزیع فراونی را انتخاب می‌کنند، به‌عبارت دیگر وقتی فراوانی نسبی گونه‌ها با یکدیگر مقایسه می‌شود می‌توان به این موضوع پی برد که چه تعداد گونه با فراوانی زیاد (گونه چیره)، چه تعداد گونه با فراوانی متوسط و چه تعداد گونه با فراوانی کم (گونه نادر) در جامعه وجود دارد (۱۹). مدل‌ها یا توابع توزیع فراوانی گونه‌ای کمک مناسبی به محققان در مقایسه جوامع مختلف می‌کند. همچنین بسیاری از این توابع دارای پارامترهایی هستند که از آنها می‌توان خصوصیات مهمی از تنوع زیستی مانند غنای گونه ای و یا یکنواختی را استخراج و بین جوامع مختلف به شکل کمی مقایسه کرد (۱۹). همچنین با مقایسه کمی توزیع فراوانی نسبی جوامع مختلف از طریق توابع توزیع فراوانی می‌توان به اختلافات معنی‌دار آماری بین آنها پی برد. مدل‌های توزیع فراوانی گونه‌ای به‌عنوان یک شاخص برای اندازه‌گیری تأثیر آشفتگی‌ها از قبیل آلودگی یا تغییر کاربری اراضی و یا برای تعیین ساختار جوامع در طول گرادیان‌های اکولوژیکی از قبیل گرادیان توالی (۸) و یا استفاده برای پی بردن به نحوه تشکیل و ساختار اکولوژیکی جوامع اشاره نمود (۸، ۱۵ و ۱۹). بنابراین شناخت الگوی توزیع فراوانی گونه‌ها دریک جامعه در مدیریت هرچه بهتر عرصه‌های طبیعی جهت اتخاذ تصمیمات مدیریتی کمک شایانی خواهد نمود.

یکی از مهمترین کاربردهای مطالعه توزیع فراوانی گونه‌ها بررسی تغییرات تنوع زیستی در طی زمان (توالی جوامع) است، با استفاده از منحنی‌های توزیع فراوانی علاوه بر بررسی تغییرات تنوع زیستی در مکان‌های مختلف، می‌توان تغییراتی که در طی زمان اتفاق می‌افتد را نیز بررسی کرد. با تغییر عوامل محیطی زنده و غیرزنده در طی زمان خصوصیاتی از تنوع که تغییر کرده را می‌توان آشکار کرد. برای مثال از مدل‌های توزیع فراوانی گونه‌ای به‌عنوان یک شاخص برای اندازه‌گیری تأثیر آشفتگی‌ها (آلودگی یا تغییر کاربری اراضی) (۱۵)، و یا برای تعیین ساختار جوامع در طول گرادیان‌های اکولوژیکی از قبیل گرادیان توالی پوشش مورد استفاده قرار

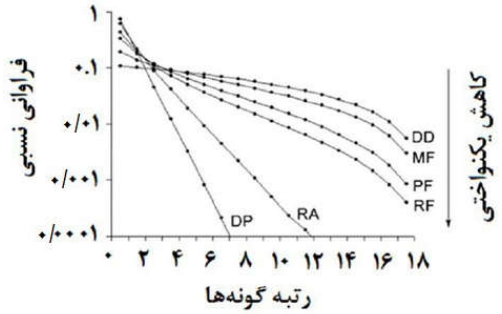
[Downloaded from ijae.iut.ac.ir on 2026-11-03]
[DOR: 20.1001.1.24763128.1396.6.3.2.3]
[DOI: 10.29252/ijae.6.3.57]



شکل ۱. چگونگی شکست آشیان اکولوژیک و تقسیم آن بین چند گونه (بر این اساس منابع غذایی بین گونه‌های با آشیان اکولوژیک با اندازه متفاوت تقسیم شده که درنهایت خود را به شکل توزیع فراوانی گونه‌ای نشان می‌دهد (۳۵).)

می‌گیرد (۸). همچنین با استفاده از منحنی‌های توزیع فراوانی، تغییراتی که در طی توالی جوامع گیاهی و به همراه آن جوامع حیوانی اتفاق می‌افتد را می‌توان استخراج کرد. حتی بسیاری اعتقاد دارند اگر مطالعه تنوع زیستی مهم است مطالعه توزیع فراوانی نسبی گونه‌ها سنگ بنای مطالعه تنوع زیستی و مهم‌ترین جزء آن است (۲۸). در نزدیک به ۸۰ سال گذشته مدل‌های زیادی برای درک بهتر و نیز تولید مدل‌هایی که منعکس کننده توزیع فراوانی گونه‌ها باشد، توسعه یافته است. به‌طور کلی می‌توان پنج گروه از مدل‌های فراوانی گونه‌ای را شناسایی کرد (۳۵): ۱- مدل‌های صرفاً آماری یا کلاسیک ۲- مبتنی بر فرایند شاخه‌زایی ۳- مدل‌های پویایی جمعیت ۴- مدل‌های توزیع مکانی افراد ۵- مدل‌های تفکیک آشیان اکولوژیک در تقسیم‌بندی دیگر به‌طور کلی مدل‌های توزیع فراوانی گونه‌ای را به دو گروه مدل‌های آماری و مدل‌های بیولوژیک تقسیم کرده‌اند (۱۹). براساس این تقسیم‌بندی، مدل‌هایی از قبیل سری لگاریتمی و لوگ نرمال جزء مدل‌های آماری محض و سایر مدل‌های ذکر شده بالا جزء مدل‌های بیولوژیک محسوب می‌شوند. در مدل‌های آماری هیچ‌گونه پیش فرضی در ارتباط با روابط متقابل بین گونه‌ها در تحلیل فراوانی آنها وجود ندارد و تنها براساس یک‌سری پارامترهای مشخص توزیع فراوانی گونه‌ای تعیین می‌شود. به‌عبارتی هر طبقه از توزیع همیشه دارای تعداد مشخصی گونه است و داده‌ها برداشتی از هر جامعه و با هر ویژگی باشند، طبقه اول کلاس فراوانی تعداد ثابتی گونه دارد. در مقابل، در مدل‌های بیولوژیک برای جوامع مختلف تخمین‌های متفاوتی برای طبقات یکسان وجود دارد بر این اساس مدل‌های بیولوژیک دارای تطابق بیشتری با واقعیت هستند (۱۹). مدل‌های بیولوژیک فرض را بر رابطه بین میزان اشغال آشیان اکولوژیک و فراوانی گونه‌ها گذاشته و به تخمین فراوانی گونه‌ها می‌پردازد. در حقیقت هر گونه‌ای که قدرت دسترسی بیشتری به منابع غذایی داشته باشد، فراوانی بیشتری دارد و قادر است وسعت بیشتری از آشیان اکولوژیک را اشغال کند (شکل ۱). همچنین مشکل عمده مدل‌های فراوانی نسبی آماری از قبیل سری هندسی و عصای شکسته، به تبعیت برخی جوامع از چند مدل برمی‌گردد که محققین را در تعیین خصوصیات آن جامعه دچار مشکل می‌کند (۲۰). به‌عبارت دیگر، مطالعاتی را می‌توان یافت که در تعیین توزیع فراوانی گونه‌ای در یک منطقه، توزیع فراوانی گونه‌ای از چند مدل پیروی کرده است (۶). بر همین اساس مدل‌های دیگری ارائه شد که از آن جمله مدل‌های تقسیم آشیان اکولوژیک (Niche apportionment) است که توسط تاکشی (۲۸، ۲۹ و ۳۰) ارائه و توسعه داده شده است و به مدل‌های تقسیم آشیان اکولوژیک معروف هستند. این مدل‌ها شامل: چیرگی پیش‌دست (Dominance preemption)، جورسازی تصادفی (Random assortment)، شکست تصادفی (Random fraction)، شکست توانی (Power fraction)، شکست مک‌آرتور (MacArthur fraction) و زوال چیرگی (Dominance decay) هستند (شکل ۲). مطالعات انجام شده در داخل کشور تنها به بررسی مدل‌های آماری توزیع فراوانی

