

Tóthmérész Béla

Diverzitási rendezések

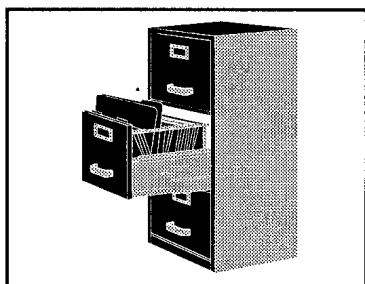


Scientia Kiadó, Budapest
1997

© Tóthmérész Béla

ISBN 963 8326 07 7
Scientia Kiadó
pf. 658
1365 Budapest

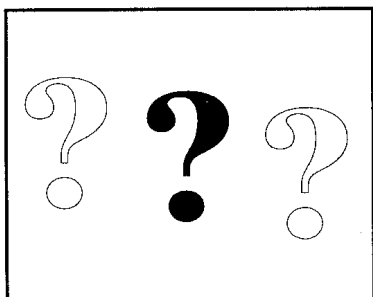
A könyv megjelenését a szerzőnek nyújtott OTKA P 24200
könyvkiadási támogatás tette lehetővé.



0. Tartalomjegyzék

| | | |
|-----|--|----|
| 1. | Előszó | 7 |
| 1.1 | Miért is (nem) ír az ember? | 7 |
| 1.2 | Hogyan olvassuk a könyvet? | 9 |
| 1.3 | Ami a könyvből kimaradt | 10 |
| 1.4 | Köszönetnyilvánítás | 12 |
| 2. | Diverzitás-függvények | 13 |
| 2.1 | Rejteki séta | 13 |
| 2.2 | Közösség leírására használt jelölések | 15 |
| 2.3 | Diverzitás-függvények | 17 |
| 2.4 | A ritkaság egy interpretációja és további diverzitások | 22 |
| 2.5 | A Shannon-függvény néhány tulajdonsága | 27 |
| 2.6 | Ritkasági függvények típusai és további diverzitások | 33 |
| 2.7 | Ritkasági függvények matematikai jellemzése | 36 |

| | | |
|----|--|----|
| 3. | Diverzitási rendezések | 41 |
| | 3.1 Miért van szükség diverzitási rendezésekre ? | 41 |
| | 3.2 Skálázzunk! De hogyan? | 45 |
| | 3.3 Az <i>RTS</i> -diverzitás tulajdonságainak elemzése | 48 |
| | 3.4 Rényi-féle általánosított entrópia | 53 |
| | 3.5 Rényi-féle egyparaméteres függvénycsalád jeles tagjai | 55 |
| | 3.6 Diverzitási rendezésre használható függvénycsaládok | 57 |
| | 3.7 A diverzitási rendezések típusai | 61 |
| 4. | Diverzitási rendezések összehasonlító elemzése | 65 |
| | 4.1 <i>GenE</i> és <i>CuRe</i> módszerek komplementaritása | 65 |
| | 4.2 Diverzitási rendezések grafikus összevetése | 69 |
| | 4.3 Ritka fajokra való érzékenység kvantifikálása | 73 |
| 5. | Bonyodalmak: | |
| | Sűrűség és mintázatfüggés | 77 |
| | 5.1 Sűrűségfüggő és sűrűségfüggetlen reprezentációk | 77 |
| | 5.2 Mintázatfüggő reprezentációk | 83 |
| | 5.3 Diverzitási rendezések és térsorozatok | 88 |
| 6. | Irodalomjegyzék | 91 |
| 7. | Tárgymutató | 97 |



1. Előszó

1.1 Miért is (nem) ír az ember?

Hát leginkább azért, mert magyar! Ha ír lenne, biztos számos dolog másként volna... Még 1992-ben Nagy-Britanniában, a *Rothamsted Experimental Station* Statisztika Intézetében töltött év során elkezdtem írni egy átfogó jellegű könyvet a diverzitás jellemzésével, mérésével összefüggő kvantitatív módszerekről. Hasonló könyvek állnak ugyan rendelkezésre angol nyelven, de ezek mindegyike a problémának csak egy-egy aspektusát ragadja meg. A biológiai oldalt tekintve sem teljesebb a kép. Számos kiváló monográfiával találkozhatunk; példaként Brown (1981), Huston (1994) és Rosenzweig (1995) átfogó műveit említeném az ökológiai szakirodalomból. Nos, hazajövetelem után be kellett látnom, hogy az itthoni feltételek mellett képtelenség egy ilyen munkát akár csak részlegesen is befejezni. Nem adtam fel az eredeti célkitűzést, de van egy olyan érzésem, hogy a monográfia sosem fog elkészülni. Ezért úgy döntöttem, hogy legalább azt a részét megjelentetem az anyagnak – akár számos kompromisszum árán is –, ami új kutatásokon alapszik, viszonylag kevésbé terjedt még el, ugyanakkor sokakat érdekel. Ezek a *diverzitási rendezések*, amelyek a *közösségek diverzitásának*

skálafüggő összevetését teszik lehetővé. Jelen esetben a skálázás elsősorban a közösség abundancia-dominancia struktúrájára vonatkozik. Azaz a skálaparaméter változtatásával vizsgálhatjuk, hogy a közösség össz-diverzitásának kialakításához mekkora a hozzájárulása a ritka, a viszonylag gyakori vagy mondjuk a tömeges fajoknak. Számos olyan ökológiai folyamat van, ami a tömeges fajokat érinti vagy, éppen ellentétes végtéként, a ritka fajok vonatkozásában hoz számottévő változást. Ezeket a skálafüggő jelenségeket aligha észlelhetjük a kutatás során, ha a hagyományos diverzitás-függvényeket használjuk.

A diverzitási rendezések a közösség diverzitását nem egyetlen számértékkel jellemzik, hanem egy görbével, az ún. *diverzitási profillal*, ami leírja, hogyan változik a közösség diverzitása a skálaparaméter függvényében. Közülük a legegyszerűbbek nem sokkal bonyolultabbak, mint a hagyományos diverzitás-függvények, ugyanakkor ökológiai szempontból mégis árnyaltabb interpretációt tesznek lehetővé. Ma már igen sok ilyen módszer ismert, és a legösszetettebb változat túlmutat a diverzitási rendezéseken és a direkt térsorozati elemzések legegyszerűbb eseteként interpretálható. A térsorozati elemzések esetében már nemcsak a közösség abundancia-dominancia struktúrája vizsgálható egy "dominancia skála" mentén, hanem a közösség mintázatának változása is egy valós vagy absztrakt "térbeli skála" mentén.

A könyv anyagát igyekeztem úgy összeállítani, hogy minél szélesebb olvasóközönség használhassa. Semmiképpen sem kívántam egy "hogyan számoljunk ki elemi dolgokat" szakácskönyvet készíteni. Ugyanakkor próbáltam olyan példaanyagot is szerepeltetni a könyvben, aminek alapján az olvasó akár zsebszámológéppel is el tud egyszerűbb számolásokat végezni. Igyekeztem az egyes módszereket terepvizsgálatok során adódó problémák kapcsán bevezetni és ezek interpretációját is bemutatni, hogy az olvasó kedvet kapjon a módszerek alkalmazásához saját kutatási feladatai, problémái megoldása során. A számolások könnyen elvégezhetők a *NuCoSA* programcsomag (Tóthmérész 1993a, 1996) vagy a speciálisan ilyen célra kifejlesztett *DivOrd* program (Tóthmérész 1993b, 1994b) segítségével. Kivételt egyedül a direkt térsorozati elemzések körébe tartozó

mintázatfüggő diverzitási rendezések jelentenek, amelyek speciális mintavételi technikát, nagy mintaméretet, továbbá speciális számítógépes programokat igényelnek; pl. olyat, mint amilyen a *MULTI-PATTERN* (Erdei és Tóthmérész 1993, Erdei et al. 1994, Tóthmérész és Erdei 1995). Ezek a módszerek közeli rokonságban vannak ugyan a diverzitási rendezésekkel, de számos alapvető jellemzőjük miatt a direkt térsorozati elemzések témakörébe tartoznak, ami már semmiképpen sem ennek a könyvnek a témája.

A könyv anyagával kapcsolatos további információk, programkódok és futásképes programok a <http://www.quant.ecol.klte.hu> szerveren található.

1.2 Hogyan olvassuk a könyvet?

A könyv írásakor a legfontosabb szempont az volt, hogy szemléletes példákon keresztül egy bevezető jellegű könyvet nyújtsak az olvasónak, ami azonban a módszerek lényegébe is betekintést enged. Emellett szerettem volna a könyvben tárgyalt módszerek részletes áttekintését is adni, noha nem monografikus teljességgel. Ugyanakkor a statisztikus ökológia iránt érdeklődő olvasók számára is lehetővé szerettem volna tenni, hogy a könyvben megtalálják azokat az információkat és az alapvető tudásanyagot, amelynek elsajátítása szükséges ahhoz, hogy a szakmai folyóiratokban megjelenő, ilyen tárgyú publikációkat olvasni és hasznosítani tudják. Ennek megfelelően a könyvet legalább három stratégiát követve lehet olvasni. (i) Tankönyvként, a módszer alapjaival történő megismerkedés során. (ii) A diverzitási rendezésekkel történő alapos megismerkedés céljából, és (iii) a módszertani vonatkozások iránt érdeklődve. Az egyes stratégiáknak megfelelő olvasási gráfok alább láthatók. (ii) esetében a teljes könyv elolvasását ajánlom.

Az (i) stratégia esetén az alábbi olvasási szekvenciát javaslom; ha nincsenek feltüntetve alfejezetek, akkor az egész fejezet elolvasása ajánlott:

1→ 2.1→2.2→2.3→2.6→3.1→3.2→3.7→4→5

Az ajánlott olvasási szekvencia (iii) esetén:

1→2.2→2.3→2.4→2.5→2.6→2.7→3.1→3.3→3.4→3.5→3.6→3.7→4.1→4.3→5

Keretekben elkülönítve helyeztem el azokat az anyagokat, amelyek numerikus számpéldákat tartalmaznak, vagy olyan háttéranyagokat, amelyek megértése matematikai ismereteket is igényel. A keretekben lévő információk nélkülözhetetlenek a fejezetek anyagának megértéséhez, ugyanakkor a szöveg folyamatos olvasásakor elhagyhatók. Érdekes a fejezet elolvasása után papírral és ceruzával (és gyakran zsebszámológéppel) visszatérni hozzájuk és végigszámolni vagy alaposan átgondolni és feldolgozni a bennük lévő ismeretanyagot. Bizonyos esetekben a keretben olyan alapfogalmakat, definíciókat, elemi matematikai állításokat foglalok össze, amelyek az olvasók egy része számára korábbi tanulmányaikból ismertek.

Néhány elnevezésbeli konvencióról is említést kell tenni. A biológusok nagy előszeretettel említik “dominanciaként” azt, amit a statisztikusok “relatív gyakoriságnak” hívnak. Az “abundancia” és a “gyakoriság” kifejezésekkel szintén gyakran hasonló a helyzet. A biológusok az esetek túlnyomó többségében “diverzitásként” említik azt, amit a matematikusok “entrópiaként”. Számos további elnevezési szokás nehezíti mindkét tábor tagjai számára a másik gondolatainak megértését. Ezeket, sajnos, kevésbé volt módomban kiküszöbölni.

