

ŁUKASZ GŁOWACKI

*Katedra Ekologii i Zoologii Kęgowców
Uniwersytet Łódzki
Banacha 12/16, 90-237 Łódź
E-mail: glowacki@biol.uni.lodz.pl*

CO TO JEST „PRAWDZIWA RÓŻNORODNOŚĆ” ORAZ PARTYCJONOWANIE RÓŻNORODNOŚCI?

WSTĘP

Porównywanie obiektów danych kategorii, osób, przedmiotów, zdarzeń czy zjawisk, to zapewne jedna z istotnych potrzeb człowieka od początku ludzkości. Staramy się w ten, mniej lub bardziej świadomy, sposób określić różnorodność danych kategorii. Na początku są to na ogół porównania powierzchowne, przypadkowe i emocjonalne, i nie zastanawiamy się nad ich miarodajnością. Zajawszy się nimi bardziej poważnie, a szczególnie w badaniach naukowych, napotykamy natychmiast na trudności metodologiczne. Pomimo bowiem ograniczania się do jakichś konkretnych typów, wielość aspektów porównywanych obiektów sprawia, że nie jesteśmy pewni naszych wniosków.

Podobnie jest w przypadku obiektów biologicznych takich jak zespoły/biocenozy, czyli zbiorowiska gatunków występujące na jakimś obszarze w jakimś przedziale czasu. Najczęściej porównujemy zbiorowiska tych samych grup zwierząt: ryb, ptaków, czy ssaków, i to znajdujących się w dość podobnych warunkach: ryby w tej samej rzece lub kilku rzekach, ptaki w tym samym lesie lub kilku lasach, itp., bowiem w przeciwnym razie odmiennosc grup zwierząt lub ich środowisk powodowałaby na ogół trudne do przekroczenia trudności metodologiczne i logiczne. Miarodajne porównanie mrówki ze słoniem jest chyba w jakikolwiek sposób niewykonalne nawet dla najwybitniejszych ekologów czy biologów.

Nawet przy takim podejściu ograniczamy się do pewnych aspektów, które wydają

się nam najważniejsze, czy też raczej wprowadzamy porównywane obiekty do pewnej pojedynczej kategorii pojęciowej. Tak więc, zarówno gatunki traktowane są jako jednakowożne w stosunku do siebie, jak i ich osobniki w stosunku do siebie (PEET 1974). Wydaje się to znacznym ograniczeniem i jest tak w istocie, ale inaczej nie byłibyśmy w stanie przedstawić różnorodności w formie wartości liczbowej, czyli w języku matematycznym skalaru, a tylko taka daje możliwość porównań.

Metody badania i porównywania różnorodności rozwijane są od kilkudziesięciu lat, ale kilkanaście ostatnich różniło się od dwóch wcześniejszych dekad wzmożonym postępowaniem w tej dziedzinie. Nie stworzono w tym najnowszym okresie co prawda całkowicie nowych koncepcji, ale wyjaśniono część zagadnień, które wcześniej były pogmatwane i logicznie niespójne. Niniejszy artykuł stara się przedstawić ten postęp i ilustruje go praktycznymi przykładami zastosowań. W tym celu opiszę najpierw podstawy badania różnorodności i wcześniejsze dokonania w tej dziedzinie, bowiem inaczej wywołybyby zrozumiałe tylko dla osób zajmujących się zawodowo tematem różnorodności biologicznej.

W artykule mówię o próbach, choć bardziej zainteresowani jesteśmy zespołami lub zbiorowiskami [posługując się nowszą terminologią, np. podręcznika ekologii WEINERA (2005), czy biocenozami (posługując się starszą terminologią, np. w polskim tłumaczeniu

podręcznika KREBSA (1997)], z których te próby zostały pobrane, i dla których są mniej lub bardziej reprezentatywne (GŁOWACKI i PENCZAK 2005). Rozróżnienie na próby i zespoły/zbiorowiska/biocenozy jest jednak odrębnym problemem, który nie jest dla poniższych rozważań istotny i dlatego nie będę się nim zajmował.

Jak porównać różnorodność prób B1 i B2 z Tabeli 1. Prawdopodobnie wielu czytelników zwróci uwagę na fakt, że liczba gatunków jest w nich taka sama. Tę identyczność wyraża najprostsza kategoria różnorodności i jej porównań: bogactwo gatunkowe, czyli po prostu liczba gatunków. Niezależnie od poglądu na pochodzenie, naturę i strukturę zespołów/biocenoz (KREBS 1997, MCINTOSH 1967), może ona zawsze być użyteczna.

Mimo prostoty dostarcza niemało informacji, a indeks podobieństwa gatunkowego:

$$\frac{2c}{a+b}$$

gdzie a i b to gatunki w poszczególnych próbach, a c to ich gatunki wspólne, stanowi najstarszą metodę ich porównań. Nasze próby B1 i B2 z Tabeli 1 mają podobieństwo $(2 \times 5)/(5+5)$, a więc równe 1. Wzór nie wymaga chyba wyjaśnień poza jednym: dlaczego w liczniku znajduje się podwojona liczba gatunków wspólnych? Jest ono proste i bardzo pragmatyczne. Dzięki podwojeniu liczby gatunków wspólnych indeks wyskalowany jest od zera (przy zupełnym braku podobieństwa) do jedności (przy pełnym podobieństwie), w przeciwnym razie byłby wyskalowany od zera do 0,5, co byłoby dość dziwne.

CO SKŁADA SIĘ NA RÓŻNORODNOŚĆ?

Wzór powyższy jest jednak całkowicie poprawny tylko wtedy, kiedy liczebności osobników reprezentujących poszczególne gatunki w dowolnej próbie są takie same, a dostatecznie poprawny, kiedy są one przynajmniej podobne. Niestety, nawet to drugie zdarza się rzadko, a pierwsze zupełnie wyjątkowo. Czym się wobec tego należy kierować przy podejmowaniu decyzji, czy wystarczy bogactwo gatunkowe czy nie? Jedynie najważniejszą metodą w badaniach naukowych: zdrowym rozsądkiem. Jest to niestety metoda tak subtelna i wyrafinowana, że umyka jakimkolwiek definicjom.

Kiedy liczebności poszczególnych gatunków zdecydowanie się różnią, porównywanie bogactwa gatunkowego może przynieść więcej szkody niż pożytku. Ilustruje to prosty przykład (PURVIS i HECTOR 2000). Gdy jedna próba składa się z gatunków A, B, i C w liczebnościach 6, 1, 1 osobników, a druga z gatunków D i E po cztery osobniki każdy, bogactwo gatunkowe pierwszej jest większe. Wydaje się nam jednak, że wynik ten nie bardzo pokrywa się z naszym poczuciem różnorodności. Mamy zupełną rację. Wkroczył tutaj bowiem drugi czynnik: równomierność rozkładu liczebności. Jest ona wyższa w drugiej próbie i stąd próba ta jest bardziej różnorodna (co można potwierdzić większością dostępnych do tego celu miar) od pierwszej, mimo iż posiada mniej gatunków.

Połączenie informacji o obu powyższych czynnikach, bogactwie gatunkowym i równo-

mierności rozkładu liczebności gatunków w jednym skalarze, tworzy nowy rodzaj miary: miarę różnorodności lub heterogeniczności lub dominacji lub równomierności (choć ta ostatnia nazwa jest szczególnie myląca, bowiem dotyczy w istocie obu czynników) (MAGURRAN 2004). Niejasność używanych terminów jest tutaj niestety bardzo duża.

