

## Практическая работа № 2

### **Борьба за существование - анализ конкурентных отношений: определение характера конкурентных отношений в моховой подушке**

#### **Задание 1. Подготовка к работе с программой ECOS**

Ознакомьтесь с общими положениями оценки конкурентных отношений в программе ECOS и обсудите с преподавателем смысл действий по оценке конкуренции (текст мелким шрифтом – из справки по ECOS).

### **3.3 ИНДЕКСЫ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ**

#### *Общие принципы*

Видовое разнообразие (ВР) одна из важнейших характеристик сообщества, отражающая сложность его видовой структуры. Как характеристика структурной сложности ВР связано с устойчивостью биоценоза и может отражать степень его нарушенности, обеспеченность энергией, степень стабильности среды и др. (см.: Пианка Э. "Эволюционная экология", М., Мир, 1981; Одум Ю. "Экология", М., Мир, 1986). Уменьшение ВР данного сообщества свидетельствует об упрощении его видовой структуры и о нарушении соотношений между видами по обилию. ВР включает в себя два компонента ВИДОВОЕ БОГАТСТВО (насыщенность сообщества видами) и ВЫРАВНЕННОСТЬ видовой структуры (степень равномерности распределения видов по обилию). Количественными мерами ВР являются различные индексы ВР.

#### *Индексы ВР*

Существует множество (более 30) различных индексов для измерения тех или иных аспектов ВР. В данной программе используется 6 индексов (по два для видового богатства, выравнинности, общего разнообразия), наиболее хорошо зарекомендовавших себя на практике и принятых в качестве нормативных показателей в системах природоохранной службы ряда государств. При вычислении индексов используется число видов в выборке  $W$  и величины их обилия  $N$  (численности, биомассы или другие меры обилия).

#### *Видовое богатство*

Простейшим показателем видового богатства является общее число найденных видов  $W$ . Однако этот показатель зависит от объема выборки и общего числа учтенных организмов  $N$ , что делает его мало пригодным в качестве индекса ВР. Более рационально каким-либо образом нормировать число видов по числу особей в сообществе (в выборке). Это обстоятельство учитывают.

$$\text{Индекс Менхеника : } I = W/\sqrt{N} \quad ;$$

(Menhinick) Индекс Маргалефа :

$$I = (W-1)/\log_2 N.$$

(Margalef)

Значения обоих индексов возрастают с ростом числа видов в выборке.

#### *Видовое разнообразие*

Индексы этой группы учитывают оба компонента ВР как число видов, так и их .выравненность. Индекс Симпсона (Simpson, "вероятность межвидовых встреч"):

$$L = 1 - \sum_{i=1}^N \frac{N_i \cdot (N_i - 1)}{N \cdot (N - 1)}$$

Индекс Шеннона-Уивера (Shannon, Weaver; информационный индекс):

$$H = \sum \left[ \left( \frac{N_j}{N} \right) \cdot \log_2 \left( \frac{N}{N_j} \right) \right]$$

где  $N_j$  обилие  $i$ го вида;  $N$  - общее обилие всех  $W$  видов. Индекс Симпсона более чувствителен к изменению обилия самых массовых видов, Индекс Шеннона напротив, к изменениям в обилии редких видов. Поэтому первый предпочтительнее, если Вас в первую очередь интересует характеристика сообщества по доминирующей группе видов. Второй рекомендуется, если необходимо изучать полный видовой состав, в том числе обилие редких видов.

### **Выравненность**

Индексы этой группы чувствительны лишь к равномерности распределения обилий отдельных видов, но не к их общему числу. Степень выравниваемости (equitability) вычисляется как доля разнообразия от максимально возможного ВР при данных значениях  $W$  и  $N$ :  $BP / BP_{\max}$ , где  $BP_{\max}$  достигается при равном обилии всех видов. Эти индексы меняются от 0 (абсолютная невыравненность, когда все особи принадлежат одному виду) до 1 (все виды равно-обильны). В программе вычисляются 2 индекса выравниваемости соответствующие индексам ВР:

$$H/H_{\max} = H / \log_2 W ; L/L_{\max} = L / [N \cdot (W - 1) / W \cdot (N - 1)]$$

