

Ekológia živočíšnych populácií a štruktúra a dynamika spoločenstiev.

Martin Korňan

**Katedra ochrany lesa a poľovníctva, Lesnícka fakulta, Technická univerzita vo
Zvolene, T.G. Masaryka 20, 960 53 Zvolen, Slovensko**

Charakteristika spoločenstiev

1. Definícia spoločenstva

- Heterotypické súbory zložené z populácií rôznych druhov organizmov (mikroorganizmy, rastliny, živočíchy) , ktoré sú vzájomne prepojené komplexnými vzťahmi označujeme ako **spoločenstvá** alebo **cenózy**.
- Taxonomicky definované spoločenstvá sa nazývajú **taxocenózy** (ang. **assemblages**) napr. ichthyocenózy, herpetocenózy, ornitocenózy, atď.
- Odbor ekológie, ktorý sa zaoberá skúmaním spoločenstiev sa volá **synekológia** (ang. **community ecology**)

2. Znaky spoločenstiev

- **Kvantitatívne**: abundancia, hustota, dominancia, produkcia
- **Štrukturálne**: frekvencia, konštancia, druhová identita, druhová diverzita
- **Vzťahové**: fidelita a koordinácia

Kvantitatívne znaky

1. **Abundancia (početnosť)**: počet jedincov, párov alebo teritórií na vzorkovaciu plochu alebo vzorku (plošnú, objemovú). Vzorkovaciu plochu alebo treba chápať ako výskumnú plochu alebo objem, kde sme odhadovali početnosť populácie.
2. **Hustota (denzita)**: prepočet abundancie na štandardizovanú plochu alebo objem napr. m^2 , ha, 10 ha, km^2 .
3. **Dominancia (relatívna abundancia)**: percentuálne zastúpenie abundancie z celej kumulatívnej abundancie spoločenstva (suma druhových abundancií)
4. **Biomasa**: hmotnosť všetkých jedincov populácie na plošnú alebo objemovú jednotku. Súčet biomasy jednotlivých populácií sa volá **produkcia**.

Modelový príklad: ornitocenóza bukovo-jedľového pralesa v NPR Šrámková

SPECIES	ABUNDANCIA					DENSITA (páry/10 ha)	DOMINANCIA (%)	SD	CV (%)
	1997	1998	1999	2000	2001				
<i>Fringilla coelebs</i>	25.7	25.6	34.3	35.7	34.5	11.33	19.43	5.15	16.52
<i>Erithacus rubecula</i>	10.7	14.5	15.6	16.2	11.2	4.96	8.50	2.60	19.05
<i>Sylvia atricapilla</i>	8.7	7.6	12.4	15.9	14.0	4.26	7.31	3.57	30.47
<i>Parus ater</i>	13.5	15.3	7.0	8.8	10.0	3.94	7.06	4.06	35.88
<i>Phylloscopus collybita</i>	7.1	9.8	10.3	11.5	10.6	3.59	6.15	1.58	16.04
<i>Regulus regulus</i>	8.0	11.1	9.3	9.7	9.3	3.45	5.91	1.12	11.79
<i>Prunella modularis</i>	6.7	8.8	7.5	9.0	9.5	3.02	5.17	1.32	15.94
<i>Ficedula albicollis</i>	7.5	6.9	5.3	6.3	6.0	2.33	3.99	0.71	11.05
<i>Certhia familiaris</i>	6.4	4.9	5.7	7.8	7.0	2.31	3.96	1.32	20.80
<i>Columba palumbus</i>	6.9	7.0	7.3	6.5	2.0	2.16	3.70	2.18	36.69
<i>Troglodytes troglodytes</i>	4.5	5.9	5.0	6.0	6.4	2.02	3.47	0.87	15.58
<i>Columba oenas</i>	5.3	3.0	3.5	5.0	11.0	2.02	3.47	3.32	59.65
<i>Turdus merula</i>	4.5	4.5	3.5	3.6	6.2	1.62	2.78	1.22	27.46
<i>Turdus philomelos</i>	1.8	5.5	3.2	4.8	4.7	1.45	2.49	1.66	41.46
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	4.7	4.0	4.3	1.0	4.5	1.35	2.31	1.41	38.22
<i>Sitta europaea</i>	1.8	4.0	2.8	4.0	5.6	1.32	2.27	1.66	45.56
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	3.3	4.5	2.0	1.0	1.0	0.86	1.47	1.32	56.05
<i>Muscicapa striata</i>	3.0	3.0	3.8	0.0	0.5	0.75	1.28	1.68	81.39
<i>Ficedula parva</i>	3.5	1.0	1.5	2.5	1.5	0.73	1.25	1.00	50.00
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	2.0	1.0	3.0	2.0	0.5	0.62	1.06	1.32	77.82
TOTAL	143.4	162.1	159.55	168.5	166.5	58.19	100.00	10.07	6.28

Klasifikácia dominancie do tried

1. Päť tried dominancie:

eudominantný	—	$x > 10\%$
dominantný	—	$10\% \geq x > 5\%$
subdominantný	—	$5\% \geq x > 2\%$
recedentný	—	$2\% \geq x > 1\%$
subrecedentný	—	$x \leq 1\%$

Štrukturálne znaky spoločenstiev

1. **Prezencia a absencia:** prítomnosť (+) alebo neprítomnosť (–) druhu v spoločenstve bez ohľadu na ostatné kvantitatívne charakteristiky
2. **Frekvencia (výskytu):** percentuálny počet vzoriek, v ktorých sa druh vyskytuje z celkového počtu vzoriek
3. **Konštancia (výskytu):** stálosť druhového zloženia spoločenstva v čase alebo priestore. Vyjadruje sa percentuálne ako počet vzoriek z prezenciu druhu z celkového počtu vzoriek.
Kategórie: náhodný alebo akcidentálny: 0-25%
prídatný alebo akcesorický: 25-75%
stály alebo konštantný: 50-75%
veľmi stály alebo eukonštantný: 75-100%

Prečo merať biodiverzitu?

Cieľom trvalo udržateľného rozvoja je zabezpečiť dlhodobý ekonomický rast s minimálnym negatívnym vplyvom na biosféru.

Meranie biodiverzity je základom monitoringu populácií, spoločenstiev a ekosystémov biosféry.

Cieľom je detegovanie negatívneho vývoja druhov, spoločenstiev a ekosystémov a príprava akčných plánov na zvrátenie tohto vývoja.

Cieľom prednášky bude popísať základné metódy na meranie druhovej diverzity spoločenstiev, taxocenóz a ekosystémov.

Biodiverzita, biologická diverzita a ekologická diverzita

Biologická diverzita: druhová diverzita, ekosystémová diverzita, tvarová diverzita, genetická diverzita a kultúrna diverzita.

Biodiverzita: má rovnaký význam ako biologická diverzita a môže byť používaná striedavo.

Ekologická diverzita: pôvodne definovaná ako bohatosť a variabilita prirodzených ekologických spoločenstiev, ktorá sa dá vyjadriť meradlom diverzity, napr. indexom.

V súčasnosti sa ekologická diverzita a biologická diverzita používajú synonymicky v najširšom chápaní, ale sú autori, ktorí rozdiel uznávajú.

Komponenty diverzity

KOMPONENTY DIVERZITY: druhová bohatosť (species richness) a vyrovnanosť (evenness, equitability).

Druhová bohatosť je najstaršie a najviac intuitívne meradlo biodiverzity. Je to počet druhov vo vzorke.

Vyrovnanosť popisuje variabilitu usporiadania abundancií druhov vo vzorke. Spoločenstvo, v ktorom všetky druhy majú približne rovnakú abundanciu, je extrémne vyrovnané. Naopak spoločenstvo, kde sú veľké rozdiely v abundancii medzi druhmi, je nevyrovnané. Niektorí autori pokladajú druhovú bohatosť za parameter veľkosti a tvaru spoločenstva.

Index druhovej diverzity je jednoduchá štatistika, ktorá zahŕňa oba komponenty.

Metódy grafického znázornenia abundancie: grafy poradia/abundancie a dominancie/diverzity

Princípom je grafické znázornenie poradia abundancie druhov od najpočetnejšieho až po najmenej početný.

Abundancie sú typicky znázornené v logaritmickej škále ($\log_{10}$) na y osi.

Z dôvodu porovnania rôznych spoločenstiev sa používajú dominancie.

Tieto grafy sa nazývajú aj Whittakerove (1965) grafy podľa ich strojcu.

Ich hlavnou výhodou je, že zvýrazňujú rozdiely vo vyrovnanosti medzi spoločenstvami.

Abundančné grafy sú odporúčané na ilustrovanie zmien počas sukcesie spoločenstiev alebo environmentálneho impaktu.

Zostrojenie tohto grafu by malo byť prvým krokom v analýzach diverzity.

Metódy grafického znázornenia abundancie: grafy poradia/abundancie a dominancie/diverzity

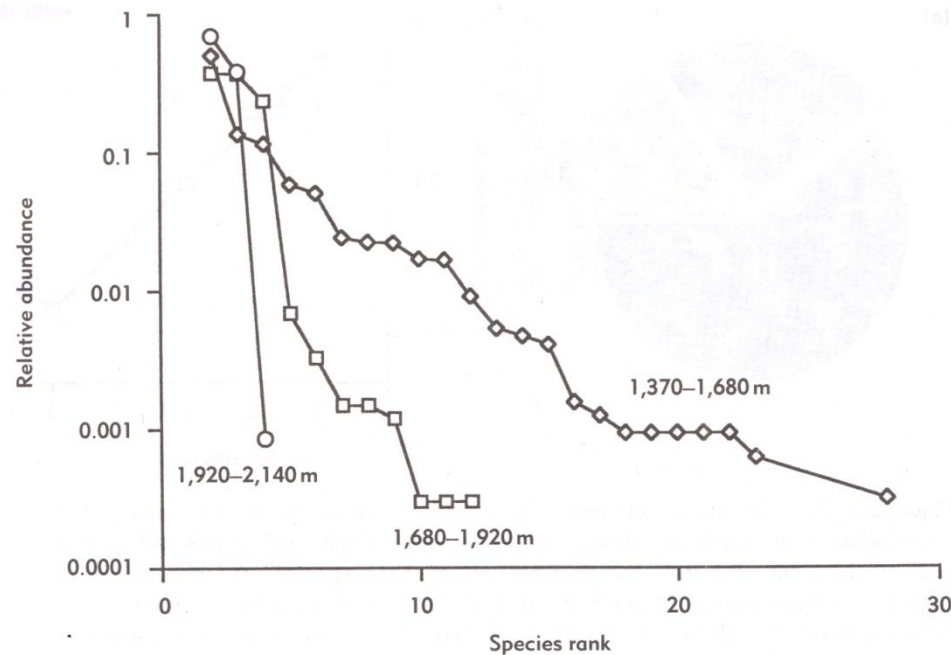


Figure 2.4 An example of a rank/abundance or Whittaker plot. The y axis shows the relative abundance of species (plotted using a $\log_{10}$ scale) while the x axis ranks each species in order from most to least abundant. The three lines show the densities of trees, in relation to elevation, on quartz diorite in the central Siskiyou Mountains in California and Oregon. Species richness decreases, and assemblages become less even (as indicated by increasingly steeper slopes) at higher altitudes. (Data from table 12, Whittaker 1960.)