[Downloaded from ijae.iut.ac.ir on 2026-11-03]
[DOR: 20.1001.1.24763128.1396.6.3.2.3]
[DOI: 10.29252/ijae.6.3.57]



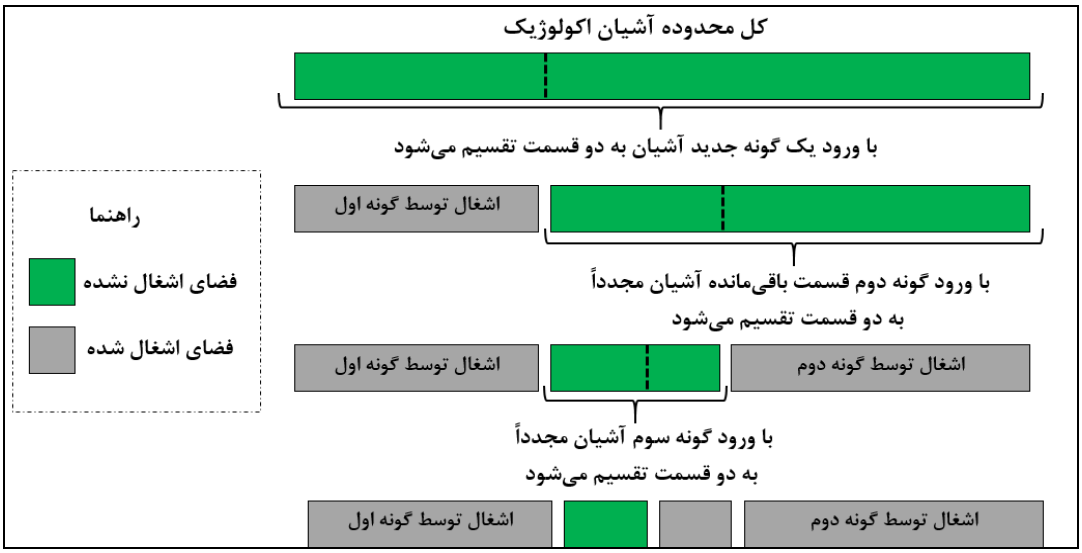
شکل ۲. مدل‌های تقسیم آشیان اکولوژیک: DP: چیرگی پیش‌دست، RA: جورسازی تصادفی، RF: شکست تصادفی، PF: شکست توانی، MF: شکست مک‌آرتور و DD: زوال چیرگی(۲۶). در مراحل ابتدایی توالی که نرخ جایگزینی گونه زیاد است، انتظار بر این است که مدل‌های چیرگی پیش‌دست و در مراحل انتهایی که یکنواختی جوامع زیاد می‌شود، مدل شکست مک‌آرتو به‌عنوان بهترین مدل نمایش دهنده الگوی پراکنش جامعه، دارای تطابق بیشتری با واقعیت باشند.

گونه‌ای پرداخته است که از جمله آنها می‌توان به مطالعات (۳، ۴، ۵ و ۶) اشاره کرد. از مطالعات انجام شده در خارج کشور نیز می‌توان به (۱۱، ۱۴، ۱۶، ۲۴ و ۳۳) اشاره نمود که از مدل‌های توزیع آماری در تحقیقات خود بهره گرفته‌اند. موتومورا (۲۱)، بیان داشت که منحنی‌های چیرگی تنوع در مراحل ابتدایی توالی معمولاً از مدل سری هندسی پیروی می کند. همچنین بازاز (۸)، اظهار داشت که با اضافه شدن گونه‌ها در طی روند توالی به‌تدریج الگوی توزیع گونه‌ها به‌سمت لوگ نرمال پیش می‌رود؛ توزیع لوگ نرمال در طی مراحل توالی، زمانی اتفاق می‌افتد که تنوع گونه‌ای بالاست و منابع جامعه بین تعداد زیادی از گونه‌ها تقسیم شده است.

ایده تقسیم آشیان اکولوژیک به‌دلیل ارائه یک مفهوم و چارچوب جامع برای مطالعه الگوهای فراوانی گونه‌ها در جوامع مختلف ارائه و توسعه یافته است (شکل ۳) (۳۱). این مدل‌ها بر این اساس اصل استوارند که فراوانی گونه‌ها، نسبتی از منابع (آشیان اکولوژیک) است که یک گونه با ورود به آن جامعه به خود اختصاص می‌دهد. به‌عبارت دیگر این مدل‌ها بر این مفهوم استوارند که با ورود یک گونه جدید به جامعه، کل منابع (آشیان اکولوژیک) تقسیم خواهد شد (۳۲). شش مدل ارائه شده توسط تاکشی در نحوه تقسیم‌شدن آشیان و انتخاب محل شکست با یکدیگر متفاوت هستند. به‌عبارت دیگر، در زمان ورود یک گونه به جامعه گیاهی، منابع اکولوژیک چگونه به آن گونه اختصاص می‌یابد. براساس مدل‌های بیولوژیک، هر گونه‌ای که دسترسی بیشتری به منابع غذایی داشته باشد فراوانی بیشتری دارد و قادر است وسعت بیشتری از آشیان اکولوژیک را اشغال کند. این مدل‌ها به شرح زیر می‌باشند:

- چیرگی پیش‌دست (DP): فرض بر این است که هر گونه با ورود به جامعه به‌طور تصادفی بیش از ۵۰ درصد از فضای آشیان باقی‌مانده را اشغال می‌کند. به‌عبارت دیگر آشیان اشغال شده به‌وسیله هرگونه جدید به‌طور تصادفی یک عدد بین ۰/۵ تا ۱ است. بنابراین با توجه به اینکه هر گونه‌ای که زودتر به جامعه برسد به‌دلیل پیش‌دستی در اشغال فضای آشیان، جا را برای سایر گونه‌های که قرار است به جامعه وارد شوند را کم می‌کند، مدل چیرگی پیش‌دست خوانده می‌شود (شکل ۳).
- جورسازی تصادفی (RA): وقتی که فراوانی هر گونه مستقل از یکدیگر است و رابطه‌ای بین تقسیم آشیان اکولوژیک گونه‌ها و فراوانی آنها وجود ندارد و رقابت بین گونه‌ای روی توزیع فراوانی گونه‌ها تأثیر ندارد، توزیع فراوانی

[Downloaded from ijae.iut.ac.ir on 2026-11-03]
[DOR: 20.1001.1.24763128.1396.6.3.2.3]
[DOI: 10.29252/ijae.6.3.57]



شکل ۳. مدل‌های تقسیم آشیان اکولوژیک تاکشی (آشیان به‌وسیله یک خط سیاه‌رنگ نشان داده شده است که دائم در حال تقسیم است) (رنگی در نسخه الکترونیکی)

گونه‌ای از جورسازی تصادفی پیروی می‌کند. این مدل شبیه مدل سری هندسی است که در آن توان (k) برابر ۰/۵ است.

