

A DIVERZITÁS JELLEMZÉSÉRE SZOLGÁLÓ MÓDSZEREK EVOLÚCIÓJA

TÓTHMÉRÉSZ BÉLA

Debreceni Egyetem Ökológiai és Hidrobiológiai Tanszék
Kvantitatív és Teresztrisz Ökológiai Részleg
H-4010 Debrecen, Egyetem tér 1.
tothmerb@terra.ecol.klte.hu

Előszó

A szerves világ sokfélesége mindig ámulatba ejtette a kutatókat. A sokféleség, a diverzitás értelmezése és kvantifikálása fontos kihívást jelent a biológusoknak. Nemcsak a biológiában fontos a sokféleség. Minden szakmának van valamilyen sokféleség fogalma és ezek számos tekintetben eltérhetnek. Magán a biológián belül is jelentős különbségek vannak. A közösségi szintű sokféleség számszerűsítése különösen fontos és fontosságának megfelelően szerteágazó feladat. Sok tekintetben igen bonyolultak ezek a módszerek, jóllehet a legegyszerűbb diverzitás mérési módszerek természetesen egyszerűen adódnak és ennek megfelelően könnyen használhatók is.

A diverzitás jellemzésére szolgáló módszereknek a cikkben lévő tárgyalása közel 20 éves kutatási és oktatási tapasztalaton alapszik. Elsődleges célja, hogy a közösségi szintű sokféleség számszerűsítésére szolgáló eljárásokat bemutassa a legegyszerűbbektől indulva és eljutva az elvontabb, bonyolult módszerekig. A képleteket minimalizáltam az anyagban, elsősorban a biológiai interpretáció kapcsán igyekeztem érzékeltetni a lényegét.

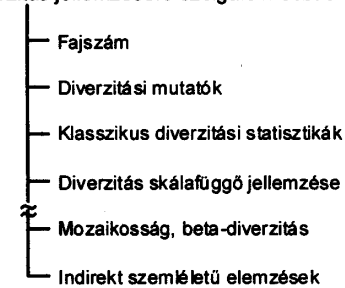
Ez az anyag egy nagyobb projekt részét képezi, amely a diverzitás jellemzésére szolgáló módszerek, eljárások átfogó bemutatását tűzte ki céljául. A tárgyalás módja a szerző szemléletmódját tükrözi és számos új eredmény is helyet kapott benne mind az anyag felépítését mind az egyes stádiumokra vonatkozó részleteket illetően. Részletes, a történeti fejlődést is bemutató irodalmi feldolgozása a témának néhány ezer irodalmi hivatkozást és igen nagy terjedelmű feldolgozást igényel. Ezért most nem ezt a megoldást választottam. Az is motiválta ezt a döntést, hogy maga a felépítés módja is számos új összetevőt tartalmaz. A minden részletre kiterjedő irodalmi hivatkozások megtörték volna az anyag lendületét és jóval nehezebben követhetővé lenne a mondanivaló. Így azoknak az anyagoknak a hivatkozása, amelyekre a munka során ténylegesen támaszkodtam a cikk végén kapott helyet a „Történeti, irodalmi vonatkozások” fejezetben.

Számos tekintetben nem befejezett az anyag, mivel az indirekt szemléletű módszerek csak igen kis terjedelemben kaptak helyet. Főképpen azért, mert

annyira eltérnek a direkt szemléletű módszerektől, hogy érdemi bemutatásuk közel akkora, vagy még nagyobb terjedelmet igényel, mint a bemutatott direkt szemléletű módszerek.

A diverzitás jellemzésére számos módszert dolgoztak ki. Ezek törzsfáját mutatja az 1. ábra; a továbbiakban ezt a tartalmi és történeti struktúrát követve mutatom be a diverzitás jellemzésére szolgáló eljárásokat. A sokféleség számszerűsítésére használt mércék közül a legrégebben használt a fajszám. A diverzitási mutatók a diverzitás számszerűsítésének korai időszakát jellemezték. A közösségek abundancia-dominancia struktúráját is tükröző diverzitási statisztikák komoly változást hoztak a diverzitás mérésében. Nagyszámú diverzitási statisztika ismert, azonban a mindennapi gyakorlatban csak néhány módszer használata terjedt el általánosan: elsősorban a Shannon- és a kvadratikus-diverzitás. Ugyanilyen lényeges változást jelentett annak felismerése is, hogy a vizsgált folyamatokban alapvető szerepe van a skálafüggésnek. A diverzitás léptékfüggő jellemzésére szolgáló módszerek csak a közelmúltban jelentek meg az ökológiában és használatuk még mindig nem terjedt el eléggé.

Diverzitás jellemzésére szolgáló módszerek



1. ábra. A diverzitás mérésére szolgáló módszerek fa-diagramja. Az „~” jel a klasszikus diverzitás mérési paradigma határát jelzi

Általánosan elfogadott, hogy a mozaikosságnak meghatározó szerepe van az ökológiai folyamatokban. A mozaikossági aspektusok kvantitatív vizsgálata azonban idő- és munkaigényes. Éppen a mozaikossági kérdések jelentik egyúttal a klasszikus diverzitás mérési paradigmát. A klasszikus paradigma szerint a közösségek térben teljesen random mintázatúak, azaz az egyedek véletlenszerűen fordulnak elő és az egyes fajok egyedeinek előfordulása egymástól független. A mintázati kérdések megfogalmazásának új módját jelentik az indirekt szemléletű módszerek. Mintázati és asszociáltsági kérdések hatékony, bár rendkívül munkaigényes vizsgálatát teszik lehetővé ezek a módszerek.

Alapkérdés: Melyik a diverzebb?

Induljunk ki egy igen egyszerű kérdésből. Van két közösségünk, amelyeket össze kívánunk hasonlítani. A rendelkezésünkre álló adatok alapján el szeretnénk dönteni, hogy a két közösség közül melyik a diverzebb. Ennek a – csak látszólag egyszerű – kérdésnek a megválaszolásával foglalkozunk a továbbiakban.

Fajsám

A legfontosabb diverzitási mutató maga a fajsám, amely természetes módon adódik a közösségek elemzése során. A fajsámnak kitüntetett szerepe van a biológiai interpretáció szempontjából, így semmilyen más mutatóval sem pótolható vagy helyettesíthető.

Valóságos közösségek esetén absztrakt fogalomként, vagy konkrét esetben véges, jól körülhatárolt közösségek esetén, beszélhetünk a közösség fajsámáról vagy a teljes fajsámról. Ezt a fajsámot akkor kapjuk, ha a közösség minden fajtát ismerjük. A fajsám emelkedik az egyedszám és a kvadrátméret növekedésével. Erre az összefüggésre, pontosabban az ezt leíró görbére *fajsám-terület* vagy *faj-egyedszám görbe*-ként, időnként *fajtelítődési görbe*-ként szokás hivatkozni. Ennek az összefüggésnek a leírására főként az 1920–1960-as években számos modell született.

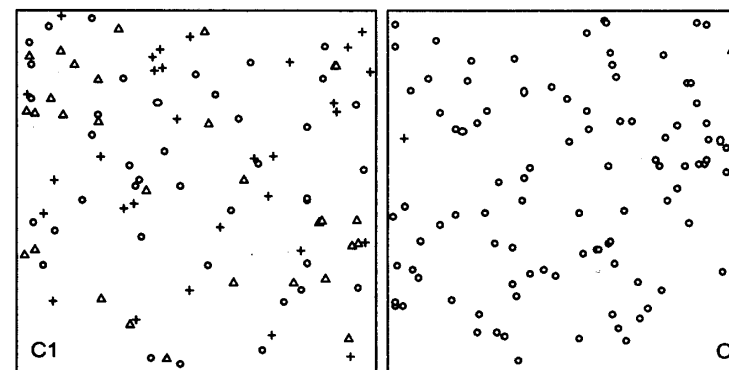
A fajsám számos esetben jól használható és informatív. Ugyanakkor nyilvánvalóan sok szempontból kritizálható is, hiszen egy egyetlen egyeddel képviselt faj ugyanúgy eggyel növeli a fajsámot, mint egy olyan faj, amelynek az egyedszáma ezres nagyságrendű. A másik gond az, hogy a fajsám nyilvánvalóan függ a mintában lévő egyedek számától vagy kvadrátok esetén a kvadrát méretétől és a fajsám felső határa is rendszerint csak elvileg létezik.

Diverzitási mutatók

Az előző rész végén vázolt problémák miatt a közösségek faji sokféleségének jellemzésére használt korai statisztikák megpróbálták a fajsám és egyedszám viszonyát valamilyen módon figyelembe venni. Ezek a *diverzitási mutatók* jórészt a fajsám és az egyedszám, vagy a fajsám és a mintavételezett terület nagyságának viszonyán alapultak. A fajsám és az egyedszám arányának, S/N -nek, a használata igen kézenfekvő. Azonban a fajsám és az egyedszám aránya nem lineáris, így célszerű olyan módon választani az arányt, hogy a számláló és a nevező között lineáris kapcsolat legyen. Ezt a szemléletet tükrözik az

$$S / \log N \quad \text{vagy az} \quad S / \log Area$$

statisztikák, ahol N a vizsgált egyedek száma és $Area$ annak a területnek a mérete, ahonnan az S számú fajt begyűjtöttük. A \log a logaritmusfüggvényt jelöli. Egyaránt szokás 2-es, 10-es és természetes alapú logaritmust is használni. A diverzitási mutatók könnyen számolhatók. Nyilvánvalóan adódhat olyan eset, hogy az egyes fajok gyakoriságai nem ismertek (pl. régebbi vagy más célú adatfelvételek esetén). Ilyen esetekben ezek a diverzitás mutatók hasznosak lehetnek.



2. ábra. A C1 és C2 közösségek ponttérképe

Az esetek jelentős részében nem egyetlen közösséget vizsgálunk, hanem több közösséget hasonlítunk össze. Célszerű tehát a jelölésekben is valamilyen módon különbséget tenni közöttük. Jelöljük az egyes közösségeket a sorszámukkal: „1” az elsőként vizsgált, „2” a másodikként és így tovább. Formálisan tüntessük fel ezeket alsó indexként. Azaz S_i az i -edik közösség fajsáma és N_i az egyedszáma.

Ha megnézzük a 2. ábrán lévő közösségeket és összevetjük őket diverzitás szempontjából, akkor biztosan nem érezzük úgy, hogy ez a két közösség azonos diverzitású, annak ellenére, hogy azonos a fajsámuk és az egyedszámuk is. Így bármelyik diverzitási mutatót használjuk, ezek azonos értéket adnak, mivel $S_1=S_2=3$ és $N_1=N_2=100$. Ugyanakkor a ponttérképek alapján nyilvánvaló, hogy a második (C2) közösséget erősen dominálja a „kör” jellel jelölt faj. Az első közösség esetében nem ilyen erős ennek a fajnak a dominanciája. A két ponttérképet összevetve az az érzésünk, hogy C2 lényegében egyetlen faj közösség, mivel a két másik faj mindegyike mindössze egyetlen egyeddel van képviselve.

A probléma olyan *klasszikus diverzitási statisztikák* segítségével oldható fel, mint amilyen a *Shannon-diverzitás* vagy a *kvadratikus-diverzitás*. Ezek a módszerek a diverzitás értékének számolása során a közösség fajainak *relatív gyakoriságait* is figyelembe veszik.