1.3 Ami a könyvből kimaradt

A diverzitási rendezésekhez tartozó témák igen sok szállal kötődnek egyéb módszerekhez. Mind az elmélet, mind az alkalmazások terén nehéz meghúzni a határt, hogy meddig terjed a diverzitási rendezések kompetenciája. Igen sokrétű az alkalmazások lehetősége. A diverzitási rendezésektől egyenes út vezet a direkt térsorozati elemzésekhez. Ráadásul a diverzitási rendezéseket igen “hasznosan” lehet alkalmazni az indirekt térsorozati elemzések során is. Ilyen módon nagy volt a kísértés, hogy minél több kerüljön be az ilyen “egzotikus” tanulmányokból is a

könybe. Ezek a vizsgálatok a kutatás frontvonalait képezik, és az eredmények biológiai interpretációja egyelőre még sok kihívást rejt magában. A nyilvánvaló kapcsolat ellenére, a térsorozati elemzések és főképpen az indirekt térsorozati elemzések számos tekintetben annyira eltérnek a diverzitási rendezésektől, hogy külön könyvet igényel a bemutatásuk. Juhász-Nagy (1993a) kiváló tankönyvéből vagy Podani et al. (1993) cikkéből tájékozódhat a részletek iránt az olvasó.

A terepalkalmazások mellett igen fontos szerepet játszanak a számítógépes szimulációs módszerek, amelyek a kidolgozott eljárások alapos tesztelését, mintavételi tulajdonságainak megismerését szolgálják. Ezekről viszonylag kevés szó esik a könyben. Ennek oka az, hogy a könyv fő irányától el kellett volna térni a számítógépes szimuláció módszereinek ismertetéséhez. Egyelőre a könyv ilyen irányú erőteljes bővítése nem látszott célszerűnek.

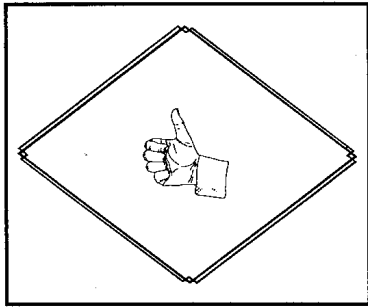
A könyvben lévő anyag gyakorlatilag teljes egészében "leíró" jellegű módszereket tartalmaz, amelyek alkalmasak arra, hogy az adatokban rejlő információt valamilyen szempont szerint kvantifikálják, számszerűen kifejezzék. Ennek igen nyomós oka van. Ez az ok főként történeti. A diverzitási jellegű statisztikákat eddig főként leíró jelleggel alkalmazták az ökológiában és a rokon tudományterületeken. Napjainkban egyre nő az igény a statisztikai tesztelés iránt. A mindenáron való tesztelésnek azonban kevés relevanciája van. Erre legvilágosabban Joe Perry (1986) mutatott rá cikkében. Előfordulhat ugyanis, hogy egy statisztikában, pl. diverzitásban, megmutatkozó különbség statisztikailag szignifikáns, ugyanakkor biológiai szempontból ez a különbség mégis teljesen irreleváns. Az ökológiában felmerülő problémák jelentős része esetében megfigyeléses (és igen gyakran ismétlés nélküli) adatokról van szó, tehát a kísérlettervezés módszerei és az ehhez társuló igen jól kidolgozott statisztikai eljárások nem használhatók. Mindezek ellenére egyre több olyan módszert publikálnak, amelyekkel statisztikai tesztelés is megvalósítható ezekre az adatokra is. Ezek a módszerek azonban igen sokfélék, így tárgyalásuk nagy terjedelmet kíván. A legtöbb ilyen eljárás a "számítógép-intenzív" módszerek közé tartozik; pl. Heltshe and Forrester 1983, Izsák 1994, Izsák and Papp 1994, Smith and van Belle

1984, Zahl 1977. Ismertek azonban más típusúak is, amelyek a klasszikus statisztika módszereit alkalmazzák; Bowman et al. 1969, Hutcheson 1970, Tong 1983. Az ökológiai szempontból releváns terepproblémák megoldása során azonban még keveset alkalmazzák ezeket. Az alkalmazások körének bővülésével mindenképpen kívánatos a könyv ilyen fejezetekkel történő kiegészítése.

1.4 Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom Précsényi Istvánnak, aki közel 20 évvel ezelőtt a diverzitás mérésének és ökológiai alkalmazásának kutatására biztatott és az azóta eltelt időszakban is számos módon segítette és orientálta munkámat. Hasonlóképpen köszönet illeti Jakucs Pált, aki mellett módon nyílt a Rejtek Projekt és egyéb kutatások kapcsán alkalmazni ezeket a módszereket. Szintén köszönettel tartozom Fekete Gábornak, Harnos Zsoltnak és Izsák Jánosnak, akik akadémiai doktori disszertációm opponenseiként számos tanáccsal segítettek abban, hogyan lehetne vagy kellene a diverzitás mérésére szolgáló módszereket tárgyalni. Sztrik Jánost köszönet illeti, hogy matematikus szemmel áttanulmányozta a kéziratot és segítségemre volt tanácsaival. Köszönöm Podani Jánosnak a kézirattal kapcsolatos tanácsait, amelyekkel a könyv végső formába öntése során volt segítségemre. Számos kollégámnak és tanítványomnak tartozom hálával, akik tanácsaikkal, gondolataim meghallgatásával sokat segítettek munkámban.

Köszönettel tartozom az OTKA támogatásokért, amelyek a kutatásokat és a könyv megjelentetést segítették (I/4 No T5066 és OTKA I/7 No T16992), továbbá a Kereskedelmi és Hitel Bank Rt. Universitas Alapítványának, a kiadás költségeihez való hozzájárulásért.



2. Diverzitás-függvények

2.1 Rejteki séta

A Rejteki Project kutatási program keretében a Bükk-hegységben, egy sekélytalajú bükkös tarvágása után lezajló folyamatok elemzése történik. A komplex kutatási programot Jakucs Pál akadémikus kezdeményezte 1980-ban (Jakucs 1987, Katona és Tóthmérész 1985, Tóthmérész 1989).

A Rejteki Mintaterületet “bejárva”, 5-10 évvel a tarvágás után azt tapasztaljuk, hogy a platón és a lejtőkön található újulat erősen eltér. Aligha tagadhatóan eufemizmus terepbejárásról beszélni, mivel a szederrel, málnával és vadrózsa-bokrokkal sűrűn megtűzdelt területen komoly fizikai közelharcot kell vívni az előrejutásért. Hát persze, ez is egyfajta séta ... Hasonlítsuk össze a plató és az észak-keleti lejtő újulatának diverzitását. Használjuk ehhez a Shannon-diverzitást. Egyrészt, ez a leggyakrabban alkalmazott módszer a diverzitás mérésére. Másrészt, a Hutcheson-féle statisztikai próbával tesztelni tudjuk, hogy a két terület diverzitása eltér-e szignifikánsan (Hutcheson 1970).

Az eredmények azt mutatják, hogy *a két terület diverzitása nem különbözik szignifikánsan* a Hutcheson-féle tesztet alkalmazva (95%-os szinten). Hm... A terepen járva ez az eredmény irreálisnak tűnik! A tető talajtani viszonyai sokkal mozaikosabbak. Az alapkőzet gyakori felszínre bukkanása miatt az újulat sokkal rosszabbul fejlődik, ugyanakkor számos, kisebb-nagyobb mértékben eltérő mikrohabitat alakul ki, ami sok faj magoncának megtelepedését teszi lehetővé a területen. A lejtőn mélyebb és homogénebb a talaj, a mezofilabb viszonyok miatt a cserjék sokkal erőteljesebben fejlődnek. A három uralkodó faj dominanciája óriási. Így a terepen járva az a “szubjektív” benyomásunk alakul ki, hogy a plató újulata diverzebb. Ez pedig ellentmond a Shannon-diverzitáson alapuló számolások eredményének.

A terepbejárás során kialakult “szubjektív” véleményünket látszik igazolni az a tény, hogy *fajszám tekintetében a plató a fajgazdagabb*. Itt 15 faj volt található, míg a lejtőn csak 11 faj fordult elő 15 m × 15 m-es területen. Ráadásul ez a két fajszám szignifikánsan eltér.

A problémát tovább vizsgálhatjuk. Azt mondhatjuk, hogy a “ritka” fajok nem túl megbízhatóak a mintavétel szempontjából, ezért csak azokkal foglalkozunk, amelyekből több egyed fordult elő a területen, mint az ott lévő összes egyedek számának 10 százaléka. Nos, – gondolom nem okoz senki számára túl nagy meglepetést – ezúttal *a lejtő újulata a diverzebb*. Ráadásul a Shannon-diverzitásra vonatkozó Hutcheson-féle tesztet használva a különbség szignifikáns. Hiába, nem könnyű az ökológus élete, ha lekéste a riói csúcstalálkozót, ahol megtudhatta volna, hogyan kell védeni a biodiverzitást.

A fenti szituáció bemutatásával arra szerettem volna felhívni a figyelmet, hogy a skálafüggés problémája, amit oly sokan vizsgálnak napjainkban, korántsem egy elvont ökológiai probléma, amely csak bonyolult elméleti kontextusban vagy komplex és költséges, nagyléptékű terepi vizsgálatokban léphet fel. Ebben a példában egy szokványosnak tűnő kérdés kapcsán – igen egyszerű eszközök használatával – sikerült három teljesen eltérő eredményt kapnunk. Először azt, hogy a két összehasonlított terület diverzitása (i) *nem tér el szignifikánsan*. Majd kiderült,

hogy mégsem így van, mert (ii) *a plató fajgazdagabb*. Azaz, dehogy! (iii) *A lejtő diverzebb* a tömeges fajokra.

Mi történne vajon, ha a kvantitatív ökológia eszköztárának “elvarázsoltabb” fegyvereit is bevetnénk? Senkit sem tudok megnyugtatni: a helyzet akkor sem egyszerűsödne sokat! A módszerek lényegét jól megértve, a vizsgált ökológiai problémákról mégis többet tudhatunk meg. Ezekről a módszerekről szól a könyv.

2.2 Közösség leírására használt jelölések

Általánosan egy A közösséget az $(S_A, \mathbf{n}_A) = (S(A), \mathbf{n}(A))$ rendezett párral írhatjuk le, ahol $S(A)$ a fajszám és

$$\mathbf{n}_A = (n_1(A), \dots, n_i(A), \dots, n_{S(A)}(A))$$

a közösség abundancia vektora; $n_i(A)$ az i -edik faj *abundanciája*. Az $S(A)$ és S_A jelöléseket a könyvben felcserélhetően használjuk a nyomdatechnikai igényeknek megfelelően. Gyakran elegendő a relatív abundanciák ismerete; ebben az esetben a közösséget jellemezhetjük az (S_A, \mathbf{p}_A) rendezett párral, ahol

$$\mathbf{p}_A = (p_1(A), \dots, p_i(A), \dots, p_{S(A)}(A))$$

a közösség *relatív abundancia vektora*. Amennyiben az abundanciát egyedszámban mérjük, akkor

$$N_A = \sum_{i=1}^S n_i(A)$$

a közösség teljes egyedszáma, fitomassza esetén az összes fitomassza, stb. Evidensen $p_i(A) = n_i(A)/N(A)$, $i=1, \dots, S$. Amennyiben nem okoz félreértést, akkor \mathbf{p}_A ,

$S_A, N_A, p_i(A)$, stb. helyett csak **p-t**, S -t, N -t, p_i -t írunk. Formális szóhasználattal élve azt mondhatjuk, hogy (p_1, p_2, \dots, p_S) egy *diszkrét valószínűség-eloszlás* és

$$\Gamma := \left\{ (p_1, p_2, \dots, p_S) : p_i \geq 0, \sum_{i=1}^S p_i = 1 \right\}$$

a diszkrét valószínűség-eloszlásoknak egy halmaza.