Rozkład liczebności gatunków przedstawiany jest symbolicznie jako:

$$(p_1; p_2; p_3; p_4; \dots; p_M),$$

gdzie p_i to udziały poszczególnych gatunków, a M ich liczba. W postaci bezwzględnej, czy też mówiąc językiem matematycznym, wektorowej, będzie on wyglądać na przykład następująco:

$$(164; 123; 92; 69; 52)$$

gdzie poszczególne liczby są osobnikami danego gatunku, ale równie dobrze możemy ten wektor liczebności przedstawić w postaci liczebności względnych (WHITTAKER 1965):

$$(0,328; 0,246; 0,184; 0,138; 0,104),$$

który powstaje po podzieleniu liczebności bezwzględnej każdego gatunku przez ich sumę. Podany tu wektor jest przypadkiem tzw. ciągu geometrycznego, czyli takiego, w którym stosunek danej liczebności do poprzedniej (za wyjątkiem oczywiście pierwszej) jest stały. Ciąg tego typu dość rzadko występuje w przyrodzie, ale ze względu na

Tabela 1. Symulowane próby gatunków oraz policzone dla nich miary różnorodności.

A	Gatunki oraz miary różnorodności	Próby i ich liczebności				
		B1	B2	B3	B4(1+2)	B5(1x2)
	1	164	69	274	233	328
	2	123	123	163	246	246
	3	92	52	42	144	184
	4	69	164	19	233	138
	5	52	92	2	144	104
	Suma osobników	500	500	500	1000	1000
	Shannon	1,531	1,531	1,049	1,582	1,531
	Shannon maksymalny	1,609	1,609	1,609	1,609	1,609
	Shannon / Shannon maksymalny	0,951	0,951	0,652	0,983	0,951
	Simpson	0,232	0,232	0,415	0,211	0,232
	1-Simpson	0,768	0,768	0,585	0,789	0,768
	$N2$ (1/Simpson)	4,314	4,314	2,409	4,749	4,314
	$N1$ alfa/gamma	4,622	4,622	2,856	4,864	4,622
	$N1$ beta (dla B1-B2 oraz B1-B1)				1,052	1,000
	$N1$ gamma (dla B1-B2 oraz B1-B1)				4,864	4,622
B	$N1$ alfa/gamma (dla B1-B2-B3-B4-B5)	4,378				
	$N1$ beta (dla B1-B2-B3-B4-B5)	1,072				
	$N1$ gamma (dla B1-B2-B3-B4-B5)	4,694				
C	Gatunki	B1	B(2+3+4)		B5	
	1	164	576		328	
	2	123	532		246	
	3	92	238		184	
	4	69	416		138	
	5	52	238		104	
	$N1$ alfa/gamma (dla B(2+3+5))		4,683			
	$N1$ alfa (dla B1-(B2+B3+B4)-B5)		4,657			
	$N1$ beta (dla B1-(B2+B3+B4)-B5)		1,008			
	$N1$ gamma (dla B1-(B2+B3+B4)-B5)		4,694			
D	Gatunki	B(1+2+4+5)	B3			
	1	794	274			
	2	738	163			
	3	472	42			
	4	604	19			
	5	392	2			
	$N1$ alfa/gamma (dla B(1+2+4+5))	4,838				
	$N1$ alfa (dla B(1+2+4+5)-B3)	4,487				
	$N1$ beta (dla B(1+2+4+5)-B3)	1,046				
	$N1$ gamma (dla B(1+2+4+5)-B3)	4,694				
E	Gatunki	B(1+2+3+4)	B5			
	1	740	328			
	2	655	246			
	3	330	184			
	4	485	138			
	5	290	104			
	$N1$ alfa/gamma (dla B(1+2+3+4))	4,695				
	$N1$ alfa (dla B(1+2+3+4)-B5)	4,674				
	$N1$ beta (dla B(1+2+3+4)-B5)	1,004				
	$N1$ gamma (dla B(1+2+3+4)-B5)	4,694				

swoją strukturalną prostotę dobrze nadaje się do celów ilustracyjnych.

Różnica pomiędzy wartościami bezwzględными i względnymi ma (w przypadku prawie wszystkich miar różnorodności) charakter czysto techniczny, bowiem każdy program liczący zamienia pierwsze na drugie. Należy również pamiętać, że wielkość próby w żaden bezpośredni sposób (za wyjątkiem, z pośród tych częściej używanych, indeksu Brillouin (BRILLOUIN 1962)) nie wpływa na wartość jakiegokolwiek miary różnorodności czy równomierności (jeśli używamy go do pojedynczej próby, o czym za chwilę), bowiem identyczne zwielenokrotnienie liczebności każdego gatunku daje takie same wartości danej miary (HILL 1973).

Choć przez kilkadziesiąt lat rozwoju ekologii wymyślono wielką liczbę miar różnorodności, a wymyślić można nieskończenie wielką (PEET 1974, MAGURRAN 2004), to pierwsze dwie, SIMPSONA (1949) i SHANNONA (1949) (każda w kilku odmianach), są najpopularniejsze od początku do dziś [miara Shannona jest w istocie miarą informacji (LANDE 1996), bądź entropii (KEYLOCK 2005), zastosowaną jedynie jako miara różnorodności; odnośne rozróżnienie jest jednak odrębnym zagadnieniem, którego nie będę tutaj omawiał]. Miarom tym poświęcono mnóstwo prac badawczych oceniających zalety i wady (MAGURRAN 2004). Nie będę ich tutaj przytaczać, lecz zajmę się problemami najogólniejszymi. Czy zamiana miary bogactwa na miary różnorodności jest tylko korzyścią? Zwróćmy uwagę, że danymi „wejściowymi”, mówiąc językiem komputerowym, stał się zamiast jednowymiarowego skalaru (czyli ilości gatunków) wektor, jednostka wielowymiarowa o takiej ilości wymiarów jak liczba gatunków, co obok korzyści jest niestety jednocześnie również przysłowiowym otworzeniem „puszki Pandory”. Otworzeniem dlatego, że zredukowanie wielowymiarowej struktury do jednowymiarowego skalaru, co jest konieczne do dokonywania porównań, jest zadaniem

zawsze w pewnym stopniu subiektywnym, bowiem każdemu wymiarowi musimy nadać jakąś wagę.

Innym ograniczeniem miar różnorodności jest to, że nie biorą one pod uwagę, które gatunki są którymi. W rezultacie takie same wektory liczebności różnych gatunków dawać będą takie same wartości dowolnego indeksu. Próby o różnej strukturze gatunkowej, czyli o innych gatunkach, będą więc z punktu widzenia różnorodności identyczne. Inaczej mówiąc, wymiana gatunków zostanie całkowicie zamaskowana, co ma duże znaczenie przy formalnym porównywaniu prób – o czym za chwilę.

Kolejnym ograniczeniem jest fakt, że miary różnorodności stosowane są tradycyjnie w taki sposób, że gatunki taksonomicznie bliskie, np. z tego samego rodzaju, traktowane są tak samo jak gatunki z różnych rodzin czy nawet rzędów. W ostatnich kilkunastu latach powstało szereg koncepcji próbujących to ograniczenie przezwyciężyć poprzez tworzenie miar uwzględniających czynniki taksonomiczne (WARRICK i CLARKE 1995), filogenetyczne (WEBB 2000), morfologiczne czy funkcjonalne (IZSÁK i PAPP, 1995), a ostatnio pojawiły się nawet próby partycjonowania takich miar na różnorodność alfa i beta w układach wielu prób, o którym będzie mowa w dalszej części artykułu, w połączeniu z indeksem różnorodności kwadratowej Rao (RICOTTA 2005). Próby ich zastosowania kończą się jednak umiarkowanym sukcesem. Jednym z problemów dotyczących zastosowania na przykład u ryb jest fakt, że podziały taksonomiczne przebiegają u ryb w poprzek podziałów na ich najważniejsze gildie (rozrodcze i troficzne). Autor niniejszego artykułu, który zajmuje się zawodowo rybami słodkowodnymi, nie próbował dotąd stosować tych miar do ryb, podejrzewa jednak że uwzględnienie nawet dwóch czy trzech takich czynników może spowodować dużą ilość „szumu informacyjnego” w uzyskanych rezultatach.