Klasszikus diverzitási statisztikák (diverzitás-függvények)

Egy közösséget a diverzitás szempontjából leírhatunk az $\mathbf{n}=(n_1, n_2, \dots, n_S)$ *abundancia vektorral*, ahol S a közösség fajszáma és n_i az i -edik faj abundanciája. Gyakran elegendő a relatív gyakoriságok ismerete: $\mathbf{p}=(p_1, p_2, \dots, p_S)$, ahol \mathbf{p} a *relatív abundancia vektor* és $p_S=n_S$ az i -edik faj *relatív gyakorisága*, N pedig a közösség *összegyszáma*. A 2. ábra ponttérképein lévő C1 és C2 közösségek esetében az abundancia-vektorok az alábbiak:

$$\mathbf{n}(C1)=(40, 30, 30) \text{ és } \mathbf{n}(C2)=(98, 1, 1)$$

A relatív abundancia vektorok könnyen számolhatók, mivel $N(C1)=N(C2)=100$.

$$\text{Így: } \mathbf{p}(C1)=(0.4, 0.3, 0.3) \text{ és } \mathbf{p}(C2)=(0.98, 0.01, 0.01)$$

Diverzitás-függvények. Azok a diverzitás-függvények, amelyek a közösség abundancia-dominancia struktúráján alapulnak az ökológia eszköztárának leggyakrabban használt eszközei közé tartoznak. Ezek a módszerek megoldást jelentenek az előző fejezet végén bemutatott problémára, amely a C1 és C2 közösségek összevetése kapcsán jelentkezett. Mindkét esetben ugyanannyi volt a fajszám és az egyedszám is, de a két közösség abundancia-dominancia struktúrája jelentősen eltért.

Több módszert javasoltak, amelyek közül csak néhány használatos általánosan: elsősorban a Shannon-diverzitás és a kvadratikus-diverzitás. A számolás valamelyest egyszerűbb a kvadratikus-diverzitás esetén, mert nem kell logaritmust számolni, mint a Shannon-diverzitásnál, ezért ebben és a következő fejezetben a kvadratikus-diverzitást használjuk. A korábbiakban bevezetett jelölések felhasználásával a *kvadratikus-diverzitás* az alábbi módon definiált:

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

ahol p_i az i -edik faj relatív gyakorisága és S a közösség fajszáma. A kvadratikus elnevezés arra utal, hogy a fajok relatív gyakoriságainak *négyzetei* szerepelnek a képletben. Ezt a diverzitás-függvényt gyakran szokás *Simpson-diverzitás*-ként is említeni. A számolások a C1 és C2 közösségekre az alábbi módon történnek:

$$DQ(C1) = 1 - (0.4^2 + 0.3^2 + 0.3^2) = 0.66 \text{ és} \\ DQ(C2) = 1 - (0.98^2 + 0.01^2 + 0.01^2) \approx 0.04$$

Az eredmények jól mutatják, hogy a C1 közösség lényegesen diverzebb, mint a C2 közösség, ami nem kimutatható a diverzitási mutatók használatával.

Effektív fajszám. Egy diverzitási statisztika, amely a $[0,1]$ intervallumon vesz fel értékeket, igen hasznos támpontot jelenthet a biológus számára. Az előző részben bevezetett diverzitás-függvények jól mutatják a közösség dominancia-struktúrájának hatását a diverzitásra:

$$DQ(C1) = 0.66 > 0.04 = DQ(C2)$$

Ugyanakkor első látásra nem sok biológiai jelentésük van ezeknek a számoknak. A közvetlen interpretáció szempontjából a fajszám vagy a fajszám jellegű mennyiségek azok, amelyek könnyen értelmezhetők. Ezért a biológusok fajszám jellegű, fajszám dimenziójú mennyiségeket szívesebben használnak a vizsgált folyamatok jellemzésére.

Éppen ezt a célt szolgálják az *effektív fajszámok* vagy más néven *ekvivalens fajszámok*. Az elnevezést az indokolja, hogy ezek úgy interpretálhatók, mint azoknak a fajoknak a száma, amelyekre akkor van szükség az észlelt diverzitás eléréséhez, ha minden faj azonos mennyiségben van jelen a közösségben.

Az effektív fajszámot a kvadratikus-diverzitás esetén az alábbi módon számolhatjuk:

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

Jól látható, hogy abban az esetben, ha minden faj azonos mennyiségben van jelen a közösségben, akkor ez a mennyiség éppen a közösség tényleges fajszámát, S -et adja. Azaz SDQ maximuma: $\max\{SDQ\} = S$. Minden más esetben az SDQ effektív fajszám értéke kisebb, mint az S tényleges fajszám. A korábban elemzett C1 és C2 közösségek esetén:

$$SDQ(C1) = 1/0.34 = 2.94 \text{ illetve } SDQ(C2) = 1/0.96 \approx 1.04$$

Ezeknek a biológiai interpretációja már sokkal nyilvánvalóbb. Egy három fajos közösség esetén az 1.04 effektív fajszám azt jelenti, hogy a közösséget jelentős mértékben egyetlen faj dominálja, ezért az effektív fajszám értéke alig nagyobb, mint 1. A 2.94 azt jelenti, hogy mindhárom faj közel azonos mennyiségben van jelen a közösségben, ezért az effektív fajszám majdnem megegyezik a tényleges fajszámmal.

Fajszám intrapoláció. Közvetlen módon is definiálhatunk olyan diverzitás-függvényt, amely fajszám dimenziójú eredményt ad. Ilyen pl. az *ES(m)-diverzitás* vagy más néven *várható fajszám diverzitás* ($m \leq N$):

$$ES(m) = S - \sum_{i=1}^S (1 - p_i)^m$$

A várható fajszám diverzitás elnevezés azért használatos, mert $Es(m)$ -et a következőképpen interpretálhatjuk. Ha véletlenszerűen kiválasztunk a közösség egyedei közül m darabot, akkor ez az m egyed várhatóan $ES(m)$ számú fajhoz tartozik. Azaz ilyen módon egy fajszámot eredményező diverzitás-függvényhez jutottunk.

Ebben az esetben szokás *fajszám intrapoláció*-ról beszélni, mert ezzel a módszerrel kiszámolhatjuk a várható fajszámot akkora egyedszámbra, ami kisebb, mint az aktuális össz-egyedszám. Azaz, ha N egyedünk van, akkor $m \leq N$ kell legyen. A módszer igen hasznos, ha a mintáink diverzitását valamilyen azonos, „standard” egyedszámbra vonatkozóan szeretnénk összehasonlítani.

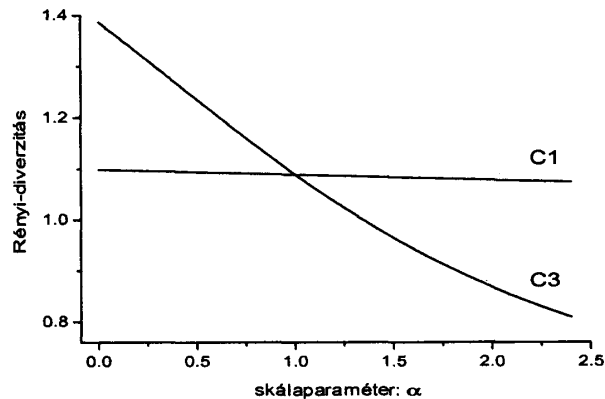
Hasonlítsuk össze a C1 és az $n(C3)=(60, 20, 10, 10)$ közösségeket fajgazdagságuk alapján. Nyilvánvaló, hogy C3 nagyobb fajszámú, hiszen:

$$S_{C1}=3 < 4 = S_{C3}$$

Ugyanakkor a kvadratikus-diverzitás alapján éppen fordított a helyzet, mivel:

$$SDQ_{C1}=2.94 > 1.28 = SDQ_{C3}$$

Jogos a kérdés, hogy ez nem jelenti-e azt, hogy a klasszikus diverzitási statisztikák kevésbé hasznosak, hiszen egyik módszerrel azt az eredményt kapjuk, hogy az egyik közösség a diverzebb, míg egy másik módszerrel éppen az ellenkezőjét. Hasonló „ellentmondást” számos más klasszikus diverzitási statisztikát használva is viszonylag könnyen találhatunk. A megoldást a diverzitás skálafüggő jellemzése jelenti.



3. ábra. A C1 és C3 közösségek Rényi-féle diverzitási profiljai

A diverzitás skálafüggő jellemzése (diverzitási rendezések)

Diverzitási profilok, diverzitási rendezés. A diverzitási rendezés nem egyetlen vagy néhány diverzitás-függvény alapján hasonlítja össze a közösségeket, hanem egy olyan függvénycsalád alapján, amelynek van egy skálaparamétere. A diverzitási értékeket a skálaparaméter függvényében ábrázolva egy görbét kapunk, amit a közösség *diverzitási profil*-jának szokás nevezni (3. ábra). A skálaparaméter kicsiny értékeinél a ritka, míg a nagy értékeinél a tömeges fajoknak a diverzitáshoz való hozzájárulására érzékeny a módszer. (A kumulált relatív abundancia görbék és a fajtelítődési diverzitási rendezések esetében ez éppen fordítva van.) Amennyiben két összehasonlítandó közösség diverzitási profiljai nem metszik egymást, akkor azt mondjuk, hogy a két közösség *diverzitás szerint rendezhető* vagy *diverzitás szerint sorba rendezhető* és az a közösség a diverzebb, amelynek fentebb fut a görbéje. Amennyiben a két görbe metszi egymást, akkor a két közösség *diverzitás alapján nem rendezhető*, mert a ritka fajok tekintetében az egyik, míg a domináns fajok vonatkozásában a másik közösség a diverzebb. Szokás ezeket a módszereket *diverzitási rendezések*-nek nevezni.

Általánosított entrópiák. A 3. ábra a vizsgált közösségek diverzitási profiljait mutatja a Rényi-féle egyparaméteres diverzitási függvénycsalád segítségével. Rényi Alfréd a Shannon-entrópia általánosítási lehetőségeit vizsgálva publikálta a módszert. Innen származik az *általánosított entrópiák* elnevezés, ami az ilyen típusú módszerek összefoglaló neve. Azért szokás *diverzitási függvénycsalád*-ról beszélni, mert a skálaparaméter révén *klasszikus diverzitás-függvények* tartoznak össze egy családba, egy diverzitási függvénycsaládba. Azaz az α skálaparaméter bizonyos konkrét, „kitüntetett” értékeinél speciális esetekként klasszikus diverzitás-függvényeket kapunk, a függvénycsalád tagjait. A Rényi-féle egyparaméteres diverzitási függvénycsalád az alábbi klasszikus diverzitás-függvényeket tartalmazza speciális esetként:

1. Amikor a skálaparaméter értéke=0, akkor a Rényi-féle diverzitás értéke a *fajszám* logaritmus. Ebben az esetben extrém érzékeny a ritka fajok hatására a módszer, hiszen akármilyen ritkán is fordul elő egy faj, ha az jelen volt a mintában, akkor ugyanúgy eggyel növeli a fajszámot, mint a nagy abundanciájú, tömeges fajok.
2. Amikor a skálaparaméter értéke=1, akkor a Rényi-féle diverzitás értéke a *Shannon-diverzitás*-sal egyezik meg. Pontosan $\alpha \rightarrow 1$, mivel $\alpha=1$ esetén nem értelmezett a Rényi-féle diverzitás, de 1-hez „tetszőlegesen közel” már igen. Ebben az esetben a módszer érzékeny a ritka fajok hatására, jóllehet a szenzitivitás nem akkora, mint amikor a skálaparaméter értéke=0.
3. Amikor a skálaparaméter értéke=2, akkor a Rényi-diverzitás értéke a *kvadratikus-diverzitáshoz* kötődik. Ekkor a domináns fajok hozzájárulá-

sát hangsúlyozza a módszer a közösség diverzitásának kialakítása során.

4. Amikor α értéke nagy ($\alpha \rightarrow \infty$), akkor a *Berger-Parker diverzitás* logaritmusát kapjuk. Mivel ez a leggyakoribb faj relatív gyakoriságának reciprokaként definiált, így értéke csak a leggyakoribb faj dominanciájától függ, azaz értéke a legnagyobb dominanciájú faj relatív gyakorisága határozza meg.