- مدل شکست تصادفی (RF): فضای آشیان اکولوژیک به صورت تصادفی به دو قسمت شکسته می‌شود و سپس یکی از دو تکه نیز به‌طور تصادفی انتخاب و عمل شکست به‌طور تصادفی تا رسیدن به S گونه ادامه می‌یابد (شکل ۳).
- مدل شکست توانی (PF) مانند مدل شکست تصادفی ابتدا با ورود گونه جدید به جامعه، فضای آشیان اکولوژیک به صورت تصادفی به دو قسمت تقسیم می‌شود و سپس یکی از تکه‌های حاصل برای تقسیم شدن انتخاب می‌شود. ولی تفاوت این مدل با مدل قبلی در این است که احتمال انتخاب قطعه با اندازه قطعه در ارتباط است و با تابع توانی k تعیین می‌شود (احتمال انتخاب قطعات بزرگ‌تر برای شکست مجدد بیشتر است) (شکل ۳).
- شکست مک‌آرتور (MF): در این مدل به‌طور معمول، در زمان ورود یک گونه جدید به جامعه گیاهی، منابع موجود به دو قسمت تقسیم می‌شود. در این مدل همیشه احتمال انتخاب و شکسته شدن قسمت بزرگ‌تر آشیان اکولوژیک به‌دلیل ورود گونه جدید بیشتر است. تاکشی شکست هم‌زمان آشیان در مدل عصا شکسته را برای چند گونه به چالش کشید و بیان کرد که در شرایط واقعی گونه‌ها به‌تدریج وارد یک سیستم می‌شوند بر این اساس آشیان اکولوژیک به‌تدریج با رسیدن گونه‌ها به محیط تقسیم می‌شود. بر این اساس وی مدل شکست مک‌آرتور را معرفی کرد که در آن احتمال شکست آشیان با اندازه بزرگ‌تر بیشتر است و با ورود گونه جدید به هر دلیلی (تهاجم یا گونه‌زائی) آشیان اکولوژیک گونه‌ها با فراوانی بیشتر مورد تهاجم قرار گرفته، شکسته و تقسیم می‌شود (شکل۳).
- زوال چیرگی (DD): آخرین مدل از مدل‌های شکست آشیان مدل زوال چیرگی است که در آن همیشه آشیان بزرگ‌تر برای تقسیم شدن انتخاب می‌شود ولی اندازه قطعات حاصل از تقسیم به‌طور تصادفی انتخاب می‌شود این مدل شبیه به عکس مدل چیرگی پیش‌دست عمل می‌کند (شکل ۳).

[Downloaded from ijae.iut.ac.ir on 2026-11-03]
[DOR: 20.1001.1.24763128.1396.6.3.2.3]
[DOI: 10.29252/ijae.6.3.57]

تاکنون استفاده از این مدل‌ها در تحقیقات زیادی به انجام رسیده است که از آن جمله می‌توان به این موارد اشاره کرد. اندرسون و مولیوت (۷)، در مطالعه‌ای که روی جوامع گیاهی علفزارهای شورروی انجام دادند مدل شکست تصادفی (RF) و مدل جورسازی تصادفی (RA) را بهترین مدل توزیع فراوانی گونه‌ها بیان کردند. مولیوت و همکاران (۲۲)، در مطالعاتی که روی چگونگی تقسیم منابع آشیانه توسط جوامع انگلی انجام دادند به این نتیجه رسیدند که تقسیم منابع از مدل جورسازی تصادفی (RA) پیروی می‌کند. از دیگر مطالعات انجام شده می‌توان به جوامع انگلی (۲۳)، سنجاقک ها (۱۷)، سوسک ها (۳۴)، پرندگان (۹) و ماهیان رودخانه (۱۷) اشاره کرد. ولی استفاده از آنها برای جوامع گیاهی به ویژه مقایسه جوامع گیاهی در طی روند توالی به‌ندرت انجام شده است.

با توجه به اهمیت شناخت الگوی توزیع گونه‌ای در جوامع گیاهی و نیز در طی مراحل توالی، نبود مطالعات جامع در مورد الگوی توزیع فراوانی آشیان اکولوژیک گونه‌های گیاهی حتی در خارج از کشور و نیز از آنجا که استفاده از مدل‌های آشیان اکولوژیک در تعیین ساختار جوامع اطلاعات بیشتری را نسبت به روش‌های مرسوم آماری می‌خواهد بنابراین این تحقیق با هدف بررسی تغییر توزیع فراوانی آشیان اکولوژیک گونه‌ها گیاهی در طی توالی و انتخاب بهترین مدل توزیع فراوانی آشیان اکولوژیک انجام پذیرفت

مواد و روش‌ها

منطقه مورد مطالعه

این مطالعه در مراتع منطقه کرسنک به‌عنوان یکی از مناطق نیمه‌استپی استان چهارمحال و بختیاری با ناحیه‌ای کوهستانی و مرتفع با ارتفاع متوسط ۲۶۰۳/۱ متر از سطح دریا و وسعتی معادل ۵۷۶ هکتار بین مختصات جغرافیایی ″۴ ′۲۶ °۵۶ تا ″۳۳ ′۲۷ °۵۶ طول شرقی و ″۳۰ ′۳۰ °۳۲ تا ″۳۳ ′۳۲ °۳۲ عرض شمالی انجام گرفته است (۲). مناطق مورد مطالعه در این تحقیق سه منطقه با توالی‌های زمانی متفاوت (۵-۳، ۱۵-۱۰ و ۵۰-۳۰ سال) است. انتخاب مناطق با توجه مطالعات انجام گرفته (۱)، و همچنین با توجه به پرونده ثبت تخلفات اراضی طبیعی (شخم و شیار اراضی)، در اداره منابع طبیعی شهرستان و نیز نظرات کارشناسان صاحب‌نظر و بازدیدهای صحرایی در سطح منطقه مورد مطالعه انتخاب شد. در این تحقیق منظور از توالی، توالی ثانویه‌ای است که در مراتع پس از رهاسازی ایجاد می‌شود. به‌عبارت دیگر، مناطقی مرتعی که به‌عنوان اراضی کشاورزی (دیم) مورد استفاده قرار می‌گیرند و پس از مدتی رها می‌شوند، با گذشت زمان از رهاسازی آنها، می‌توان مراحل توالی و همچنین تغییر در ترکیب جوامع را مشاهده کرد (۱). همچنین جهت مقایسه مناطق، یک منطقه به‌عنوان مرجع (مرتع کامل بدون سابقه زراعت و شخم) نیز جهت بررسی انتخاب شد که هیچ‌گونه آثار شخم و شیار روی آن مشاهده نشد و چرای بسیار سبک بر آن صورت گرفته و از لحاظ ترکیب و تنوع گیاهی شبیه به مراحل انتهایی توالی در مراتع نیمه‌استپی بوده است.