## **3.4 МОДЕЛИ РАНГОВЫХ РАСПРЕДЕЛЕНИЙ**

### **Общие принципы**

В любом сообществе есть виды более обильные и более редкие, причем обильных обычно меньше, чем редких. РАНГОВЫМ РАСПРЕДЕЛЕНИЕМ (РР) называется распределение видов (или других групп) по обилию, где виды ранжированы по мере их убывания их обилия. Вид РР представляет собой ЭМПИРИЧЕСКИЙ ЗАКОН, отвечающий природе изучаемого экологического объекта. Для объяснения распределений обилия, наблюдаемых в природе, предложено несколько (в настоящее время более 10) моделей, основанных на различных предположениях. По виду модели и значениям ее параметров делаются попытки судить о процессах формирования данной ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ (т.е. о причинах наблюдаемого соотношения видов)

Следует иметь в виду, что теоретические предпосылки, лежащие в основе большинства моделей РР (как и большинства моделей в экологии вообще), не слишком четки, а точность исходных данных часто недостаточна для того, чтобы сделать уверенный выбор между той или иной моделью. Тем не менее РР могут служить удобным 'инструментом' для сравнительного анализа состояния сообществ.

**РР как инструмент.** Каждой теоретической модели соответствует определенная форма кривой РР и соответственно, определенный тип видовой структуры. Разные совокупности видов порождают и разные кривые РР. Сравнивая эти кривые, можно зафиксировать изменения видовой структуры. Непосредственным объектом анализа может быть форма РР или при неизменной, общей форме количественные значения его параметров. Параметры РР имеют определенный смысл степень равномерности распределения особей по видам в данной выборке (см. ниже). Форма и степень равномерности РР могут зависеть от разных причин: тип сообщества, объем выборки, сезонные изменения и стадия сукцессии, степень нарушенности среды обитания.

В ряде случаев РР оказывается более чувствительным, чем традиционные методы. В нормальных условиях параметры РР менее лабильны, чем иные характеристики сообщества, например, число видов, численность или биомасса. Однако иногда удается выявить сдвиги в видовой структуре раньше (или при меньших концентрациях загрязнителя), чем по численности или числу видов. Конечно, предварительно нужно установить форму и пределы изменчивости РР для ненарушенных сообществ. В этой программе используются 4 наиболее употребительных модели РР. Эти модели просты, допускают однозначную аппроксимацию по данным наблюдений и описывают различные типы ранговых распределений, встречающихся в природе.

### 3.4.1 МОДЕЛЬ «РАЗЛОМАННОГО СТЕРЖНЯ» (ВАРИАНТ 1)

Модель «разломанного стержня» («Brokeristick model») предложена Р.МакАртуром (R. MacArthur, Proc. Nat. US Acad. Sci., 1957, 43(3): 293). Основана на следующих предположениях. W видов случайно делят среду между собой так, что занимают неперекрывающиеся, но тесно прилегающие друг к другу экологические ниши. Обилие каждого вида  $N_j$  пропорционально ширине его ниши. Если среду представить в виде отрезка единичной длины, на долю каждого вида выпадет один из W сегментов этого отрезка, разделенного случайно в W1 точках. Тогда ожидаемая доля i-го вида в сообществе равна:

$$N_i = 1/W \cdot \Sigma 1/k$$

График РР представляет собой прямую в координатах «обилие — логарифм ранга». Угол наклона прямой определяется только общим числом видов W. Других параметров модель не содержит.

**Интерпретация модели.** Обилие видов определяется СЛУЧАЙНЫМ разделением ЕДИНСТВЕННОГО параметра ниши (ресурса или фактора среды) в однородном биотопе. Модель хорошо описывает равновесные сообщества одного трофического уровня с простой структурой. Больше всего подходит для видов с крупными размерами и длительными жизненными циклами, а также для небольших экологически однородных групп видов, которые лимитированы действием какого-то одного фактора или случайно делят важный ресурс.

### 3.4.2 МОДЕЛЬ «РАЗЛОМАННОГО СТЕРЖНЯ» (ВАРИАНТ 2)

\*\*\*\*\*

Также предложена Р. МакАртуром. Представляет собой модификацию описанной выше модели для случая ЧАСТИЧНО ПЕРЕКРЫВАЮЩИХСЯ экологических ниш видов при ПОЛНОСТЬЮ ИСПОЛЪЗУЕМОЙ среде (без прожутков между нишами). Ожидаемая доля обилия i-го вида равна:

$$N_i = (\sqrt{i+1} - \sqrt{i}) / \sqrt{W}$$

График представляет собой вогнутую кривую в координатах «обилие — логарифм ранга», форма которой зависит только от общего числа видов W. Других параметров модель не содержит.