Gyakran adódik olyan helyzet, hogy a fajokat előfordulási gyakoriság szerint sorba kell rendeznünk. Ekkor a

$$\mathbf{p}^{\downarrow} = (p_{[1]}, p_{[2]}, \dots, p_{[i]}, \dots, p_{[S]})$$

jelölést fogjuk alkalmazni, ahol $p_{[1]}$ a közösség leggyakoribb fajának relatív gyakorisága, $p_{[2]}$ a második leggyakoribbé, ..., és $p_{[S]}$ a legritkébb faj relatív gyakorisága. Az alsó indexben lévő “[]”-ek azt jelölik, hogy a vektor elemei csökkenő gyakoriság szerint vannak sorbarendevezve. Így

$$p_{[1]} \geq p_{[2]} \geq \dots \geq p_{[i]} \geq \dots \geq p_{[S]}.$$

A jelölések használatát nézzük meg egy egyszerű példán. A Rejteki Mintaterület dél-nyugati lejtőjének egyik kvadrátjában 1991-ben 8 faj fordult elő. Azaz $S=8$. Az alábbi egyedszámokkal fordultak elő a fajok egy 1 m^2 -es mintavételi kvadrátban: *Clinopodium vulgare* (8 egyed), *Carex brevicollis* (244 egyed), *Cirsium arvense* (1 egyed), *Euonymus verrucosus* (2 egyed), *Galium aparine* (3 egyed), *Glechoma hederacea* (4 egyed), *Poa nemoralis* (23 egyed), *Sedum maximum* (2 egyed), *Veronica chamaedrys* (6 egyed), *Viola arvensis* (3 egyed), *Waldsteinia geoides* (2 egyed). Az adatokat egyetlen vektorként felírva:

$$\mathbf{n} = (8, 244, 1, 4, 23, 6, 3, 2).$$

A kvadrátban lévő egyedek száma:

$$N = \sum n_i = 8 + 244 + 1 + 4 + 23 + 6 + 3 + 2 = 291.$$

A relatív gyakorisági értékek számolása:

$$p_1 = n_1/N = 8/291 = 0,0275, \quad p_2 = n_2/N = 244/291 = 0,8385, \dots$$

Vektorként felírva:

$$\mathbf{p} = (0,0275, 0,8385, 0,0034, 0,0138, 0,0790, 0,0206, 0,0103, 0,0069) .$$

Természetesen :

$$0,0275+0,8385+0,0034+0,1380+0,0790+0,0206+0,0103+0,0069 = 1,0$$

és

$$\mathbf{p}' = (0,8385, 0,0790, 0,0275, 0,0206, 0,0138, 0,0103, 0,0069, 0,0034) .$$

2.3 Diverzitás-függvények

A legegyszerűbb diverzitási mutató maga a *fajsza*m, S . A fajszám függ a mintában lévő egyedek számától, N -től, ezért a közösségek faji sokféleségének jellemzésére használt legkorábbi statisztikák megpróbálták ezt valamilyen módon figyelembe venni. Jórészt a fajszám és az egyedszám vagy a fajszám és a mintavételezett terület nagyságának viszonyán alapultak. Összefoglaló néven *diverzitási mutatókként* fogok rájuk hivatkozni. Az S/N arány használata igen kézenfekvő. Azonban igen kicsi értékek adódhatnak, ha egy vagy több faj nagy egyedszámban fordul elő a mintában, mivel a fajszám nem nő lineárisan az egyedszám növekedésével. Emiatt praktikusabb $\log N$ -el vagy \sqrt{N} -el osztani a fajszámot. Ezt a szemléletet tükrözik az $S/\log N$ (Gleason 1922) vagy $(S-1)/\log N$ (Margalef 1958) illetőleg az S/\sqrt{N} statisztikák (Menhinick 1964). Hasonló a helyzet az $S/\log Area$ statisztikával is (Gleason 1925), ahol *Area* annak a területnek a mérete, ahonnan az S számú fajt begyűjtöttük. Az $S/(N/S)=S^2/N$ statisztika (Auclair and Goff 1971) a Menhinick által ajánlott S/\sqrt{N} -nek éppen a négyzete. Lényegében

hasonló újráskálázási szemléletet tükröz Menhinick (1964) javaslata, aki a $\log S / \log N$ statisztikát ajánlotta. Számos érv szól amellett, hogy a fajszámot ne az egyedszámmal osszuk, hanem annak valamilyen transzformált értékével; pl. a logaritmusával. Érdekes módon a diverzitási rendezéseknél, lényegében hasonló kontextusban és hasonló okból, de újra fellépnek hasonló jellegű “skálázási” problémák (Tóthmérész 1994c).

Történetileg a diverzitás-függvények “újabb” generációját vagy napjaink szóhasználatával az “igazi” diverzitás-függvényeket azok a módszerek jelentik, amelyek azt is figyelembe veszik, hogy melyik faj hány egyeddel képviselteti magát a közösségben, azaz a közösség abundancia-dominancia struktúrája alapján számolnak. Ezek közül a szakirodalomban leggyakrabban a Shannon-függvényt és a kvadratikus-diverzitást, vagy másnéven Simpson-diverzitást használják.

Patil és Taillie (1977, 1979, 1982) javasolta azt a definíciót, hogy a *diverzitást* tekintjük egy *átlagos ritkasági statisztikának*. Jelöljük $R(i; \mathbf{p})$ -vel az (S, \mathbf{p}) közösség i -edik fajának *ritkasági függvényét!* Azaz minden egyes fajhoz rendeljünk hozzá a ritkaságát jellemző numerikus számértéket. Ekkor az (S, \mathbf{p}) közösség *diverzitása* nem más, mint egy Γ -n definiált valós függvény:

$$D : \Gamma \rightarrow \mathbb{R}, D(\mathbf{p}) := \sum_{i=1}^S p_i R(i; \mathbf{p})$$

ahol \mathbb{R} a valós számok halmaza. Sokféleképpen választhatunk ritkasági függvényt és így nagyszámú diverzitás-függvény definiálható attól függően, hogyan kvantifikáljuk egy faj ritkaságát. Egyelőre ne kívánjunk meg semmi mást a ritkasági függvényektől, csak azt, hogy egy ritkább fajhoz nagyobb ritkasági értéket rendeljenek hozzá. Azaz, ha az i faj p_i relatív gyakorisága kisebb mint a j faj p_j relatív gyakorisága, vagyis az i faj ritkább, akkor ennek megfelelően az $R(i; \mathbf{p})$ legyen nagyobb mint $R(j; \mathbf{p})$, mivel i “nagyobb ritkaságú”, azaz ritkább mint j .

Első ránézésre valószínűleg bonyolultnak látszik a Patil és Taillie által adott definíció. Pedig egyszerű dologról van szó. A bevezetését motiváló néhány gondolat bemutatásával szeretném vonzóbbá tenni a definíciót.

Vegyük sorra a vizsgált közösség összes egyedét. Egy ökológiai vizsgálat során általában hozzárendelünk a populáció minden egyedéhez egy számértéket: pl. az egyed testtömegét, magasságát, életkorát, stb. Most minden egyedhez rendeljük hozzá annak a fajnak a ritkasági értékét, amihez tartozik. Azaz, ha a k -adik egyed ($k=1, \dots, N$) az i fajhoz tartozik, akkor rendeljük hozzá az i fajra jellemző ritkasági értéket, $R(i; \mathbf{p})$ -t. A ritkaságot legtriviálisabban a dominanciákból származtathatjuk. Ha egy faj tömeges, akkor igen kicsi a populációbeli "ritkasága". Egy igen kis relatív gyakoriságú faj nyilvánvalóan igen ritka, azaz nagy a "ritkasága". Így evidens az i fajra $R(i; \mathbf{p}) := (1 - p_i)$ -ként definiálni a ritkasági függvényt. Ekkor az összes egyed alapján számolva a populáció egyedeinek átlagos ritkasága, $aver(RARITY)$, az alábbi módon alakul. Az összegzés 1-től N -ig, azaz a populáció össz-egyedszámáig történik:

$$aver(RARITY) = \sum_{k=1}^N R(i; \mathbf{p}) / N = \sum_{k=1}^N (1 - p_i) / N.$$

Azonban éppen n_i darab olyan egyed van, aminek $(1 - p_i)$ a ritkasága és összesen annyi eltérő ritkasági érték van a populációban amennyi a fajok száma. Ezért sokkal kényelmesebb az alábbi súlyozott formában számolni a populáció egyedeinek átlagos ritkaságát (ekkor az összegzés már 1-től S -ig történik!):

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

Mivel $n_i / N = p_i$ és $\sum_{i=1}^S p_i = 1$, így a fenti átlagos ritkaság az alábbi formába írható:

$$\sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} (1 - p_i) = \sum_{i=1}^S p_i (1 - p_i) = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2.$$

Ez pedig a "klasszikus" diverzitási irodalomból jól ismert kvadratikus-diverzitás vagy másnéven Simpson-diverzitás. Levezetésünk tükrében pedig azt mondhatjuk, hogy ez nem más mint egy "súlyozott számtani átlag", mégpedig a populáció egyedeihez rendelt ritkasági értékek súlyozott számtani átlaga, vagy rövidebben, a populáció egyeinek átlagos ritkasága.

A diverzitás-függvények a modern ökológia eszköztárának leggyakrabban használt módszerei. Ha a ritkasági függvényt $R(i;\mathbf{p}) := -\log p_i$ -nek választjuk, akkor éppen a konvencionálisan *HS*-el jelölt

$$HS = \sum_{i=1}^S p_i (-\log p_i) = - \sum_{i=1}^S p_i \log p_i$$

Shannon-diverzitást kapjuk. A számolás során 2, 'e' (természetes) és 10-es alapú logaritmus egyaránt használatos. Minden további képletre ugyanez érvényes, ha egyszerűen csak log-ot írunk. Megállapodás szerint $0 \log 0 := 0$.

Ha a ritkasági függvényt $(1-p_i)$ -nek választjuk, akkor a *kvadratikus-diverzitást* kapjuk, amelyet jelöljünk *DQ*-val:

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

A kvadratikus elnevezés arra utal, hogy a fajok relatív gyakoriságainak négyzeteti szerepelnek a képletben. Ezt a diverzitás-függvényt igen gyakran szokás Simpson-diverzitásként említeni, Simpson (1949) publikációja okán. Olyan sokan felfedezték és újra felfedezték már a kvadratikus-diverzitást, hogy Good (1982) azt ajánlotta, illessük a függvényt inkább a számolás jellegére utaló névvel. Javaslatát igen logikus és megszívlelendő. *DQ* úgy is interpretálható, mint annak a valószínűsége, hogy két random módon választott egyed külön fajhoz tartozik.