نمونه‌برداری

پس از انتخاب مناطق مورد بررسی، به منظور نمونه‌برداری از پوشش گیاهی چهار ترانسکت ۱۰۰ متری و در امتداد هر ترانسکت ۱۰ پلات یک مترمربعی با فواصل یکسان در هر یک از توالی‌های زمانی مستقر و درصد پوشش گیاهی در هر پلات یادداشت‌برداری شد. در مجموع در هر منطقه ۴۰ پلات و در مجموع ۱۶۰ پلات نمونه‌برداری شد. پس از نمونه‌برداری جهت تجزیه و تحلیل داده‌ها ماتریس گونه در پلات به نرم‌افزار اکسل وارد شد.

در ابتدا یک ماتریس گونه در پلات از هر منطقه تهیه شد. سپس فراوانی هر گونه از تعداد حضور آن در کل پلات هر ترانسکت محاسبه شد. بنابراین هر ترانسکت به‌عنوان یک تکرار به مدل وارد شد (هر منطقه چهار تکرار). پس از ترسیم مدل‌های آشیان اکولوژیک تاکشی براساس تعداد گونه و فراوانی کل هر منطقه،

[Downloaded from ijae.iut.ac.ir on 2026-11-03]
[DOR: 20.1001.1.24763128.1396.6.3.2.3]
[DOI: 10.29252/ijae.6.3.57]

برای بررسی میزان تطابق هر مدل با فراوانی هر منطقه از آزمون نکوئی برازش (Good of fit-ness) استفاده شد (۹ و ۱۲). این آزمون با استفاده از دستور "fitmodel" در پکیج "nichApport" در نرم‌افزار R و براساس روش مونت- کارلو استفاده شد (۲۵). این آزمون دارای ده مرحله شبیه‌سازی مدل‌های تاکشی براساس روش مونت- کارلو (برای میانگین و واریانس) و مقایسه آماری آنها است که در زیر به اختصار توضیح داده شده‌اند:

مرحله اول: محاسبه فراوانی نسبی گونه‌ها در هر تکرار

مرحله دوم: رتبه‌بندی گونه‌ها در هر تکرار (از بزرگ به کوچک)، و قرار دادن تکرارها در کنار هم.

مرحله سوم: محاسبه میانگین و واریانس هر رتبه j در مجموعه داده‌ها (M_{j0} و V_{j0}).

مرحله چهارم: تولید تعداد x شبیه‌سازی از هر تکرار برای هر مدل.

مرحله پنجم: محاسبه میانگین و واریانس رتبه (j) در هر شبیه‌سازی (i) برای هر مدل (M_{ji} و V_{ji}).

مرحله ششم: تخمین احتمال میانگین فراوانی مشاهده شده ($P_j(m)$) برای رتبه (j) که براساس مدل خاصی پیش‌بینی شده است. این میانگین براساس بررسی موقعیت میانگین واقعی در توزیع میانگین شبیه‌سازی (M_{ji}) شده است و اساس رابطه (۱) محاسبه می‌شود:

$$pj(M) = 2\min[\frac{Sj}{(x+1)}, \frac{lj}{(x+1)}] \qquad [1]$$

که در آن S_j تعداد دفعاتی که میانگین شبیه‌سازی شده (M_{ji}) کمتر از میانگین (M_{j0}) واقعی بود و l_j تعداد دفعاتی که میانگین شبیه‌سازی شده از میانگین واقعی بیشتر بوده است.

مرحله هفتم: تکرار مراحل برای تخمین واریانس ($P_j(v)$).

مرحله هشتم: محاسبه T مشاهده شده برای خلاصه‌سازی همه احتمال‌های میانگین $P_j(m)$ و واریانس ($P_j(v)$) براساس رابطه (۲ و ۳):

$$T_{m0} = -2\sum_{i=1}^{n} \ln pi(m) \qquad [2]$$

$$T_{v0} = -2\sum_{i=1}^{n} \ln pi(v) \qquad [3]$$

مرحله نهم: مقایسه T_0 با مقادیر $T_1 \ldots T_x$ که از انجام مراحل ۶ تا ۸ برای x شبیه‌سازی به‌دست آمده است.

مرحله دهم: معنی‌داری نهایی (P-value) برای اینکه مشخص شود مدل با داده‌ها تطابق دارد براساس رابطه (۴) محاسبه می‌شود:

$$p = \frac{1}{(x+1)} \qquad [4]$$

که در آن l تعداد T-value هایی که از T_0 بزرگ‌تر بوده است. مراحل آزمون نیکوی برازش فوق با استفاده از بسته آماری "nicheApport" در نرم‌افزار R انجام گرفت (۲۵).