Ezek alapján nyilvánvaló az előző fejezet végén jelentkező „ellentmondás” feloldása, hiszen $\alpha=0$ skálaparaméter értékénél a C3 közösség a diverzebb, míg az $\alpha=2$ esetén a C1. Érdekeség, hogy a 3. ábrán látható esetben a két közösség azonos diverzitású $\alpha \rightarrow 1$ esetén, azaz a két közösség Shannon-diverzitása megegyezik. Ezeket az eredményeket foglalja össze az 1. táblázat.

1. táblázat. A közösségek diverzitási viszonyainak változása α függvényében

skálaparaméter	C1 közösség		C3 közösség
$\alpha=0$	3	<	4
$\alpha \rightarrow 1$	2.97	=	2.97
$\alpha=2$	2.94	>	2.38

Ezzel az előző rész végén felmerült problémára megoldást találtunk. A megoldás az, hogy a C1 közösség diverzebb a ritka fajok tekintetében, míg a C3 közösség diverzebb a gyakori fajok esetében. Azaz a két vizsgált közösség esetében nem dönthető el általánosan, hogy melyik a diverzebb, azaz a diverzitás nagysága szerint nem rendezhetők sorba. Még ennél is fontosabb, hogy a módszer használható a közösségek diverzitásának skálafüggő jellemzésére és a diverzitási profilok révén felhasználható a közösségek skálafüggő diverzitásának szemléltetésére, amint azt a 3. ábra mutatja.

A példa egyúttal azt is szemlélteti, hogy a skálafüggés az ökológiában nem csak bonyolult, komplex problémák vizsgálata során jelentkezik, hanem már viszonylag egyszerű kérdések megválaszolásánál is szembe kell néznünk ezekkel a – biológiai interpretáció szempontjából – gyakran korántsem egyszerű problémákkal.

Kumulált relatív abundancia görbék. Számos egyparaméteres diverzitási függvénycsalád ismert, amelyek maguk is nagyobb egységekbe rendezhetők jellegük alapján. A legrégebben ismertek a Shannon-entrópia általánosításaként adódó általánosított entrópia görbék. A másik típust a *kumulatív relatív abundancia görbék* képezik. Ezek közvetlen biológiai interpretációval rendelkeznek. Lényegében azt mérik, hogy a közösség leggyakoribb j faja ($j=1, \dots, S$) milyen

mértékben dominálja a közösséget. Ha egy közösségben a két leggyakoribb faj együttes borítása 80%, akkor hétköznapi értelemben is evidensen adódik, hogy ez aligha tekinthető diverz közösségnek.

Fajtelítődési diverzitási rendezések. A korábbiakban említett fajtelítődési görbék természetes módon használhatók a közösségek diverzitásának skálafüggő jellemzésére, ha m -et tekintjük skálaparaméternek. Az $ES(m)$ várható fajszám diverzitást m függvényében ábrázolva egy görbét kapunk, amely szintén interpretálható diverzitási profilként és ilyen módon használható a közösségek diverzitási rendezésére. Ez biológiai szempontból nyilvánvaló, ugyanakkor bizonyítható, hogy matematikai szempontból is így van, ellentétben pl. a dominancia-diverzitás görbékkel, amelyek a közösség struktúrájának egyfajta grafikus megjelenítésére jól használható segédeszközök lehetnek, de matematikai értelemben nem használhatók diverzitási rendezésre.

A fajtelítődési diverzitási rendezések igen fontos és hasznos segédeszközök, mivel biológiai interpretációjuk közvetlenül adódik faj-egyedszám görbéként. Így a közösség abundancia-dominancia struktúrája mellett a vizsgált egyedek számától is függ a diverzitás; ez az egyedszám szolgál skálaparaméterként. Hasonlítsuk össze az alábbi két közösség fajgazdagságát:

$$n(C4) = (14, 10, 8, 6, 5) \text{ és } n(C5) = (105, 40, 12, 8, 7)$$

Először történjen az összehasonlítás random módon kiválasztott egyedek alapján; a számolások egyszerűsége miatt válasszunk ki mindössze $m=5$ egyedet. Mivel a fajszám is alacsony, így viszonylag kevés egyed esetén már mindegyik faj a mintába kerülhet. Az $ES(m)$ -diverzitást használva azt az eredményt kapjuk, hogy a C4 közösség fajgazdagabb, mint C5.

Hasonlítsuk össze mindkét közösség fajgazdagságát kvadrátok alapján is. Ekkor a C5 közösség esetén ugyanakkora kvadrátban pontosan négyszer annyi egyed van, mint a C4 közösség esetén. Így a fajszámok a 2. táblázatban látható módon alakulnak. Nyilvánvaló, hogy a két eredmény ellentétes rendezést ad abban a tekintetben, hogy melyik közösség a diverzebb.

2. táblázat. A közösségek diverzitásának összevetése adott számú egyed és meghatározott méretű kvadrát alapján

	C4 közösség		C5 közösség
$m=5$ egyed alapján:	$ES_{C4}(5) = 3.2$	>	$ES_{C5}(5) = 2.4$
a területű kvadrát alapján:	$ES_{C4}(5) = 3.2$	<	$ES_{C5}(20) = 4.0$

Reprezentációk I: Sűrűségfüggés

A különböző biológiai szakterületek eltérően viszonyulnak az előző részben bemutatott problémához. A botanikusok szinte mindig kvadrátokat használnak a vizsgálatok során. Algológiaiában vagy talajzoológiában gyakran leszámolnak adott számú egyedet, ezek alapján meghatározzák a fajszámot és az így kapott fajok számával mérik a fajgazdagságot. Nincs általánosan elfogadott terminológia arra, hogy hogyan nevezzük ezt a helyzetet. Összefoglaló néven *reprezentációk*-ként fogok rájuk hivatkozni. A reprezentációk esetén a fajgazdagságot valamilyen mennyiségre vonatkoztatva mérjük és az eredmény függ ennek a mennyiségnek az alternatív megválasztásától. Az előző rész végén az egyedek egységnyi területre eső sűrűségének eltérő volta okozta a problémát. Technikai értelemben ez feloldható. Ugyanakkor ez a probléma eltér a korábbiaktól abban a tekintetben, hogy itt technikailag nem oldható meg a probléma bonyolultabb eszközök használatával. Mivel az egyedsűrűség, vagy annak megváltozása gyakran szorosan összefügg a vizsgált ökológiai folyamatokkal, így ebben az esetben csak a vizsgált ökológiai probléma kérdésfelvetésének alapos ismeretében dönthető el, hogy a két alternatíva közül melyik a releváns, azaz nem oldható fel automatikusan a dilemma. Bizonyos ökológiai vizsgálatok esetén az egyik, míg más esetekben a másik reprezentáció a helyes.

A klasszikus cönológiai, ökológiai irodalomból jól ismert, hogy a fajszám függ a mintában lévő egyedek számától. Ez az összefüggés nemlineáris és számos tényező befolyásolja. A sűrűségfüggés problémája akkor merül fel, ha a vizsgált ökológiai folyamatok a közösség egységnyi területre eső egyedszámának, azaz sűrűségének, vagy idegen szóval denzitásának a megváltozásával is együtt jár. A sűrűségfüggő és sűrűségfüggetlen reprezentáció lehetősége már a legegyszerűbb esetben, a fajszám esetén is megjelenik, hiszen a fajszámot vonatkoztathatjuk egységnyi területre és egységnyi számú egyedre. Ebben az esetben ez a kettősség természetes módon adódik és így nem jelent különösebben nagy fennakadást az interpretáció során. Ahogyan nő az eszközök absztraktsága, úgy nő az interpretáció nehézsége. A továbbiakban *sűrűségfüggő reprezentáció*-ról fogok beszélni, ha a diverzitási statisztikát olyan módon számoljuk, hogy azt adott méretű területre vonatkoztatjuk. Amennyiben adott számú egyedre vonatkoztatva adjuk meg a diverzitást, azaz elimináljuk az eltérő denzitás miatt adódó különbségeket, akkor a *sűrűségfüggetlen reprezentáció* elnevezést fogom használni. A fajszámhoz hasonlóan adódik a diverzitási mutatók esetén is a sűrűségfüggetlen: $S / \log N$, és a sűrűségfüggő: $S / \log \text{Area}$ reprezentáció lehetősége.

A klasszikus diverzitási statisztikák közül a *várható fajszám diverzitás*-t, vagy más néven *fajtelítődési diverzitás*-t vagy további néven *Es(m)-diverzitás*-t használva magyarázatot kapunk az előző részben felmerült kérdésekre: A C4

közösségben lévő egyedek száma 86; C5 esetén 344 egyed van ugyanakkora területen. Ha kiszámoljuk az $ES(m)$ -diverzitás segítségével, hogy $m=5$ egyedet tartalmazó kvadrát esetén mekkora a fajszám várható értéke, akkor az alábbi eredményeket kapjuk:

$$ES_{C4}(5) = 3.2263 \approx 3.2 ; \quad ES_{C5}(5) = 2.4278 \approx 2.4$$

Ha kvadrátokat használunk akkor nyilvánvalóan eltérő eredményt kapunk, mivel a két közösségben jelentősen különbözik az azonos méretű területre eső egyedek száma és a fajszám függ az egyedek számától:

$$N(C4) : N(C5) = 43 : 172 = 1 : 4$$

Ez azt jelenti, hogy egy adott méretű kvadrátban 5 egyed volt a C4 közösség esetében, akkor a C5 közösség esetében éppen négyszer ennyi, azaz 20 egyed lesz. Így kvadrátokat használva az alábbi $ES (m=20)$ érték adódik:

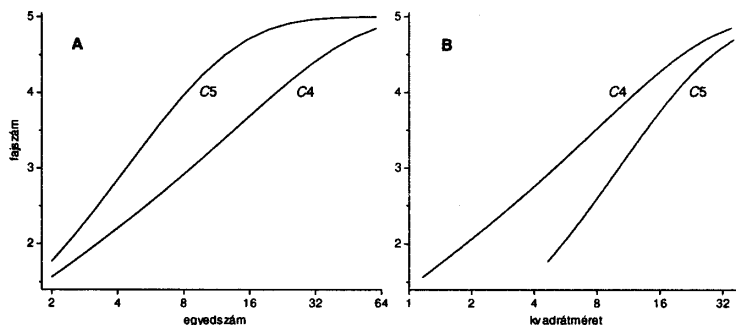
$$ES_{C5}(20) = 3.9382 \approx 3.9$$

A diverzitási rendezések esetén is természetes módon adódik a sűrűségfüggő és -független reprezentáció lehetősége a *fajtelítődési diverzitási profilok* révén. A 4A. ábra mutatja a két összehasonlított közösség diverzitási profiljainak sűrűségfüggetlen reprezentációját. Jól látható, hogy a két közösség diverzitás alapján rendezhető és a C5 közösség diverzebb, mint a C4. A 4B. ábra mutatja a diverzitási profilok sűrűségfüggő reprezentációit. A közösségek ekkor is sorba rendezhetők diverzitásuk alapján, azonban most a C4 közösség a diverzebb. Ezek a számolások világosan szemléltetik az előző részben bemutatott ellentmondás hátterét és részben rámutatnak a biológiai összetevőire is. Az eddigiekkel ellentétben azonban ez a magyarázat nem oldja fel a dilemmát. Azért nem, mert nem mondhatjuk azt, hogy az egyik vagy a másik reprezentáció a helyes. Ez egy sokkal összetettebb kérdés. A lehetőségek tárháza igen széles. Elképzelhető olyan eset is, hogy mindkét reprezentáció azonos sorrendet ad a diverzitás szempontjából és az is elképzelhető, hogy az egyik reprezentáció szerint diverzitás alapján sorba rendezhetők a közösségek, míg a másik szerint nem, mert a diverzitási profilok metszik egymást.