Metódy grafického znázornenia abundancie: grafy k-dominancie a ABC krivky

Grafy k-dominancie znázorňujú percentuálnu kumulatívnu abundanciu (y os) vo vzťahu k rankingu alebo logaritmickému rankingu druhov (x os). Podľa tejto metódy prudko rastúce krivky reprezentujú menej diverzifikované spoločenstvá.

Porovnanie abundancie/biomasy, tzv. ABC krivky, je variantom predchádzajúcej metódy. Zostrojené sú kombináciou dvoch parametrov: abundancie a biomasy. Vzťah medzi výslednými krivkami je použitý na vyvodenie inferencií o úrovni disturbance indukovanej znečistením a podobnými vplyvmi ovplyvňujúcimi spoločenstvo.

Metódy grafického znázornenia abundancie: grafy k-dominancie a ABC krivky

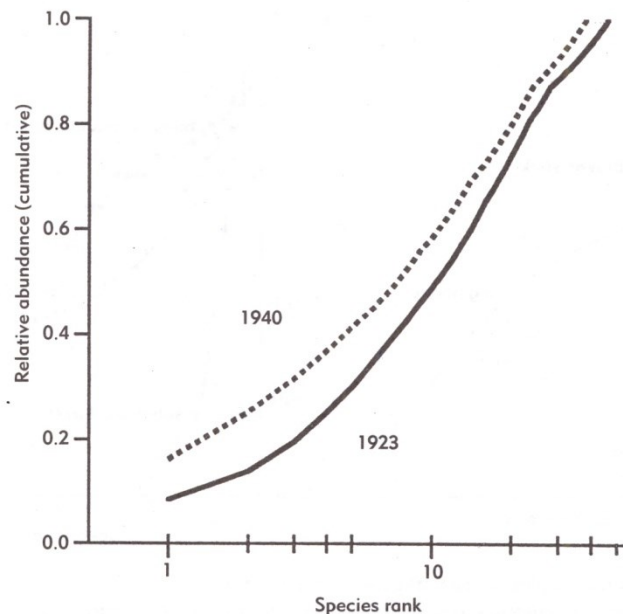


Figure 2.6 *k*-dominance plots for breeding birds at "Neotoma" (table II, Preston 1960). Censuses from 1923 and 1940 are compared. The latter plot is the more elevated, indicating that this assemblage is less diverse.

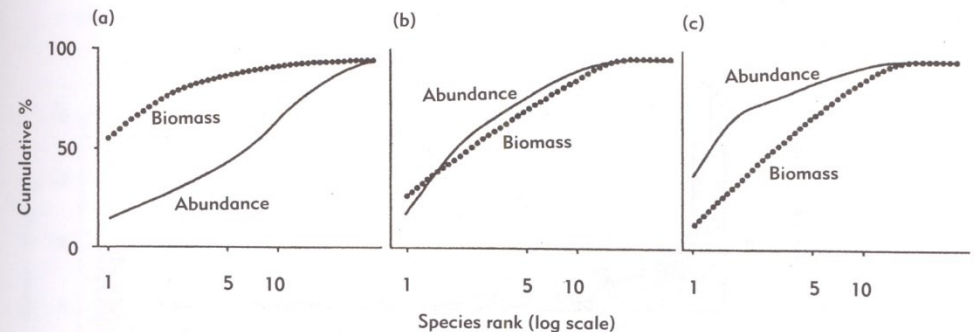
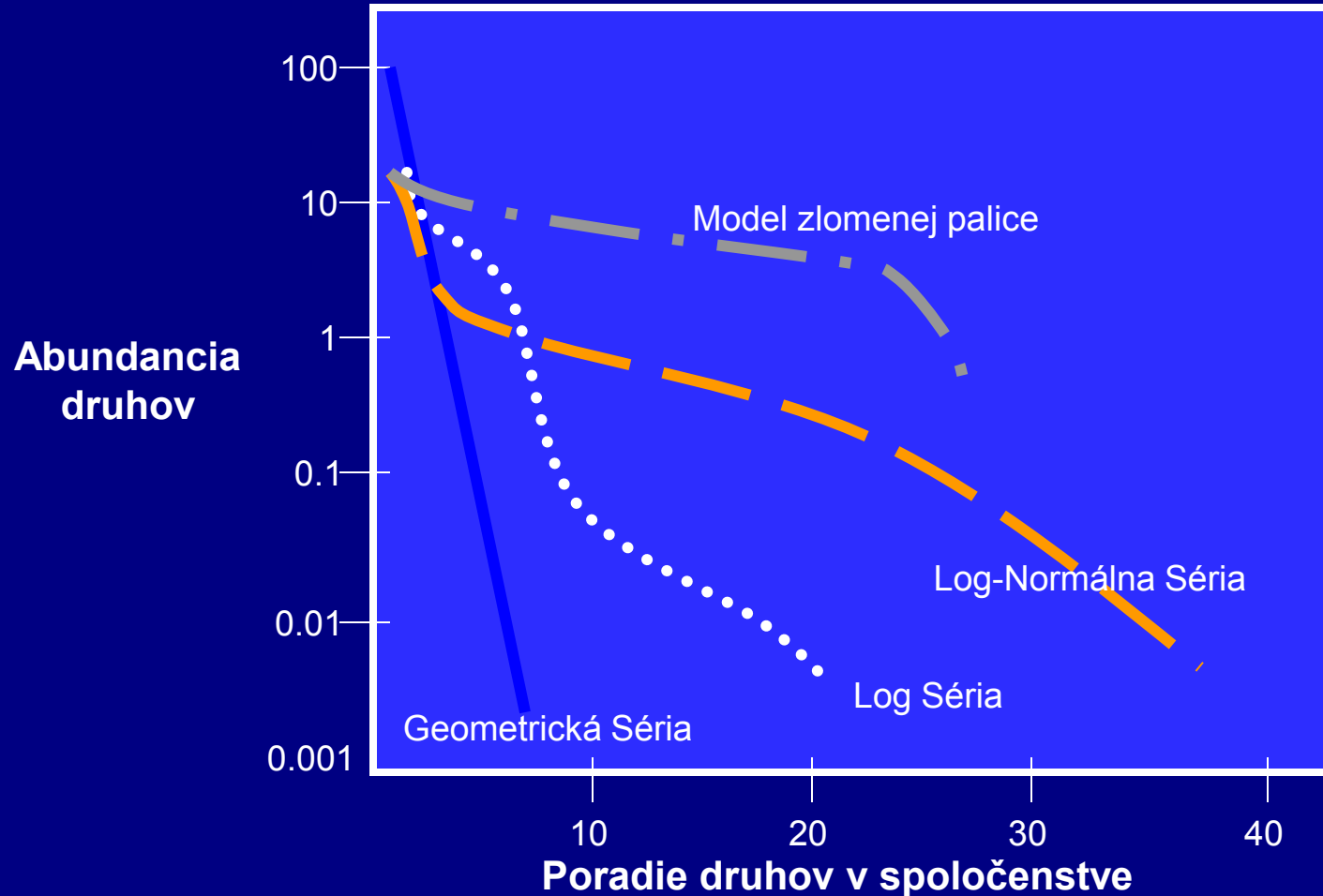


Figure 2.7 ABC curves showing expected *k*-dominance curves comparing biomass and number of individuals or abundance in (a) "unpolluted," (b) "moderately polluted," and (c) "grossly polluted" conditions. Species are ranked from most to least important (in terms of either number of individuals or biomass) along the (logged) x axis. They y axis displays the cumulative abundance (as a percentage) of these species. In undisturbed assemblages one or two species are dominant in terms of biomass. This has the effect of elevating the biomass curve relative to the abundance (individuals) curve. In contrast, highly disturbed assemblages are expected to have a few species with very large numbers of individuals, but because these species are small bodied they do not dominate the biomass. In such circumstances the abundance curve lies above the biomass curve. Intermediate conditions are characterized by curves that overlap and may cross several times. See Warwick (1986) for details, and Figure 5.8 which compares ABC curves for disturbed and undisturbed fish assemblages in Trinidad. (Redrawn with permission from Clarke & Warwick 2001a.)

Štatistické modely poradia abundancie druhov v spoločenstvách



Štatistické modely: model geometrického radu

Model preobsadenia ekologických ník v ekosystéme.

Model predpokladá kompetičné vylúčenie a vyčerpanie zdrojov.

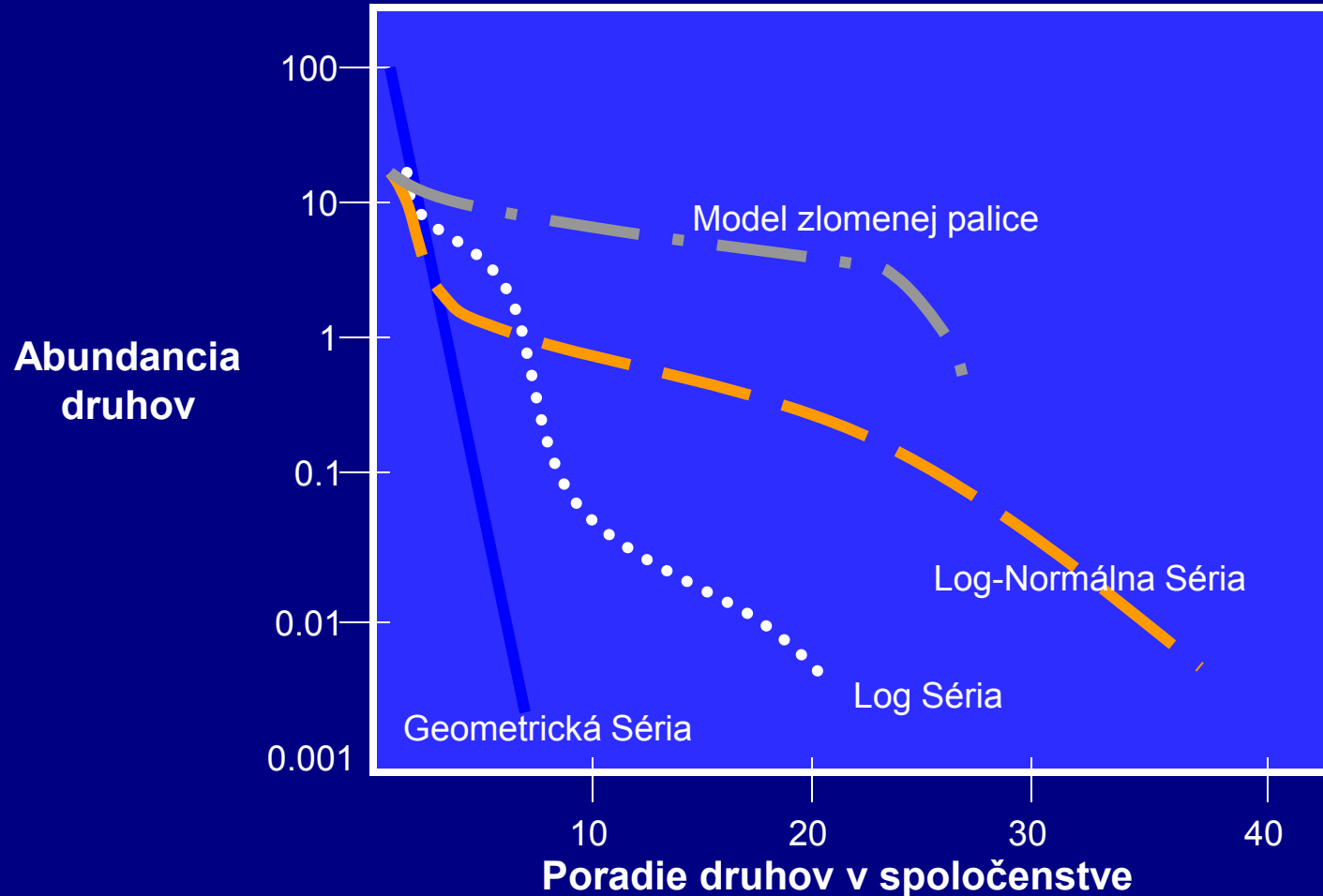
Logické pozadie: druh č. 1 využíva časť zdrojov a obmedzuje iné druhy z ich využívania. Nasleduje druh č. 2, ktorý využíva väčšie percento zdrojov, a tak postupujú ďalšie druhy až pokiaľ nie sú vyčerpané všetky zdroje ekosystému.