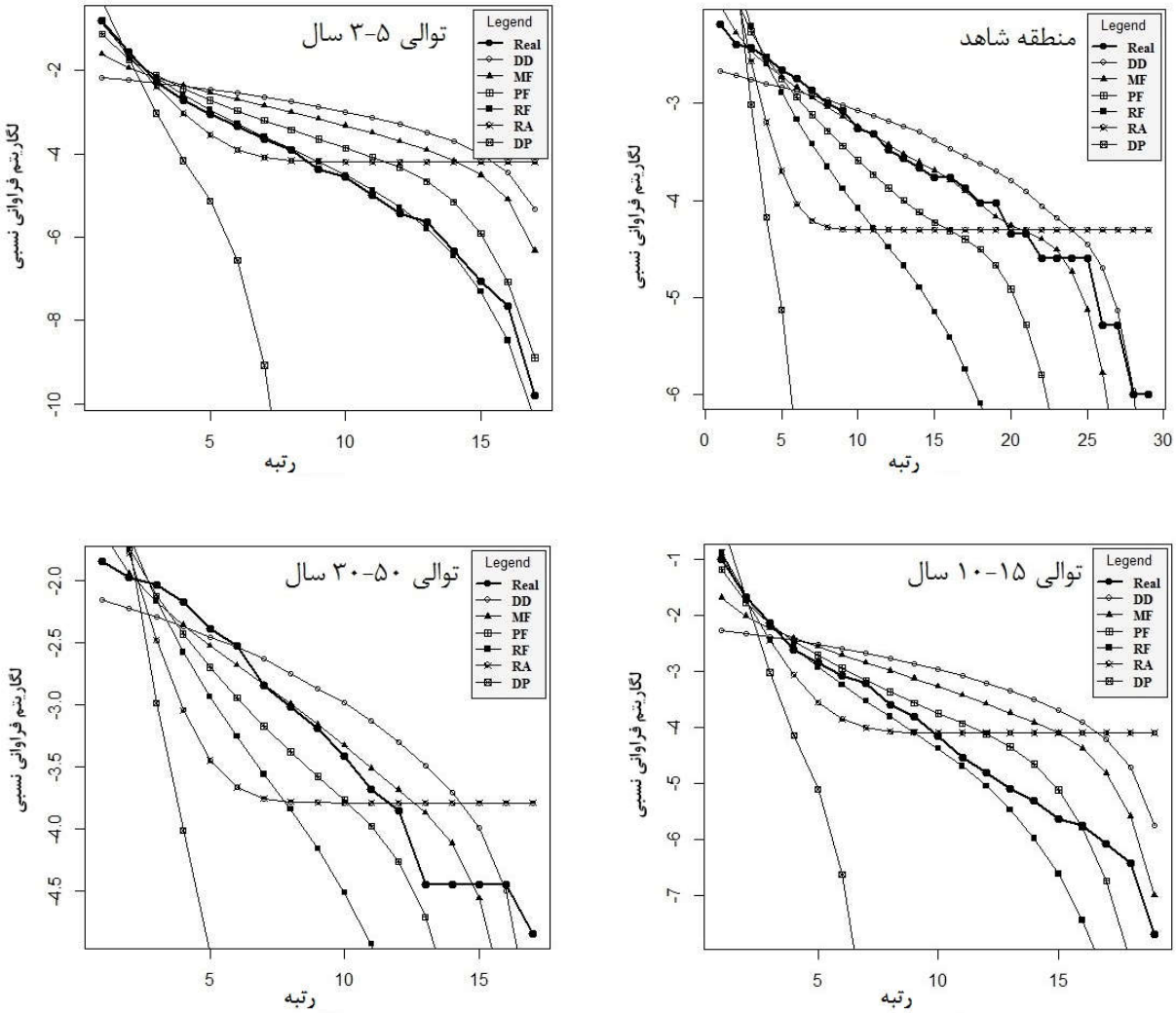
نتایج

در بررسی توزیع فراوانی گونه‌های گیاهی در مطالعه حاضر از مدل‌های آشیان اکولوژیک تاکشی در بررسی توزیع فراوانی گونه‌ها در مناطق با توالی زمانی متفاوت استفاده شد. پس از استخراج تعداد گونه و فراوانی کل در هر یک از مناطق مورد مطالعه، مدل‌های آشیان اکولوژیک تعیین و سپس منحنی توزیع فراوانی برای هر یک از مدل‌های مورد مطالعه ترسیم شد (شکل ۴).

در بررسی معنی‌داری مدل‌های آشیان اکولوژیک با داده‌های واقعی از آزمون تست مونت- کارلو استفاده شد. نتایج مقایسه آماری منحنی فراوانی براساس شش مدل تاکشی در مقایسه با منحنی فراوانی داده‌های مشاهده‌ای نشان داد که مدل شکست تصادفی (RF) در توالی زمانی ۵-۳ سال و ۱۵-۱۰ سال فاقد اختلاف معنی‌دار با داده‌های اصلی و دارای بیشترین تطابق با داده‌های واقعی بود. همچنین در توالی ۵۰-۳۰ و نیز منطقه شاهد مدل شکست مک‌آرتور (MF)، فاقد اختلاف معنی‌دار با داده‌های واقعی بوده و در این دو منطقه پراکنش گونه‌های گیاهی از این مدل تبعیت می‌کند (جدول ۱).

در زیر مقایسه میانگین و واریانس داده‌های واقعی با مدل‌های

[Downloaded from ijae.iut.ac.ir on 2026-11-03]
[DOR: 20.1001.1.24763128.1396.6.3.2.3]
[DOI: 10.29252/ijae.6.3.57]



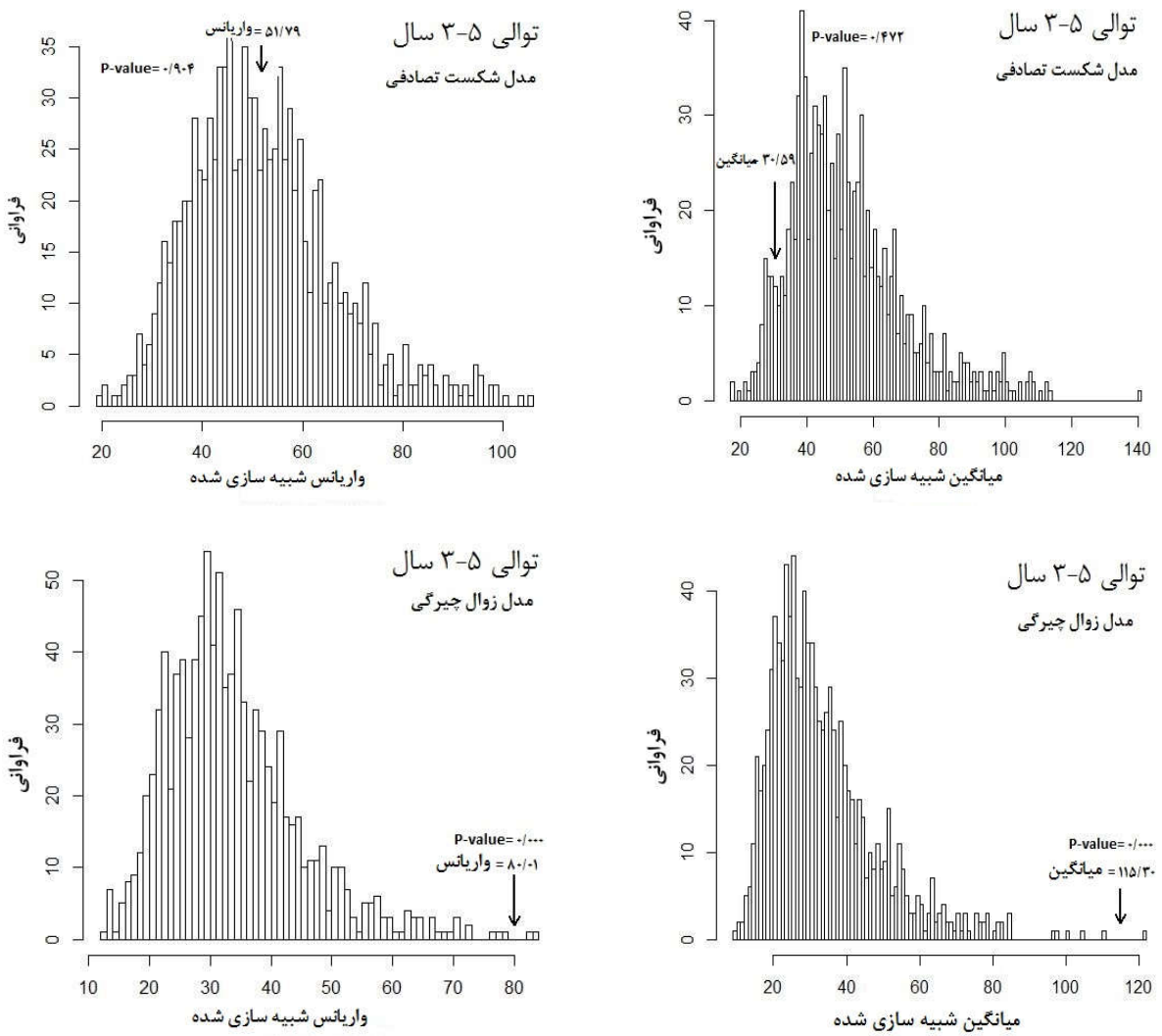
شکل ۴. منحنی توزیع فراوانی مدل‌های آشیان اکولوژیک در هر یک از مناطق مورد مطالعه؛ Real: منحنی داده‌های واقعی، DP: چیرگی پیش‌دست، RA: جورسازی تصادفی،RF: شکست تصادفی، PF: شکست توانی،MF: شکست مک‌آرتور و DD: زوال چیرگی