Melyik reprezentációt válasszam? A sűrűségfüggő és sűrűségfüggetlen reprezentációk által adott eredmények kapcsán nyilvánvalóan nincs szó ellentmondásról és nincs értelme annak a kérdésnek sem, hogy „*Most melyik közösség a diverzebb?*” vagy „*Melyik eredmény a helyes?*” A válasz ugyanis egyértelmű és nyilvánvaló, még akkor is, ha nehezen emészthető. A C4 és C5 közösségek esetén sűrűségfüggetlen reprezentációban a C5 közösség a diverzebb, míg sűrűségfüggő reprezentációban a C4.

Annak a kérdésnek azonban már van értelme, hogy az adott kutatási probléma konkrét kérdésfelvetése kapcsán melyik reprezentáció a releváns. Ez azonban nem válaszolható meg általánosan, hanem mindenkor a kutatási probléma

függvényében kell dönteni arról, hogy melyik reprezentáció hordoz az éppen vizsgált ökológiai jelenség szempontjából lényeges tartalmat. Természetesen csak akkor, ha a kérdés egyáltalán felmerül, azaz, ha (i) a közösségek eltérő sűrűségűek, továbbá (ii) a sűrűségfüggő és a sűrűségfüggetlen reprezentációk a diverzitás szempontjából eltérő sorrendet adnak.



4. ábra. Sűrűségfüggő (A) és sűrűségfüggetlen (B) reprezentációk

A diverzitás modern értelmezése

Átlagos ritkaság. A diverzitás definiálható egy átlagos ritkasági statisztikaként. Mindegyik fajhoz rendeljük hozzá a faj ritkaságát jellemző numerikus számértéket. A *közösség diverzitása* nem más, mint a közösség egyedei ritkaságának átlaga. Azaz ugyanúgy, mint ahogyan beszélhetünk átlagos magasságról vagy átlagos tömegről, beszélhetünk átlagos ritkaságról, amit a biológiában hagyományosan diverzitásként szokás említeni. Nagyszámú diverzitás-függvény definiálható attól függően, hogyan kvantifikáljuk a ritkaságot. A ritkasági függvényeknek bizonyos egyszerű feltételeknek eleget kell tenniük. Ilyen feltétel például az, hogy a ténylegesen ritkább fajhoz a ritkasági függvény nagyobb ritkasági értéket rendeljen, ami a biológiai interpretáció oldaláról természetesen adódik. Ez minden esetben szükséges feltétel; bizonyos esetekben azonban elégséges is.

Ennek a definíciónak a kétségtelen előnye az, hogy a biológiai interpretáció viszonylag evidensen adódik. Ugyanakkor a mindennapi gyakorlatban számos eljárás használatos a diverzitás jellemzésére, amely szigorú értelemben nem tesz eleget ennek a definíciónak. Valószínűleg nagy hiba volna, ha pusztán ezért nem használnánk őket. Szerencsésebb megoldás általánosabb definíciót választani.

Axiomatikus definiálás. Definiálhatjuk a diverzitás fogalmát olyan módon is, hogy expliciten megfogalmazzuk azokat az alapvető tulajdonságait, amelyeket biológiai szempontból elengedhetetlennek tartunk. Ezeket a tulajdonságokat szokás axiómának hívni. Ezek után minden olyan eljárás, ami ezeknek az axiómáknak eleget tesz diverzitás-függvénynek tekinthető.

A $D(p_1, \dots, p_S)$ *diverzitás-függvény* egy nem-negatív valós függvény, ami a fajok nem-negatív p_i relatív gyakoriságai alapján definiált és az alábbi tulajdonságokkal rendelkezik:

1. $D(p_1, \dots, p_S)$ permutáció-invariáns, azaz a diverzitás értéke nem függ a fajok felsorolásának sorrendjétől.
2. Rögzített S esetén $D(p_1, \dots, p_S)$ értéke növekszik a p_i -k egyenletességének növekedésével.
3. Egyenlő p_i -k esetén $D(p_1, \dots, p_S)$ értéke növekszik S növekedésével.

Ez egy minimális axiómarendszer, amely kiegészíthető vagy „szigorítható” további axiómák hozzáadásával.

Majorálás. Egy másik definíció a majorálás illetve a gyenge majorálás fogalmán alapszik. Ennek az értelmezésnek a diverzitás jellemzésére használt eljárások mindegyike eleget tesz. Ez az értelmezés is lényeges biológiai tartalommal rendelkezik és közvetlen módon kapcsolódik a kumulált relatív abundancia-görbékhez.

A majorálás fogalma két vektor komponensei diverzitásának összehasonlítására vonatkozik. Amennyiben relatív abundancia vektorokat hasonlítunk össze, akkor automatikusan teljesül az a feltétel, hogy a komponensek összege egyenlő. Ha a komponens egyenlőségére vonatkozó feltételt nem kívánjuk meg, akkor csak egy kevésbé szigorú feltétel teljesül. Ekkor gyenge majorálásról szokás beszélni.

A gyenge majorálásra vonatkozó feltételek nyilvánvalóan általánosabbak, így, ha két valós vektor nem összevethető majorálás révén, akkor még mindig összevethetők lehetnek gyenge majorálás révén.

Diverzitás-függvény-nek nevezünk minden a pozitív valós számok halmazaán értelmezett valós függvényt, amely (fordított sorrendben) megőrzi a majorálás vagy a gyenge majorálás sorrendjét. Abban az esetben, ha a gyenge majorálás sorrendjének megőrzése a kritérium, akkor gyakran beszélünk a *diverzitás* (vagy *fajgazdagság*) *sűrűségfüggő reprezentációjá*-ról, míg egyéb esetekben *sűrűségfüggetlen reprezentáció*-ról beszélünk. Mivel ez a „szokásos” reprezentáció, így ha nem szerepel a sűrűségfüggő jelző, akkor mindig sűrűségfüggetlen reprezentációról van szó.

A klasszikus diverzitás mérési paradigma határai

A természetes közösségek túlnyomó többsége erőteljesen mozaikos. Eddig ezzel nem vagy csak keveset foglalkoztunk. Nyilvánvalóan azért, mert a klasszikus diverzitás mérési paradigma szerint a közösségek homogének, így nem is kell számszerűsíteni azt, ami nincs, a mozaikosságot. Elhamarkodott ítélet volna azt állítani, hogy a klasszikus diverzitás mérési paradigma nem túlzottan hasznos, hiszen a mozaikosságot és a mintázatot kizárja a vizsgálat köréből. Ez a kérdés sokkal összetettebb. Mint minden absztrakció ez is erőteljes elhanyagolásokon, míg más vonatkozások kiemelésén alapszik. Ezek az eljárások homogén vagy viszonylag homogén közösségek esetében jól működnek.

Ugyanezt a kérdést praktikus szempontból vizsgálva nyilvánvaló, hogy pl. az $Es(m)$ diverzitás csak akkor jellemzi korrekten egy $m < N$ minta fajszámát, ha a közösség egyedei térben teljesen random módon oszlanak el. Hasonló állítás igaz a többi klasszikus diverzitás-függvényre is. A klasszikus diverzitás mérési paradigma korlátait három pontban foglalhatjuk össze:

1. A módszerek impliciten feltételezik, hogy a közösség teljes fajszáma rögzített és ismert.
2. A közösségek térben teljesen random mintázatúak. A teljes térbeli randomitás feltételei szerint:
 - a.) az egyedek random módon fordulnak elő és
 - b.) az egyes egyedek előfordulása egymástól független.
3. A közösségek végtelen nagy kiterjedésűek és egyedszámúak.

4. táblázat. Az A és B közösségekből származó 5-5 kvadrátban lévő fajok

Sorszám	A					B				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
1.	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+
2.	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-
3.	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-
4.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
5.	-	+	+	+	+	-	-	+	-	-
6.	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-
7.	+	+	+	+	-	-	+	-	+	-
8.	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+
9.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Fajszám	6	5	5	6	5	2	3	3	3	2

Nézzük meg két közösség, az A és B esetén, a közösségekből származó 5-5 kvadrát alapján, hogy mit is jelent, ha a két közösség erőteljesen mozaikos. A kvadrátok fajösszetételét a 3. táblázat mutatja. A „+” jel azt jelenti, hogy az adott faj jelen van a kvadrátban, míg a „-” jel azt, hogy hiányzik onnan. Nyilvánvaló a táblázat alapján, hogy ez a két közösség jelentős mértékben különbözik és nem azonos diverzitásúak. A kvadrátonkénti fajszám tekintetében az A közösség a diverzebb, míg a kvadrátok összevonása után kapott fajszám a B közösség esetében nagyobb. A különbség oka az, hogy a közösségek eltérő mozaikosságúak. Az A esetében mindegyik kvadrátban előfordul szinte mindegyik faj a közösségnek. Ez a közösség fajösszetétel szempontjából homogén. Mindegyik kvadrát alacsony fajszámú a B közösség esetében, ugyanakkor kvadrátról kvadrátra jelentősen változik a fajszám, azaz a közösség erősen mozaikos.

Jól látható a 3. táblázat alapján, hogy milyen gondot jelent, ha a kvadrátok összevonása (szakzsargon szerint *poolozása*) után hasonlítjuk össze a közösségeket. Ekkor ugyanis a B közösség fajgazdagabb, mint az A. (Némileg meglepő módon, részben hasonló jellegű gondot jelenthet az is, ha túl nagy a kvadrátok mérete.) Az egyes kvadrátok alapján mégis az az érzésünk, hogy ez biztosan nem a teljes igazság. Ha az átlagos fajszámot vagy a tipikus fajszámot, azaz a kvadrátonkénti fajszámok mediánját vetjük össze, akkor már jól látható, hogy a teljes fajszám alapján kapottal ellentétes eredményt kapunk abban a tekintetben, hogy melyik közösség a diverzebb (4. táblázat).

4. táblázat. Az A és B közösségek néhány diverzitási jellemzője

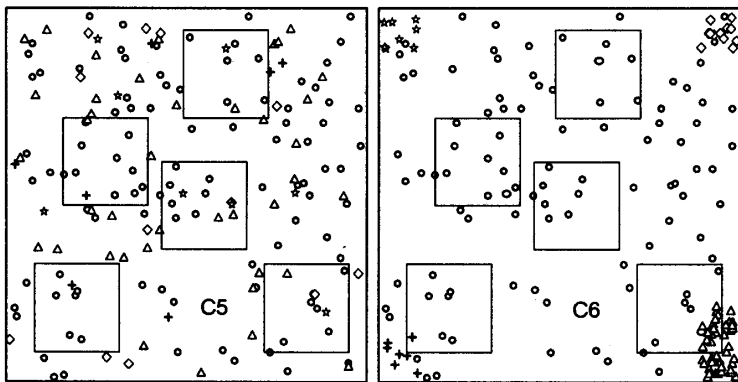
	A közösség		B közösség
Teljes fajszám	7	<	9
Átlagos fajszám	5.4	>	2.8
Fajszám mediánja	5	>	3

Nézzük meg a C5 közösség egy terepi realizációját, amelyet az 5. ábra mutat. Ez egy térben teljesen random mintázatú közösség. Hasonlítsuk össze ezt a közösséget a 5. ábrán látható C6 közösséggel, olyan módon, hogy random módon kvadrátokat helyezünk ki. A C6 közösség abundancia vektora azonos a C4 közösségével. Ugyanazok a fajok vannak a közösségben és az egyedszámuk is azonos. Az egyetlen különbség, hogy a leggyakoribb fajt kivéve mindegyik faj igen erősen aggregált viselkedést mutat.