Minimálna kooperácia v ekosystéme.

Štatistické modely: model geometrického radu

- Predpokladá, že abundancia druhov je približne proporčná celkovému využívaniu zdrojov
 - Lineárny nárast v abundancii → lineárny nárast vo využívaní zdrojov
 - Medzidruhovú vyťaženosť zdrojov na jedinca je porovnateľnú
- Najčastejšie zistený v druhovo chudobných spoločenstvách
 - Skoré sukcesné štádiá
 - Degradované ekosystémy (druhovo obohatené, po inváziách)
 - Ekosystémy v drsných klimatických podmienkach

Štatistické modely poradia abundancie druhov v spoločenstvách



Štatistické modely: Log séria

- **Blízko príbuzný modelu geometrického radu**
 - Niektoré štúdie zistili fit oboch modelov z rovnakých údajov
 - Podobný modelu geometrickej rady v zmysle hypotézy o pôvode spoločenstva
 - Príchod druhov do nového prostredia
 - Oba modely predpovedajú, že len málo faktorov určuje štruktúru spoločenstva
 - Oba modely predpovedajú, že len jeden (geometrický rad) alebo málo druhov (log séria) dominujú v spoločenstve
- Log je rozdielny od geometrického v predpokladoch príchodu druhov
 - Príchody sú náhodne aranžované
 - Môže dôjsť ku zhlukovaniu druhov alebo aj k dlhším časovým intervalom medzi príchodom
 - V geometrickom rade, príchody sú pravidelné a kontinuálne

Matematické vyjadrenie modelu Log série

Základnicová rovnica

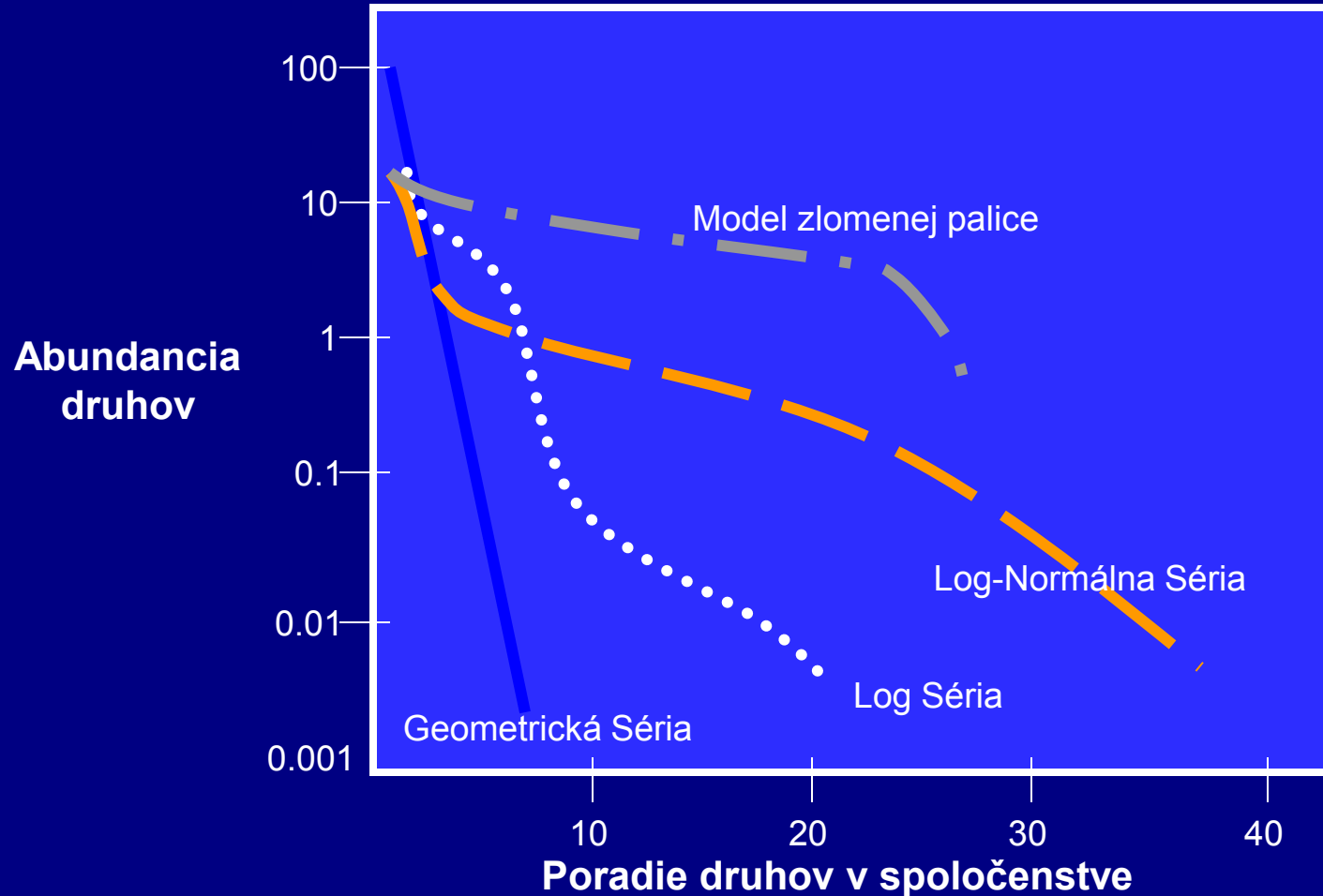
- Najlepšie zhodnotenie pozorovaných údajov do očakávaného modelu pomocou GOF testu
- Základnicová forma modelu log série: α , $(\alpha x^2 / 2)$, $(\alpha x^3 / 3)$, ... $(\alpha x^n / n)$
- „ αx “ je počet druhov s jedným jedincom, „ $\alpha x^2 / 2$ “ s dvomi jedincami atď.; očakávaný počet druhov bude najvyšší v najnižšej triede abundancie a postupne bude klesať
- „ α “ a „ x “ sú konštanty za účelom prispôsobenia modelu špecifickému súboru údajov

Matematické vyjadrenie modelu Log série

Pozorovaný počet druhov $S = \alpha[-\ln(1-x)]$

- x je počítané iteračne
- Používa sa rovnica $S / N = (1-x) / x[-\ln(1-x)]$
- Vypočítaj S / N , potom doplň čísla do rovnice a vypočítaj hodnotu x
- $0.9 < x < 1.0$
- Pokiaľ je $N / S > 20$, potom $x > 0.99$
- α (index diverzity) = $N(1-x) / x$
- Dosad' vypočítané x a vypočítaj index diverzity α

Štatistické modely poradia abundancie druhov v spoločenstvách



Štatistické modely: log normálny model

Prvýkrát použitý na údaje abundancie Prestonom (1948). Preston zoradil abundancie druhov s použitím $\log_2$ a pomenoval výsledné triedy ako „oktávy“. Oktávy predstavujú zdvojnásobenie druhovej početnosti.

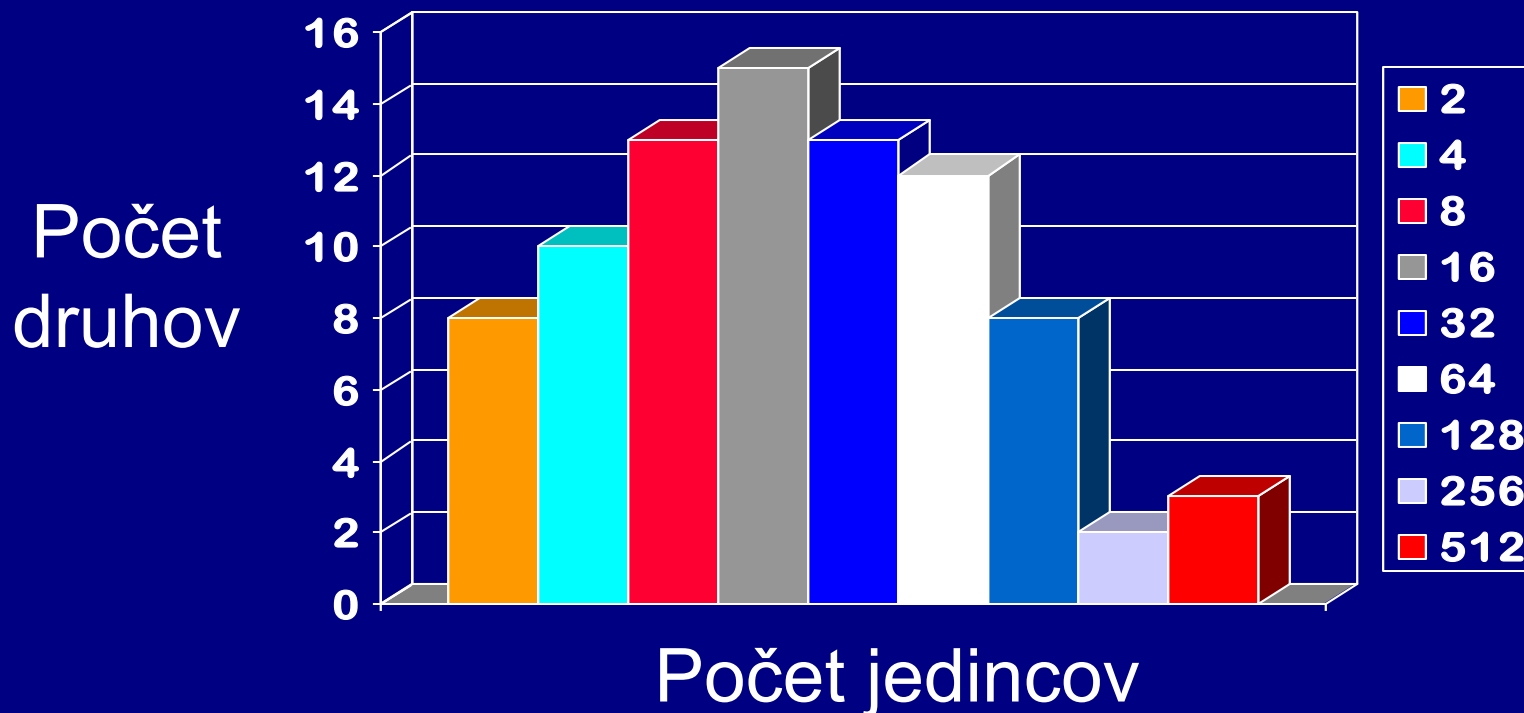
Používať sa môžu ľubovoľné logaritmy.