جدول ۱. نتایج آماری مقایسه مدل‌های آشیان اکولوژیک برای مناطق با توالی زمانی متفاوت

مدل / مناطق	DP		RA		RF		PF		MF		DD	
	میانگین	واریانس	میانگین	واریانس	میانگین	واریانس	میانگین	واریانس	میانگین	واریانس	میانگین	واریانس
شاهد	۰/۰۰	۰/۰۲	۰/۰۰	۰/۰۰	۰/۰۰۱	۰/۲۶	۰/۰۰	۰/۵۹	**۰/۸۹**	**۰/۹۵**	۰/۰۰	۰/۹۳
توالی ۵-۳	۰/۰۰	۰/۰۰	۰/۰۰	۰/۰۰	**۰/۴۷۲**	**۰/۹**	۰/۰۰	۰/۰۰	۰/۰۰	۰/۰۰	۰/۰۰	۰/۰۰
توالی ۱۵-۱۰	۰/۰۰	۰/۰۰	۰/۰۰	۰/۰۰	**۰/۰۶۴**	**۰/۲۱**	۰/۰۰	۰/۳	۰/۰۰	۰/۰۰	۰/۰۰	۰/۰۰
توالی ۵۰-۳۰	۰/۰۰	۰/۰۰	۰/۰۰	۰/۰۰	۰/۰۰۰	۰/۵۶	۰/۰۰	۰/۶۹	۰/۱	**۰/۸۳**	۰/۰۰	۰/۳۵

اعداد برجسته شده نشان‌دهنده عدم اختلاف معنی‌دار مدل‌ها با داده‌های واقعی بوده که نشان‌دهنده تطابق داده‌های واقعی و مدل مورد استفاده می‌باشد.

[Downloaded from ijae.iut.ac.ir on 2026-11-03]
[DOR: 20.1001.1.24763128.1396.6.3.2.3]
[DOI: 10.29252/ijae.6.3.57]



شکل ۵. نمودار مقایسه میانگین و واریانس داده‌های واقعی با داده‌ها شبیه‌سازی شده برای دو مدل شکست تصادفی (معنی‌دار شده) و زوال چیرگی (معنی‌دار نشده)

آشیان اکولوژیک نمایش داده شده است. با توجه به تعداد زیاد نمودارها و حجم بالای نتایج (جدول ۱) و نیز برای درک بهتر مقایسه میانگین و واریانس داده‌های واقعی و شبیه‌سازی شده توسط مدل‌ها فقط نتایج دو مدل از توالی زمانی ۵-۳ سال، نشان داده شده است (شکل ۴). نتایج حاصل نشان داد که میانگین و واریانس واقعی جامعه از مدل شکست تصادفی (RF)، پیروی می‌کند ($P > ۰/۰۵$؛ برای میانگین و واریانس). در حالی‌که در مدل زوال چیرگی (DD)، دارای اختلاف معنی‌داری با داده‌های واقعی است ($P < ۰/۰۵$؛ برای میانگین و واریانس) (شکل ۵).

بحث

در بررسی ساختار و نحوه توزیع فراوانی گونه‌های گیاهی در مراحل با توالی زمانی متفاوت در تحقیق حاضر از مدل‌های آشیان اکولوژیک تاکشی استفاده شد (۲۸، ۲۹ و ۳۰). نتایج حاصل از تجزیه و تحلیل داده‌ها نشان داد که مدل شکست

[Downloaded from ijae.iut.ac.ir on 2026-11-03]
[DOR: 20.1001.1.24763128.1396.6.3.2.3]
[DOI: 10.29252/ijae.6.3.57]

تصادفی در توالی زمانی ۵-۳ سال و نیز توالی ۱۵-۱۰ سال در مقایسه با سایر مدل‌ها (DP، RA، PF، MF و DD) با داده‌های واقعی تطابق دارد. در حالی که در منطقه شاهد و نیز توالی زمانی ۵۰-۳۰ سال مدل شکست مک‌آرتور (MF) در مقایسه با سایر مدل‌های تورزیع فراوانی بهترین تطابق را با داده‌های واقعی نشان داد. براساس مدل شکست تصادفی با ورود گونه جدید به جامعه گیاهی فضای آشیان اکولوژیک به‌صورت تصادفی به دو قسمت شکسته می‌شود و سپس یکی از دو تکه نیز به‌طور تصادفی انتخاب و عمل شکست به‌طور تصادفی تا رسیدن به S گونه ادامه می‌یابد. تفسیر اکولوژیکی این مدل بدین صورت است با هجوم گونه‌ها به یک منطقه، آشیان اکولوژیک به‌طور تصادفی شکسته شده و این تقسیم بدون درنظر گرفتن فراوانی گونه‌ها است (۷). در مراحل ابتدایی توالی به‌دلیل نبود رقابت، وجود یکنواختی پایین و نیز وجود فضای کافی برای گونه‌های تازه وارد هر گونه به‌طور تصادفی بخشی از آشیان اکولوژیک موجود را اشغال می‌کند بنابراین در مناطق با توالی زمانی کم (فاصله زمانی از شخم و رهاسازی)، به‌دلیل یکنواختی پایین، مدل شکست تصادفی (RF) به‌خوبی می‌تواند ورود گونه‌ها و نحوه توزیع فضای آشیان را توصیف کند. اندرسون و مولیوت (۷) نیز در بررسی توزیع فراونی گونه‌های گیاهی علفزارهای شورروی، مدل (RF) را یکی از بهترین مدل‌ها در توصیف نحوه ورود گونه‌ها به جامعه معرفی کردند. همچنین فسل (۱۳)، روی جوامع لارو حشرات و مولیوت و همکاران (۲۲)، روی چگونگی تقسیم منابع آشیانه در جوامع انگلی به نتایج مشابه رسیدند. اسپاتاریس و همکاران (۲۶)، در تحقیق خود گزارش دادند که اکثر داده‌ها از مدل شکست تصادفی پیروی می‌کند.