FORMUŁA HILLA

Nie posłużyliśmy się do tej pory żadną miarą różnorodności łączącą bogactwo i równomierność liczebności gatunków. Każda dałaby oczywiście inne wyniki po zastosowaniu do naszej próby, ale powyższe uwagi stosują się do wszystkich. Nie będzie chyba zaskoczeniem, że różnorodność samych miar

różnorodności skłaniała od dawna badaczy do poszukiwania miary uogólnionej, która łączyła by ich właściwości. Tylko jedna próba i to sprzed wielu lat okazała się trwała. HILL (1973) opracował formułę:

$$N = (p_1^q + p_2^q + p_3^q + p_4^q + \dots + p_M^q)^{\frac{1}{1-q}}.$$

Zwróćmy uwagę, że jest to niewiele zmodyfikowany wektor liczebności względnych. Różni go dodanie podniesienia udziałów do potęgi q oraz dodanie wykładnika potęgi, do której należy podnieść ich sumę. Doszedł więc tylko jeden parametr. Tworzy on rodzinę wartości o przebiegu od minus do plus nieskończoności. Dla osób nie lubiących matematyki wzór może wydawać się skomplikowany, ale tak nie jest. Zauważmy że wartość wykładnika potęgi zmienia się od wartości zero przy $q = -\infty$, poprzez 1 przy $q = 0$, wartości nieokreślonej przy $q = 1$ (bowiem w mianowniku występuje wówczas zero) do zera przy $q = \infty$. Prześledźmy jak zmienia się wartość samej formuły N , podstawiając kilka specyficznych (dlatego, o tym za chwilę) wartości q do naszych danych. Przy $q=0$ otrzymujemy:

$$N0 = (0,328^0 + 0,246^0 + 0,184^0 + 0,138^0 + 0,104^0)^{\frac{1}{1-0}},$$

gdzie liczba dodana do N to symbol wartości q . Ponieważ wartość dowolnej liczby podniesiona do potęgi 0 wynosi 1, nasza suma równa się sumie gatunków. Z kolei wartość wykładnika, do której tę sumę należy podnieść, wynosi również 1, a ponieważ dowolna liczba podniesiona do potęgi 1 jest nią samą, więc wykładnik nic w naszej sumie nie zmienia. Ostatecznie otrzymujemy więc:

$$N0 = (1+1+1+1+1)^1.$$

Wzór HILLA (1973) przy wartości $q=0$ daje więc liczbę gatunków. Innymi słowy bogactwo gatunkowe jest wówczas jego szczególnym przypadkiem (co często nazywa się indeksem Hilla rzędu zerowego).

Sprawa wygląda zupełnie inaczej przy wartości $q = 1$. Wartość $N1$ jest nieokreślona, bowiem w mianowniku wykładnika potęgi pojawia się zero. Istnieje jednak granica (HILL 1973), do której dąży ciąg wartości N przy q zbliżającym się do jedności, o wartości e^H , gdzie H jest miarą różnorodności SHANNONA (1949):

$$H = -\sum_{i=1}^M p_i * \ln p_i,$$

a $\ln p_i$ jest logarytmem naturalnym liczebności względnej gatunku i . Z kolei, gdy $q=2$ otrzymujemy indeks, który jest odwrotnością miary Simpsona, czyli:

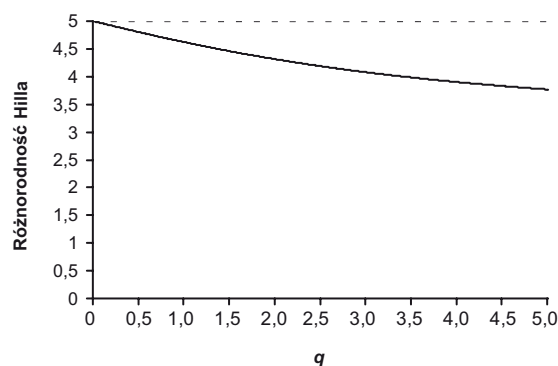
$$N2 = 1 / \sum_{i=1}^S (p_i^2).$$

Uogólnienie Hilla wiąże więc kilka miar różnorodności poprzez zmianę wartości q , choć w sposób idealny jedynie dla wartości $q = 0$. W przypadku innych miar prosta transformacja algebraiczna pozwala jednak przekształcić odnośne miary na warianty identyczne z N (JOST 2006, 2007). Indeksy oparte na danej wartości q nazywane są często punktowymi miarami różnorodności.

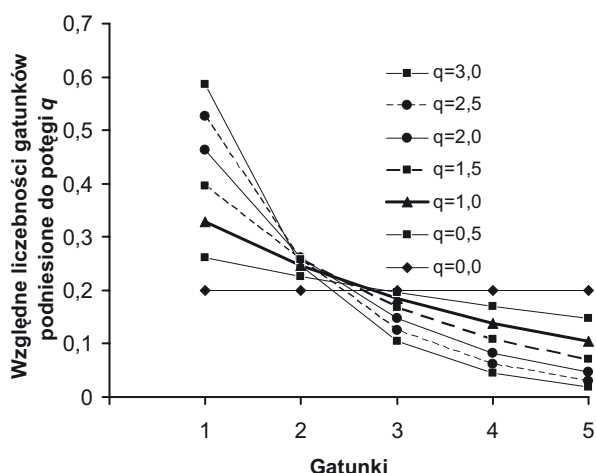
Wzór Hilla posiada jeszcze jedną cechę, która tak naprawdę jest najbardziej istotną. Dla każdej próby, w której wszystkie liczebności gatunków są identyczne, daje tę samą wartość, równą liczbie gatunków, obojętne przy jakiej wartości parametru q wykonamy obliczenia (Ryc. 1). Jest to tzw. „odpowiednik liczbowy standardowej miary różnorodności” (HILL 1973). Jest to tak ważne, bowiem umożliwia stworzenie spójnego systemu partycjonowania różnorodności, który przedstawiony jest poniżej (JOST 2006).

Wydawać by się mogło, że krzywa wartości N jako funkcji argumentu q jest skomplikowana. Nic bardziej mylnego (Ryc. 1), bowiem jest ona jednostajnie rosnąca od wartości równej zero przy $q = -\infty$, poprzez liczbę gatunków przy $q = 0$, a potem jednostajnie malejąca do zera przy $q = \infty$. Krzywa ta to profil różnorodności, a każda próba ma swoją unikalną, o nieco innym przebiegu, która zawiera praktycznie całą informację dotyczącą różnorodności danej próby. Ryc. 1 zawiera jej fragment od $q = 0$ do $q = 5$, bowiem jedynie fragment dla niskich dodatnich wartości q jest ważny dla badania różnorodności.

Krzywa ta odzwierciedla bardzo istotną cechę formuły Hilla. Wraz ze zmianą wartości q zmienia się waga przypisywana gatunkom rzadkim i pospolitym. Nie jest to może



Ryc. 1. Przebieg zmienności wartości różnorodności otrzymanych z formuły Hilla („prawdziwej różnorodności”) jako funkcja parametru q tej formuły (próba B1 z Tabeli 1). Efektywna liczba gatunków zaznaczona jest linią przerywaną.



Ryc. 2. Zmiana wartości jakie nadawane są poszczególnym gatunkom przez formułę Hilla w przykładowej próbie (B1 z Tabeli 1) w zależności od wartości parametru q .

oczywiste na Ryc. 1, ale mam nadzieję, że bardziej widoczne na Ryc. 2, na którym pokazałem przebiegi zmian względnej liczebności gatunków naszej przykładowej próby B1 jako funkcji q . Na osi odciętych gatunki uszeregowane są tam w kolejności od najliczniejszego do najmniej licznego. Możemy zakwalifikować więc gatunki 1 i 2 jako liczne, a 4 i 5 jako pospolite. Jest to podział dość umowny, bowiem kształt krzywej zmienia się nieco wraz ze zmianą argumentu, ale cały czas obraca się ona jakby wokół pewnej wyimaginowanej osi przebiegającej gdzieś pomiędzy gatunkiem nr 3 i 4. Ten obrót unaocznia właśnie zmieniającą się wagę przypisywaną

różnym kategoriom gatunków przez wzrastającą wartość q .