Model je tradične zapísaný: $S(R) = S_0 \exp(-a^2 R^2)$, kde

$S(R)$ = počet druhov v R-tej oktáve (napr. trieda)
naľavo a napravo od symmetrickej krivky,
 S_0 = počet druhov v modálnej oktáve,
 $a = (2\sigma^2)^{-1/2}$ je inverzná šírka distribúcie.

Štatistické modely: log normálny model

- druhy sú zoradené do tried početnosti, tzv. oktáv
- najčastejšie sa používa $\log_2$



Štatistické modely: log normálny model

Väčšina spoločenstiev spĺňa kritéria log normálneho modelu.

Väčšinou klimaxové spoločenstvá, napr. cenóza drevín klimaxových lesov mierneho pásma.

Mnohí autori konštatujú, že mnohé iné distribúcie údajov, napr. rozmiestnenie ľudskej populácie vo svete, rozdelenie bohatstva v USA, majú charakter log normálneho modelu. May (1975) tvrdí, že log normálna distribúcia je dôsledkom „**centrálnej limitnej vety**“, ktorá konštatuje, že keď veľký počet faktorov určuje hodnotu nejakej premennej, náhodná variabilita týchto faktorov spôsobí, že premenná má normálne rozdelenie. Tento efekt je tým výraznejší, čím je vyšší počet determinujúcich faktorov.

Štatistické modely: log normálny model: ekologické a evolučné predpoklady

Siguhara (1980) navrhol model, v ktorom je priestor ník postupne (sequenčne) rozdelený medzi S druhy.

Predpoklady modelu:

Rozdelenie niky prebieha vždy po príchode nového druhu do spoločenstva potom, ako tento druh konkuruje o existujúce zdroje.

Počas každej novej invázie je nejaká existujúca nika náhodne vybraná. To znamená, že všetky niky bez ohľadu na ich veľkosť majú rovnakú pravdepodobnosť byť vybrané na rozdelenie.

Ak je nika rozdelená náhodne, väčší z dvoch fragmentov bude reprezentovať medzi 50% a 100% pôvodnej veľkosti.

V priemere po mnohých takýchto rozdeleniach, väčšia z nových ník bude predstavovať 75% starej niky. Siguhara potom predpokladal rozdelenie 75% ku 25% a výsledkom bolo rozdelenie pripomínajúce kanonickú log normálnu distribúciu.

Štatistické modely: log normálny model

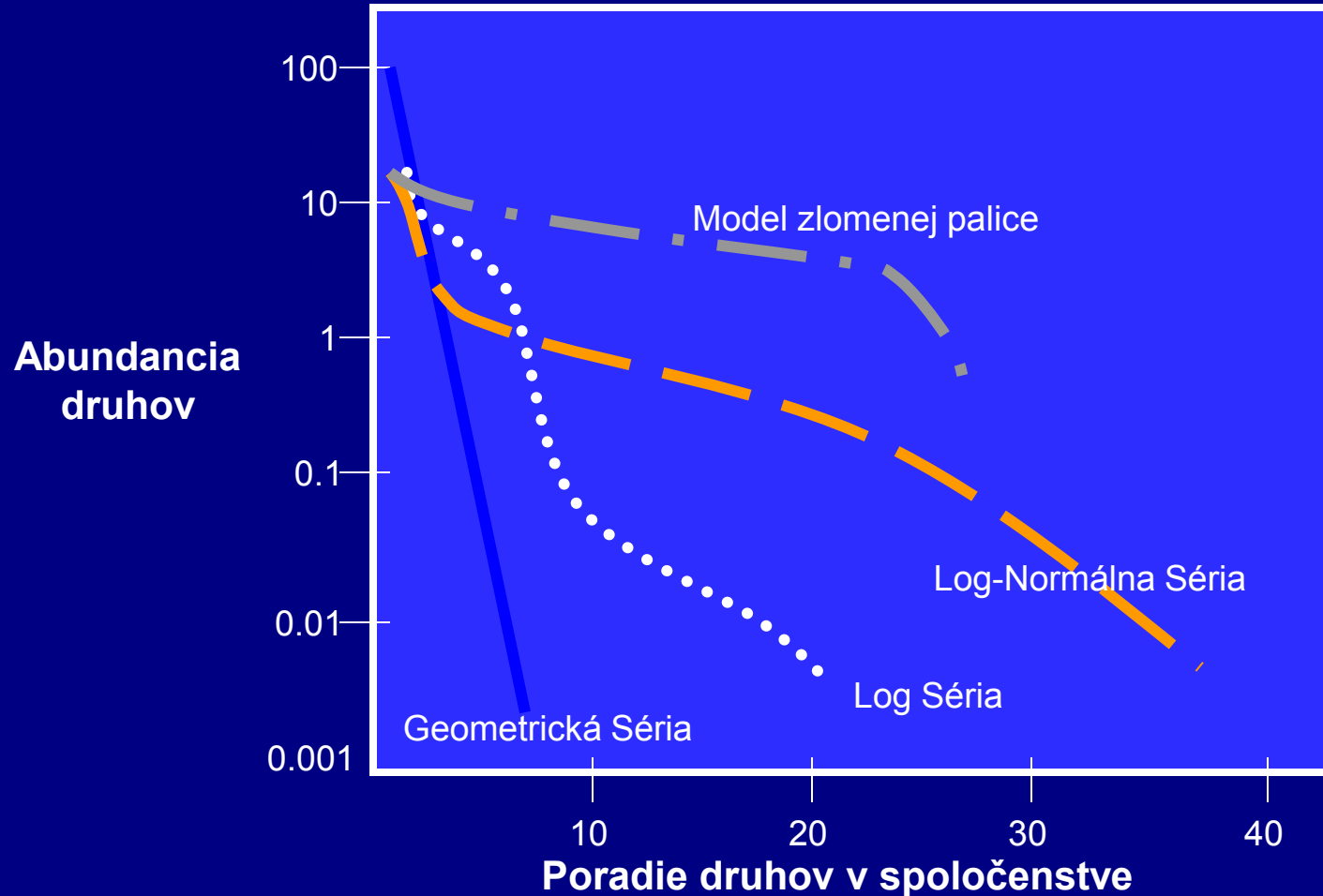
Nie všetky druhy v spoločenstvách sú zaznamenané, mnohé vzácne druhy z dôvodu nedostatočných vzoriek alebo malého časového úsilia nemusia byť zahrnuté.

Mnohé vzácne druhy majú nižšiu početnosť ako je kritická hranica metódy ležia za tzv. **zastretou líniou** („veil line“) log normálneho rozdelenia.

Ako narastá veľkosť vzorky alebo časové úsilie potrebné na kompletný popis spoločenstva, tak sa zastretá línia posúva smerom doľava log normálnej distribúcie, ako je zachytená väčšia časť druhového spektra spoločenstva.

Menšie vzorky majú vyššiu hodnotu zastrenej línie v porovnaní s veľkými vzorkami.

Štatistické modely poradia abundancie druhov v spoločenstvách



Štatistické modely: model zlomenej palice

Model navrhnutý Robertom MacArthurom (1957), známy aj ako hypotéza náhodných hraníc ník (random niche boundary hypothesis).

Model predpokladá rozdelenie priestoru ník v spoločenstve do palice zlomenej náhodne a simultánne medzi S druhy.

Pravdepodobne najuniformnejšia distribúcia vôbec nájdená u prírodných spoločenstiev.

Hlavná kritika modelu spočíva v tom, že distribúcia môže byť derivovaná z viac ako jednej hypotézy.

Existencia distribúcie zlomenej palice potvrdzuje domnienku, že dôležitý ekologický faktor je rozdelený viac-menej rovnomerne medzi druhy spoločenstva.

Štatistické modely: model zlomenej palice

Model môže byť chápaný aj ako reprezentujúci skupinu S druhov s rovnakou kompetičnou schopnosťou, ktoré zápasia o priestor ník.

Nevyjadruje vzťah medzi skoro prichádzajúcimi druhmi a veľkosťou níky neskôr prichádzajúcich druhov.

Tradične je zapísaný vo forme rankingu abundancie:

$$n_i = \frac{N_T}{S} \sum_{n=i}^S \frac{1}{n}, \text{ kde}$$

n_i = početnosť i -teho druhu, N = celková početnosť spoločenstva,
 S = celkový počet druhov.

Štatistické modely: model zlomenej palice

May (1975) vyjadril model vo forme konvenčnej distribúcie druhovej abundancie:

$$S(n) = [S(S-1)/N] \cdot (1-n/N)^{S-2},$$

n_i = početnosť i -teho druhu, N = celková početnosť spoločenstva, S = celkový počet druhov.

V minulosti popísaný zo spoločenstva vtákov (MacArthur 1960), malých rýb a ulitníkov (King 1964).

Dobrý fit pre úzko definované spoločenstvá, napr. taxocenózy.
Silne ovplyvnený veľkosťou vzorky.