از طرفی یوکو و تاکشی (۳۶) اظهار می‌دارند که تمام مراحل توالی به خوبی از مدل شکست توانی (PF) پیروی می‌کند، یا به عبارتی تمام مدل‌های موجود زیرمجموعه‌ای از مدل شکست توانی هستند. در توالی زمانی ۱۵-۱۰ نیز با پیشرفت مراحل توالی انتظار می‌رود الگوی توزیع فراوانی گونه‌ها با توجه به وجود رقابت و یکنواختی بیشتر نسبت به مراحل ابتدایی به‌سمت مدل‌های با توزیع یکنواخت‌تر (PF، MF و DD) سوق پیدا کند ولی در این مناطق مشاهده شد که چرای حیوانات بالاخص چرای غیریکنواخت به‌عنوان یک فاکتور منفی باعث سوق مرتع به‌سمت مراحل پایین‌تر توالی و پیروی از مدل‌های با پراکنش گونه غیریکنواخت و یکنواختی کم شده است (RF). در مناطق با توالی زمانی ۵۰-۳۰ سال و نیز مرتع شاهد (مرتع کامل) مدل شکست مک‌آرتور (MF) بیشترین تطابق را با داده‌های واقعی نشان داد. این مدل نسبت به مدل عصای شکسته مک‌آرتور (۱۸)، تطابق اکولوژیکی بیشتری با داده‌های واقعی نشان می‌دهد (۲۶). براساس این مدل انتخاب آشیان، دارای احتمال نسبی با اندازه آن است. بنابراین آشیان اکولوژیک بزرگ‌تر احتمال بیشتری برای انتخاب و تقسیم بین گونه‌های جدیدی است که وارد جامعه خواهند شد. این مدل همچنین نشان‌دهنده جوامع یکنواخت است (شکل ۲). که این امر نیز با پیشرفت مراحل توالی و سوق مرتع به‌سمت مراحل کلیماکس اتفاق می‌افتد. اسپاتاریس و همکاران (۲۶)، بیان می‌کنند که تبعیت داده‌ها از مدل شکست مک‌آرتور (MF) نشان‌دهنده یکنواختی بالا در جامعه است. در توالی زمانی ۵۰-۳۰ سال و مرتع شاهد (مرتع شخم نخورده) به‌دلیل وجود رقابت شدید بین گونه‌های گیاهی هر گونه آشیان اکولوژیک مختص به خود را اشغال نموده و امکان ورود گونه جدید به کمترین میزان خود رسیده است و جامعه ثبات و پایداری خود را در برابر ورود گونه‌های جدید حفظ می‌کند. از طرف دیگر در مراحل پایانی توالی میزان یکنواختی به حداکثر میزان خود رسیده و جامعه را از مدل‌های با پراکنش گونه‌ای غیریکنواخت (DP، RA)، به‌سمت مدل‌های با پراکنش یکنواخت‌تر سوق می‌یابد.

با توجه به اقلیم نیمه‌خشک منطقه مورد بررسی ابراهیمی و همکاران (۲)، به‌نظر می‌رسید توالی در این منطقه از مدل حال و انتقال پیروی نماید. براساس مدل حال و انتقال، مراتع خشک و نیمه‌خشک جهان تحت وضعیت‌های حال و انتقال طبقه‌بندی می‌شوند. انتقال از یک وضعیت به وضعیت دیگر تحت شرایط

[Downloaded from ijae.iut.ac.ir on 2026-11-03]
[DOR: 20.1001.1.24763128.1396.6.3.2.3]
[DOI: 10.29252/ijae.6.3.57]

خاصی مانند وقوع خشکسالی و یا برعکس ترسالی و سایر عوامل محیطی و بیولوژیک به‌وجود می‌آید و یک مرتع ممکن است برای مدت معینی در یک وضعیت باقی بماند تا اینکه شرایط لازم برای انتقال به وضعیت دیگر مهیا شود (۱۰). هر چند در مراحل ابتدایی این نوع توالی، میزان یکنواختی در مقایسه با مراحل انتهایی کمتر است (۲۷).

در تأیید این مطلب، بازاز (۸)، بیان می‌کند که تنوع گونه‌ای در طی مراحل توالی معمولاً زیاد شده و به بیشترین مقدار خود در مراحل پایانی می‌رسد، در این مرحله منابع جامعه بین تعداد زیادی گونه تقسیم شده و هرگونه آشیان اکولوژیک خاص خود را اشغال می‌کند. بر همین اساس می‌توان نتیجه‌گیری کرد که به‌طور طبیعی عمده جوامع از مدل‌های بین چیرگی پیش‌دست (عدم وجود رقابت) و زوال چیرگی (رقابت شدید و یکنواختی کامل)، برای توصیف نحوه پراکنش گونه‌ها بهره خواهند گرفت. با درنظر گرفتن اینکه دو مدل شکست مک‌آرتور و شکست تصادفی با داده‌های این پژوهش دارای بهترین تطابق بودند. می‌توان اظهار کرد که تفاوت در نوع جامعه، نوع گونه‌ها، نیازهای اکولوژیکی متفاوت و تنوع باعث تفاوت در نتایج به دست آمده است، زیرا مدل‌های آشیان اکولوژیک با افزایش تعداد گونه از سمت مدل‌های چیرگی پیش‌دست و جورسازی تصادفی که دارای یکنواختی بسیار کمی هستند به‌سمت مدل‌های زوال چیرگی و شکست مک‌آرتور که دارای یکنواختی بیشتری هستند متمایل می‌شوند (۷ و ۱۹).

نتیجه‌گیری

با توجه به مطالب ذکر شده گونه‌های گیاهی با توجه به نیازهای اکولوژیکی متفاوت در هر یک از مراحل توالی نوع خاصی از الگوی‌های موجود را انتخاب می‌کنند که این انتخاب بسته به شرایط زمانی و مکانی موجود متغیر است، در مراحل ابتدایی به‌دلیل وجود فضای کافی برای ورود گونه‌ها، روند مهاجرت گونه‌های گیاهی به منطقه مذکور بیشتر بوده و الگوی توزیع گونه‌ای غیریکنواخت و تنوع گونه‌ای پایین، دلیل استفاده غیریکنواخت از منابع موجود در جامعه را فراهم می‌آورد. با گذشت زمان و تکامل جوامع گونه‌های جدید وارد عرصه شده که دارای قابلیت‌های بیشتری در استفاده از منابع موجود هستند. در این مراحل تنوع گونه‌ای بالا و یکنواختی نیز به‌دلیل رقابت و تقسیم آشیان اکولوژیک بالا می‌باشد. حال اگر هر عاملی در روند طبیعی توالی جوامع اخلال ایجاد کند، ممکن است جامعه را به مراحل پایین‌تر توالی سوق دهد و به مدت زمان بسیار طولانی نیاز باشد تا دوباره جامعه سیر تکاملی خود را به‌سمت کلیماکس طی کند حتی در بعضی موارد ممکن است به‌دلیل شدت عوامل تخریبی جامعه گیاهی توان بازگشت به مرحله قبل خود را نداشته باشد. پس با دانستن سیر مراحل توالی می‌توان به نوع الگوی توزیع آشیان اکولوژیک و استراتژی گونه‌های گیاهی در این مراحل پی برد.

سپاسگزاری

نویسندگان بر خود لازم می‌دانند از زحمات و راهنمایی‌های بی دریغ آقای ماریو جوزه ادوانزو دانشجوی دکترای اکولوژی دانشگاه کامپیناس برزیل که ما را در انجام این تحقیق یاری نمودند کمال تشکر و قدردانی را داشته باشند.

منابع مورد استفاده

۱. آقابابایی، م.، ا. اسدی، پ. طهماسبی و ح. ع. شیرمردی. ۱۳۹۳. تعیین گونه‌های شاخص در مراحل مختلف توالی در مراتع نیمه استپی استان چهارمحال و بختیاری. *مجله حفاظت زیست بوم گیاهان* ۲(۴): ۱۰۲-۹۵.