Mozaikosság, β -diverzitás

A korábban tárgyalt módszerek az α -diverzitás jellemzésére szolgálnak, amikor a közösség homogén, nem mozaikos. Így ezek segítségével nem lehet meg-

ragadni a β -diverzitást. Az elnevezés is arra utal, hogy itt a *diverzitási jelenségek egy másik szintjéről* van szó. A β -diverzitás vagy mozaikosság mérése a *közösség fajösszetételbeli variabilitásának kvantifikálásán* alapul. Ha a közösség homogén, azaz a fajösszetétel mindenhol azonos, akkor a közösség fajösszetételének változása nulla. Ekkor a közösség β -diverzitása nulla. Annál nagyobb a közösség β -diverzitása, minél nagyobb a közösség fajösszetételének variabilitása. A β -diverzitás kapcsán fontos hangsúlyozni, hogy nevében ez is diverzitás, ugyanakkor technikai értelemben és a jelenség lényegét illetően is jelentős mértékben eltér az α -diverzitástól. A *jelentősen* azt jelenti, hogy ezek a módszerek már olyan szempontokat kvantifikálnak, amelyek *túlmutatnak a klasszikus diverzitás mérési paradigmán*. Abban a tekintetben mutatnak túl rajta ezek a módszerek, hogy a mintázati kérdéseket a mozaikosság kapcsán a vizsgálati körükbe vonják.



5. ábra. A C5 és C6 közösségek ponttérképe

A β -diverzitás, nevével ellentétben, igazából nem csak a növényzet diverzitásáról, hanem annak térbeli variabilitásáról, *mozaikosságáról* is szól. Azaz a mintázat szerepének kvantifikálásával foglalkozik a közösség diverzitása kapcsán. Ilyen módon mérési módszerei sem olyanok, mint a szokványos, klasszikus diverzitás-elemzések esetében megszokott eljárások. A β -diverzitás számszerűsítésére az egyik legegyszerűbb eljárás azon alapul, ha azt számszerűsítjük, ami azonnal szembetűnik, ha ránézünk a 3. táblázatra. A B közösség esetében az egyes kvadrátok fajszáma jóval kisebb, mint a közösség teljes fajszáma. Azaz vessük össze a közösségből származó kvadrátok fajszámának mediánját a

közösség teljes fajszámával, ST -vel. Ekkor megkapjuk, hogy *tipikusan* a fajkészlet hány faja hiányzik egy kvadrátból:

$$D_{\beta} = ST - \text{median}\{S_i; i=1, \dots, n\}$$

Ha minden faj jelen van minden kvadrátban, akkor a közösség β -diverzitása nulla. Ekkor a fajkészlet kvadrátról-kvadrátra történő variabilitása valóban nulla; a szakmai intuíciónk alapján is nyilvánvaló ez az eredmény. Minél kevesebb faj van jelen a kvadrátokban a teljes fajkészletből, annál nagyobb lesz D_{β} értéke. Ez a mérőszám éppen egyszerűsége révén jól használható a mozaikosság számszerűsítésére. A korábbi példában összehasonlított A és B közösségek esetében is igen nagy a β -diverzitás különbsége:

$$D_{\beta}(A) = 2 < 6 = D_{\beta}(B)$$

Ez az oka, hogy a kvadrátonkénti átlagos fajszám és a közösség teljes fajszáma eltérő sorrendet (rendezést) eredményez a közösségek diverzitásának összehasonlítása során.

Fontos hangsúlyozni, hogy a mozaikosság esetében a közösségeknek egy biológiai szempontból lényeges, inherens tulajdonságáról van szó, ami nem küszöbölhető ki „triviális” módon, pl. úgy, hogy növeljük a kvadrátméretet. Bizonyos esetekben elképzelhető, hogy ez a módszer működne, csak értelme nem volna, ugyanis gyakran éppen ez a mozaikosság teszi a kutatási objektumot „értékessé”. Sokszor a kvadrátméret növelése is csak elvi lehetőség, mivel pl. az 50×50 m-es kvadrátokkal aligha lehet érdemben dolgozni egy védett sziklagyepben – és sok más társulásban sem.

Mozaikosság. A mozaikosság mérésének ismertetett módja kritizálható, mivel csak azt veszi figyelembe, hogy hány faj hiányzik a kvadrátból, ugyanakkor az, hogy mely fajok hiányoznak nem számít. Megtehetjük, hogy a különböző kvadrátok fajösszetételét vagy fajkompozícióját mérjük össze. Két kvadrát növényzetének hasonlóságát jellemezhetjük a közös fajok számával. Számos szempontból célszerű standardizálni, azaz elosztani a közös fajok számát az összehasonlított kvadrátok együttes fajszámával. A szakirodalomban ezt *Jaccard-féle hasonlóság*-ként szokás említeni. Értéke 0 és 1 között változik és ezt a hasonlóságot természetes módon átszámolhatjuk különbözőséggé olyan módon, hogy értékét kivonjuk 1-ből. Szokás ilyen esetben a Jaccard-féle hasonlóság különbözőségi komponenséről beszélni.

Az A közösség 2. és 4. kvadrátja esetén a közös fajok száma 5 és a két kvadrát együttes fajszáma 6. Így a különbözőség értéke: $1 - 5/6 = 0.1667$, azaz a két kvadrát növényzete alig tér el egymástól a fajösszetétel tekintetében. A B közösség esetében mindössze egyetlen közös faja van a 2. és 4. kvadrátnak. A két kvadrát együttes fajszáma 5. Így a különbözőség értéke $1 - 1/5 = 0.8$, ami azt jelenti, hogy a két kvadrát fajlistája 80%-ban eltérő.

Ha az összes esetben kiszámoljuk a kvadrátok fajösszetételének hasonlóságát, akkor lényegében egy mozaikossági mértéket kapunk. Ha ezek az értékek kicsik, azaz a kvadrátok növényzetében alig van eltérés, akkor a növényzet homogén. Abban az esetben, ha az egyes kvadrátok jelentősen eltérő növényzeti foltokat reprezentálnak, akkor ezek az értékek nagyok. Mivel a β -diverzitás és a mozaikosság mérése kapcsán koncepció váltás is történik, így az α -diverzitáshoz szokott szemléletünk könnyen sugallhat téves interpretációt.

A fentiekben ismertetett módszerek $[0,1]$ közötti értékkel jellemzik a mozaikosságot. Ez nem mond semmit arról, hogy a fajösszetétel variabilitása 1–2 faj nagyságrendű vagy 20–30 fajnyi a változás nagyságrendje. Ha valamilyen módon a hasonlósági értékeket kombináljuk a fajszámokkal, akkor ilyen jellemzést kapunk. Viszonylag hosszadalmas számolással belátható azonban, hogy ez számos tekintetben nem vagy alig tér el a korábban javasolt és viszonylag egyszerűen számolható $D_\beta = ST - \text{median}\{S_i; i=1, \dots, n\}$ értéktől.

Reprezentációk II: Mintázatfüggés

A sűrűségfüggő- és sűrűségfüggetlen reprezentációkhoz hasonlóan, bár technikai értelemben sokkal bonyolultabban, elkészíthetők a mintázatfüggő- és mintázatfüggetlen reprezentációk is. Továbbá kvantifikálható a mintázatfüggés, azaz a térben teljesen random esettől való eltérés nagysága.

A térben teljesen random mintázattól való eltérés lényeges kérdés. Számos ökológiai folyamat kapcsolódik a mintázatok megváltozásához és számos ökológiai folyamat kulcskérdése a mintázat, ami bizonyos folyamatokat lehetővé tesz, elősegít, esetleg gátol vagy éppen ellehetetlenít. Ha a mintázat eltér a térben teljesen random mintázattól, akkor erre az eltérésre *mintázathatás*-ként fogunk hivatkozni.

Fajszám. Ha egy közösség esetén az átlagos fajszám S és ezekben a kvadrátokban átlagosan N egyed fordult elő, akkor a fajszám várható értéke egy térben teljesen random közösség esetén $ES(N)$. Ezt tekinthetjük a mintázatfüggetlen reprezentáció szerinti fajszámnak. A mintázat okozta eltérést

$$|ES(\bar{N}) - \bar{S}|$$

adja meg. Ez egyúttal természetes módon definiálja egyfajta mértékét a közösségi szintű mintázat randomtól való eltérésének. Ez megadható arány formájában is:

$$|ES(\bar{N}) / \bar{S}|$$

Diverzitási mutatók. A mintázatfüggő reprezentáció az alábbi módon számolható. Több azonos méretű, random módon kihelyezett kvadrát alapján kiszámoljuk az S átlagos fajszámát, továbbá az N átlagos egyedszámot. A fajszám

várható értéke N számú egyed tartalmazó térben teljesen random közösség esetén $ES(N)$. Ekkor

$$\bar{S} / \log \bar{N}$$

a *mintázatfüggő*, míg

$$ES(\bar{N}) / \log \bar{N}$$

a *mintázatfüggetlen* reprezentációnak megfelelő diverzitási mutató. A mintázat okozta eltérés nagysága:

$$|ES(\bar{N}) / \log \bar{N} - \bar{S} / \log \bar{N}|.$$

Ez természetes módon definiálja a mintázat randomitástól való eltérésének nagyságát.

Fajtelítődési diverzitási rendezések. Vizsgáljuk meg az 5. ábrán látható közösségek fajgazdagságát 5 random módon kihelyezett kvadrát segítségével. Mindkettő teljesen azonos abundancia-dominancia vektorú. Így a mintázatfüggetlen reprezentációban teljesen azonos fajtelítődési diverzitási profilúak. A mintázatfüggő reprezentációban azonban jelentősen eltérnek. Térben teljesen random közösség esetén ekkora kvadrátok esetén a várható egyedszám értéke 10 egyed, mivel a teljes terület 100×100 egység és a kvadrát mérete 24×24 egység. A teljes területen 172 egyed van, így a várható átlagos egyedszám 10 egyed. A várható átlagos fajszám ekkora kvadrátban

$$ES_{C5}(10) = 3.16 \approx 3.2$$

Az 5 darab kvadrátban lévő fajszámok rendre: 2, 1, 1, 1, 2. Az átlagos fajszám értéke: $(2+1+1+1+2)/5=1.4$. Nagyobb számú mintavételi kvadrát kihelyezésével és több kvadrátméretre megismételve a mintavételt, megszerkeszthetjük a diverzitási profilok mintázatfüggő változatát. Az 5. ábrán látható mintázat esetén a mintázathatás jelentős, mivel a mintázatfüggő és a mintázatfüggetlen reprezentáció görbéje jelentősen eltér, amint az a 6. ábrán látható.

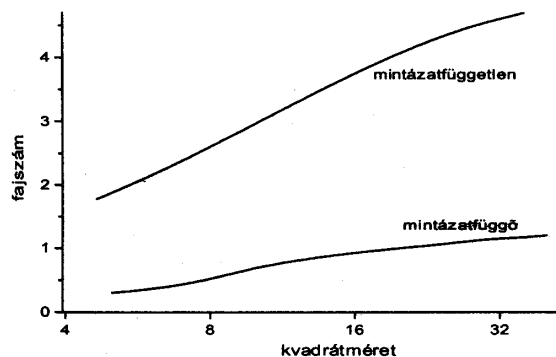
A fenti számolásokat felhasználhatjuk, hogy a nemrandom mintázat miatti eltérés nagyságát megadjuk a 24×24 egység méretű kvadrátok esetén:

$$|ES(\bar{N}) - \bar{S}| = |3.2 - 1.4| = 1.8.$$

Ha ezt az eltérést a térben teljesen random mintázat fajszámához viszonyítjuk, azaz ennek a fajszámnak a százalékában fejezzük ki, akkor azt kapjuk, hogy ez az érték $1.8/3.2 \cdot 100 = 56.3\%$. Ez igen nagy, ami persze nyilvánvaló is az 5. ábra alapján.