Przy wartości $q=0$ liczebności gatunków nie są więc w ogóle brane pod uwagę. Później jednak (dla każdego $q>0$) waga gatunków licznych rośnie, a pospolitych maleje. Pomiedzy $q=0$ a $q=1$ waga gatunków pospolitych jest jednak wciąż mniejsza, a rzadkich wciąż większa od wartości empirycznych, a więc formuła Hilla przypisuje pospolitym relatywnie mniejszą wagę niż rzadkim. Przy wartości $q=1$ (krzywa wytłuszczona) przypisywana waga jest taka, że gatunki mają identyczną relatywną ważność jak w próbie empirycznej. Od $q>1$ zależność zmienia się na odwrotną w stosunku do $q<1$, bowiem gatunkom pospolitym zaczyna być przypisywana waga większa od empirycznej (i coraz bardziej rosnąca) a rzadkim mniejsza (i coraz bardziej malejąca).

To, jaką wartość q przyjmujemy do porównywania różnych prób zależy od tego, jakemu przedziałowi liczebności gatunków chcemy nadać największą wagę. Dla celów ochrony przyrody, na przykład, bardziej zainteresowani możemy być gatunkami rzadkimi, z kolei dla celów maksymalizacji pogłowia zwierzyny łownej gatunkami licznymi. Nie ma tutaj żadnej reguły i nie sposób stwierdzić, że którykolwiek indeks punktowy, tzn. przy danej wartości q , jest lepszy do porównań od innych, a tym bardziej że istnieje indeks idealny. Jednakże przy $q=1$ otrzymujemy taki, który jest najbardziej „neutralny”, bowiem zarówno gatunkom rzadkim jak i pospolitym przypisuje (jak to wykazaliśmy powyżej) taką samą wagę jaką posiadają w próbie empirycznej.

ALFA ORAZ BETA STANOWI GAMME

Cały czas do tej pory zajmowaliśmy się różnorodnością wewnątrz pojedynczej próby. Jest to różnorodność alfa. Tymczasem bardziej interesuje nas na ogół porównywanie różnorodności pomiędzy próbami. Możemy oczywiście porównywać próby tylko pod względem różnorodności alfa. Tracimy jednak wówczas część informacji dotyczącej różnorodności. Unaoczni nam to eksperyment z Tabeli 1. Próby B1 i B2 mają tam takie same liczebności, tyle że dla innych gatunków. Ich różnorodności alfa mierzone dowolną miarą różnorodności są takie same (patrz dolny fragment części A tej tabeli). Połączmy próbę B1 raz z próbą B2, co da nam

próbę B4, a potem próbę B1 z jej kopią, co da nam próbę B5, i obliczmy te same co poprzednio indeksy. Zauważmy, że pomimo tego, iż wszystkie łączone próby miały takie same wartości indeksów przed połączeniem, otrzymały inne po połączeniu. Pojawia się tu więc jakby „sprzeczność” pomiędzy traktowaniem prób oddzielnie i łącznie.

Dzieje się tak dlatego, że przedstawienie liczebności gatunków w próbie B2 stwarza różnicę pomiędzy gatunkami prób B1 i B2, podczas gdy różnica pomiędzy próbą B1 i jej kopią wynosi oczywiście zero. Ta różnica nazywana jest różnorodnością beta, wymianą (ang. turnover) gatunków pomiędzy próbami.

mi. Przesunięcia w liczebnościach pomiędzy B1 i B2 nie mogły ujawnić się przy obliczaniu różnorodności alfa dla tych prób oddzielnie, dlatego różnorodność alfa dla B1 i B2 jest identyczna, ale pojawiły się przy liczeniu różnorodności alfa dla połączonych prób B1 i B2. Zauważmy, że tę „wymianę” gatunków rozumiemy szeroko: jest nią nie tylko całkowity zanik lub pojawienie się gatunku pomiędzy próbami lecz również same zmiany w liczebnościach gatunków wspólnych dla obu prób.

Chęć uwzględnienia tej dodatkowej informacji oraz przewyższenia powyższej „sprzeczności” legła prawdopodobnie u podstaw klasyfikacji różnorodności na alfa, beta i gamma (WHITTAKER 1960, 1972). Gamma jest globalną (regionalną) różnorodnością wielu (czy może raczej wielokrotnych) prób oraz może być partycjonowana na różnorodność alfa i beta. Ten intuicyjny podział został szybko i powszechnie przyjęty przez ekologów, ale jego realizacja, a szczególnie matematyczna formalizacja, stała się polem sporów na kilka dekad. Od lat 60. pojawiły się dwie szkoły: jedna twierdząca, że gamma powinna być sumą (MACARTHUR i współaut. 1966, LEVINS 1968), a druga iloczynem (WHITTAKER 1960) alfy i bety. Żadna jednak nie była w stanie przedstawić spójnego systemu, ani w okresie burzliwego rozwoju ekologii do lat siedemdziesiątych, ani w okresie mniejszego nią zainteresowania w latach późniejszych. Jedna bądź druga koncepcja wydawała się pasować do poszczególnych miar różnorodności, ale żadna do wszystkich naraz.

Jak bardzo trudno znaleźć tutaj właściwe rozwiązanie potwierdza praca KOLEFF i współaut. (2003), którzy przeanalizowali różnorodność beta w odniesieniu do danych dotyczących (jedynie) obecności, a nie liczebności gatunków. Zebrali oni 18 takich miar, które stosowane były w literaturze na przestrzeni kilku dziesiątków lat i stosując rozbudowane symulacje rozpatrywali ich różne właściwości. Żadna miara nie była jednak w pełni addytywna we wszystkich analizowanych przypadkach, a większość miar nie przeszła testu addytywności w większości przypadków. Dodajmy, że analiza addytywności miar alfa i beta nie była nawet głównym celem KOLEFF i współaut. (2003), a jedynie efektem ubocznym ich badań. Nikt chyba nie zebrał do tej pory i przeanalizował wszystkich wersji obliczania różnorodności beta dla wektorów liczebności.

Językowi puryści mogą się tutaj poczuć urażeni terminem „partycjonowanie”, podobnie jak, poniżej użytymi, „dekompozycja”, „addytywna”, i „multiplikatywna”. Mnie terminy te również nie specjalnie się podobają. Pozostanę jednak przy nich, bo są prawie że homofonami oryginalnych terminów angielskich, co ma tę przynajmniej zaletę, że zmniejsza możliwość nieporozumień, a mądrzejsi od mnie będą mogli je sobie zamienić na lepsze, bo bardziej polskie, jeśli takie znajdują. Wydaje mi się, że dobrym odpowiednikiem terminu „multiplikatywna” mogłoby być słowo „mnożnikowa”. Gorzej będzie z terminem „addytywna”: narzucający się polski odpowiednik „dodawcza” dla mnie brzmi sztucznie. „Partycjonowanie” z kolei musi swoim zakresem znaczeniowym obejmować zarówno odejmowanie, jak i dzielenie: narzucający się „rozkład” byłby dobry, bo jest używany w matematyce w podobnym znaczeniu w wyrażeniu „rozkład na czynniki”, gdyby nie to, że chyba tylko w tym kontekście. W innych kontekstach naukowych kojarzy się z tym, co po angielsku nazywa się „distribution”. Z kolei w polskim znaczeniu potocznym słowo to kojarzy się chyba bardziej z „rozkładaniem na łopatkę”, więc zdecydowanie nie pasuje.