“Standardizáljuk” a ritkaságot mérő $(1-p_i)$ értéket, azaz osszuk el p_i -vel. Így az $(1-p_i)/p_i$ ritkasági függvényhez jutunk. Ekkor a diverzitás-függvény értéke nem más, mint a *fajgazdagság*; egészen pontosan $S-1$:

$$DSn = \sum_{i=1}^S p_i \{(1-p_i)/p_i\} = S-1.$$

Választhatjuk a ritkasági függvényt $[1-(1-p_i)^m]/p_i$ -nek. Ezt a ritkasági függvényt a következők motiválják. Ha az i -faj relatív gyakorisága p_i , akkor $1-p_i$ annak a valószínűsége, hogy a közösség egy random módon kiválasztott egyede nem fog az i fajhoz tartozni. m darab egyedet tartalmazó mintát véve $(1-p_i)^m$ a valószínűsége, hogy nem lesz i -fajú egyed a mintában, mivel a független események együttes bekövetkezésének valószínűsége az események valószínűségének szorzatával egyenlő. Annak a valószínűsége, hogy a random módon vett m egyedet tartalmazó mintában legalább egy i -fajú egyed van éppen $1-(1-p_i)^m$ lesz. A ritkasági függvény ilyen megválasztása esetén az ún. $ES(m)$ diverzitást vagy $ES(m)$ -függvényt kapjuk:

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

$ES(m)$ ökológiailag a következőképpen is interpretálható. Ha véletlenszerűen kiválasztunk a közösség egyedei közül m darabot, akkor ez az m egyed várhatóan éppen $ES(m)$ számú fajt fog tartalmazni. Klasszikus terminológiával szólva $ES(m)$ nem más, mint egy *faj-egyedszám görbe*. Ezek a görbék már régen felkeltették a botanikusok és a zoológusok figyelmét (Arrhenius 1921, Balogh 1953, Gleason 1917, 1922, Kilburn 1963, 1966, Engen 1978). Bizonyos szerzők hajlamosak az $ES(m)$ diverzitást úgy említeni, hogy a fajtelítődési összefüggést Sanders (1968) ismerte fel és Hurlbert (1971) öntötte kvantitatív formába. Megint mások rarefaction diverzitásként “átcímkezve” terjesztik (Siegel and Germain 1982, Raup 1975, Simberloff 1970, 1972). *No comment ...*

A ritkasági függvények alkalmas megválasztásával további diverzitás-függvények definiálhatók. Számos módszert publikáltak az irodalomban a sokféleség jellemzésére. Ezek többsége megfelel a Patil és Taillie (1979) által adott

definíciónak. Semmiképpen sem kívánom azonban még részben sem ismertetni ezeket, hiszen több kiváló monográfia áll az olvasó rendelkezésére. Arról nem is beszélve, hogy azon biológiai publikációk, amelyek alkalmazzák a diverzitás-függvényeket, túlnyomórészt a Shannon-diverzitást használják. A kvadratikus-diverzitást, az $ES(m)$ függvényt és néhány egyéb módszert használnak még időnként. A többi módszer érdemtelenül ritkán jut szerephez. Csak a legfontosabb monográfiákat és összefoglaló cikkeket említem meg, amelyekből a részletek felől tájékozódhat az olvasó: Feoli et al. 1984, Magurran 1988, Nosek 1976, Grassle et al. 1979, Pielou 1975. Magyarul olvasható összefoglaló mű Izsák (1982) cikke, míg a diverzitás fogalmával és értelmezésével összefüggő kérdéseket tárgyal Précsényi és Horváth (1993) cikke.

2.4 A ritkaság egy interpretációja és további diverzitások

Ebben a fejezetben a ritkasági függvények biológiai interpretációjára mutatok néhány példát. A ritkaságot azonos, illetve másik fajhoz tartozó egyedek találkozásának vagy megtalálásának valószínűségeként interpretálom. Képzeljük el, hogy egy erdőben sétálunk és figyeljük az ösvény mellett lévő fákat. Elsősorban az i fajhoz tartozó fák iránt érdeklődünk. Ez a faj p_i gyakorisággal fordul elő az erdőben. Induljunk el az erdő egy pontjáról, pl. az erdő szélétől a belseje felé. Éppen $R(i; \mathbf{p}) = 1 - p_i$ annak a valószínűsége, hogy az a fa, ami legközelebb az utunkba kerül nem az i fajhoz, hanem valamelyik másik fajhoz tartozik. Folytassuk tovább a sétát egészen addig, amíg egy i fajhoz tartozó fát nem találunk. Mindegyik fa esetén $(1 - p_i)$ a valószínűsége, hogy nem az i fajhoz tartozik és p_i annak a valószínűsége, hogy az i fajhoz tartozik. Így annak a valószínűsége, az első x darab fa, ami mellett elhaladunk, nem tartozik az i fajhoz, de a következő, azaz az $(x+1)$ -edik már igen:

$$(1 - p_i)(1 - p_i) \dots (1 - p_i)p_i = p_i (1 - p_i)^x, \quad x = 0, 1, 2, 3, \dots$$

Legyen az i faj a *Fagus sylvatica*. Ekkor a fenti módon, a “rá nem találás valószínűségével” definiált $R(i; \mathbf{p}) = 1 - p_i$ ritkasági érték egy bükkösben meglehetősen kicsi, mivel a bükk dominanciája igen nagy és így igen könnyű “rátalálni”.

Jelöljük ξ -vel azoknak az egyedeknek a számát, amelyek mellett elhaladunk az úton addig, amíg újra az i fajhoz tartozó egyeddel találkozunk. Ekkor ξ egy diszkrét eloszlású valószínűségi változó, aminek eloszlása

$$P(\xi = x) = p_i (1 - p_i)^x, \quad x = 0, 1, 2, \dots$$

révén definiált. Ezt az eloszlást *geometriai eloszlásnak* szokás nevezni.

Számolhatjuk a ξ valószínűségi változó várható értékét, ami esetünkben azoknak a fáknek a várható száma, amelyek mellett addig haladunk el, amíg egy i fajhoz tartozó egyedet nem találunk. A várható érték az alábbi módon definiált:

$$E[\xi] = \sum_{x=0}^{\infty} x P(\xi = x) = \sum_{x=0}^{\infty} x p_i (1 - p_i)^x = \frac{1 - p_i}{p_i}.$$

A várható érték számolása az alábbi módon történik. Az egyszerűség kedvéért írjunk csak p -t p_i helyett és használjuk a $q := 1 - p$ jelölést. Ekkor

$$E[\xi] = \sum_{x=0}^{\infty} x p q^x = p q \sum_{x=1}^{\infty} x q^{x-1}.$$

A $\sum_{x=1}^{\infty} q^x$ geometriai sor $|q| < 1$ esetén konvergens és összege $q/(1-q)$. Ez a sor q szerint tagonként deriválható és így

$$\sum_{x=1}^{\infty} x q^{x-1} = \frac{d}{dq} \sum_{x=1}^{\infty} q^x = \frac{d}{dq} \left(\frac{q}{1-q} \right) = \frac{1}{(1-q)^2}.$$

Ezt behelyettesítve és figyelembe véve, hogy $p = 1 - q$:

$$E[\xi] = p q \frac{1}{(1-q)^2} = \frac{1-p}{p}.$$

Általánosíthatjuk a fenti szituációt, amely lényegében az azonos fajhoz, illetve másik fajhoz tartozó egyeddel való találkozás valószínűségén alapszik. Kétféle esetet fogunk megvizsgálni. Az első arra vonatkozik, hogy mennyit kell gyalogolnunk ahhoz, hogy a kiindulásival azonos fajhoz tartozó egyedet találjunk. A második arra, hogy hány i fajhoz tartozó egyed mellett megyünk el addig, amíg egy másik fajhoz tartozó egyedet nem találunk.

Az eddigiekhez hasonlóan számolhatjuk $\xi+1$ várható értékét, ami nem más, mint azon fák várható száma, amelyek mellett elhaladunk, amíg újra az i fajhoz tartozó egyeddel találkozunk, beleszámolva az i fajhoz tartozó egyedet is. Szintén számolhatjuk $1/(\xi+1)$ várható értékét is:

$$E[\xi+1] = 1/p_i ,$$

$$E[1/(\xi+1)] = -p_i \log p_i / (1-p_i) .$$

Ha az i faj dominanciája 10 %-os, azaz $p_i=0,1$, akkor $E[\xi]=(1-0,1)/0,1=9$. Hasonlóképpen $E[\xi+1]=1/0,1=10$. Azaz általában kilenc fa mellett kell elhaladnunk és a tizedik fa újra az i fajhoz fog tartozni; másként fogalmazva, minden tizedik fa az i fajhoz tartozik. Így igen szemléletesen interpretálhatók az eredmények.

Az előzőekhez hasonlóan, jelöljük η -val azoknak az i fajhoz tartozó egyedeknek a számát, amelyek mellett elhaladunk addig, amíg egy olyan fához nem érünk, amelyik már nem az i fajhoz tartozik. η szintén egy valószínűségi változó, amelynek eloszlása

$$P(\eta = x) = p_i^x (1-p_i) , \quad x = 0, 1, 2, \dots$$

A korábbiakkal analóg várható értékek az alábbiak:

$$E[\eta] = p_i / (1-p_i) ,$$

$$E[\eta+1] = 1 / (1-p_i) ,$$

$$E[1/(\eta+1)] = -(1-p_i) \log(1-p_i) / p_i .$$

Ekkor $E[\eta]=0,1/(1-0,9)\approx 0,1$. Elég nehéz 0,1 egyed mellett elhaladni, így ezt az értéket az előzőtől némileg eltérő módon kell interpretálnunk, ha szemléletesé kívánjuk tenni a jelentését. Mivel 10 egyed közül 9 nem az i fajhoz tartozik, így az

esetek jelentős részében az i fajhoz tartozó egyedek követő egyed nem lesz i -fajú. Átlagban 10 esetből kilencszer nem. Így a 0,1 várható értéket a következőképpen interpretálhatjuk. Ha megnézzük, hogy az út mellett az i fajhoz tartozó egyed után következő fa milyen fajhoz tartozik, akkor átlagban 10 alkalom közül egyszer lesz olyan eset, hogy a következő fa is az i fajhoz tartozik.

Ha ξ várható értéke nagy, akkor az i faj ritka; így ξ és $\xi/(\xi+1)$ is jellemzők a faj ritkaságára. Segítségükkel az alábbi ritkasági függvényeket definiálhatjuk.

$$\begin{aligned} R(i; \mathbf{p}) &= E[\xi] = (1 - p_i)/p_i, \\ R(i; \mathbf{p}) &= E[\xi] / E[\xi+1] = 1 - p_i, \\ R(i; \mathbf{p}) &= E[1/(\xi+1)] \cdot E[\xi] = -\log p_i, \\ R(i; \mathbf{p}) &= E[\xi/(\xi+1)] = E[1 - 1/(\xi+1)] = \\ &= 1 - E[1/(\xi+1)] = 1 + p_i \log p_i / (1 - p_i). \end{aligned}$$

A fenti ritkasági függvények közül az első hárommal már találkoztunk. Az első a fajgazdagságot eredményezi (egészen pontosan $S-1$ -et), a második a kvadratikus-diverzitást, a harmadik a Shannon-diverzitást. A negyedik egy olyan diverzitás-függvényt eredményez, amelyet eddig nem használtak a szakirodalomban; Patil és Taillie (1982) származtatta cikkében. Jelöljük DPT -vel ezt a diverzitás-függvényt:

$$DPT = \sum_{i=1}^S p_i \left(1 + \frac{p_i \log p_i}{1 - p_i} \right) = 1 + \sum_{i=1}^S \frac{p_i^2 \log p_i}{1 - p_i}.$$

Az alkalmazások hiányában nem ismertek ennek a diverzitás-függvénynek a tulajdonságai és biológiai szempontból való használhatósága sem.