A térben teljesen random C5 közösség esetén, amelyet az 5. ábra mutat, a kvadrátok fajszámai az alábbiak: 2, 3, 4, 3, 4. Így az átlagos fajszám $(2+3+4$

+3+4)/5=3,2. Ez megegyezik *ES* (10) értékével, így ebben az esetben a mintázatfüggő és mintázatfüggetlen reprezentáció értéke megegyezik.



6. ábra. A C5 közösség mintázatfüggetlen és mintázatfüggő reprezentációi. Az ábrán bemutatott mindkét mintázati reprezentáció sűrűségfüggetlen

Reprezentációk szimultaneitása. A sűrűségfüggés és a mintázatfüggés két független aspektus. Ez azt jelenti, hogy független módon kombinálhatók az 5. táblázat által mutatott kontingenciatábla négy cellájának megfelelően.

5. táblázat. Két független szempont, a sűrűség illetve mintázat szerinti reprezentációk lehetséges kombinációi

Sűrűségfüggő és mintázatfüggő	Sűrűségfüggő de mintázatfüggetlen
Sűrűségfüggetlen de mintázatfüggő	Sűrűségfüggetlen és mintázatfüggetlen

Technikai értelemben ezek a lehetőségek nyilvánvalóan adódnak. Biológiai értelemben pedig rendkívül gazdag, sokrétű és árnyalt interpretációt tesznek lehetővé, ami ugyanakkor rendkívül bonyolult is, hiszen a választás az egyes reprezentációk és a szimultán reprezentációk között nem egyszerű és nem is adódik triviálisan.

A (mintázatfüggetlen) fajtelitődési görbéken alapuló diverzitási rendezések a teljesen random közösség esetén kapott elméleti, azaz „végtelen nagy” populációméretnél adódó értékkel számolnak. A közösség diverzitása azonban összefügg a közösség mintázatával, az egyedek térbeli eloszlásával is.

Igaz, a helyzet egy kicsit még ennél is bonyolultabb, hiszen a végtelen nagy kiterjedésű, térben teljesen random közösség és a véges kiterjedésű térben teljesen random közösség görbéje is eltér. Még ha nem is feltétlenül jelentős mértékben.

Mintavétel, statisztikus interpretáció

Az eddigiek folyamán végig arról beszéltünk, hogy a „közösségeket” elemezzük, ezeket hasonlítjuk össze. Ez csak az absztrakció szintjén igaz. Valójában az történik, hogy mintákat veszünk, és ezeket a mintákat hasonlítjuk össze. A mintákról feltételezzük, hogy reprezentatívak, azaz jellemzőek a vizsgált közösségre és tükrözik annak vizsgált tulajdonságait. Ez azt jelenti, hogy a közösség általunk vizsgált *D* diverzitási paraméterének értékét sosem ismerjük pontosan, hanem rendelkezünk a minta alapján egy \hat{D} becsléssel a diverzitási paraméterre vonatkozóan. Általában ez az aspektus gyakran elhanyagolt a kutatások során. Az nem tartozik az érdemi megoldások közé, hogy minden paramétert kicserélünk a „kalapos” párjára, azaz mindegyik fölé odaírjuk a „^” jelet. Ha ennyiben merül ki a megoldási kísérlet, akkor csak azt érzük el, hogy többet kell gépelni. Ennél sokkal nagyobb baj, hogy a hamis megoldással elodázzuk a problémával való tényleges szembenézést.

Diverzitásbecslés: Shannon-diverzitás. A diverzitás számolása során a fajok relatív gyakoriságaival számolunk. A p_i relatív gyakoriságokat azonban nem ismerjük, hanem a minták alapján becsüljük az alábbi módon $\hat{p}_i = n_i / N$, ahol \hat{p}_i a becsült érték, amit *maximum likelihood becsléseként* is szokás említeni. A Shannon diverzitás esetében ezt a becslést használva a

$$\hat{H} = -\sum_{i=1}^S (n_i / N) \log (n_i / N)$$

becsléshez jutunk. Ez a becslés nem torzítatlan. Viszonylag sok egyedet tartalmazó minták, azaz nagy *N* esetén ennek a becslésnek az aszimptotikus várható értéke:

$$-\sum_{i=1}^S (n_i / N) \log (n_i / N) - (S-1)/(2 \cdot N) + O(N^{-2})$$

ahol $O(N^{-2})$ a másodrendű torzítás. Az $O(N^{-1})$ rendű torzítás korrigálható, ha \hat{H} -hoz hozzáadjuk $(S-1)/(2 \cdot N)$ -t. Ez egy igen könnyen számolható korrekció, azonban csak kellően nagy *N* esetén érvényes, mivel aszimptotikus becslésből

származik. Kis minták esetén egyéb korrekciók is alkalmazhatók, amelyek technikai értelemben sokkal bonyolultabbak.

Várható fajszám diverzitás. Az $Es(m)$ -diverzitás-nak ismert a torzítatlan becslése. Ez a becslés egyúttal minimális szórású is, azaz bizonyítható, hogy a becslések közül ez a legjobb. Ez a becslés nem bonyolult, ugyanakkor igen számolásgényes a kombinatorikus kifejezések miatt, így számolása a legegyszerűbb esetekben is jól megtervezett számítógépes programot igényel.

Statisztikai szempontból tehát $Es(m)$ -nek ismert igen előnyös tulajdonságú, minimális szórású és torzítatlan becslése. A biológusok azonban elég keveset törődnek a diverzitásbecslések statisztikai tulajdonságaival és azok torzításával vagy torzítatlanságával. Ennek minden bizonnyal nem az az oka, hogy tudatlanok vagy figyelmen kívül hagyják. Ezek a becslések azon alapulnak, hogy a fajszám, azaz S rögzített és pontosan ismerjük értékét. A valóság azonban az, hogy az ökológiai vizsgálatok túlnyomó többsége esetében a közösség teljes fajszámát egyáltalán nem ismerjük. Így az általunk nem ismert fajok száma több nagyságrenddel erősebben befolyásolhatja az eredményt, mint \hat{H} vagy valamely más diverzitási statisztika becslésének torzítása.

Fajszámbecslés, fajszám-extrapoláció. A terepet járó ökológus számára nyilvánvaló, hogy egy közösség teljes fajszámát csak a legritkább esetben ismerjük. Szeretnénk azonban tudni, hogy mekkora lehet azoknak a fajoknak a száma, amelyek előfordulnak a közösségben, de mi nem találtuk meg őket. Ez egy jellegében eltérő kérdés, mint az eddigiek. Lényegében arról van szó, hogy ismereteink alapján előre szeretnénk jelezni a feltáratlan fajok számát. Emiatt szokás az ilyen módszereket *fajszám-extrapolációs módszerek*-nek is nevezni.

Az ilyen típusú becslések lényegében a következő gondolatmeneten alapulnak. Az egyszerűség kedvéért beszéljünk kvadrátokról. Legyen egy 5 kvadrátból álló mintánk. Ha minden kvadrátban jelen volt mindegyik faj, akkor kicsi annak a valószínűsége, hogy egy további kvadrátot kihelyezve újabb fajt lelünk. Ugyanakkor, ha kvadrátról-kvadrátra sok új faj kerül elő és sok olyan faj van, amelyik csak egy vagy két kvadrátban fordult elő, akkor nagy az esélye, hogy újabb fajok is előkerüljenek további kvadrátok kihelyezésével. Az ilyen jellegű információ hasznosításának számos módja van.

A fajszám paraméteres becslése. Ezek a módszerek valamilyen elméleti eloszlással modellezik a vizsgált közösség abundancia-dominancia struktúráját és ez alapján az eloszlás alapján becslik a teljes fajszámot. Paraméteres módszerekről szokás beszélni, ha a módszer valamely eloszláshoz kötődik, míg *nem-paraméteres* módszerről, ha nem kötődik eloszláshoz. Igen sokféle eloszlás választható. Kis fajszámú közösségek esetén a Fisher-eloszlás, míg nagy fajszámú közösségek esetén a lognormális eloszlás a legismertebb. Az a gond azonban, hogy

számos más eloszlás esetleg jobban illeszkedik a vizsgált közösség abundancia-dominancia struktúrájához, azaz jobban modellezi azt. Ez nehezen eldönthető a vizsgálatok során. Ugyanakkor ezeknek az eloszlásoknak vannak ismeretlen paraméterei, amelyeket a terepi adatok alapján kell becsülni és ezek az eljárások statisztikai és technikai értelemben is igen bonyolultak lehetnek. Emiatt a paraméteres módszerek viszonylag ritkán vagy igen ritkán használatosak terepi vizsgálatok adatainak feldolgozása során. Elméleti szempontból azonban ezek az elméleti eloszlásokon alapuló modellek igen fontosak.

A továbbiakban *nemparaméteres fajszámbecslési módszerek*-ről lesz szó, amelyek nem kötődnek valamely konkrét eloszláshoz, így elkerülük az eloszlási modell illesztésének technikai problémáit.

A fajszám paraméteres becslése. A közösség teljes fajszáma a nemparaméteres módszerek segítségével viszonylag egyszerűen becsülhető terepi felvételek adatai alapján. Viszonylag könnyen számolható az alábbi becslés, ami az egyetlen mintában és a két mintában előfordult fajok arányán alapul. Eszerint a teljes fajszám becslése:

$$S + [(S_{(1)} \cdot S_{(1)}) / (2 \cdot S_{(2)})]$$

ahol S a mintában lévő (megfigyelt) fajszám, $S_{(1)}$ az egyetlen mintában előfordult fajok, míg $S_{(2)}$ a két mintában előfordult fajok száma. A tapasztalat azt mutatja, hogy számos esetben ez a viszonylag egyszerű becslés jól használható.

Az erősen mozaikos B közösség esetében ez az alábbi becslést adja a teljes fajszámra:

$$9 + [(6 \cdot 6) / (2 \cdot 2)] = 9 + (36/4) = 18$$

Ez azt jelenti, hogy a becslés szerint a közösség fajainak a fele még nem került bele az 5 kvadrátot tartalmazó mintába.

Az ún. számítógép-intenzív módszerek közé tartozik a *jackknife becslés*. Ez a becslési eljárás azon alapul, hogy egyenként elhagyjuk az egyes kvadrátokat és megnézzük, hogy ekkor hogyan változik a fajszám értéke, majd az így nyert információ alapján becsüljük a teljes fajszámot. Az elsőrendű jackknife becslés szerint a teljes fajszám értéke

$$S + [(n - 1)/n] S_{(1)}$$

ahol n a minták (kvadrátok, talajcspadák, fűhálózások, stb.) száma, amelyek alapján a becslés készült. Az elsőrendű jackknife becslés az alábbi értéket adja a B közösség esetén:

$$9 + 4/5 \cdot 6 = 13.8$$

A másodrendű jackknife becslés a két mintában előfordult fajokat is figyelembe veszi a számolás során, így mindenképpen megbízhatóbb, mint az egyetlen mintában előfordult fajok számán alapuló becslés:

$$S + [(S_{(1)}(2n - 3)) / n - (S_{(2)}(n - 2)^2) (n(n - 1))]$$

A másodrendű jackknife becslés értéke

$$9 + [(6(25 - 3) / 5 - (2(5 - 2)^2)(5 \cdot (5 - 1)))] = 16.5$$

a B közösség teljes fajszámát illetően.

Ezek a becsült fajszámok eléggé eltérnek. Ennek oka a kvadrátok viszonylag alacsony száma, másrészt az, hogy a kvadrátonkénti fajszám irreálisan alacsony, így a becslés igen tág határok között mozoghat attól függően, hogy milyen szempontokat helyez előtérbe a becslés során alkalmazott eljárás.