**Интерпретация модели** Все сказанное выше можно отнести и к данному варианту модели. Несмотря на большую биологичность предположения о возможности перекрывания ниш, хорошее соответствие с реальными данными наблюдается реже.

### 3.4.3 МОДЕЛЬ ГЕОМЕТРИЧЕСКИХ РЯДОВ

Впервые предложена Й. Мотомурой (I. Motomura, Japan J. Zool., 1932, 44:379). Современная интерпретация основана на гипотезе «преимущественного захвата ниш» (Whittaker R., Science, 147:250): первый вид-доминант занимает k-ую долю общего количества ресурсов, второй вид - k-ую долю ресурсов, не занятых первым видом, и так далее. Обилие вида пропорционально доле ресурсов, доставшихся ему. Распределение обилия видов образует геометрическую прогрессию, где доля i-го вида равна:

$$N_i = K \cdot Z^{i-1};$$

график представляет собой прямую линию в координатах «логарифм обилия ранг вида». Модель содержит

два параметра:  $K$  — ожидаемое обилие 1-го вида; и  $Z$  - доля обилия  $i$ -го вида от обилия предыдущего.

**Интерпретация модели.** Описывает исход конкуренции по захвату среды между небольшим числом видов с сильно выраженным доминированием. Хорошо применима к простым сообществам животных или растений на ранних стадиях сукцессии или существующим в суровых условиях среды; либо к отдельным частям больших сообществ (виды одного яруса растительности или одной трофической группировки). Указывает на иерархический принцип разделения ресурсов (доминирование подчинение). Модель приводит к более неравномерному распределению обилия видов, чем модель “разломанного стержня” МакАртура. Параметр  $Z$  модели отражает степень выравниваемости видовой структуры и может служить индексом видового разнообразия.

### 3.4.4 ГИПЕРБОЛИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

\*\*\*\*\*

Предложена А.П.Левичем (Науч.докл.высш.школы. Биол.науки, 1977, 10:63). Теоретически выводится из модели структуры сообщества, лимитированного потребляемыми ресурсами, при логарифмическом распределении потребностей отдельных видов (Левич, “Структура экологических сообществ”, МГУ, 1980). Приводит к более неравномерному распределению обилия, чем предыдущие модели. Ожидаемая доля обилия  $i$ -го вида:

$$N_i = K \cdot i^{-b};$$

график РР представляет собой прямую в координатах “логарифм обилия логарифм ранга”. Модель содержит два параметра:  $K$  — ожидаемое обилие первого вида;  $b$  — мера выравниваемости видов по обилию.

Интерпретация модели аналогична модели геометрических рядов, однако согласно гиперболической модели обилия первых видов убывают более резко, а обилия редких видов более плавно (первая предполагает линейную, а вторая логарифмическую зависимость потребности в лимитирующих факторах от ранга). По сравнению с моделью Мотомуры, гиперболическая модель лучше описывает более сложные, ‘целостные’ сообщества, выборки большего объема или усредненные по времени или пространству данные. Параметр  $b$  модели также аналогичен по смыслу параметру  $Z$  предыдущей модели и также может применяться как индекс видового разнообразия.

## 3.5 ПРОЦЕДУРЫ ОЦЕНКИ МОДЕЛЕЙ

Оценка качества аппроксимации. Соответствие каждой теоретической модели рангового распределения реальным данным оценивается по двум критериям, взаимно дополняющим друг друга:

1) Квадрат коэффициента линейной корреляции между реальными и теоретическими значениями обилия (% общей дисперсии, объясненной моделью). Чем ближе его величина к 100 %, тем лучше соответствие модели.

2) Сумма квадратов отклонений реальных значений от модельных. Чем меньше эта величина, тем лучше соответствие модели. В случае, когда качество аппроксимации двумя (или более) моделями приблизительно одинаково по обоим указанным критериям, можно использовать любую из них.