Mivel η értéke kicsi ritka fajok esetén, így $1/\eta$ és $1/(\eta+1)$ a ritkaság jellemzésére használható mennyiségek. Az így definiálható ritkasági függvények:

$$\begin{aligned} R(i; \mathbf{p}) &= 1/E[\eta] = (1 - p_i)/p_i, \\ R(i; \mathbf{p}) &= 1/E[\eta+1] = 1 - p_i, \\ R(i; \mathbf{p}) &= E[1/(\eta+1)] = -(1-p_i) \log (1-p_i)/p_i. \end{aligned}$$

Az első és a második ritkasági függvényt immár jól ismerjük. A harmadik azonban ismét egy új, eddig még nem használt diverzitás-függvényt eredményez, amelyet

szintén Patil és Taillie (1976, 1982) származtatott. Nevezzük *DPTS*-nek:

$$DPTS = \sum_{i=1}^S p_i \frac{-(1-p_i) \log(1-p_i)}{p_i} = -\sum_{i=1}^S (1-p_i) \log(1-p_i).$$

Érdemes megemlíteni, hogy formai szempontból ez utóbbi diverzitás-függvény igen hasonlít a Shannon-függvényre, jóllehet a p_i relatív gyakoriságok helyett $(1-p_i)$ -k szerepelnek benne. Egyéb módon is kapcsolódik ez a függvény a többi diverzitás-függvényhez, amint azt a 3.6 fejezetben látni fogjuk. Ez a diverzitás-függvény erőteljesen hangsúlyozza a domináns fajok szerepét a diverzitás számolása során. Ez a 3. ábra alapján, amely a ritkasági függvények grafikonját mutatja, jól látható. Evidens ez a tulajdonság azért is, mert tudjuk, hogy a Shannon-diverzitás a ritka fajok hatására érzékeny. Ha a p_i -k helyett $1-p_i$ -vel számolunk, akkor a ritkákra való érzékenység is “megfordul”.

A ritkasági függvénynek a fenti statisztikus interpretációja nemcsak azért hasznos, mert biológiai szempontból is értelmezhetővé tesz bizonyos ritkasági függvényeket, hanem azért is, mert jól rámutat a diverzitás mérésének egy problematikus oldalára. A bemutatott statisztikus interpretáció ugyanis csak akkor igaz maradéktalanul, ha az erdő (vagy a vizsgált közösség) egyedei egymástól *függetlenül* és *random módon* fordulnak elő. Ez pedig nem teljesen összeegyeztethető a közösségek definíciójával. Figyelmen kívül hagyja ugyanis, hogy a közösségek fajainak egyedei pozitívan, ill. negatívan asszociáltak, valamint azt, hogy a közösségek rendszerint valamilyen jól látható, nemrandom mintázattal rendelkeznek. Ez a kritika a “klasszikus” diverzitás-függvények mindegyikére igaz. A problémával érdemben az 5. fejezetben fogunk szembenézni; megoldásának vizsgálatához a diverzitási rendezéseknek azokra a változatára van szükségünk, amelyek a direkt térsorozati elemzésekkel mutatnak igen közeli rokonságot. A megoldás már átvezet a direkt és indirekt térsorozati elemzések körébe.

2.5 A Shannon-függvény néhány tulajdonsága

A fejezet címében írhattuk volna azt is, hogy a diverzitás-függvények néhány tulajdonsága. Mégsem tettük, mert csak a Shannon-függvény esetében végzünk konkrét elemzéseket és az olvasóra bízunk, hogy más diverzitás-függvények esetén ellenőrizze az adott tulajdonság meglétét. A bemutatott tulajdonságok jelentős részének megléte a többi diverzitás-függvényre is igazolható.

Amikor a közösségben mindössze egyetlen faj fordul elő, akkor ennek a fajnak a relatív gyakorisága 1. Így a “közösség” Shannon-diverzitása $HS = -1 \log 1 = 0$. Ez biológiai szempontból is evidens, hiszen ilyenkor a közösség fajösszetételbeli változatossága nulla, mivel mindenütt ugyanaz az egy faj fordul elő. Így joggal “várhatjuk el” minden módszertől, amellyel diverzitást kívánunk jellemezni, hogy az egyetlen fajos közösség esetén adja a globális minimumát, ami éppen 0. Az olyan módszerek, amelyek ettől eltérő eredményt adnak, valószínűleg nem túl szerencsésen használhatók a diverzitás jellemzésére. Ezek alapján azt mondhatjuk, hogy egy adott mintában vagy adott közösségben lévő fajok száma, azaz az S fajszám, a fenti kritérium alapján nem méri megfelelően a közösség fajösszetételbeli variabilitását, hiszen az egyetlen fajt tartalmazó közösség esetén értéke nem nulla. Ezen könnyen lehet segíteni, hiszen a $DS_n = S - 1$ mennyiség már rendelkezik ezzel a tulajdonsággal. Éppen ezért a könyvben a két mennyiség egyértelmű elkülöníthetősége céljából S -re *fajszámként*, míg $(S-1)$ -re *fajgazdagságként* fogunk hivatkozni.

Biológiai szempontból lényegesnek tűnik az a kíváncsi, hogy ne változzon a közösség diverzitása, ha a közösséget “nulla egyeddel előforduló” fajokkal bővítjük. Ha a diverzitás-függvény nem rendelkezne ezzel a tulajdonsággal, akkor szembe kellene néznünk azzal a kérdéssel, hogy a flórának vagy a faunának mely fajai azok, amelyek az adott vizsgálat során nem kerültek ugyan elő, de mégis figyelembe kell venni őket a diverzitás számolásához. Vannak olyan vizsgálatok, amikor éppen ez a kérdés. (Ez a fajszám becslésének statisztikai aspektusa, amivel itt nem foglalkozunk.) Az esetek jelentős részében azonban lehetetlenné tenné az

adatfeldolgozást, ha a “soha nem látott fajok” bevonása az elemzésbe megváltoztatná az eredményt. A Shannon-diverzitás értéke nem változik, ha 0 gyakoriságú fajokkal bővítjük a közösséget, hiszen

$$HS(p_1, \dots, p_S) = -\sum_{i=1}^S p_i \log p_i = -\sum_{i=1}^S p_i \log p_i + 0 \log 0 = HS(p_1, \dots, p_S, 0).$$

Biológiai intuíciónk alapján azt várjuk, hogy egy közösség diverzitása akkor legyen maximális, amikor minden faj egyenlő arányban van jelen a közösségben, azaz egy S -fajos közösségre $p_i=1/S$, $i=1, \dots, S$.

Állítás. Egy S -fajos közösség Shannon-diverzitása pontosan akkor maximális, ha minden faj azonos relatív gyakorisággal van képviselve a közösségben, azaz $p_i=1/S$, $i=1, \dots, S$. Ekkor $HS=\log S$. Azaz

$$HS = \sum_{i=1}^S p_i \log \frac{1}{p_i} \leq \sum_{i=1}^S \frac{1}{S} \log S = \log S.$$

$\log S$ felírható az alábbi módon:

$$\log S = (p_1 + \dots + p_S) \log S = p_1 \log S + \dots + p_S \log S.$$

Ekkor a bizonyítandó egyenlőtlenséget átrendezve a $\sum_{i=1}^S p_i \log(1/p_i) - \log S \leq 0$ összefüggéshez jutunk. $\log S$ -t helyettesítsük a fenti formájú felbontással és alkalmazzuk a logaritmusfüggvény tulajdonságait. Így

$$\sum_{i=1}^S p_i \log \frac{1}{p_i} - \sum_{i=1}^S p_i \log S = \sum_{i=1}^S p_i \log \frac{1}{p_i S} \leq 0.$$

Jól látható, hogy az egyenlőség pontosan akkor áll fenn, ha $p_i=1/S$, $i=1, \dots, S$. Ekkor

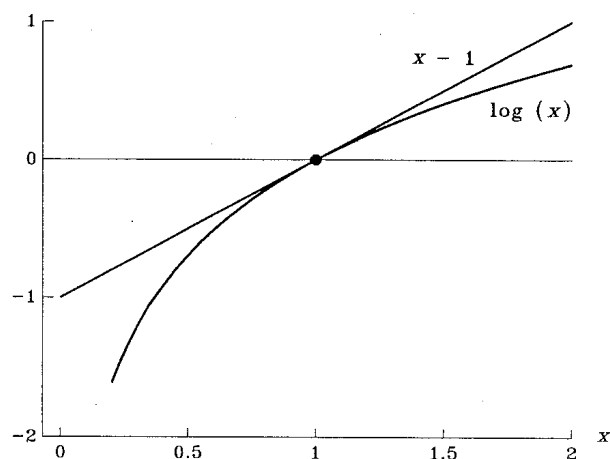
$$\sum_{i=1}^S p_i \log \frac{1}{p_i S} = \sum_{i=1}^S \frac{1}{S} \log \frac{1}{(1/S) S} = 0.$$

A továbbiakban a $\log x \leq x-1$ összefüggést használjuk fel annak belátásához, hogy minden más esetben $HS < \log S$. A $\log x = x-1$ egyenlőség csak az $x=1$ esetben áll fenn. Az összefüggést az 1. ábra szemlélteti. Ekkor

$$\sum_{i=1}^S p_i \log \frac{1}{S p_i} \leq \sum_{i=1}^S p_i \left(\frac{1}{S p_i} - 1 \right) = \sum_{i=1}^S \frac{1}{S} - \sum_{i=1}^S p_i = 0,$$

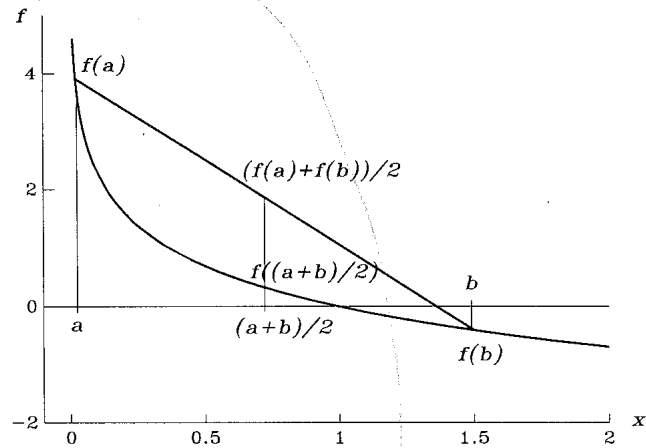
és ezzel az állítást bizonyítottuk.

1. ábra. Az $x \mapsto x-1$ és az $x \mapsto \log(x)$ függvények grafikonjai.



A fenti állítás bizonyítása elvégezhető a $\log(1/x)$ függvény konvexitásának és a Jensen-egyenlőtlenségnek a felhasználásával. Ez azért fontos, mert közben olyan fogalmakat és módszereket ismerünk meg, amelyek általánosan használhatók hasonló típusú problémák megoldására. Az alábbi keretben ismertetem ezeket a fogalmakat és az állítás ilyen módon történő bizonyítását.