Štatistické modely poradia abundancie druhov v spoločenstvách

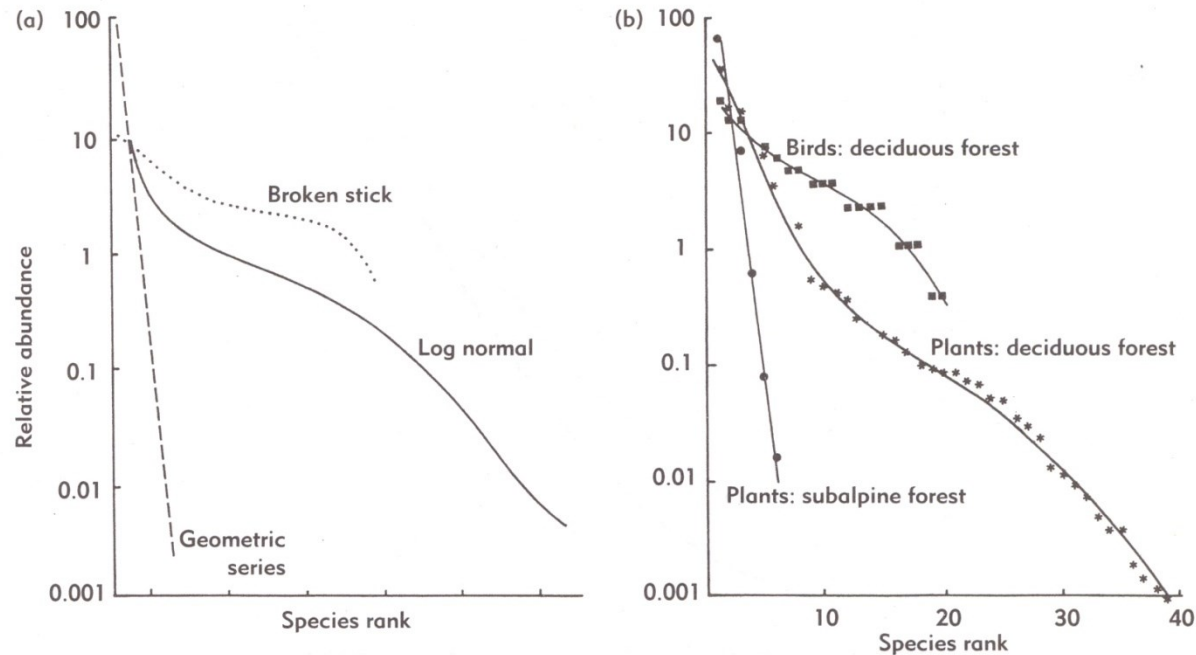


Figure 2.5 (a) Rank/abundance plots illustrating the typical shape of three well-known species abundance models: geometric series, log normal, and broken stick. (b) Empirical rank/abundance plots (after Whittaker 1970). The three assemblages are nesting birds in a deciduous forest, West Virginia, vascular plants in a deciduous cove forest in the Great Smoky Mountains, Tennessee, and vascular plant species from subalpine fir forest, also in the Great Smoky Mountains. Comparison with (a) suggests that the best descriptors of these three assemblages are the broken stick, log normal, and geometric series, respectively – but see text for further discussion of this point. (Redrawn with kind permission of Kluwer Academic Publishers from fig. 2.4, Magurran 1988.)

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Meradlá diverzity: indexy druhovej bohatosti a heterogenity

Indexy druhovej bohatosti: ich cieľom je kompenzovať chyby spôsobené snímkaním spoločenstva tak, že S , počet zaznamenaných druhov, je delené N , čo je počet zaznamenaných jedincov vo vzorke.

Najznámejšie sú Margalefov a Menhinickov index diverzity

Margalefov index:

$$D_{Mg} = (S-1)/\ln N$$

Menhinickov index:

, kde je S počet druhov,
a N je počet jedincov.

$$D_{Mn} = \frac{S}{\sqrt{N}}$$

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Indexy heterogenity: kombinujú druhovú bohatosť a vyrovnanosť ako komponenty diverzity do jedného čísla. Indexy vyrovnanosti boli vyvinuté neskôr s cieľom extrahovať vyrovnanosť do jedného čísla.

Indexy heterogenity sa delia do dvoch kategórií: **parametrické a neparametrické**. Parametrické indexy sú parametre štatistických modelov druhovej abundancie spoločenstiev, napr. α parameter modelu log série. Neparametrické indexy nevyžadujú žiadne predpoklady o modeloch druhovej abundancie.

Neparametrickosť indexov druhovej diverzity neznamená, že sú robustné voči zmenám vo vzorcoch druhovej abundancie.

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Parametrické indexy druhovej diverzity

α parameter modelu log série: výpočet sme prebrali pri modeli log série

- Na základe série štúdií, ktoré skúmali parametre α , sa došlo k záveru, že index je vhodný dokonca i v prípadoch, keď model log série nie je najvhodnejší na popis vzorcov druhovej abundancie.
- Index je relatívne neovplyvnený variáciami vo veľkosti vzorky a je totálne nezávislý od jej veľkosti pri $N > 1000$.
- Možné je počítat intervaly spoľahlivosti odhadu diverzity týmto indexom.

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Parametrické indexy druhovej diverzity

λ parameter modelu log normálnej série:

- parameter s pomerne dobrou rozlišovacou schopnosťou
- pri porovnávaní s indexom α modelu log série, oba indexy mali podobné rozlíšenie lokalít (pozri nasledujúci obrázok)

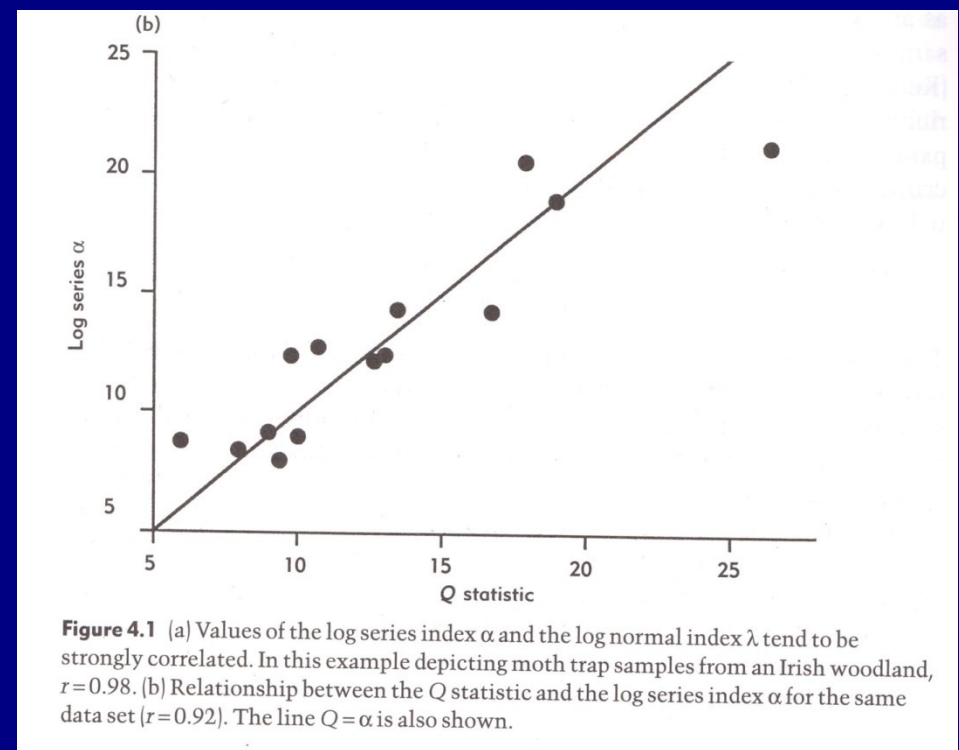
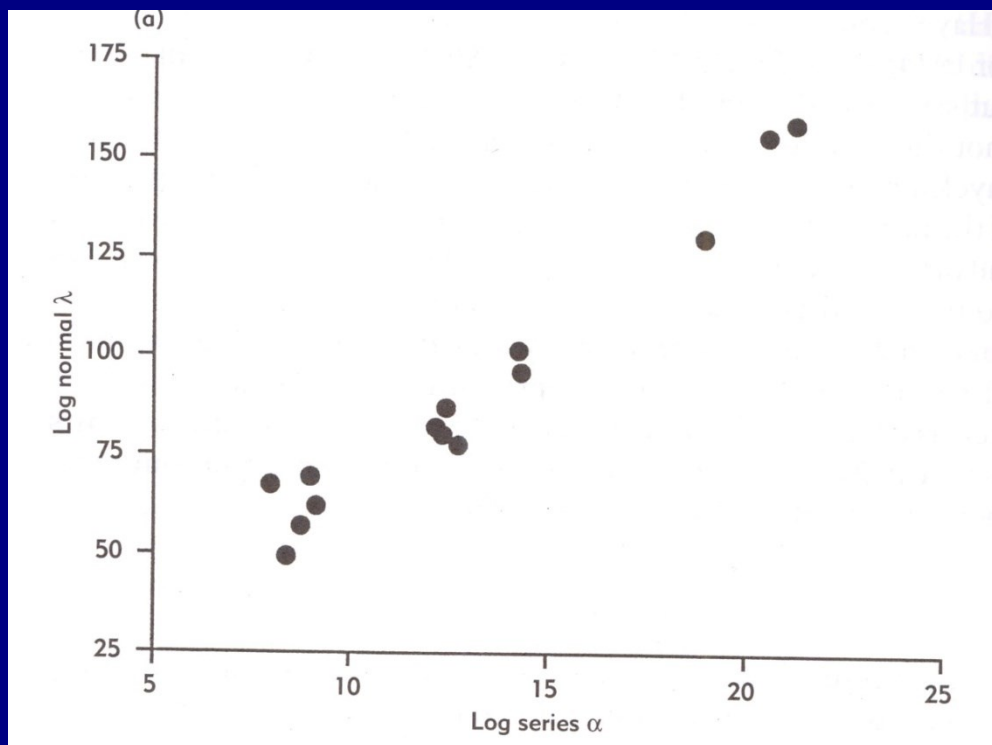
Výpočet:

$$\lambda = S^*/\sigma, \text{ kde}$$

S^* = parameter odhadujúci celkovú bohatosť spoločenstva,

σ = smerodajná odchýlka druhových abundancií spoločenstva

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti



Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Parametrické indexy druhovej diverzity

Q parameter (štatistika):

- Navrhnutá Kemptonom a Taylorom (1976, 1978) je zaujímavá a inovatívna v spôsoboch merania diverzity.
- Tento index je založený na distribúcii druhových abundancií, ale nevyžaduje testovanie modelu z empirických údajov. Kumulatívna krivka druhových abundancií je pripravená a medzikvartilový smerník (korelačný koeficient) je využitý ako meradlo diverzity.
- Whittaker (1972) navrhoval, aby sa celá krivka použila ako meradlo diverzity, ale reštrikcia indexu do medzikvartilového intervalu znamená, že ani veľmi početné ani vzácne druhy nie sú zahrnuté, čo by zavádzalo odhad.