Wracając do meritum, próby addytywnego i hierarchicznego partycjonowania różnorodności pomiędzy wiele prób/zespołów (ang. multiple samples/communities) podjęto, z częściowo pozornym, jak się później przekonamy, sukcesem wiele lat wcześniej. LEWONTIN (1972) przedstawił odnośną koncepcję, choć zastosował ją do problemów genetyki, a ALLAN (1975) zaadaptował to partycjonowanie do celów ekologicznych [opierając się częściowo na pomysłach, których autorami byli LEVINS (1968) oraz PIELOU (1967)], oraz podając przykłady jej zastosowania do hierarchicznej klasyfikacji kilku fikcyjnych zbiorów danych o różnych wektorach liczebności. Wszystkie te koncepcje oparte były wyłącznie na mierze różnorodności Shannona i formalnie przypominały analizę wariancji. Z trudnych do ustalenia przyczyn nie wzbudziły one wśród ekologów większego zainteresowania. Dodać wypada, że ani ALLAN (1975), ani LEVINS (1968) ani PIELOU (1967) nie odnosili swoich rozważań do paradygmatu różnorodności alfa, beta i gamma, lecz posługiwali się terminem hierarchicznego partycjonowania (ang. apportionment) różnorodności.

Dokonania ALLANA (1975) odkryte zostały na nowo dwie dekady później, w pracy której autorem był LANDE (1996). LANDE (1996) przeanalizował miary różnorodności z punktu widzenia takich cech jak wklęsłość (ang. concavity) (LEWONTIN 1972), partycjonowanie różnorodności (ang. partitioning of diversity) oraz właściwości próbkowania (sampling properties) (SMITH i GRASSLE 1977). Wklęsłość, to właściwość miar różnorodności polegająca na nieprzekraczaniu przez różnorodność alfa różnorodności gamma, co może zachodzić w przypadku wielu indeksów przy liczeniu średniej różnorodności dla wielu prób, a właściwości próbkowania to reprezentatywność miary obliczona na podstawie próby w stosunku do badanego zespołu/biocenozy, głównie rozpatrywana z punktu widzenia wielkości próby. LANDE (1996) rozważał te czynniki dla trzech miar: bogactwa gatunkowego, miary różnorodności SHANNONA (1948) (z wariantami) i miary różnorodności SIMPSONA (1949) (z wariantami). LANDE (1996) najwyżej ocenił indeks Simpsona, a dokładniej jego wariant Gini-Simpson o wzorze:

$$1 - \sum_{i=1}^S p_i^2$$

i wykazał wklęsłość tych trzech miar w przeciwieństwie do innych miar różnorodności. Opowiedział się także zdecydowanie po stronie addytywnego partycjonowania różnorodności, co było według Landego szczególnie korzystne w hierarchicznych układach badawczych (ang. hierarchical experimental designs) (KREBS 1989).

LANDE (1996) oraz wspierający jego koncepcję VEECH i współaut. (2002) oraz KEYLOCK (2005) wywarli bardzo znaczny wpływ na ekologów, bowiem na przełomie stuleci pojawiło się wiele studiów stosujących addytywne partycjonowanie różnorodności w hierarchicznych układach badawczych, najczęściej przy użyciu trzech powyżej wspomnianych miar (WAGNER i współaut. 2000, FOURNIER i LOREAU 2001, CRIST i współaut. 2003, CRIST i VEECH 2006; i inni). Stosowano je głównie do roślinności i bezkręgowców. Wydawało się, że znaleziono w końcu ostateczny sposób na badanie i hierarchiczne partycjonowanie różnorodności.

„PRAWDZIWA RÓŻNORODNOŚĆ” I NIEZALEŻNOŚĆ BETA OD ALFA

Analiza, którą wykonał JOST (2006, 2007) okazała się dla tych autorów dość „zimnym prysznicem”. Jost nie kwestionował większości ustaleń, których autorem był LANDE (1996). Skoncentrował się natomiast na zależności różnorodności beta od alfa, którą LANDE (1996) zignorował. JOST (2006, 2007) wykazał, że chociaż miary takie jak różnorodność SHANNONA (1948) czy SIMPSONA (1949) formalnie umożliwiają spójne (i addytywne) partycjonowanie różnorodności, to często prowadzą do sprzecznych z intuicją rezultatów. Jest tak dlatego, że różnorodność alfa wpływa na różnorodność beta, a wpływa tym bardziej im wyższa jest liczba gatunków. Musi tak być chociażby dlatego, że w addytywnej definicji różnorodności różnorodność beta definiowana jest jako gamma minus alfa, z kolei alfa na ogół jest wysoka jeśli liczba gatunków jest wysoka. Inaczej mówiąc jeśli alfa ma wysoką wartość to beta będzie miało niską, mimo że może to być sprzeczne z intuicyjnym odczuciem każdego ekologów. W skrajnych sytuacjach prowadzi to do absurdów. Np. różnorodność beta obliczona przy pomocy indeksu Gini-Simpson pomiędzy dwoma biocenozami arktycznymi posiadającymi po dwa te same gatunki każdy (jedna

w proporcjach 40 i 60%, a druga 20 i 80%) okaże się trzy razy wyższa niż ta obliczona pomiędzy dwoma lasami tropikalnymi posiadającymi po 500 gatunków i ani jednego gatunku wspólnego.

JOST (2006, 2007) udowodnił więc, że ani miara SHANNONA (1948) ani SIMPSONA (1949) nie są odpowiednie dla zgodnego z intuicją obliczania i partycjonowania różnorodności. Nie ograniczył się jednak do krytyki. Udowodnił możliwość spójnego partycjonowania różnorodności, tyle że w inny sposób. Jego logiczno-matematyczną podstawą są właśnie „odpowiedniki liczbowe standardowych miar różnorodności”, czyli wartości wzoru, który podał HILL (1973), przy odpowiednich wartościach q . JOST (2007) nadał tej koncepcji nazwę „prawdziwa różnorodność” (ang. true diversity). Partycjonowanie to musi być jednak multiplikatywne (a nie addytywne), czyli różnorodność gamma jest wówczas iloczynem różnorodności alfa i beta, a nie ich sumą. Takie partycjonowanie może być spójne i intuicyjnie poprawne przynajmniej dla $q = 0$, $q = 1$ i $q = 2$. Jednakże pamiętajmy, że przy $q = 0$ mamy do czynienia z bogactwem gatunkowym, czyli bardzo ubogą wersją różnorodności. Z kolei przy $q = 2$ spójne

i intuicyjnie poprawne partycjonowanie jest możliwe jedynie dla prób o równej wadze. Trzeba jeszcze dodać, że multiplikatywne partycjonowanie nie wykorzystuje tej samej jednostki miary dla różnorodności beta co dla alfa (którą jest liczba gatunków), podczas gdy tej samej jednostki używa partycjonowanie addytywne.

Jedynie różnorodność $N1$ (czyli rzędu pierwszego, przy $q=1$), umożliwia, po pierwsze, spójne i intuicyjnie poprawne partycjonowanie różnorodności prób o różnej wadze, a po drugie nadanie gatunkom rzadkim i liczny tego samego znaczenia. Różnorodność ta to tzw. wykładniczy Shannon, czyli miara która jest podstawą logarytmów naturalnych podniesioną do potęgi miary różnorodności SHANNONA (1948). Wynika z tego uprzywilejowana pozycja tej miary w odnośnych badaniach. Różna waga prób jest najczęściej in-

terpretowana jako różna liczebność poszczególnych prób, ale możliwe są i inne kryteria. Przede wszystkim jednak partycjonowanie to może być także hierarchicznie, czyli na wielu poziomach (choć nie jednocześnie, jak jest to możliwe w addytywnej wersji LEWONTINA (1972) i ALLANA (1975)). Wzory, które podał JOST (2007), umożliwiają obliczanie różnorodności alfa, beta i gamma dla dowolnej liczby prób i pogrupowanych w dowolny sposób. Alfa i beta są wówczas średnimi ich wartościami pomiędzy grupami. Interpretacja biologiczna miary $N1$ jest taka, że jest to liczba gatunków licznych (czyli o wysokich liczebnościach), natomiast miary $N2$ taka, że jest to liczba gatunków bardzo licznych (HILL 1973) w próbie. Na koniec zaznaczmy, że rozdzielanie różnorodności alfa od beta ma charakter formalny, a nie przyczynowo-skutkowy, którego istnienia nie można wykluczyć.