2. ábra. A konvexitás szemléltetése az $f: x \rightarrow \log(1/x)$ függvény grafikonja segítségével.



Legyen $I \subseteq \mathbb{R}$ egy a, b végpontú intervallum. Egy $f: I \rightarrow \mathbb{R}$ függvényt akkor nevezünk *konvexnek*, ha a függvénygörbe két pontját összekötő szakasz végig a görbe alatt halad vagy egyenlő azzal (2. ábra). Ekkor nyilvánvaló, hogy

$$\frac{f(a) + f(b)}{2} \leq f\left(\frac{a+b}{2}\right),$$

mert az egyenlőtlenség bal oldala a szakasz értéke a felezőpontban, a jobb oldala pedig a függvényérték a felezőpontban. Ennek általánosításaként, teljes indukcióval bizonyítható a *Jensen-egyenlőtlenség*, amely szerint az I intervallum tetszőleges a_1, \dots, a_n pontjaira és tetszőleges pozitív p_1, \dots, p_n súlyokra ($p_1 + \dots + p_n = 1$):

$$p_1 f(a_1) + \dots + p_n f(a_n) \leq f(p_1 a_1 + \dots + p_n a_n).$$

A fenti egyenlőtlenség annak a geometriából jól ismert ténynek a matematikai megfogalmazása, hogy egy konvex sokszög súlypontja a sokszög belsejébe esik.

Hasonlóképpen, ha

$$p_1 f(a_1) + \dots + p_n f(a_n) \geq f(p_1 a_1 + \dots + p_n a_n),$$

akkor f -et *konkáv*nak nevezzük.

Ha f kétszer deriválható az I intervallumon, akkor konvexitásának szükséges és elégséges feltétele, hogy $d^2f/dx^2 \geq 0$ legyen minden $x \in I$ esetén. f konkávitásának szükséges és elégséges feltétele az I intervallumon, hogy $d^2f/dx^2 \leq 0$ legyen minden $x \in I$ esetén. Tehát a konvexitást gyakran könnyen lehet igazolni.

Az $f: (0, \infty) \rightarrow \mathbb{R}$, $x \mapsto \log(1/x)$ függvény esetén $d^2f/dx^2 = 1/x^2$, ami valóban mindig nagyobb, mint 0 bármely $x > 0$ -ra. Az alábbiakban a Jensen-egyenlőtlenséget az $a_1 = 1/p_1, \dots, a_S = 1/p_S$ esetén alkalmazzuk ($0 < p_i < 1$) és így $\log(x)$ -et írunk $\log(1/x)$ helyett. A p_1, \dots, p_S súlyok esetén ($\sum p_i = 1$):

$$\begin{aligned} p_1 f\left(\frac{1}{p_1}\right) + \dots + p_S f\left(\frac{1}{p_S}\right) &= p_1 \log \frac{1}{p_1} + \dots + p_S \log \frac{1}{p_S} \\ &\leq f\left(p_1 \frac{1}{p_1} + \dots + p_S \frac{1}{p_S}\right) = \log\left(p_1 \frac{1}{p_1} + \dots + p_S \frac{1}{p_S}\right) = \log S. \end{aligned}$$

Ezzel az állítást bizonyítottuk a konvexitás fogalmára és a Jensen-egyenlőtlenségre támaszkodva.

A Shannon-diverzitás, biológiai intuíciónknak megfelelően, rendelkezik azzal a tulajdonsággal, hogy pontosan akkor maximális, amikor a fajok egyenlő arányban vannak képviselve. A többi diverzitás-függvény is megfelel ennek az elvárásnak; azok esetében azonban nem mutatjuk be a formális bizonyítást.

További, biológiai szempontból jogos elvárás, hogy két olyan közösség esetén, ahol minden faj azonos abundanciájú, a nagyobb fajszámú legyen diverzebb. Azaz egy $p_i(A) = 1/S$, $i = 1, \dots, S$, és egy $p_j(B) = 1/(S+1)$, $j = 1, \dots, S+1$, közösség esetén az $S+1$ fajos közösség legyen nagyobb diverzitású. A Shannon-diverzitást használva ez valóban így is van; ennek belátásához csak az előző két tulajdonságot kell felhasználni. Ugyanis

$$HS\left(\frac{1}{n}, \dots, \frac{1}{n}\right) = HS\left(\frac{1}{n}, \dots, \frac{1}{n}, 0\right) \leq HS\left(\frac{1}{n+1}, \dots, \frac{1}{n+1}\right).$$

Erre a tulajdonságra szokás *monotonitásként* hivatkozni. Az elnevezést az alábbiak indokolják. Definiáljunk egy $\psi(n) := HS(1/n, \dots, 1/n)$ függvényt. Ekkor nyilvánvaló, hogy $\psi(n) \leq \psi(n+1)$, azaz ψ egy monoton növekvő függvénye n -nek (l. 37. old.).

Sok esetben fontos, hogy a Shannon-függvény *additív* az alábbi értelemben. A közösség egyedeit osztályozzuk két független szempont szerint. Az így kapott osztályok relatív gyakoriságait jelöljük (p_1, \dots, p_S) -el és (q_1, \dots, q_M) -el. Ekkor

$$HS(p_1 q_1, p_1 q_2, \dots, p_1 q_M, \dots, p_S q_1, p_S q_2, \dots, p_S q_M) = HS(p_1, \dots, p_S) + HS(q_1, \dots, q_M).$$

A fenti állítás könnyen belátható, hiszen csak a logaritmus alaptulajdonságait kell felhasználnunk, valamint azt, hogy $\sum p_i = \sum q_j = 1$. Ekkor

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^M p_i q_j \log \frac{1}{p_i q_j} &= \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^M p_i q_j \left(\log \frac{1}{p_i} + \log \frac{1}{q_j} \right) = \\ &= \left(\sum_{j=1}^M q_j \right) \left(\sum_{i=1}^S p_i \log \frac{1}{p_i} \right) + \left(\sum_{i=1}^S p_i \right) \left(\sum_{j=1}^M q_j \log \frac{1}{q_j} \right) = H_S(p_1, \dots, p_S) + H_S(q_1, \dots, q_M). \end{aligned}$$

Ennek a tulajdonságnak statisztikai szempontból az az egyik jelentősége, hogy lehetővé teszi a diverzitás esetén is egy variancia-analízishez "hasonló" eljárás megvalósítását.

További, sokszor hasznos tulajdonsága a Shannon-diverzitásnak, hogy felírható

$$D(\mathbf{p}) = D(p_1, \dots, p_S) = \sum_{i=1}^S g(p_i)$$

formában, ahol g tetszőleges valós függvény. Az állítás evidens, hiszen

$$g: [0,1) \rightarrow \mathbb{R}, x \longmapsto x \log \left(\frac{1}{x} \right)$$

nyilvánvalóan ilyen függvény. Számos diverzitás-függvény rendelkezik ezzel a tulajdonsággal. Vannak amelyek nem; ilyen pl. a Fager (1972) által javasolt diverzitás vagy a Berger-Parker-diverzitás.

A fejezetben elvégzett vizsgálatoknak nemcsak az a jelentősége, hogy a Shannon-diverzitás és egyéb diverzitás-függvények néhány matematikai tulajdonságával megismerkedtünk, hanem az is, hogy vizsgáltuk, milyen módon feleltethetők meg ezek a tulajdonságok alapvető biológiai szempontoknak. Azaz, megpróbáltuk körvonalazni, hogy melyek azok az alapvető elvárások egy diverzitás-függvénnyel szemben biológiai szempontból, amelyek nélkül nem képzelhető el, hogy egy módszer alkalmas legyen a diverzitás mérésére, és megnéztük, hogy ezek matematikai formában hogyan fogalmazhatók meg. Ettől kezdve a gondolatmenet azonban “megfordítható”: azt mondhatjuk, hogy minden olyan függvény, amely rendelkezik bizonyos alapvető tulajdonságokkal, teljesít bizonyos “axiómákat”, használható a diverzitás mérésére. Ezt a lépést azonban későbbre hagyjuk. A 3. fejezet folyamán fogunk egy ilyen általánosítást megtenni és ezzel bizonyos fokig túllépni a diverzitás Patil-Taillie-féle definícióján, amely az átlagos ritkaság fogalmán alapult. Ennek az általánosításnak azonban messzemenő következményei lesznek, amivel a 3. fejezetben is csak részben tudunk foglalkozni.

2.6 Ritkasági függvények típusai és további diverzitások

A 2.3 és 2.4 fejezetekben bemutattunk néhány ritkasági függvényt, amelyek segítségével jól ismert “klasszikus” és két kevésbé ismert diverzitás-függvényhez jutottunk. Ezek mind dichotómikus ritkasági függvények voltak. Patil és Taillie (1979, 1982) bevezetett rangsoroláson alapuló ritkasági függvényeket is. Az alábbiakban arról lesz szó, hogy mit jelentenek ezek a fogalmak.

Dichotómia: Az i faj ritkasága csak p_i számszerű értékétől függ. A “dichotómia” kifejezés használatát az indokolja, hogy ilyen ritkasági függvények esetén az i faj ritkasága változatlan marad, ha az összes többi fajt összevonjuk egyetlen kategóriába. A jelölés egyszerűsítése miatt ilyen esetben gyakran csak $R(p_i)$ -t szokás írni $R(i;p)$ helyett.

Rangsorolás: A faj ritkasága csak attól függ, hogy a faj hol helyezkedik el a csökkenő sorrendbe rendezett abundancia értékek között, azaz a faj *rang*-jától. Ekkor a ritkaság nem függ közvetlenül \mathbf{p} komponenseinek numerikus értékétől. Emiatt $R(i; \mathbf{p})$ helyett gyakran csak $R(i)$ -t szokás írni. A jelöléseket következetesen használva $R([i])$ -t kellene írni, mivel a ritkasági érték kizárólag $[i]$ -től, azaz a rangsorban elfoglalt helytől függ és semmi köze i -hez, hiszen ez nem más, mint a faj latin nevének “rövidítése” a képletekben. Azaz, nem azt írjuk, hogy $p(\textit{Fagus sylvatica})$, hanem azt, hogy $p(i)$ vagy p_i .

A továbbiakban megemlítek néhány rangsoroláson alapuló ritkasági függvényt. Az i faj ritkaságát jellemezhetjük azzal, hogy hány olyan faj van, amely gyakoribb nála. Ekkor $R(i) := [i] - 1$. Ehhez a ritkasági függvényhez az alábbi diverzitás tartozik:

$$DF = \sum_{i=1}^S p_i ([i] - 1) = \sum_{i=1}^S [i] \cdot p_i - 1 .$$

Fager (1972) ehhez hasonló diverzitás-függvényhez jutott egészen más megfontolások alapján. Jóllehet DF -et a fenti formában szokás felírni, mégis a számolások általában az alábbi formula szerint történnek:

$$DF = \sum_{[i]=1}^S p_{[i]} ([i] - 1) = \sum_{[i]=1}^S [i] \cdot p_{[i]} - 1 .$$

A keretben bemutatott számolások is eszerint készültek.