Q parameter (štatistika)

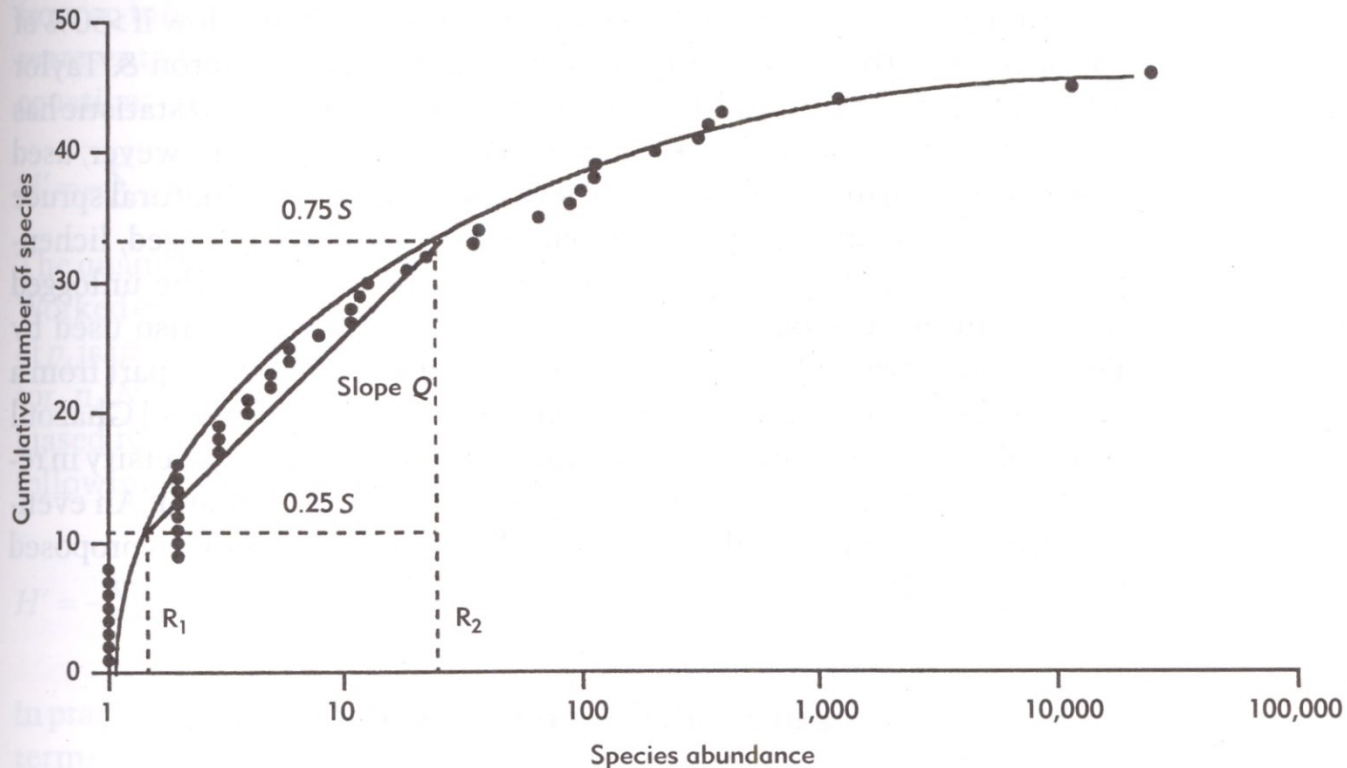


Figure 4.2 Illustration of the Q statistic. The x axis shows species abundance of a fish assemblage caught in Sulaibikhat Bay, Kuwait on a logarithmic ($\log_{10}$) scale while the cumulative number of species is displayed on the y axis. R_1 , the lower quartile, is the species abundance at the point at which the cumulative number of species reaches 25% of the total. Likewise R_2 , the upper quartile, marks the point at which 75% of the cumulative number of species is found. The Q statistic measures the slope Q between these quartile. (Data from table 1, Wright 1988.)

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Parametrické indexy druhovej diverzity

Q parameter (štatistika):

Spôsob výpočtu:

$$Q = \frac{\frac{1}{2}n_{R1} + \sum_{R1+1}^{R2-1} n_r + \frac{1}{2}n_{R2}}{\ln(R_2 / R_1)}, \text{ kde}$$

n_r = celkový počet druhov s početnosťou R ,

$R1$ a $R2 = 25\%$ a 75% kvartily,

n_{r1} = počet druhov v triede, kde $R1$ zapadá,

n_{r2} = počet druhov v triede, kde $R2$ zapadá.

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Neparametrické indexy druhovej diverzity

Indexy vychádzajúce z teórie informácie:

Shannonov index druhovej diverzity

Jeden z najznámejších indexov vôbec s množstvom aplikácií v ekológii.

Niekedy sa označuje aj ako Shannon-Weaverova funkcia, ale nie je to správne označenie. Index nezávisle od seba vyvinuli Shannon a Weaver.

Index vychádza z predpokladu, že diverzita alebo informácia v prírodných systémoch môže byť meraná podobným spôsobom ako informácia v kóde alebo v správe.

Index predpokladá, že indivíduá sú náhodne snímkové z nekonečne veľkého spoločenstva a že všetky druhy sú zahrnuté do vzorky.

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Neparametrické indexy druhovej diverzity

Shannonov index druhovej diverzity (H')

Matematická formulácia:

$$H' = -\sum p_i \log_2 p_i, \text{ kde}$$

$$p_i = n_i/N.$$

- V praxi sa používajú tri typy logaritmov: logaritmus so základom 2, kde sa jednotky indexu uvádzajú ako bity („bits“), prirodzený logaritmus ($\ln$) s jednotkami „nats“ alebo dekadický logaritmus $\log_{10}$ s jednotkami „decits“ (Pielou 1969). V súčasnosti je toto používanie pomerne vzácné.
- Hodnota indexu z empirických údajov väčšinou zapadá medzi 1,5 až 3,5 a vzácné prekročí hodnotu 4 (Magurran 2004). Pri analýze diverzity ornitocenóz zmiešaných pralesov a prirodzených lesov na Slovensku zo siedmich vzoriek malo päť vyššie hodnoty ako 4. Maximálnu hodnotu dosiahol Badínsky prales až 4,45 bitov.

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Neparametrické indexy druhovej diverzity

Shannonov index druhovej diverzity

Problém porovnania diverzity spočíva v rozlíšení hodnôt indexu, napr. hodnota 2,47 je vyššia ako 2,35? Riešenie je testovanie hodnôt indexu vhodnou štatistickou metódou. Prvý test na testovanie tohto indexu navrhol Hutcheson (1970). Ide o dvoj-výberový t test. V súčasnosti sa na testovanie tohto indexu používajú robustnejšie metódy ako „butstrapové“ (ang. bootstrap) a „jackknifové“ metódy.

Shannonov index equitability (vyrovnanosti)

Porovnanie vypočítaného indexu k teoreticky maximálnej hodnote, ktorú môže dosiahnuť. Maximálna hodnota druhovej vyrovnanosti je, keď všetky druhy majú rovnakú početnosť, t. j.

$$H' = H'_{max} = \log_2 S, \text{ potom} \quad J' = H'/H_{max} = H'/\log_2 S$$

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Neparametrické indexy druhovej diverzity

Shannonov index equitability (vyrovnanosti)

Index dosahuje hodnotu v rozmedzí „0“ až „1“, pričom 0 je minimálna vyrovnanosť a 1 je maximálna vyrovnanosť.

Heipov index equitability

Heip uvádza, že indexy vyrovnanosti by nemali byť závislé od druhovej bohatosti ako napr. Pielovov index J' , ktorý je závislý od druhovej bohatosti do $S \leq 25$ druhov.

Výpočet indexu:

$$E_{Heip} = \frac{(e^{H'} - 1)}{(S - 1)}$$

Aj tento index je citlivý na počet druhov vo vzorke do veľkosti $S = 10$. Minimálna hodnota indexu je 0.

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Neparametrické indexy druhovej diverzity

SHE analýza

- Jeden z problémov Shannovho indexu je, že spája dva aspekty diverzity: druhovú bohatosť a vyrovnanosť. Spôsobuje to problémy pri interpretácii, napr. je nárast indexu výsledkom vyššej bohatosti alebo vyrovnanosti alebo oboch parametrov?
- Buzas a Hayek (1996) a Hayek a Buzas (1997) navrhli rozdeliť Shannonov index do dvoch komponentov, do komponentu diverzity a komponentu vyrovnanosti. Matematická formulácia je nasledovná:

$$H' = \ln S + \ln E$$

- *Najväčšou výhodou je, že toto rozdelenie umožňuje interpretovať rozdiely v diverzite.*

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Neparametrické indexy druhovej diverzity

SHE analýza

- SHE môže indikovať vzťah medzi druhovou bohatosťou (S), druhovou diverzitou (H') a vyrovnanosťou (E) a zároveň poukázať na modely distribúcie druhovej abundancie.
- Hayek a Buzas (1997) uvádzajú, že keď vzorka veľkého a malého N je porovnávaná, päť scenárov je možných:
 - A) $S_1 = S_2, H_1 = H_2, E_1 = E_2$: identická druhová bohatosť, vyrovnanosť a relatívna početnosť druhov bez vzťahu k veľkosti vzorky
 - B) $S_1 = S_2, H_1 \neq H_2, E_1 \neq E_2$: druhová bohatosť zostáva konštantná a vyrovnanosť sa mení
 - C) $S_1 \neq S_2, H_1 = H_2, E_1 \neq E_2$: index druhovej diverzity zostáva rovnaký, lebo zmeny S a E vyrovňávajú hodnoty H indexu

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Neparametrické indexy druhovej diverzity

SHE analýza

- D) $S_1 \neq S_2, H_1 \neq H_2, E_1 = E_2$: vyrovnanosť zostáva konštantná, ale druhová bohatosť, a potom aj H' sa menia.
- E) $S_1 \neq S_2, H_1 \neq H_2, E_1 \neq E_2$: index druhovej diverzity sa mení, pretože druhová bohatosť a vyrovnanosť nie sú rovnaké a nevyrovnávajú jedna druhú.
- Scenár A a B sú v prírode nepravdepodobné z časti preto, lebo zvýšené snímkovanie takmer vždy vedie k odhaleniu nových druhov.
 - Scenár C indikuje model log série, scenár D model zlomenej palice a scenár E log normálny model.
 - Sumárne povedané, analýza môže byť použitá na testovanie modelov distribúcie druhovej abundancie, ale vyžaduje ďalšie testovanie a výsledky nemusia byť jednoznačné.

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Neparametrické indexy druhovej diverzity

Brillouinov index

- Vhodný, pokiaľ nie je možné garantovať náhodnosť vzorky, napr. počas chytania hmyzu na svetelnú pascu, kde rôzne druhy hmyzu sú rôzne atrahované na pascu, alebo keď je spoločenstvo kompletne sčítané a každý jedinec je zahrnutý (Magurran 2004).
- Index sa počíta podľa vzťahu:

$$HB = \frac{\ln N! - \sum \ln n_i!}{N}$$

- Index len vzácné prekračuje hodnotu 4,5. Shannonov aj Brillouinov index sú často korelované a dávajú podobné odhady diverzity. V prípade výpočtu z rovnakého súboru údajov Brillouinov index udáva vždy nižšiu hodnotu.