RÓŻNORODNOŚĆ PARTYCJONOWANIA RÓŻNORODNOŚCI

Rozważmy możliwości partycjonowania na przykładzie, którego dane znajdują się w Tabeli 1A. Załóżmy, że nasze próby B1 do B5 są rezultatami na przykład połowów ryb przeprowadzonych w dorzeczu składającym się z trzech rzek: próba B1 to wynik połowu na stanowisku na rzece I, podczas gdy B2, B3 i B4 na trzech stanowiskach na rzece II, a B5 stanowiska na rzece III. Jednym ze sposobów porównania różnorodności będzie potraktowanie prób na tym samym poziomie. Tabela 1B pokazuje otrzymane wyniki. $N1$ alfa to średnia różnorodność alfa dla każdej z tych pięciu prób, $N1$ beta to średnia różnorodność beta pomiędzy nimi, a $N1$ gamma to globalna (regionalna) bioróżnorodność. Takie podejście może mieć sens np. gdy stanowiska na rzece II rozmieszczone są w górnym, środkowym oraz dolnym biegu rzeki, a więc wszystkie próby reprezentują zupełnie odmienne jej fragmenty, z kolei rzeki I i III to dopływy położone pomiędzy tymi stanowiskami. Takie pogrupowanie będzie właściwe jeśli testowana hipoteza badawcza zakłada, że każde zbadane stanowisko reprezentuje odmienne środowisko w ramach tej zlewni rzek.

Nasze próby możemy jednak potraktować również jakby były na różnym poziomie. To znaczy możemy chcieć stwierdzić jak różnorodność wygląda pomiędzy całymi rzekami, a nie poszczególnymi próbami. Takie podejście byłoby korzystne, gdyby próby B2, B3 i B4 były przyległymi czy pobl-

skimi odcinkami, a więc gdybyśmy chcieli przetestować hipotezę, że są one jakościowo odrębne od stanowisk na dopływach. Aby tego dokonać musielibyśmy połączyć B2 z B3 i B4 w jedną próbę (bowiem pochodzą one z jednej rzeki) i porównać z pozostałymi dwoma (niepołączonymi) z dwóch pozostałych rzek. Wyniki tej operacji przedstawia Tabela 1C. Zauważmy, że $N1$ alfa i $N1$ beta jest wówczas inne (odzwierciedlając podział na innym poziomie), ale $N1$ gamma (czyli różnorodność regionalna) jest taka sama. Przy tym podziale różnorodności system partycjonowania jest więc całkowicie spójny z poprzednim podziałem.

Założmy dalej, że chcemy stwierdzić jak ma się różnorodność pojedynczego stanowiska, dajmy na to B3, do całej różnorodności regionalnej, a więc wykonać porównanie na znowu innym poziomie. Musimy w tym celu połączyć w jedną nasze próby B1, B2, B4 i B5 i ich sumę porównać z B3. Wyniki przedstawia Tabela 1D. Znowu otrzymaliśmy inne wartości $N1$ alfa i $N1$ beta, ale tę samą wartość $N1$ gamma. W końcu możemy porównać rzekę III z rzekami I i II potraktowanymi łącznie. Wyniki przedstawia Tabela 1E. To ostatnie podejście byłoby podobne do siebie, ale odmienne od dopływu III, a więc testowalibyśmy hipotezę o odmienności ichtiofauny dopływu III od reszty zlewni.

Nasz przykład jest typem tzw. niezbalansowanego hierarchicznego układu badawczego (KREBS 1989), tj. takiego, który posiada różne liczby elementów (tutaj prób) w grupach (za grupy przyjmuję rzeki). Multiplikatywne partycjonowanie równie dobrze nadaje się oczywiście do hierarchicznego układu zbalansowanego (KREBS 1989). W hierarchicznym układzie badawczym zainteresowani jesteśmy głównie statyczną różnicą na różnych poziomach, a nie zmiennością wzdłuż jakiegoś gradientu. Uogólniając można powiedzieć, że stosując „prawdziwą różnorodność” możemy łączyć próby na dowolne sposoby na dowolnym poziomie (choć nie na różnych poziomach jednocześnie). Mimo to za każdym razem zachowana zostanie ta sama różnorodność regionalna. Jest to pierwszy system umożliwiający przeprowadzenie partycjonowania różnorodności gamma na różnorodność alfa i beta w spójny a jednocześnie intuicyjnie poprawny sposób.

Być może czytelnika zaskakuje niska wartość różnorodności beta, zawsze niewiele wyższa od jedności, w naszych przykładach. Wynika ona z tego, że wszystkie omawiane

próby mają tę samą liczbę i takich samych gatunków. Kiedy wymiana gatunków jest bardzo duża, to znaczy wiele gatunków jest specyficznych dla danych prób oraz gdy na przykład występują duże różnice w liczebnościach gatunków, beta przyjmuje również duże wartości. Wartość beta mieści się w przedziale od jedności (jeśli próby są identyczne) do wartości równej ilości prób, kiedy są one całkowicie różne, czyli żadne nie mają gatunków wspólnych. Tak więc dwie próby bez gatunków wspólnych mają różnorodność beta równą 2, trzy bez gatunków wspólnych mają równą 3, itp.

Natomiast zastosowanie naszej koncepcji badania różnorodności jest mniej odpowiednie dla gradientowego układu badawczego (KREBS 1989). Dlaczego? Otóż w układach takich zainteresowani jesteśmy tym, jak różnorodność zmienia się z próby na próbę, w czasie lub w przestrzeni. Ponieważ różnorodność alfa i beta są jedynie średnimi ich wartościami dla prób (czy grup prób) badanej grupy (podobnie zresztą jak w addytywnej koncepcji partycjonowania różnorodności), charakter zmienności wzdłuż gradientu może

Tabela 2. Symulowane próby ilustrujące kierunkowe (I, II) oraz okrężne (III, IV) schematy rozmieszczenia gatunków w próbach, których różnorodność była obliczona przy użyciu miar różnorodności Hilla (NI). I i III to grupy prób, podczas gdy II i IV to skrajne pary prób grup I i III.

Gatunek	1	2	3	4	5	6	Liczebność próby	NI alfa	NI beta	NI gamma
Próba										
I	Liczebności gatunków									
a	3	3	0	0	0	0	6			
b	0	3	3	0	0	0	6			
c	0	0	3	3	0	0	6	2	2,872	5,743
d	0	0	0	3	3	0	6			
e	0	0	0	0	3	3	6			
II										
a	3	3	0	0	0	0	6	2	2	4
e	0	0	0	0	3	3	6			
III										
A	3	3	0	0	0	0	6			
B	0	0	3	3	0	0	6			
C	0	0	0	0	3	3	6	2	2,872	5,743
D	0	0	3	3	0	0	6			
E	3	3	0	0	0	0	6			
IV										
A	3	3	0	0	0	0	6	2	1	2
E	3	3	0	0	0	0	6			

zostać znacznie zamaskowany, bowiem jedna wartość beta może odpowiadać różnym typom tej zmienności. Ilustruje to przykład podany w Tabeli 2. Zwróćmy uwagę, że obie grupy prób (czyli części I i III Tabeli 2) mają taką samą różnorodność H' alfa, beta i gamma. Mimo to są to zupełnie różne układy, bowiem w przypadku I (próby a-e) następuje kierunkowa wymiana gatunków, natomiast w III (próby A-E) wymiana okrzęzna, czyli rozkład liczebności wraca na koniec do stanu początkowego. Obliczenie różnorodności dla tych dużych grup całkowicie ukryje ich odmienny charakter zmienności wzdłuż gradientu. Charakter ten ujawnia jedynie obliczenie wartości różnorodności H' dla prób

skrajnych każdej grupy (Tabela 2, części II i IV).