Indirekt szemléletű módszerek

A klasszikus, direkt szemléletű elemzések esetében a közösséget jellemző paramétereket közvetlenül (azaz *direkt* módon) a kvadrátok növényzete alapján számoljuk. A kvadrátok, mint minták reprezentatívak, azaz a vizsgált jellemző vonatkozásában hűen tükrözik az eredeti közösségre jellemző értéket. Indirekt szemléletű elemzések esetén a kvadrátban lévő fajok listájára, azaz a fajlistára *fajkombináció*-ként szokás hivatkozni. Vannak preferált fajkombinációk, amelyek egy kölcsönhatásmentes, random null-modell szerint várnál nagyobb gyakorisággal fordulnak elő és vannak tiltott fajkombinációk, amelyek ritkábban fordulnak elő vagy akár sosem fordulnak elő. Ezért az indirekt szemléletű elemzés során azt vizsgáljuk, hogy a terepen a közösséget alkotó fajkombinációk közül melyek milyen gyakorisággal fordulnak elő.

Technikailag az indirekt szemléletű elemzés azt jelenti, hogy egy adott méretű kvadrátból kellően sokat kihelyezünk és összeállítjuk, hogy az egyes fajkombinációjú (fajlistájú) kvadrátok milyen gyakorisággal fordultak elő. A továbbiakban az elemzések ez alapján a származtatott adatvektor alapján történnek. Mivel egy S -fajú közösség esetén a lehetséges fajkombinációk száma 2^S , így egy indirekt szemléletű elemzés ezekhez a 2^S -dimenziós származtatott adatvektorokhoz kapcsolódik, ezek szolgáltatják az alapanyagát. Természetesen az indirekt elemzéseknek igen kevés értelme van – a direkt szemléletű elemzésekkel ellentétben – a térsorozati kontextus nélkül. A fajkombinációs gyakoriságok ugyanis nyilvánvalóan függenek és erőteljesen változnak is a kvadrátméret változásával. Ilyen módon az elemzés csak akkor releváns, ha azt kellően kis léptéktől egy elegendően nagy léptékig megismételjük egyre növekvő méretű kvadrátok sorozatára, azaz egy *térsorozati elemzés*-t végzünk.

5. táblázat. A C5 és C6 közösségek kvadrátjainak fajkompozíciója. A \circ , Δ , \diamond , $*$, $+$ jelek az 5. ábrán használt jelei a fajoknak

kvadrátok:	C5				C6					
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
\circ	6	11	8	6	5	6	10	6	7	6
Δ	–	1	2	1	1	–	–	–	–	14
\diamond	–	–	1	–	1	–	–	–	–	–
$*$	–	–	2	1	1	–	–	–	–	–
$+$	1	1	–	–	–	1	–	–	–	–

Asszociációs vizsgálatokhoz sokfajú közösségek esetén a teljes térbeli randomitás szolgáltatja a neutrális vagy null-modellt. Ez azt jelenti, hogy bármely egyed a vizsgált területen bárhol előfordulhat és az egyedek előfordulása egymástól független. Ha mindezek teljesülnek, akkor egy kellően nagy kiterjedésű területen, kellően sok kvadrát kihelyezése után bármilyen kvadrátméretre, az összes fajkombinációt meg kellene találnunk. Egyszerű gondolatmenettel belátható, hogy a lehetséges fajkombinációk száma egy S -fajú közösségre éppen 2^S . Azaz 3 faj esetén csak 8, de 10 faj esetén már 1024 fajkombináció van.

Vizsgáljuk meg a korábbiakban már vizsgált, az 5. ábra által mutatott közösségek esetén, hogy az ábrán jelölt 5 kvadrát esetén mely fajok fordulnak elő a kvadrátokban. Az A közösség esetében az 5 darab kvadrátnak 4-féle a fajösszetétele. Az 5 kvadrát 3-féle fajlistájú a B közösség esetén. A 6. táblázat mutatja a kvadrátok fajösszetételét és az egyes fajok egyedszámait a kvadrátokban. A gondot nyilvánvalóan az jelenti, hogy még egy 5 fajú közösség esetén is $2^5=32$ fajkombináció lehetséges, így 5 kvadrát alapján nem lehet reális képet kapni a fajkombinációk gyakoriságáról. 100 kvadrát alapján már valószínűleg sokkal jobb a helyzet és viszonylag reálisan meg lehet ítélni, hogy az egyes fajkombinációk milyen gyakoriak. Azonban a C5 és C6 közösségek mintázata olyan jelentős mértékben eltér, hogy már ilyen kevés számú kvadrát esetében is jól látszik, hogy igen erősen különböznek a két közösség fajkombinációi, amint az a 6. táblázat alapján látható.

Térsorozati elemzések

Nyilvánvaló, hogy a növényközösségeket jellemző paraméterek függenek a vizsgálatokhoz használt kvadrátok méretétől. A kvadrát mérete meghatározza, hogy mely fajok milyen gyakran kerülnek a kvadrátba. Az egyedek elhelyezkedésének mintázata és az egyes fajok abundanciája azt is meghatározza, hogy mely fajkombinációk milyen gyakorisággal fordulnak elő. Adott számú, random módon elhelyezett kvadrát esetén megtalálható fajkombinációk száma szintén

jelentős mértékben függ a kvadrátok méretétől. Kicsi kvadrátméret esetén csak kevés egyed és így kevés faj fordul elő a kvadrátban, ezért alacsony lesz a fajkombinációk száma. Hasonlóképpen alacsony a fajkombinációk száma, amikor olyan nagy a kvadrátok mérete, hogy a fajok jelentős része megtalálható a kvadrátban és így az eltérő fajösszetételű kvadrátok száma alacsony.

Erősen függ a kvadrátok méretétől, hogy mely fajok fordulnak elő a kvadrátban és az is, hogy mekkorák az egyes fajkombinációk gyakoriságai. Ezért akkor igazán releváns a vizsgálat, ha több kvadrátméret esetében is elvégezzük az elemzést. Ilyenkor *térsorozati elemzés*-ről fogunk beszélni. Ez a fajta elemzés régóta ismert és bizonyos esetekben triviálisan használt. Ilyen elemzésként tekinthető a fajszám területfüggésének vizsgálata. Ekkor egy olyan mennyiséget vizsgálunk, amit közvetlenül, azaz direkt módon a kvadrátok növényzete alapján határozunk meg, ezért direkt szemléletű elemzésekről beszélünk, míg a térsorozati elemzés nyilvánvalóan *direkt térsorozati elemzés*-ként említhetjük szemben azzal az esettel, amikor indirekt szemléletű elemzések kapcsán kapott statisztikákat, pl. fajkombinációk számát ábrázoljuk térsorozati elemzésben. Ekkor *indirekt térsorozati elemzés*-ről beszélünk.

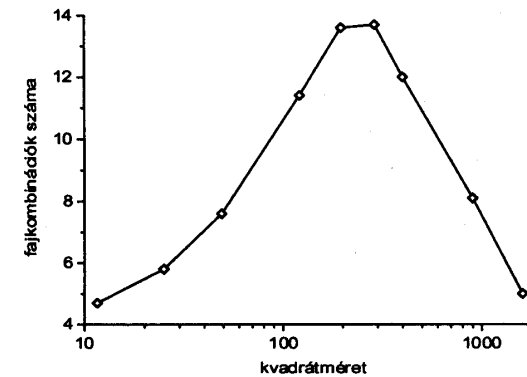
Ha az 5. ábrán látható 24×24 m-es kvadrátokat használjuk, akkor a térben teljesen random C5 közösség esetén 10 fajkombináció található meg tipikusan a kvadrátokban 50 kihelyezett kvadrát esetén. Érdekes, hogy ekkor a kvadrátonkénti átlagos egyedszám is mindössze 10 egyed. Az átlagos fajszám értéke 3 faj kvadrátonként. A C6 közösségben 50 kihelyezett kvadrát esetén a fajkombinációk száma tipikusan 4. A kvadrátonkénti átlagos fajszám értéke azonban mindössze 1, mivel bizonyos fajok igen erőteljesen csoportos, foltos eloszlást mutatnak, azaz kis méretű foltokba tömörülnek az azonos fajhoz tartozó egyedek.

A fajkombinációk számának változását mutatja a 7. ábra a kvadrátméret függvényében. Ez egy indirekt szemléleten alapuló jellemzőnek, a fajkombinációk számának a térsorozati elemzése, azaz egy indirekt térsorozati elemzés. A közösség mintázatára jellemző érték az, ahol a legnagyobb a fajkombinációk száma. Éppen ezért szokás ezt a kvadrátméretet „karakterisztikus area”-nak nevezni. Többféle karakterisztikus kvadrátméret is definiálható különféle direkt és indirekt térsorozati statisztikák alapján. Ezek hasznos segédeszközt jelentenek a növényközösségek mintázatának, szerkezetének és diverzitásának elemzéséhez.

A fajkombinációkra vonatkozó térsorozati görbe maximuma a C5 közösség esetében a 17×17 m-es kvadrátméretnél volt. Ekkor 50 kvadrát esetén 17 volt a fajkombinációk száma. Az indirekt szemléletű módszerek erőteljesen kötődnek a gyors számítógépekhez, amelyek nélkül gyakorlatilag nem valósíthatók meg. Gyakran az egyedek térképei vagy mikrokvadrátok alapján számítógépes mintavétellel készülnek az elemzések. Az alapvető kérdések közé tartozik

a közösség két- és többfajos asszociációs struktúrájának leírása, ami lényében a kontingenciátáblák loglineáris elemzésén alapul.

Az indirekt szemléletű elemzések esetében is definiálhatók különféle reprezentációk, mint a direkt szemléletű elemzéseknél. Ezek ugyanolyan fontosak, mint a direkt szemléletű elemzések esetén, jóllehet ez ma még kevésbé kutatott terület. Ugyanakkor ebben az esetben a reprezentációk még bonyolultabbak technikailag és interpretációjuk még elvontabb szakmailag, mint a direkt szemléletű esetben.



7. ábra. A C6 közösség fajkombinációinak változása a kvadrátméret függvényében

Történeti, irodalmi vonatkozások

A diverzitással számos monográfia foglalkozik és igen sok oldala van a kérdésnek a sokféleségre való naturalista típusú rácsodálkozástól a sokféleség magyarázatát szolgáló ökológiai és evolúciós modellekig. Ezzel szemben a diverzitás méréséről igen kevés átfogó munka született, ha egyáltalán van ilyen. Jellemző, hogy gyakran MAGURRAN (1988) könyvét említik, ami egy bevezető jellegű tankönyv és nem egy átfogó monográfia. Igen fontos, kiemelkedő művek a *Statistical Ecology* sorozat kötetei. Ezek közül a 6. kötet szól teljes egészében a diverzitásról (GRASSLE et al. 1979) és egyéb kötetekben a közlemények egy része. A legfrissebb tankönyv IZSÁK (2001) műve, amely mind a matematikai formalizmus, mind a mérési eljárások biológiai lényegének megvilágítása tekintetében rendkívül igényes. A könyv tartalmában és szakmai anyagának mélységében is messze túlmutat a szokványos tankönyveken.

A fajtelítődési görbék irodalmának két korai, fontos cikke ARRHENIUS (1921) és GLEASON (1922), amelyekben a szerzők a terepbotanika oldaláról

vizsgálták a kérdést. FISHER et al. (1943) az egyik legtöbbet idézett mű, amely az első szintézise a faj-egyedszám viszony matematikai modelljeinek. Átfogó szintézisét adja a matematikai modelleknek ENGEN (1978) könyve.