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Neparametrické indexy druhovej diverzity

Brillouinov index equitability

Počítaný podobne ako v prípade Shannonovho indexu.

$$E = HB/HB_{\max}$$

$$HB_{\max} = \frac{1}{N} - \ln \frac{N!}{\{[N/S]!\}^{S-r} \cdot \{([N/S]+1)!\}^r},$$

$[N/S]$ = číslo N/S , $r = N - S[N/S]$

- Podstatný rozdiel medzi Shannonovým indexom H' a Brillouinovým indexom je ten, že Shannonov index z dvoch vzoriek, v ktorých je rovnaký počet druhov s rovnakými početnosťami, dosiahne rovnakú hodnotu. Napr. v jednej vzorke je 10 druhov s početnosťami 5 a v druhej 10 druhov s početnosťami 10, pričom hodnota Shannonovho indexu bude 2,30 v oboch prípadoch, ale Brillouinov index by dosiahol rozdielne hodnoty.

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Neparametrické indexy druhovej diverzity

Indexy dominancie druhovej diverzity:

Simpsonov index druhovej diverzity (D)

- Indexy, ktoré sú vážené v prospech početnosti najbežnejšieho druhu, sú nazývané ako indexy dominancie. Prvým indexom tohto typu je Simpsonov index (1949).
- Simpson vyjadril nasledovnou funkciou pravdepodobnosť, že akékoľvek dva jedince vytiahnuté náhodne z nekonečne veľkého spoločenstva patria jednému druhu:

$D = \sum p_i^2$, kde $p_i = n_i/N$; n_i = početnosť i -tého druhu, N = početnosť celého spoločenstva.

forma indexu pre reálne spoločenstvá

$$D = \sum \left(\frac{n_i [n_i - 1]}{N [N - 1]} \right)$$

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Neparametrické indexy druhovej diverzity

Simpsonov index druhovej diverzity (D)

- Ako hodnota D narastá, diverzita klesá, z toho dôvodu sa používa Simpsonov index vo forme $1-D$ alebo $1/D$.
- Simpsonov index je jeden z najlepších a najrobustnejších indexov diverzity z dostupných.
- Keď je index vyjadrený ako doplnok ($1-D$) alebo recipročne ($1/D$), hodnota indexu narastie ako sa spoločenstvo stane vyrovnanejšie. Hoci je recipročná forma indexu najpoužívanejšia, Rozenzweig (1995) konštatuje, že má vážne problémy s variáciou a odporúča namiesto toho používať $-\ln(D)$.

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Neparametrické indexy druhovej diverzity

Simpsonov index equitability (vyrovnanosti)

- Index vyrovnanosti je vyjadrený ako recipročný Simpsonov index delený počtom druhov vo vzorke

$$E_{1/D} = \frac{(1/D)}{S}$$

- Index dosahuje hodnoty od 0 do 1 a nie je senzitívny na druhovú bohatosť.

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Neparametrické indexy druhovej diverzity

Indexy dominancie druhovej diverzity:

McIntoshov index druhovej diverzity (U)

- McIntosh (1967) navrhol, že spoločenstvo môže byť chápané ako bod v S -dimenzionálnom hyperpriestore a Euklidovské vzdialenosti spoločenstva môžu byť použité ako meradlo diverzity.

Index je navrhnutý ako U a počítaný je nasledovne:

$$U = \sqrt{\sum n_i^2}$$

Vyrovnanosť je počítaná nasledovne:

$$E = \frac{N - U}{N - N / \sqrt{S}}$$

Meranie druhovej diverzity: indexy diverzity a vyrovnanosti

Neparametrické indexy druhovej diverzity

Indexy dominancie druhovej diverzity:

Berger-Parkerov index druhovej diverzity (d)

- Najjednoduchší index druhovej diverzity vyjadrený ako podiel dominancie najpočetnejšieho druhu v spoločenstve k početnosti celého spoločenstva (Berger a Parker 1970).

$$d = N_{max}/N$$

- Podobne ako v prípade Simpsonovho indexu, recipročná forma Berger-Parkerovho indexu je adoptovaná a nárast hodnoty indexu diverzity indikuje nárast diverzity spoločenstva a redukciu dominancie najbežnejšieho druhu.
- May (1975) zhrnul, že je to jedno z najuspokojujúcejších meradiel diverzity z dôvodu jednoduchosti výpočtu a biologickej podstaty.

Porovnávanie druhovej diverzity spoločenstiev: zried'ovanie (rarefaction)

- Používa sa v prípadoch, kedy sú rozdielne veľkosti vzoriek, napr. pri kvadrátových metódach to môžu byť rozdielne veľkosti kvadrátov, pri líniových metódach rozdielne veľkosti línií a pri časových metódach rozdielna časová dĺžka zberu jednotlivých vzoriek.
- Metóda prepočíta očakávaný počet druhov na najmenšiu vzorku v súbore alebo na štandardizovanú jednotku počtu jedincov, alebo plochy, ale táto musí byť menšia ako je veľkosť najmenšej vzorky.

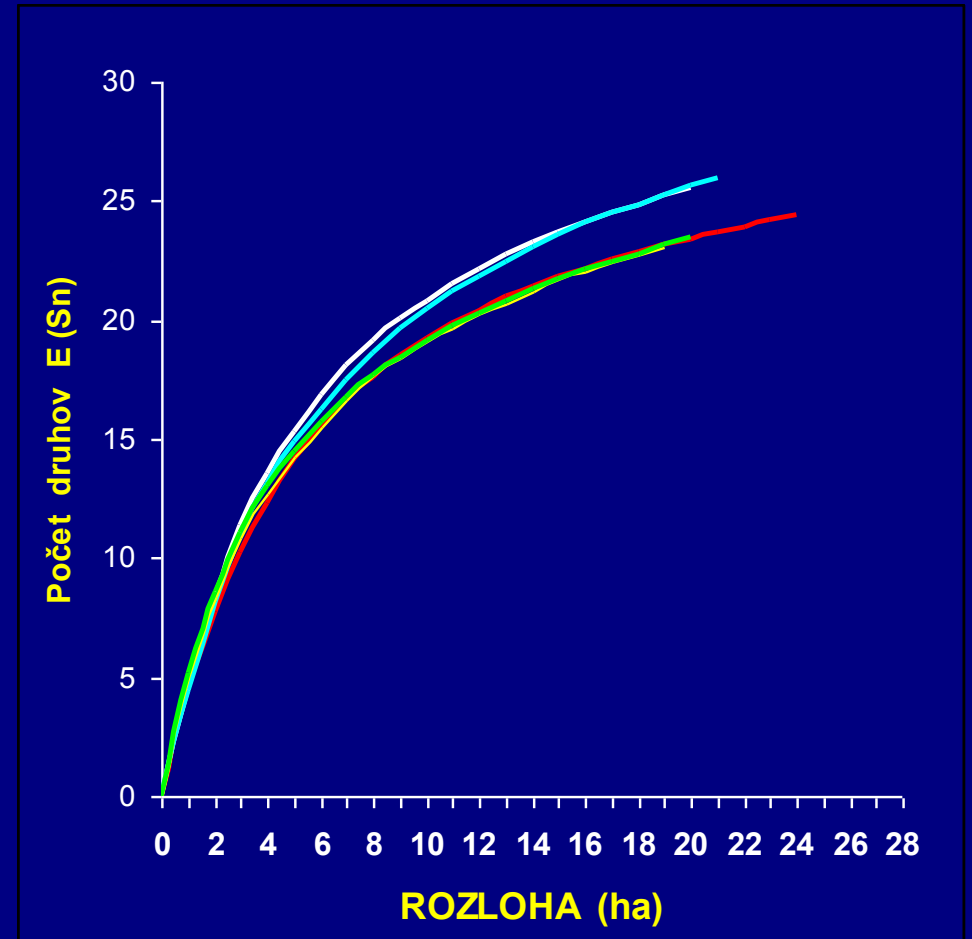
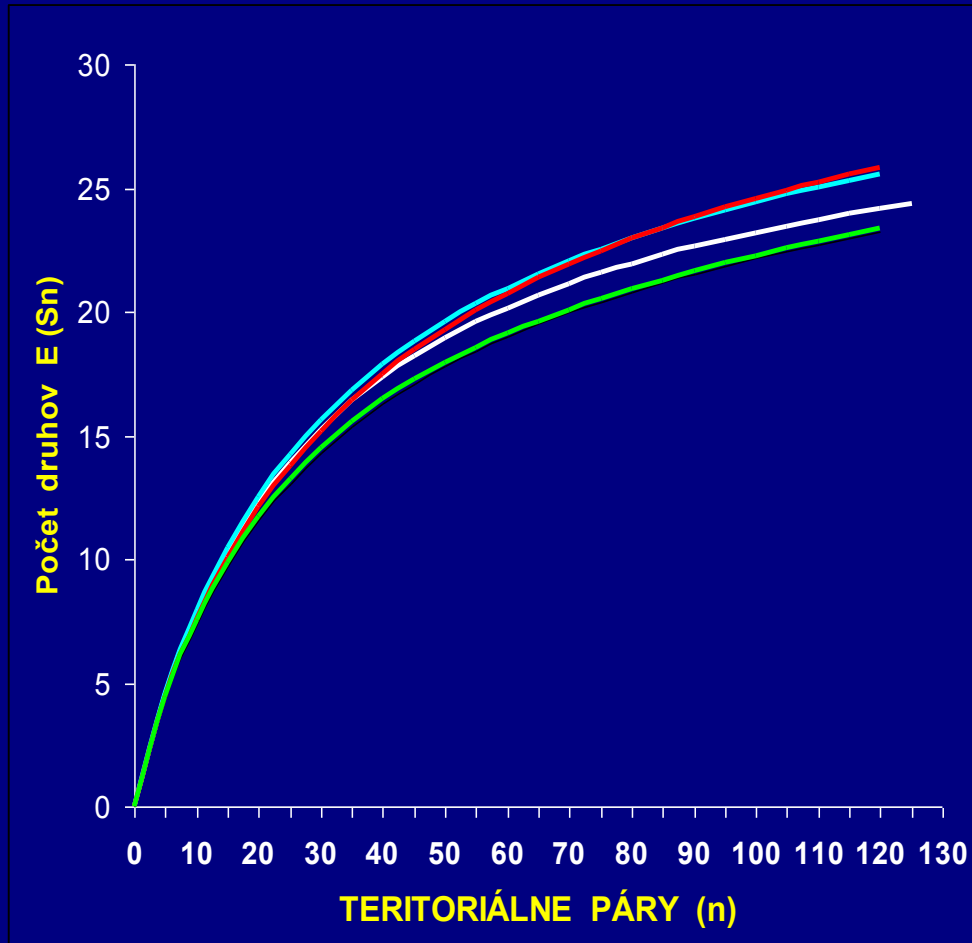
Počíta sa podľa vzorca, kde $E(S_n)$ je očakávaný počet druhov vo vzorke n jedincov vybraných

$$E(S_n) = \sum_{i=1}^S \left[1 - \frac{\binom{N - N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right]$$

náhodne zo vzorky, ktorá má N celkový počet jedincov, S druhov, N_i početnosť jednotlivých druhov.