Zjawisko powyższe występuje między innymi z powodu trudności określenia informacji dzielonej przez więcej niż dwie próby przez „prawdziwą różnorodność”. Wydawać by się mogło że jest to problem banalny, ale dopiero w 2008 r. CHAO i współaut. (m.in. Jost) zaproponowali pewien sposób jego przezwyciężenia. Ich propozycja jest jednak skomplikowana, dwustopniowa, wymagająca wprawdzie przeprowadzenia symulacji i oddzielnych obliczeń dla każdej ilości prób. Obliczenia służą wówczas określeniu informacji wspólnej dla więcej niż dwóch prób dla wybranej wartości q .

PARTYCJONOWANIE PRAWDZIWYCH DANYCH

To, jak „prawdziwa różnorodność” wygląda w zastosowaniu do konkretnych danych, przedstawia Tabela 3. Zawiera ona dane, obliczenia różnorodności gamma rzędu pierwszego, oraz partycjonowanie tej różnorodności na alfa i beta u ryb rzeki Czarnej Orawy oraz jej czterech bezpośrednich dopływów. W części A Tabeli 3 obliczono średnie wartości różnorodności alfa i beta dla 22 prób z dorzecza. Zwróćmy uwagę że możliwy przedział różnorodności beta jest pomiędzy 1 a 22. Ta druga wartość występowałaby tylko wtedy, gdyby każda próba zawierała tylko jeden gatunek i w takiej samej liczebności. Inaczej mówiąc beta dla H' to tak naprawdę $0,744/21$ (bowiem dolną granicą jest jeden, a nie zero).

W części B Tabeli 3 dane zsumowano dla każdej rzeki oddzielnie. Obliczenie miar Hilla dla tak uzyskanych pięciu prób obrazuje, że rzeki mniej różnią się średnio pod względem występujących w nich gatunków niż próby od siebie, jednak wymiana gatunków pomiędzy rzekami jest relatywnie większa ($0,248/4$ vs. $0,744/21$). Zwróćmy uwagę, że różno-

rodność gamma jest cały czas taka sama, bowiem te same próby były brane pod uwagę, tyle że zsumowane w inny sposób. Z kolei zsumowując dane prób ze wszystkich dopływów i porównując ze zsumowanymi próbami z głównej rzeki otrzymamy informację jak główny ciek różni się od swoich głównych dopływów (część C Tabeli 3). Widzimy, że różnica w różnorodności jest znacznie większa niż w przypadku potraktowania rzek oddzielnie, bowiem różnorodność beta wynosi $0,128/1$, czyli Czarna Orawa bardziej różni się od swoich dopływów (potraktowanych łącznie) niż rzeki tej zlewni od siebie nawzajem, kiedy potraktowane zostały oddzielnie.

W końcu możemy poszukać odpowiedzi na pytanie, czy poszczególne dopływy różnią się od pozostałych rzek zlewni (czyli od różnorodności regionalnej). Odpowiedź na to pytanie znajduje się w częściach D-G Tabeli 3. Widzimy tam, że ryby stanowisk na rzece Zubrzycy najbardziej różnią się pod względem różnorodności od całego regionu/dorzecza (H' beta = $0,123/1$), a stanowiska rzeki Piekielnik najmniej (H' beta = $0,007/1$).

PODSUMOWANIE

1) Zagadnienie zależności pomiędzy badanym obszarem a występującą na nim różnorodnością gatunkową zwierząt i roślin było aktualne od dziesiątków lat, ale w ostatnich dwóch dekadach stało się jednym z centralnych problemów ekologii (MAGURRAN 2004);

2) Logiczną formalizacją tego zagadnienia stał się podział, powszechnie zaakcepto-

wany przez ekologów w połowie XX w., na różnorodność wewnątrz próby/biocenozy/zespołu (różnorodność alfa), różnorodność pomiędzy nimi (różnorodność beta), oraz różnorodność regionalną, innymi słowy łączną różnorodność z danego regionu (różnorodność gamma);

Tabela 3. Próby ryb pobrane w zlewni rzeki Czarnej Orawy oraz partycjonowane wartości „prawdziwej różnorodności” (miar Hilla) dla różnych sposobów grupowania prób.

Gatunek																								
A																								
Próba (numer)	minóg ukraiński	pstrąg potokowy	głowacica	lipień	szczupak	pioł	jelec	klen	strzebla	kiełb	brzana	brzanka	ukleja	piekielnica	śliz	węgorz	miętus	okoń	jazgarz	głowacz białopłetwy				
1									7						1						5			
2	2			3		16			29									23						
3	14	10		7		11	1		43				4					27						
4	30	1		3		15	1	5	34	1								11						
5		1				46	2	5	89				4					49						
6						7		2	174				6		8			62						
7						70		19	154	25			2		20			108	1					
8						157		23	129	2			27		2			44						
9		3	1	1	1	147	13	44	6	32	1	217	11					33	2					
10		3				4			2									5						
11	Piekiel- nik	1				21		1	22			6				1		3						
12						2	2		35			7			1			21	3					
13		2																		1				
14																				3				
15																								
16	Zubrzyca					18		19	390		4				24									
17									490						70			64						
18	Sylec								18															
19	Sylec					18	7	7	41				40		5									
20															2		1	15	2					
21	Lipnica	2							143				12											
22		3							148						4									
	Lipnica	1				3	25	17	97			1			1			192						
B																								
N1 alfa = 3,116																								
N1 beta = 1,744																								
N1 gamma = 5,433																								
Suma st 1-9 (Czarna Orawa)																								
Suma st 10-12 (Piekielnik)																								
				46	15	1	13	1	469	17	98	665	35	25	1	260	82		357	3	2	8		
					4				27	2	1	59				13	1	1	29	3	3			

Suma st 13-16 (Zubrzyca)	2	18	19	880	4	94	64	4
Suma st 17-19 (Sylęc)		18	7	59		40	1	27
Suma st 20-22 (Lipnica)	6	3	25	388		1	12	33
N1 alfa =				4,351				
N1 beta =				1,248				
N1 gamma =				5,433				
C								
Suma st 1-9 (Czarna Orawa)	46	15	1	13	1	469	17	98
Suma st 10-22	12	66	34	44	35	25	1	260
					4	54	12	107
						1	1	300
N1 alfa =				4,816				
N1 beta =				1,128				
N1 gamma =				5,433				
D								
Suma st 10-12 (Piekielnik)	4	27	2	1	59	13	1	29
Suma st 1-9,13-16,17-19, 20-22	46	23	1	13	1	508	49	141
						35	29	1
						301	12	188
						1	628	3
						4	72	
N1 alfa =				5,395				
N1 beta =				1,007				
N1 gamma =				5,433				
E								
Suma st 13-16 (Zubrzyca)	2	18	19	880	4	94	64	4
Suma st 1-9,10-12,17-19,20-22	46	25	1	13	1	517	51	123
						35	25	1
						314	12	95
						1	1	593
						3	7	68
N1 alfa =				4,838				
N1 beta =				1,123				
N1 gamma =				5,433				
F								
Suma st 17-19 (Sylęc)		18	7	7	59	40	7	1
Suma st 1-9,10-12,13-16,20-22	46	27	1	13	1	517	44	135
						35	29	1
						274	12	182
						1	642	3
						5	45	
N1 alfa =				5,324				
N1 beta =				1,02				
N1 gamma =				5,433				
G								
Suma st 20-22 (Lipnica)	6	3	25	17	388	1	12	5
Suma st 1-9,10-12,13-16,17-19	46	21	1	13	1	532	26	125
						35	29	1
						313	184	1
						1	465	3
						7	39	
N1 alfa =				5,094				
N1 beta =				1,066				
N1 gamma =				5,433				

3) Matematyczna formalizacja tego zagadnienia wytworzyła z jednej strony dwie przeciwstawne koncepcje: addytywnego (suma alfy i bety) oraz multiplikatywnego (iloczyn alfy i bety) partycjonowania różnorodności gamma pomiędzy próbami/zespołami/biocenozami, a z drugiej strony propozycje niezliczonych miar różnorodności alfa i beta;

4) Żadna z powyższych koncepcji nie była formalnie spójna do czasu kiedy LEVINS (1968), PIELOU (1967) oraz LEWONTIN (1972) i ALLAN (1975) stworzyli metody addytywnego i hierarchicznego partycjonowania różnorodności w oparciu o miarę różnorodności SHANNONA (1948);

5) Addytywne partycjonowanie umożliwiałoby matematycznie spójną dekompozycję różnorodności na różnych hierarchicznych poziomach dla wielokrotnych prób/zespołów/biocenoz (szczególnie w postaci ich średnich wartości alfa i beta (wariant Lewontina i Allana)); metody te okazały się jednak niezdolne do jednoznacznego oddzielania alfy i bety, co prowadzi do niejasnych wyników, szczególnie przy dużych różnicach w liczbie porównywanych gatunków.