A diverzitási mutatók a diverzitás számszerűsítésének korai szakaszát jellemezték. A diverzitás mérési módszertannal foglalkozó monográfia PIELOU (1975) könyve, amely a klasszikus diverzitás mérési paradigma egyfajta szintézisét nyújtja, jóllehet elsősorban az axiomatikus, matematikai információ-fogalom biológiai transzplantációján alapul. Ebben a témában meghatározó szerepű, kiváló monográfiát két magyar kutató készített (ACZÉL et DARÓCZY 1975). A formális és a biológiai megközelítés közelebb hozásában és a formális definiálás biológiai tartalommal való kitöltésében Patil-nak és Taillie-nek vannak elvülhetetlen érdemei (PATIL et TAILLIE 1979, 1982), jóllehet technikai értelemben megelőzte őket SOLOMON (1979), aki nem is publikálta eredményeit, csak egy kutatási jelentésben tette azt közzé 1979-et megelőzően. Tőle származik a majorálás fogalmának használata a diverzitás-függvények definiálása kapcsán. TÓTHMÉRÉSZ (1994b, 1997) mutatott rá, hogy a majorálás és a gyenge majorálás közvetlen módon összekapcsolhatók a denzitásfüggő és denzitásfüggetlen reprezentációkkal és így egy igen általános, ugyanakkor biológiai relevanciájában is nyilvánvaló definíció adható arra, hogy mi a diverzitás.

A diverzitás skálafüggő értelmezéséhez egy magyar matematikus, Rényi Alfréd munkássága nyitotta meg az utat, aki a Shannon-féle entrópia (Shannon-diverzitás) matematikai általánosítását vizsgálta (RÉNYI 1961). Orlóci Lászlónak komoly szerepe volt abban, hogy Rényi eredményei felkeltették az ökológusok figyelmét; ennek történetére vonatkozó utalások ORLÓCI (1991) könyvében található. Patil és Taillie korábban idézett két műve és TÓTHMÉRÉSZ (1995) cikke is komoly szerepet játszott abban, hogy a diverzitás skálafüggő értelmezése elterjedjen.

A mintázati kérdések vizsgálata egészen más úton fejlődött, mint a diverzitás kutatása. Elsősorban Greig-Smith szerepét szokás hangsúlyozni; erre vonatkozó korai munkásságának összefoglalása GREIG-SMITH (1957) könyvében található. A mintázati kérdéseket igen korán vizsgálták hazánkban is (PRÉCSÉNYI 1964). Précsényi meghatározó szerepet játszott az angolszász kvantitatív botanikai iskolák eredményeinek és módszereinek magyarországi elterjesztésében. Erre vonatkozóan is található történeti utalások FEKETE et TÓTHMÉRÉSZ (1993) cikkében. A mintázati és diverzitási kérdések vizsgálatának alapvetően új útját jelentik azok az eljárások, az ún. indirekt szemléletű módszerek, amelyeket Juhász-Nagy dolgozott ki. Vizsgálataiban következetesen ragaszkodott a térsorozati elemzések alkalmazásához és így ahhoz, hogy a vizsgált jelenségeket léptékfüggően kell alkalmazni. Fontos szerepe volt abban is, hogy a magyar botanikai iskolák hamar felismerték, hogy túl kell lépni a klasszikus diverzitás mérési paradigmán. Az asszociáltság illetve a többszörös vagy parciális asszociáltság kérdésének vizsgálata meghatározó szerepet töltött be Juhász-Nagy

munkásságában; pl. JUHÁSZ-NAGY 1967. Ezek a kontingenciatáblák loglineáris elemzésén alapulnak, ezért gyakran „információ-elméletnek” nevezik ezeket a módszereket; vö. JUHÁSZ-NAGY et PODANI (1983). Az elmélet összetett és központi szerep jut a különféle karakterisztikus areáknak az interpretációban BARTHA (1992), PODANI et al. (1993). Mind a direkt mind az indirekt térsorozati elemzések esetén számos, nem-konvencionális karakterisztikus area definiálható (TÓTHMÉRÉSZ 1994a).

A mozaikosság szerepe és jelentősége régóta általánosan elfogadott a botanikában. MCINTOSH (1989) szerint WATT (1947) cikke, amely a mintázatok és folyamatok kapcsolatáról szóló előadás szövege, amelyet Watt a Brit Ökológiai Társaság elnökévé választása alkalmából tartott, a leggyakrabban idézett művek közé tartozik. Minden bizonnyal a gyakori idézettség annyi energiáját lekötötte a derék kutatóknak, hogy arra már nem maradt idejük, hogy a verbális retorika mögött lévő elképzeléseket megpróbálják kvantifikálni és terepi vizsgálatok során tesztelni. A β -diverzitás számszerűsítésére vonatkozó első javaslatot WHITTAKER (1960) tette 16 évvel később. Számos szempontból a mai napig ez az egyik legegyszerűbb, jól használható mércéje a β -diverzitásnak. A β -diverzitás mérésére vonatkozó korai próbálkozások összefoglalását adja WILSON et SHMIDA (1984) cikke. Nyilvánvaló, hogy a téma szisztematikus, a fontosságához méltó kutatása még nem kezdődött el. Erre utal az is, hogy rangos lapokban megjelenő cikkekben keveredik a gradiens és a β -diverzitás fogalma. Továbbá nem merült fel igényként, hogy elkülönítsük a β -diverzitás és a mozaikosság fogalmát pl. olyan módon, hogy az egyik a közösség fajösszetételbeli variabilitását méri, míg a másik az abundanciában megmutatkozó eltéréseket is számszerűsíti. Ez a cikk és TÓTHMÉRÉSZ (1998) is tartalmaz a β -diverzitás és a mozaikosság jellemzésére vonatkozó új javaslatokat.

A statisztikusok számos cikket írtak a „sosem látott fajok” számának becsléséről. A témát a statisztikában régóta vizsgálják, mivel számos más szakterületen is merülnek fel analóg kérdések. Pl. a numizmatikában egy adott korban készített, de még elő nem került érmék számának becslése. Talán éppen témaválasztása miatt híressé vált egyik cikk azt vizsgálja, hogy mekkora lehetett Shakespeare szókincsének az a része, amelyet sosem írt le műveiben (EFRON et THISTED 1976). Érdekes, hogy az ökológiában ezek a módszerek eddig nem terjedtek el; egyelőre alig használják ezeket a gyakorlatban. A publikációk túlnyomó többsége statisztikai lapokban jelent meg. A Shannon-diverzitás becslésére vonatkozó korai vizsgálatok BASHARIN-tól (1959) származnak. A fajszám becslésére vonatkozó korai cikkek közül GOOD (1953) művét, míg a recens, összefoglaló cikkek közül BUNGE et FITZPATRICK (1993) cikkét említem a több száz tételt tartalmazó irodalomból. Ismét szeretném felhívni a figyelmet IZSÁK (2001) könyvére, amely számos mintavételi kérdést tárgyal, érdemben vázolva ezeknek a becsléseknek a statisztikai, becslésméleti hátterét is.

Irodalom

- ACZÉL, J. – DARÓCZY, Z. 1975. On Measures of Information and their Characterizations. Academic Press, New York, San Francisco, London.
- ARRHENIUS, O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology* 9: 95–99.
- BARTHA, S. 1992. Preliminary scaling for multi-species coalitions in primary succession. *Abstracta Botanica* 16: 31–41.
- BASHARIN, G. P. 1959. On a statistical estimate for the entropy of a sequence of independent random variables. *Theory of Probability and Its Applications* 4: 333–336.
- BUNGE, J. – FITZPATRICK, M. 1993. Estimating the number of species: a review. *Journal of the American Statistical Association* 88: 364–373.
- EFRON, B. – THISTED, R. 1976. Estimating the number of unseen species: How many words did Shakespeare know? *Biometrika* 63: 435–447.
- ENGEN, S. 1978. Stochastic Abundance Models. Chapman and Hall, London.
- FEKETE, G. – TÓTHMÉRÉSZ, B. 1993. Vegetation Science in Hungary. *Journal of Vegetation Science* 4: 279–282, 288–291.
- FISHER, R. A. – CORBET, A. R. – WILLIAMS, C. B. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* 12: 42–58.
- GLEASON, H. A. 1922. On the relation between species and area. *Ecology* 3, 156–162.
- GOOD, I. J. 1953. On the population frequencies of species and the estimation of population parameters. *Biometrika* 40: 237–264.
- GRASSLE, J. F. – PATIL, G. P. – SMITH, W. – TAILLIE, C. (eds) 1979. Ecological Diversity in Theory and Practice. International Cooperative Publishing House, Fairland, Maryland. pp. 3–27.
- GREIG-SMITH, P. 1957. Quantitative Plant Ecology. Butterworth, London, New York.
- IZSÁK, J. 2001: Bevezetés a biológiai diverzitás mérésének módszertanába. Scientia Kiadó, Budapest.
- JUHÁSZ-NAGY, P. 1967. On associations among plant populations I. Multiple and partial associations: a new approach. *Acta Biologica Debrecina* 5: 43–56.
- JUHÁSZ-NAGY, P. – PODANI, J. 1983. Information theory methods for the study of spatial processes and succession. *Vegetatio* 51: 129–140.
- MAGURRAN, A. E. 1988. Ecological Diversity and Its Measurement. Croom Helm Ltd., London.
- MCINTOSH, R. P. 1989. Citation classics in ecology. *The Quarterly Review of Biology* 64: 31–49.
- ORLÓCI, L. 1991. Entropy and Information. SPB Academic Publishing, The Hague.
- PATIL, G. P. – TAILLIE, C. 1979. An overview of diversity. In: GRASSLE, J. F. – PATIL, G. P. – SMITH, W. – TAILLIE, C. (eds) Ecological Diversity in Theory and Practice. International Cooperative Publishing House, Fairland, Maryland. pp. 3–27.
- PATIL, G. P. – TAILLIE, C. 1982. Diversity as a concept and its measurement. *Journal of the American Statistical Association* 77: 548–567.
- PIELOU, E. C. 1975. Ecological Diversity. Wiley, New York.
- PODANI, J. – BARTHA, S. – CZÁRÁN, T. 1993. Pattern, area and diversity: the importance of spatial scale in species assemblages. *Abstracta Botanica* 17: 37–51.
- PRÉCSÉNYI, I. 1964. A note on the problem of homogeneity. *Acta Botanica Hung.* 10: 217–219.
- RÉNYI, A. 1961. On measure of entropy and information. In: NEYMAN, J. (ed.) Proceedings of the 4th Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability (Vol. I.). University of California Press, Berkeley. pp. 547–561.
- SOLOMON, D. L. 1979. A comparative approach to species diversity. In: GRASSLE, J. F. – PATIL, G. P. – SMITH, W. – TAILLIE, C. (eds) Ecological Diversity in Theory and Practice. International Cooperative Publishing House, Fairland, Maryland. pp. 29–35.
- TÓTHMÉRÉSZ, B. 1994a. Statistical analysis of spatial pattern in plant communities. *Coenoses* 9: 33–41.
- TÓTHMÉRÉSZ, B. 1994b. Diverzitási rendezések és térsorozatok. Akadémiai Doktori Disszertáció.
- TÓTHMÉRÉSZ, B. 1995. Comparison of different methods for diversity ordering. *Journal of Vegetation Science* 6: 283–290.
- TÓTHMÉRÉSZ, B. 1997. Diverzitási rendezések. Scientia Kiadó, Budapest.
- TÓTHMÉRÉSZ, B. 1998. Kvantitatív ökológiai módszerek a skálafüggés vizsgálatára. In: FEKETE, G. (szerk.) A közösségi ökológia frontvonalai. Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 141–156.
- WATT, A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35: 1–22.
- WHITTAKER, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monographs* 30: 279–338.
- WILSON, M. V. – SHMIDA, A. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology* 72: 1055–1064.