Dajú sa pripraviť krivky očakávaného nárastu druhov s veľkosťou vzorky.

Zried'ovanie (rarefaction)



Indexy podobnosti kvalitatívnej (druhovej) štruktúry spoločenstiev

- Používajú sa na zhodnotenie podobnosti dvoch alebo viacerých spoločenstiev podľa podobnostiruhovej skladby.
- Typicky sa počítajú z nasledovných parametrov: a = celkový počet druhov prítomných v oboch vzorkách, b = počet druhov prítomných len vo vzorke 1, c = počet druhov prítomných len vo vzorke 2.

Najčastejšie používané sú:

Sørensenov kvalitatívny index (C_s)

$$C_s = 2a / 2a + b + c$$

Jaccardov index podobnosti (C_j)

$$C_j = a / a + b + c$$

Marczewski-Steinhausov index podobnosti (C_{MS})

$$C_{MS} = 1 - a / a + b + c$$

Indexy podobnosti kvantitatívnej štruktúry spoločenstiev

- Používajú sa na zhodnotenie štruktúrálnej podobnosti dvoch alebo viacerých spoločenstiev podľa podobnosti denzity alebo dominancie druhov.
- Typicky sa počítajú z nasledovných parametrov: x_{ij} = hustota alebo dominancia druhu i v spoločenstve j , x_{ik} = hustota alebo dominancia druhu i v spoločenstve k .

Najčastejšie používané sú:

Pearsonova korelácia:

$$1 - \frac{\sum_i (x_{ij} - \bar{x}_i)(x_{ik} - \bar{x}_k)}{\sqrt{\left[\sum_i (x_{ij} - \bar{x}_i)^2 \sum_i (x_{ik} - \bar{x}_k)^2 \right]}}$$

Bray-Curtisov kvantitatívny index:

$$1 - 2 \frac{\sum_i \min(x_{ij}, x_{ik})}{\sum_i (x_{ij} + x_{ik})}$$

Indexy podobnosti kvantitatívnej štruktúry spoločenstiev

Metrika Euklidovských vzdialeností:

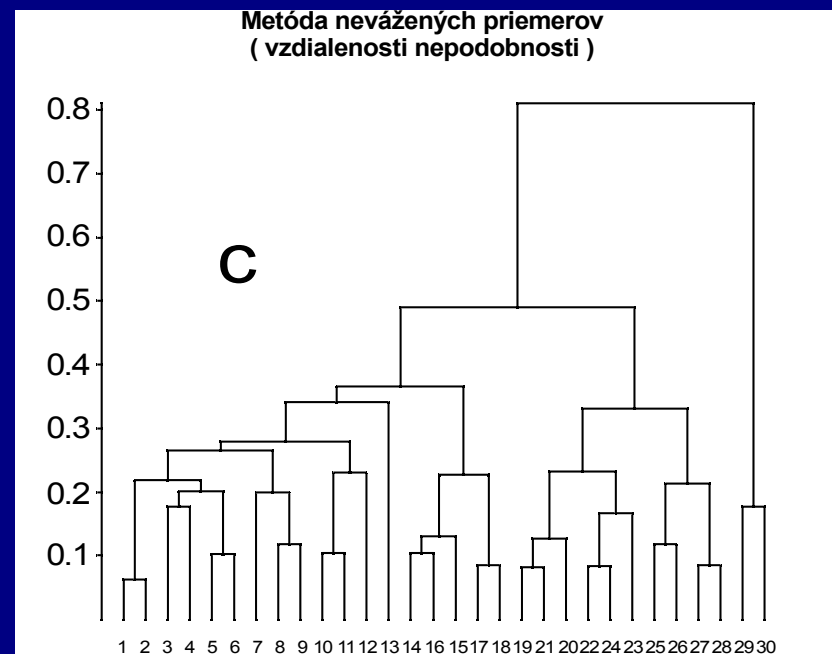
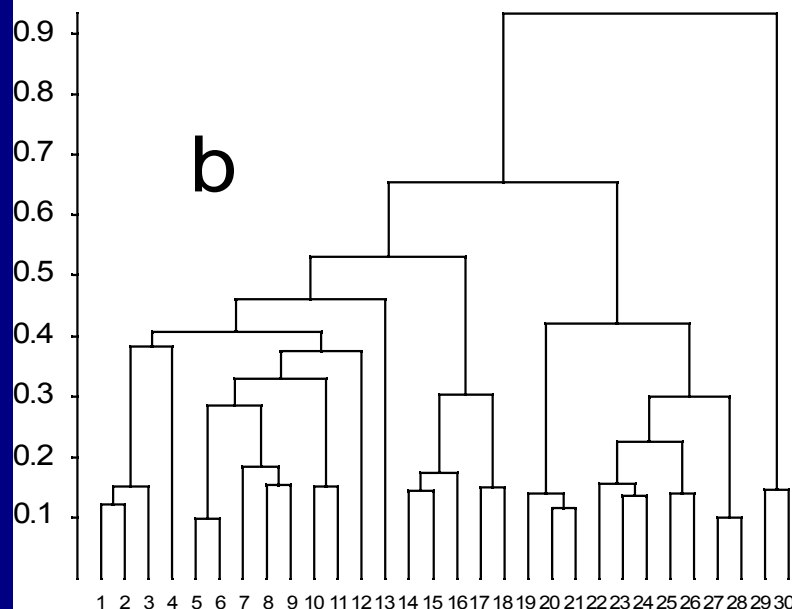
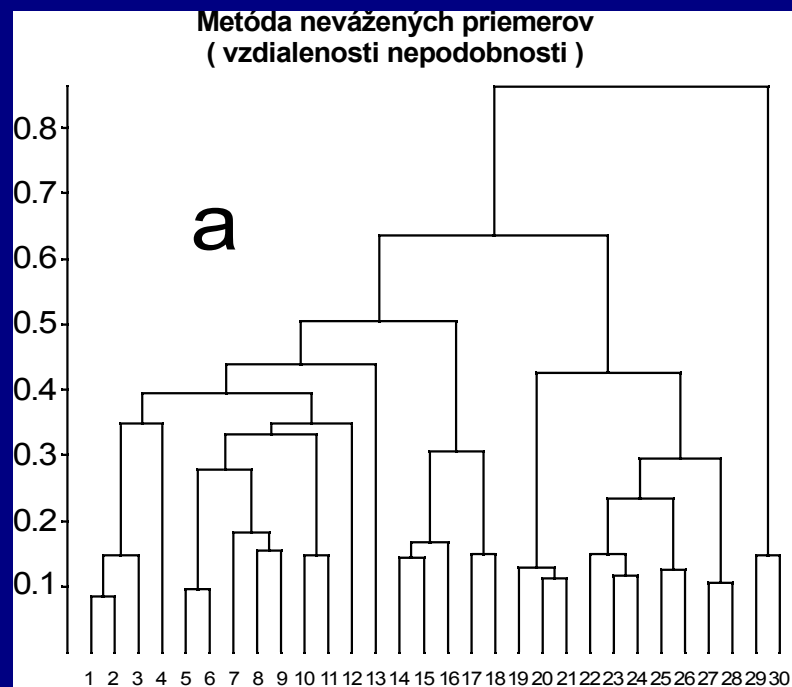
$$\sqrt{\sum_i (x_{ij} - x_{ik})^2}$$

Metrika tetivových vzdialeností:

$$\sqrt{2 \left[1 - \sum_i x_{ij} * x_{ik} / (\sqrt{\sum_i x_{ij}^2} + \sqrt{\sum_i x_{ik}^2}) \right]}$$

Sørensen-Czekanovského kvantitatívny index (I_{CS})

$$I_{CS} = \frac{2 \sum_i \min(n_{ij}, n_{ik})}{\sum_i n_{ij} + \sum_i n_{ik}}$$



Obr. 13. Dendrogramy podobnosti 14 ornitocenóz na základe výpočtu kvantitatívnej verzie Czekanowski-Sørensenovho indexu z matic dominancie (a), denzity (b) a kvalitatívnej verzie Sørensenovho indexu (c).

PREHĽAD SPOLOČENSTIEV A AUTOROV POUŽITÝCH DÁT:

- 1-3 Carici elongatae - Alnetum (Korňan nepublikované dáta)
- 4 Carici elongatae - Alnetum ekoton (Korňan nepublikované dáta)
- 5-6 Fraxino angustifoliae - Ulmetum (Korňan nepublikované dáta)
- 7-9 Ulmi - Fraxineta - Populi (Bureš & Maton 1984)
- 10-11 Fraxini - Querceta (Chytil 1984)
- 12 Querceto - Ulmetum (Pavelka 1988)
- 13 Salici - Populetum (Bohuš 1993)
- 14-16 Cytisio nigricantis - Quercetum (Kropil 1993)
- 17-18 Querceto - Carpinetum (Kropil 1993)
- 19-21 Dentario glandulosae - Fagetum (Kropil 1993)
- 22-24 Abieti - Fagetum (Kropil 1993)
- 25-26 Aceri - Piceetum (Kropil 1993)
- 27-28 Vaccinio myrtilli - Piceetum (Krištín 1990)
- 29-30 Vaccinio myrtilli - Pinetum mugo (Kocian 1994)

Dostupné programy na analýzu biodiverzity

Internetová stránka	Popis programu
viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS	EstimateS je programový balík na analýzu druhovej bohatosti. Počíta veľa indexov α a β diverzity. PC a Mac verzie.
www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.htm www.garyentsminger.com/ecosim	EcoSim je špecializovaný programový balík na analýzu nulovými modelmi v ekológii. Počíta zried'ovacie krivky a niektoré indexy diverzity. PC
www.irchouse.demon.co.uk	Species Diversity and Richness . Počíta veľa indexov druhovej diverzity (s použitím bootstrapu), odhady druhovej bohatosti, zried'ovacie krivky a indexy β diverzity. PC

Dostupné programy na analýzu biodiverzity

Internetová stránka	Popis programu
www.entu.cas.cz/png/PowerNiche/	PowerNiche počíta očakávané hodnoty pre niekoľko modelov rozdelenia ník. PC
www.primer-e.com/primer.htm	Primer software. Viacrozmerné techniky pre synekológiu. Zahŕňa indexy diverzity, krivky dominancie a Clarkove a Warwickove štatistiky taxonomickej rozdielnosti. PC
Prof. János Izsák: ijanos@elte.hu , program a manuál ponúka zadarmo	DIVERSI 2.2. Počíta bežne používané indexy druhovej diverzity, ich intervaly spoľahlivosti, testuje štatistickú rozdielnosť indexov, senzitivitu indexov a fit modelov druhovej abundancie vo vzťahu k nameraným údajom. PC