Számoljuk ki a DF diverzitást a 16. oldalon említett rejteki mintára. A közösség relatív gyakorisági vektora a fajok csökkenő sorrendbe rendezése után:

$$\mathbf{p} = (0,8385, 0,0790, 0,0275, 0,0206, 0,0138, 0,0103, 0,0069, 0,0034) .$$

Így

$$DF = (1 \cdot 0,8385 + 2 \cdot 0,0790 + 3 \cdot 0,0275 + 4 \cdot 0,0206 + 5 \cdot 0,0138 + 6 \cdot 0,0103 + 7 \cdot 0,0069 + 8 \cdot 0,0034) - 1 = 0,3677 .$$

Az alábbi gondolatmenet alapján egy másik rang-típusú ritkasági függvényhez juthatunk. Válasszuk ki valamelyik fajt “etalonként”, és a továbbiakban viszonyítsuk a többi fajt ehhez. Ha a vizsgált faj gyakoribb az etalonként kijelölt fajnál vagy azzal azonos gyakoriságú, akkor rendeljünk hozzá 0 ritkasági értéket. Ha ritkább, akkor 1-et. Legyen a viszonyítási alapként kijelölt faj a j -edik; ekkor $R(i)=0$, ha $[i] \geq [j]$ és $R(i)=1$, ha $[i] < [j]$, azaz

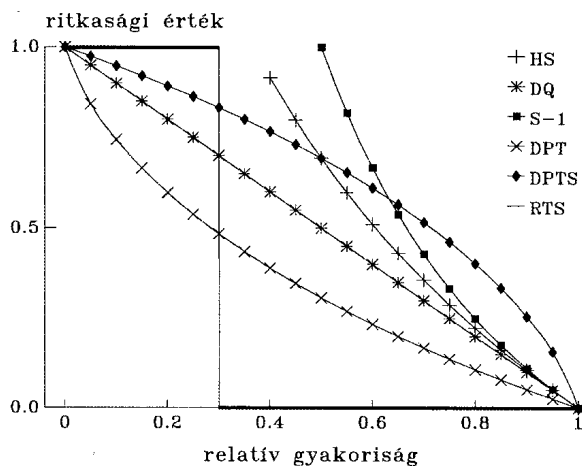
$$R(i) = \begin{cases} 0, & \text{ha } [i] \geq [j], \\ 1, & \text{ha } [i] < [j]. \end{cases}$$

A diverzitás-függvény, $RTS(j)$, az alábbi alakot ölti

$$RTS(j) = 0 + \dots + 0 + p_{[j+1]} + p_{[j+2]} + \dots + p_{[S]}.$$

Első pillantásra elég furcsa ez a ritkasági és a belőle származtatott diverzitás-függvény, amelyet RTS -diverzitásként szokás említeni. A későbbiek során látni fogjuk, hogy ez a diverzitás-függvény mégis “etalonként” szolgál minden további diverzitás-elemzéshez. Ezzel a diverzitással majd a 3.2 fejezetben találkozunk újra, csak ott egy terepprobléma vizsgálata kapcsán, biológiai megfontolások révén jutunk el hozzá. A Solomon (1975, 1979) által javasolt majorálás is lényegében ezen a mennyiségen, egészen pontosan $1 - RTS(j)$ -n, alapszik.

3. ábra. Néhány ritkasági függvény grafikonja.



Végezetül a 3. ábra néhány ritkasági függvénynek a grafikonját mutatja. Az ábrán az alábbi diverzitásokhoz tartozó ritkasági függvények grafikonja látható: Shannon-függvény, kvadratikus vagy Simpson-diverzitás, fajgazdagság ($S-1$), a 2.4. fejezetben bemutatott, Patil és Taillie által javasolt DPT - és $DPTS$ -diverzitás és az RTS -diverzitás. Ez utóbbi esetben az etalonként választott faj relatív gyakorisága 0,3.

2.7 Ritkasági függvények matematikai jellemzése

A 2.3 fejezetben csak azt kívántuk meg egy ritkasági függvénytől, hogy nagyobb ritkasági értéket rendeljen hozzá egy i fajhoz, amely ténylegesen ritkább volt, mint egy másik j faj, azaz

$$R(i;\mathbf{p}) \leq R(j;\mathbf{p}) \quad \text{ha} \quad p_i \geq p_j.$$

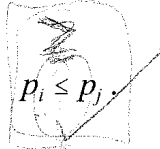
(vö. 18. old.). Erre a feltételre *Kr1 kritériumként* fogunk hivatkozni. Evidens ugyanakkor, hogy az $R(0)$ a ritkasági függvény lényegéből adódóan nem definiálható; nehéz volna releváns ökológia tartalommal bíró ritkasági értéket rendelni egy olyan fajhoz, ami “sosem volt ott”. $R(1)$ arra az esetre vonatkozik, amikor a “közösséget” mindössze egyetlen faj alkotja. Ebben az esetben mind biológiai, mind statisztikai szempontból ésszerűnek tűnik az $R(1):=0$ követelmény. Ezek után a kritériumot az alábbi módon fogalmazhatjuk meg.

Kr1 kritérium. Az $R(1):=0$ kiegészítés elfogadásával az R ritkaság egy $(0,1]$ intervallumon definiált pozitív valós értékű függvény, amely *monoton csökkenő*.

Dichotómikus ritkasági függvények esetén a *Kr1* kitérium az alábbi módon írható:

$$R(p_i) \leq R(p_j) \quad \text{ha} \quad p_i \geq p_j > 0, \quad p_i + p_j \leq 1.$$

Rang típusú ritkasági függvények esetén:

$$R(i) \leq R(j) \quad \text{ha} \quad p_i \leq p_j$$


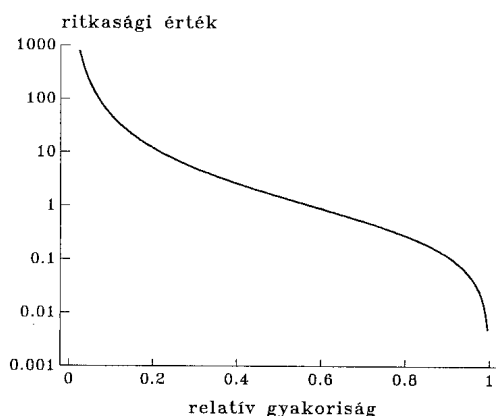
Egy $f: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ függvényt *monoton csökkenőnek* nevezünk, ha bármely $a, b \in \mathbb{R}$, $a < b$ esetén $f(a) \geq f(b)$. Azt mondjuk, hogy f *szigorúan monoton csökkenő*, ha minden $a, b \in \mathbb{R}$, $a < b$ esetén $f(a) > f(b)$. Nyilvánvalóan minden szigorúan monoton csökkenő függvény egyúttal monoton csökkenő is. Az állítás fordítottja nem igaz.

A függvényértékekre vonatkozó \geq , illetve $>$ jelet a \leq , illetve $<$ jelre cserélve a *monoton növekedő*, illetve *szigorúan monoton növekedő* függvények definícióját kapjuk. A monoton növekedő vagy csökkenő, illetve szigorúan monoton növekedő és csökkenő függvényekre összefoglaló elnevezéssel *monoton* ill. *szigorúan monoton* függvényekként szokás utalni.

Gyakori eset, hogy egy függvény csak az értelmezési tartományának valamely részén monoton, pl. $I \subset \mathbb{R}$ -en. Ekkor azt mondjuk, hogy f *monoton* [szigorúan monoton] I -n, ha f -nek az I -re vonatkozó leszűkítése monoton [szigorúan monoton].

Biztosítja-e vajon a *Kr1* kritérium, hogy a diverzitás-függvény megfelelően viselkedjen a fajgazdagság és az egyenletesség vonatkozásában? Nos, rangsoroláson alapuló diverzitás-függvények esetében a válasz: igen. Dichotómikus ritkasági függvények esetén azonban ennek teljesülése nem elegendő. Ezt egy példa kapcsán mutatom be.

4. ábra. Az $R(p_i) := -(1 - p_i^{-2})/2$ ritkasági függvény grafikonja.



Definiáljuk az alábbi módon a ritkaságot: $R(p_i) := -(1 - p_i^{-2})/2$. Ez a ritkasági függvény eleget tesz a *Kr1* kritériumnak, mivel $R(p_i)$ monoton csökkenő függvénye p -nek; vö. 4. ábra. Ekkor az alábbi diverzitás-függvényt kapjuk

$$DP_{(-2)} = \sum_{i=1}^S p_i \left\{ -(1 - p_i^{-2})/2 \right\} = \left(1 - \sum_{i=1}^S p_i^{-1} \right) / 2.$$

Egy háromfajos közösség esetén legyen $\mathbf{p}(A) = (1/9, 1/9, 7/9)$. Ekkor

$$DP_{(-2)}(A) = - \left(1 - \left(\frac{9}{1} + \frac{9}{1} + \frac{9}{7} \right) \right) / 2 = - \left(\frac{7 - 135}{7} \right) / 2 = 9,143;$$

$\mathbf{p}(B) = (1/9, 2/9, 6/9)$ esetén $DP_{(-2)}(B) = 7,0$, míg $\mathbf{p}(C) = (1/9, 3/9, 5/9)$ -re $DP_{(-2)}(C) = 6,4$ és $\mathbf{p}(D) = (2/9, 3/9, 4/9)$ -re $DP_{(-2)}(D) = 4,375$. Maximális egyenletességű esetben, amikor a három faj azonos relatív gyakoriságú, azaz $\mathbf{p}(E) = (3/9, 3/9, 3/9)$ a “diverzitás” értéke: $DP_{(-2)}(E) = 4,0$. Láthatjuk tehát, hogy ebben az esetben a közösség egyenletességének növekedésével a “diverzitás” csökken és a legkisebb “diverzitást” akkor kapjuk, amikor mindkét faj egyenlő arányban van jelen, holott éppen ennek a fordítottját várjuk el egy diverzitás-függvénytől.

Néhány további fogalmat kell bevezetnünk ahhoz, hogy olyan feltételeket fogalmazhassunk meg dichotómikus ritkasági függvények esetén, amelyek biztosítják, hogy a bemutatott anomália ne állhasson elő. A példában kiinduláskor a három faj abundanciája egyenlőtlenül oszlott meg: $1/9, 1/9$ ill. $7/9$ volt a relatív gyakorisága a fajoknak. A számolás során a ritkább fajok gyakoriságát növeltük oly módon, hogy a gyakoribb fajból az abundancia egy részét átvittük a ritkább fajhoz. Így $(1/9, 2/9, 6/9)$ -re, majd $(2/9, 3/9, 4/9)$ -re, végül $(3/9, 3/9, 3/9)$ -re módosultak a relatív gyakoriságok. Azaz nem történt más, mint az *abundancia átvitele* egyik fajból a másikba, amelyik *kisebb abundanciájú*. Ezt alább formalizáljuk a további vizsgálatokhoz. Egyúttal azt a követelményt is megfogalmazzuk, hogy egy új faj bevezetése szintén növelje a diverzitást.