Оценка параметров моделей и их ошибок. Оба варианта МакАртура («разломанный стержень») являются беспараметрическими. Для оценки параметров двух других моделей используется процедура приведения их к линейному виду:

$$\log N = \log K + (i-1) \cdot \log z, \quad \text{для модели геометрических рядов;}$$

$$\log N_j = \log K - b \cdot \log i \quad \text{для гиперболической модели;}$$

где  $N_j$  — относительное обилие вида с рангом  $i$ ;  $K$ ,  $z$ ,  $b$  параметры. После линеаризации оценка параметров и их стандартных ошибок проводится методом наименьших квадратов для линейной регрессии (стандартная процедура ANOVA, см. например, Дрей пер, Смит, “Прикладной регрессионный анализ”, М, “Финансы и статистика”, 1986). При выдаче результатов в программе величины стандартных ошибок приводятся для ЛОГАРИФМОВ соответствующих параметров. Поэтому для дальнейшего статистического анализа необходимо использовать также величины их логарифмов. Необходимо различать ошибки параметров ДАННОЙ линии регрессии, о которых шла речь выше (связанные с качеством дппроксимации данного набора чисел) и ошибки, связанные с ВЫБОРОЧНЫМИ ФЛУКТУАЦИЯМИ (различия между разными пробами, ограниченный объем выборок, погрешности в определении численностей и пр.). Для учета таких ошибок рекомендуется обрабатывать данные в нескольких параллельных повторностях. При этом погрешности в параметрах ранговых распределений обычно бывают меньше, чем погрешность иных характеристик сообщества (та-

ких, например, как общая численность, биомасса или число видов).

## Задание 2. Практическая оценка конкурентных отношений

Запустите программу ECOS. Эта программа работает в DOS, поэтому лучше не прикасаться к мыши, работать только с клавиатурой. Опции меню в данной программе выполняются при нажатии на клавиатуре буквы выделенного цвета.

Для получения результата следует выполнить следующие действия:

- на клавиатуре нажать букву **S** – **Select** для выбора исполняемого модуля. В появившемся диалоговом окне поставьте курсор в поле «**Видовая структура**» и нажать **Enter**. В следующем диалоговом окне надо убрать галочку в графе «**ABC memod**», поместив туда курсор и нажав клавишу пробела, затем нажать **Enter**;
- на клавиатуре нажать букву **F** – **File** и выбрать из списка файлов файл **SUM10PRB.ECS** (сумма по 10 пробам). В данном файле содержится информация по обилию разных микроскопических животных в куртинке гипнового мха, полученная по 10 пробам мха<sup>1</sup>;
- нажать букву **R** – **Run** для выполнения расчётов и затем букву **T** – **Table** – для отображения результата;
- сбросить отображение таблицы нажатием клавиши ESC, нажать букву **V** – **Save** – сохранить и сохраните результирующую таблицу в виде файла. Имя файла DOS не должно содержать русских букв, собственно имя не может быть более чем из 8 букв, расширение – более чем из трёх букв. Вводимому имени следует дать расширение .txt;
- нажать букву **G** – **Graphic**, рассмотреть график. Не пытайтесь распечатать его – это приведёт к зависанию программы. Выйдите из графического режима через опцию **Next**;
- нажать клавишу **Q** – **Quit** для выхода из программы.

Итоговый файл нельзя открыть в Блокноте. Проще всего вызвать программу **WordPad** из группы **Стандартные**, и использовать опции **Открыть** – **Тип файлов: Текстовые документы MS DOS \*.txt**. Сохранённый файл следует искать в той же директории, где находится программа ECOS.

Распечатайте таблицу, вклейте в тетрадь и сделайте заключение о характере конкуренции между животными куртины гипнового мха.

<sup>1</sup> При отсутствии файла создайте согласно правилам ECOS файл \*.ecs с последовательностью чисел 171; 119; 81; 116; 111; 74; 62; 71; 111; 87; 207; 188; 128; 211; 188.

### Задание 3. Сравнение напряжённости конкурентных отношений

Просчитайте конкурентные отношения между планктонными животными мезотрофного пруда (PND\_UP.ecs) и эвтрофного пруда (PND\_DOWN.ecs)<sup>2</sup>. Попробуйте определить, в каком водоёме напряжённость конкурентных отношений сильнее.

---

<sup>2</sup> Соответственно, последовательности чисел 13; 4; 16; 8; 10; 2; 40; 3; 6; 3; 9; 2; 3; 2; 1; 2; 1; 2 – верхний водоём, 120; 20; 5; 7; 13; 14; 3; 20; 1; 6; 4; 2; 8; 4; 2; 4; 2; 3 - нижний водоём.