6) Koncepcja HILLA (1973) była najistotniejszą próbą uogólnienia miar różnorodności oraz otworzyła drogę do późniejszej

głębokiej syntezy partycjonowania różnorodności dzięki koncepcji „odpowiedników liczbowych standardowych miar różnorodności” wykonanej przez JOSTA (2006, 2007).

7) Multiplikatywna metoda partycjonowania różnorodności jest na razie jedyną, która zapewnia całkowite oddzielenie różnorodności alfa od beta (w postaci ich średnich wartości dla badanych prób), oraz nie prowadzi do paradoksów. Oddzielenie to ma charakter formalny, a nie przyczynowo-skutkowy.

8) Multiplikatywna metoda partycjonowania różnorodności może również prowadzić do maskowania różnych typów zmienności wektorów liczebności prób/zespołów/biocenoz przez tę samą wartość beta, np. wzdłuż gradientu środowiskowego kiedy próby zmieniają się w sposób okrężny (czyli taki w którym następuje powrót wektora liczebności gatunków do stanu początkowego).

9) Multiplikatywna metoda partycjonowania różnorodności nie wykorzystuje tej samej miary dla różnorodności alfa i beta.

Serdecznie dziękuję prof. Mirosławowi Przybylskiemu z Katedry Ekologii i Zoologii Kręgowców Uniwersytetu Łódzkiego za udostępnienie mi danych dotyczących populacji ryb w rzece Czarnej Orawie oraz jej dopływach.

WHAT IS “TRUE DIVERSITY” AND DIVERSITY PARTITIONING?

Summary

The present paper describes and discusses the development in species richness and diversity measures research that has taken place mostly in the recent decade. The application of “number equivalents of standard diversity measures” (HILL 1973) enabled the first coherent and intuitively correct partitioning of gamma diversity into alpha and beta compo-

nents at any desired level for multicomunity datasets (JOST 2006, 2007), this being particularly useful in hierarchical experimental designs (KREBS, 1989). The formerly used additive partitioning of diversity, particularly into hierarchical components (LANDE 1996), is counterintuitive because beta diversity is confounded with alpha diversity (JOST 2006, 2007).

LITERATURA

- ALLAN J. D., 1975. *Components of diversity*. Oecologia (Berl.) 18, 359–367.
- BRILLOUIN L., 1962. *Science and Information Theory*. Wydanie 2. Academic Press, New York, 1–349.
- CHAO A., JOST L., CHIANG S. C., JIANG Y.-H., CHAZDON R. L., 2008. *A two-stage probabilistic approach to multiple-community similarity indices*. Biometrics 64, 1178–1186.
- CRIST T. O., VEECH J. A., 2006. *Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: unifying α -, β - and γ -diversity with sample size and habitat area*. Ecol. Lett. 9, 923–932.
- CRIST O. C., VEECH J. A., GERING J. C., SUMMERVILLE K. S., 2003. *Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ diversity*. Am. Naturalist 162, 734–743.
- FOURNIER E., LOREAU M., 2001. *Respective roles of recent hedges and forest patch remnants in the maintenance of ground-beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity in an agricultural landscape*. Landscape Ecol. 16, 17–32.
- HILL M. O., 1973. *Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences*. Ecology 54, 427–432.
- GŁOWACKI Ł., PENCZAK T., 2005. *Species richness estimators applied to fish in a small tropical river sampled by traditional methods and rotenone*. Aquat. Living Resour. 18, 159–168.

- IZSAK J., PAPP L., 1995. *Application of the quadratic entropy index for diversity studies on drosophilid species assemblages*. Environ. Ecol. Stat. 2, 213–224.
- JOST L., 2006. *Entropy and diversity*. Oikos 113, 363–375.
- JOST L., 2007. *Partitioning diversity into independent alpha and beta components*. Ecology 88, 2427–2439.
- KEYLOCK C. J., 2005. *Simpson diversity and the Shannon-Wiener index as special cases of a generalized entropy*. Oikos 109, 203–207.
- KOLEFF P., GASTON K. J., LENNON J. J., 2003. *Measuring beta diversity for presence-absence data*. J. Anim. Ecol. 72, 367–282.
- KREBS C. J., 1989. *Ecological Methodology*. Harper-Collins Publishers, New York, 1–654.
- KREBS C., 1997. *Ekologia. Eksperymentalna analiza rozmieszczenia i liczebności*. PWN, Warszawa.
- LANDE R., 1996. *Statistics and partitioning of species diversity and similarity among multiple communities*. Oikos 76, 5–13.
- LEVINS R., 1968. *Evolution in changing environments, some theoretical explorations*. Princeton Univ. Press., Princeton, NJ, 1–120.
- LEWONTIN R. C., 1972. *The apportionment of human diversity*. [W:] *Evolutionary Biology*, vol. 6. DOBZHANSKY T. (red.). Appleton-Century-Crofts Publishing, New York, 381–398.
- MACARTHUR R., RECHER H., CODY M., 1966. *On the relation between habitat selection and species diversity*. Am. Nat. 100, 319–332.
- MAGURRAN A. E., 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science Ltd., MA, USA, 1–256.
- MACINTOSH R. P., 1967. *An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity*. Ecology 48, 392–404.
- PEET R. K., 1974. *The measurement of species diversity*. Annu. Rev. Ecol. Syst. 5, 285–307.
- PIELOU E. C., 1967. *The use of information theory in the study of the diversity of biological populations*. Proc. 5th Berkeley Symposium on Math. Stat. and Prob. 4, 163–177.
- PURVIS A., HECTOR A., 2000. *Getting the measure of biodiversity*. Nature 405, 212–219.
- RICOTTA C., 2005. *Additive partitioning of Rao's quadratic diversity: a hierarchical approach*. Ecol. Modell. 183, 365–371.
- SHANNON C. E., 1949. *A mathematical theory of communication*. Bell. Syst. Techn. J. 27, 379–423.
- SIMPSON E. H., 1949. *Measurement of diversity*. Nature 163, 688.
- SMITH W., GRASSLE J. F., 1977. *Sampling properties of a family of diversity measures*. Biometrics 33, 283–292.
- VEECH J. A., SUMMERVILLE K. S., CRIST T. O., GERING J. C., 2002. *The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea*. Oikos 99, 3–9.
- WAGNER H. H., WILDI O., EWALD K., 2000. *Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape*. Landscape Ecol. 15, 219–227.
- WEINER J., 2005. *Życie i ewolucja biosfery*. PWN, Warszawa.
- WARWICK R. M., CLARKE K. R., 1995. *New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 129, 301–305.
- WHITTAKER R. H., 1960. *Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California*. Ecol. Monogr. 30, 279–338.
- WHITTAKER R. H., 1965. *Dominance and diversity in land plant communities*. Science 147, 250–260.
- WHITTAKER R. H., 1972. *Evolution and measurement of species diversity*. Taxon 21, 213–251.
- WEBB C. O., 2000. *Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees*. Am. Nat. 156, 145–155.