۲. ابراهیمی، ع.، و. ا. رئوفی‌راد، ح. ارزانی و ز. شجاعی‌اسعدیه. ۱۳۹۵. بررسی رابطه ترکیبات ثانویه و خوشخوراکی گیاهان مرتعی

[Downloaded from ijae.iut.ac.ir on 2026-11-03]
[DOR: 20.1001.1.24763128.1396.6.3.2.3]
[DOI: 10.29252/ijae.6.3.57]

(مطالعه موردی: مراتع کرسنک استان چهارمحال و بختیاری). *مجله مرتع و آبخیزداری* ۶۹(۲): ۳۰۹-۲۹۷.

۳. عادل، م. ن.، ح. پوربابائی و ع. امیدی. ۱۳۹۳. ارزیابی تنوع گونه‌های علفی در راشستان بهره‌برداری نشده (مطالعه موردی: رودبار گیلان). *مجله پژوهش‌های گیاهی* ۲۷(۴): ۶۹۰-۶۸۱.

۴. عکافی، ح. ر. و ح. اجتهادی. ۱۳۸۶. بررسی تنوع گونه‌ای گیاهان دو منطقه با استفاده از مدل‌های توزیع فراوانی. *مجله علوم پایه دانشگاه آزاد اسلامی* ۶۶(۱): ۷۲-۶۳.

۵. قهساره اردستانی، ا.، م. بصیری، م. ترکش و م. برهانی. ۱۳۸۹. بررسی مدل‌های توزیع فراوانی گونه‌ای و ارتباط عوامل محیطی با شاخص تنوع گونه‌ای هیل N_1 در چهار مکان مرتعی استان اصفهان. *مجله مرتع و آبخیزداری* ۶۳(۳): ۳۹۷-۳۸۷.

۶. معتمدی، ج. و ا. کرکج. ۱۳۹۳. مدل مناسب توزیع فراوانی تنوع گونه‌ای در سه شدت چرایی متفاوت در مراتع دیزج بطچی آذربایجان غربی. *مجله منابع طبیعی ایران* ۶۷(۱): ۱۱۵-۱۰۳.

7. Anderson, B. J. and D. Mouillot. 2007. Influence of scale and resolution on niche apportionment rules in salt meadow vegetation. *Aquatic Biology* 1: 195-204.
8. Bazzaz, F. A. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology* 56: 485-488.
9. Bersier, L. F. and G. Sugihara. 1997. Species abundance patterns: the problem of testing stochastic models. *Journal of Animal Ecology* 66: 769-774.
10. Briske, D. D, S. D. Fuhlendorf and F. E. Smeins. 2005. State-and-transition models, thresholds, and rangeland health: a synthesis of ecological concepts and perspectives. *Rangeland Ecology and Management.* 56:1-10.
11. Bulmer, M. G. 1974. On fitting the poisson lognormal distribution to species-abundance data. *Biometrics* 30: 101-110.
12. Casey, P. and P. A. R. King. 2001. The problem of testing the goodness-of-fit of stochastic resource apportionment models. *Environmetrics* 12(7): 691-698.
13. Fesl, C. 2002. Niche-orientated species-abundance models different approaches of their application to lavalchirono mid assemblages in a large river. *Journal of Animal Ecology* 108: 71-94
14. Fisher, A. G., Corbet, S. A. and S. A. Williams. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* 12: 42-58.
15. Gray, J. S. and F. B. Mirza. 1979. A possible method for the detection of pollution-induced disturbance on marine benthic communities. *Marine Pollution Bulletin* 10:142-146.
16. Higgins, C. L. and R. E. Strauss. 2008. Modeling stream fish assemblages with niche apportionment models: patterns processes, and scale dependence. *Transactions of the American Fisheries Society* 137(3): 696-706.
17. Johansson, F., G. England., T. Brodin and H. Gardfjell. 2006. Species abundance models and patterns in dragonfly communities: effects of fish predators. *Oikos* 114(1): 27-36.
18. MacArthur, R. H. 1957. On the relative abundance of bird species. Proceedings of the National Academy of Sciences 43:293-295.
19. Magurran, A. E. 2004. Measuring Biological Diversity. 2nd edn, Blackwell, Oxford, 264 p.
20. May, R. M. 1975. Patterns of species abundance and diversity.PP. 81-120. *In*: Cody, M. L, Diamond, J. M. (Eds.) Ecology and Evolution of Communities. Harvard University Press, Cambridge, MA.
21. Motomura, I. 1932. On the statistical treatment of communities (in Japanese). *Journal of Zoology* 44: 379-383.
22. Mouillot, D., M. George-Nascimento and R. Poulin. 2003. How parasites divide resources: a test of the niche apportionment hypothesis. *Journal of Animal Ecology* 72: 757-764.
23. Naeem, S. and B. A. Hawkins. 1994. Minimal community structure: how parasitoids divide resources. *Ecology* 75(1): 79-85.
24. Preston, F. W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology* 43: 410-432.
25. R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
26. Spatharis, S., D. Mouillot, T. D. Chi., D. B. Danielidis and G. Tsirtsis. 2009. A niche-based modeling approach to phytoplankton community assembly rules. *Oecologia* 159:171-180.
27. Stringham, T. K., W. C. Krueger and P. L. Shaver. 2003. State and transition modeling: An ecological process approach. *Journal of Range Management* 56: 106-113.
28. Tokeshi, M. 1990. Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisited. *Journal of Animal Ecology* 59: 1129-1146.

[Downloaded from ijae.iut.ac.ir on 2026-11-03]
[DOR: 20.1001.1.24763128.1396.6.3.2.3]
[DOI: 10.29252/ijae.6.3.57]

29. Tokeshi, M. 1993. Species abundance patterns and community structure. *Advances in Ecological Research* 24: 111-186.
30. Tokeshi, M. 1996. Power fraction: a new explanation of relative abundance patterns in species-rich assemblages. *Oikos* 75: 543-550.
31. Tokeshi, M. and P. E. Schmid. 2002. Niche division and abundance: an evolutionary perspective. *Population Ecology* 44 (3):189-200.
32. Tokeshi, M. 1999. Species Coexistence: Ecological and Evolutionary Perspectives. Blackwell Science, Oxford, 468 p.
33. Ugland, K. I., P. J. d. Lambshead, B. McGill, J. S. Gray, N. O'Dea, R. J. Ladle and R. J. Whittaker. 2007. Modeling dimensionality in species abundance distributions: de scription and evaluation of the Gambin model. *Evolutionary Ecology Research* 9: 313-324.
34. Ulrich, W. and M. Zalewski. 2006. Abundance and co-occurrence patterns of core and satellite species of ground beetles on small lake islands. *Oikos* 114(2): 338-348.
35. Whittaker, R. J. 2014. Thegambin model provides a superior fit to species abundance distributions with a single free parameter: evidence, implementation and interpretation. *Ecography* 37: 1002-1011.
36. Yoko-o, M. and M. Tokeshi. 2014. Pronounced difference in community structure between the edge and the interior: analyzing small-scale variability of maritime woodland. *Coastal Ecosystems* 1: 54-63.

[Downloaded from ijae.iut.ac.ir on 2026-11-03]

[DOR: 20.1001.1.24763128.1396.6.3.2.3]

[DOI: 10.29252/ijae.6.3.57]