Legyenek A és B olyan közösségek, amelyeknek az abundancia vektorai $\mathbf{p}(A)$ és $\mathbf{p}(B)$. Azt mondjuk, hogy A a B -hez vezet az *abundancia előrevitele révén*, ha léteznek olyan i és j pozitív egészek, hogy $p_i(A) > p_i(B) \geq 0$ és

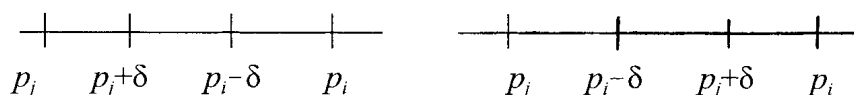
$$p_k(B) = \begin{cases} p_k(A), & \text{ha } k \neq i, j, \\ p_i(A) - \delta, & \text{ha } k = i, \\ p_j(A) + \delta, & \text{ha } k = j, \end{cases}$$

ahol

$$0 \leq \delta \leq p_i(A) - p_j(A).$$

Egy ilyen átvitel növeli a *fajgazdagságot*, amikor $p_j(A)=0$ (ekkor új faj jelenik meg a közösségben) és növeli az *egyenletességet*, amikor $p_j(A)>0$ (ekkor a ritkább faj gyakorisága növekszik egy gyakoribb faj rovására).

A definícióban megfogalmazottak biológiai szempontból világosak. Ha egy j faj p_j gyakorisága 0, akkor ez azt jelenti, hogy ez a faj nem fordul elő a közösségben. Ebben az esetben p_j növelése bármilyen kis pozitív értékkel azt jelenti, hogy ez a faj is megjelenik a közösségben, azaz a közösség fajgazdagsága növekszik. A másik lehetőség, amikor az i és a j faj is jelen van a közösségben, azaz p_i és p_j is nagyobb, mint 0 és az i faj gyakoribb, mint a j , így az abundancia megoszlása egyenlőtlen. Ekkor az abundanciabeli egyenlőtlenség csökkenni fog, ha $\delta \leq p_i - p_j$ abundanciát csoportosítunk át a gyakoribb fajtól a ritkábbhoz; ez lényegében az alábbi két esetet eredményezheti:



Ha δ éppen egyenlő $p_i - p_j$ -vel, akkor nem változik a diverzitás, hiszen ekkor $p_i(B)$ éppen $p_j(A)$ -val, $p_j(B)$ pedig $p_i(A)$ -vel lesz azonos, azaz a két relatív gyakoriság “felcserélődik”.

Vizsgáljuk meg a korábban használt $\mathbf{p}(A)=(p_1, p_2, p_3)=(2/9, 2/9, 5/9)$ relatív gyakorisági vektorú közösséget. Ekkor $p_3 - p_2 = 3/9$. Ha ennek megfelelő abundanciát átcsoportosítunk az “abundancia előrevitelével”, akkor a $\mathbf{p}(B)=(2/9, 5/9, 2/9)$ közösséghez jutunk, ami pontosan akkora diverzitású, mint $\mathbf{p}(A)$, hiszen csak a

komponensek sorrendjében különböznek. $\mathbf{p}(B)$ -t a $\mathbf{p}(A)$ permutációjának nevezzük, ha nem különböznek csak a komponensek sorrendjében. Azokat a függvényeket, amelyek esetén a számolások eredménye nem függenek a komponensek sorrendjétől, *permutáció-invariánsnak* nevezzük.

Ha 4/9 nagyságú abundanciát csoportosítunk át, ami nagyobb mint $\delta = p_3 - p_2$, akkor a $\mathbf{p}(C) = (2/9, 6/9, 1/9)$ abundancia vektorral jellemzett közösséghez jutunk, ami már egyenlőtlenebb abundancia eloszlású mint $\mathbf{p}(A)$ volt. Ha kisebb gyakoriságú fajból viszünk át abundanciát egy gyakoribb fajhoz, vagy δ -nál nagyobb mennyiségű abundanciát csoportosítunk át, akkor a korábbiak analógiájára az *abundancia hátraviteléről* beszélhetünk. Ezek után megfogalmazhatjuk azt a követelményt, hogy az abundancia előrevitelének növelnie kell a közösség diverzitását.

Kr2 kritérium. $D(A) \leq D(B)$ mindig teljesül, amikor A -ból az abundancia előrevitelével juthatunk B -hez .

Alkalmazzuk a *Kr2* kritériumot egy rang-típusú indexre. Az A közösségből jussunk el a B közösséghez az abundancia előrevitelével oly módon, hogy az i -edik faj gyakoriságát csökkentsük annyival, amennyivel a j -edik faj gyakoriságát növeljük ($p_i > p_j$). Ekkor a diverzitás változását könnyen számolhatjuk, mivel $\mathbf{p}(A)$ és $\mathbf{p}(B)$ csak az i és j fajok abundanciájában fog különbözni. Ha az abundancia előrevitele növeli a diverzitást, akkor a $D(B) - D(A)$ különbség nem lehet negatív.

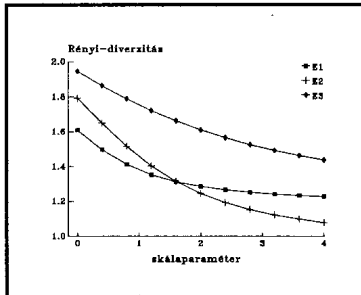
Valóban:

$$D(B) - D(A) = \underbrace{\{R(i)(p_{[i]} - \delta) - R(i)p_{[i]}\}}_{-\delta R(i)} + \underbrace{\{R(j)(p_{[j]} + \delta) - R(j)p_{[j]}\}}_{+\delta R(j)} =$$

$$= -\delta R(i) + \delta R(j) = \delta [R(j) - R(i)] .$$

Mivel ez a mennyiség pontosan akkor nemnegatív, amikor $R(i) \leq R(j)$, így arra az eredményre jutottunk, hogy a *Kr2* kritérium ekvivalens a *Kr1* kritériummal rang típusú indexekre.

Dichotómikus indexek esetén a helyzet más. Bizonyítható, hogy a *Kr2* kritérium magában foglalja a *Kr1* kritériumot. Az állítás megfordítása azonban nem igaz, amint azt már láttuk a $DP_{(-2)}$ ritkasági függvény kapcsán.



3. Diverzitási rendezések

3.1 Miért van szükség diverzitási rendezésekre ?

Számos szempontból kritizálhatók a diverzitás-függvények. Az egyik kritika a diverzitási szempontú minősítés ellentmondásosságához kötődik. Hasonlítsunk össze két közösséget diverzitás szempontjából:

$$n(E1) = (33, 29, 28, 5, 5) \quad , \quad 5 \text{ fajos közösség,}$$

$$n(E2) = (42, 30, 10, 8, 5, 5), \quad 6 \text{ fajos közösség.}$$

A 2.2 fejezet jelölései szerint a fentiek azt jelentik, hogy az első faj egyedszáma az $E1$ közösségben 33, a második faj egyedszáma 29, stb. Mindkét közösség esetében az egyedek száma összesen 100, így nem kell külön számolni a p_i relatív gyakoriságokat, mivel automatikusan adódnak az n_i gyakoriságokból a tizedespont 2 helyiértékkel történő balra tolásával. A Shannon-diverzitásra és a kvadratikus-diverzitásra vonatkozó számolásokat az alábbi keretek tartalmazzák.

$$\begin{aligned}
 HS(E1) &= -(0,33 \log 0,33 + 0,29 \log 0,29 + \\
 &+ 0,28 \log 0,28 + 2*(0,05 \log 0,05)) = \\
 &= 0,36586 + 0,35898 + 0,35643 + 0,29957 = \\
 &= 1,3808
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 HS(E2) &= -(0,42 \log 0,42 + 0,3 \log 0,3 + 0,1 \log 0,1 + \\
 &+ 0,08 \log 0,08 + 2*(0,05 \log 0,05)) = \\
 &= 0,36435 + 0,36119 + 0,23026 + 0,20206 + \\
 &+ 0,29957 = 1,4574
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 DQ(E1) &= 1 - (0,33^2 + 0,29^2 + 0,28^2 + 2*0,05^2) = \\
 &= 1 - (0,1089 + 0,0841 + 0,0784 + 0,005) = \\
 &= 1 - 0,2764 = 0,7236
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 DQ(E2) &= 1 - (0,42^2 + 0,3^2 + 0,1^2 + 0,08^2 + 2*0,05^2) = \\
 &= 1 - (0,1764 + 0,09 + 0,01 + 0,0064 + 0,005) = \\
 &= 1 - 0,2878 = 0,7122
 \end{aligned}$$

A két közösség a Shannon- és a kvadratikus-diverzitással jellemezve éppen ellentétesen minősíthető diverzitás szempontjából:

$$HS(E1) = 1,3808 < 1,4574 = HS(E2) ,$$

$$DQ(E1) = 0,7236 > 0,7122 = DQ(E2) .$$

A probléma a diverzitás-függvények eltérő tulajdonságaival kapcsolatos. A Shannon-diverzitás a ritka fajok hatását jobban hangsúlyozza mint a kvadratikus-diverzitás, amely inkább a domináns fajok hatására érzékeny; vö. 3. ábra. Matematikai szempontból a megoldás már a 60-as években megjelent, amikor Rényi (1961) publikálta a Shannon-függvény általánosítását. Az ökológusok

számára a megoldást Patil és Taillie (1979) tette nyilvánvalóvá, amikor javasolta, hogy a közösségek diverzitását ne egyetlen számértékkal, hanem egy ún. diverzitási profillal jellemezzük, és ezeket a diverzitási profilokat vessük össze. A diverzitási profil megrajzolásához egy olyan egyparaméteres diverzitási függvénycsaládot használunk, ahol a függvénycsaládnak van egy α skálaparamétere, amitől a diverzitás-függvény érzékenysége függ. Egy $D(\alpha)$ egyparaméteres diverzitási függvénycsalád $(\alpha, D(\alpha))$ gráfját nevezzük *diverzitási profilnak*. Egy A közösséget *diverzebbnek* nevezünk egy B közösségnél, ha az A közösség diverzitási profilja a B közösség diverzitási profilja fölött fut a skálaparaméter teljes tartományán. Ezt $A > B$ -vel jelöljük.

Az 5. ábra szemlélteti a fenti $E1$ és $E2$ valamint az

$$n(E3) = (32, 21, 16, 12, 9, 6, 4), \text{ 7 fajos közösség}$$

diverzitási profilját. Ebben az esetben $HS(E3)=1,7543$ és $DQ(E3)=0,8002$, amint azt az alábbi keretben található számolások mutatják. Mindkét érték nagyobb, mint az $E1$ vagy $E2$ közösség ugyanazon diverzitás-függvénnyel jellemzett diverzitása.

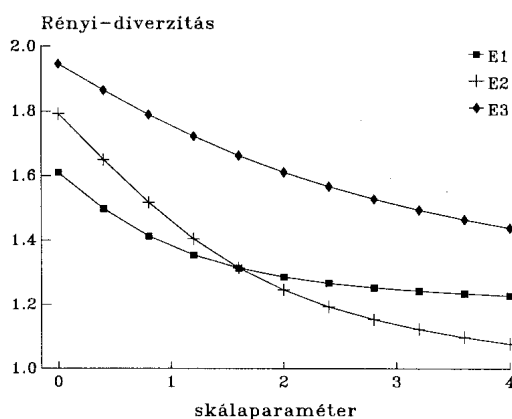
$$\begin{aligned}
 HS(E3) &= -(0,32 \log 0,32 + 0,21 \log 0,21 + 0,16 \log 0,16 + \\
 &\quad + 0,12 \log 0,12 + 0,09 \log 0,09 + 0,06 \log 0,06 + \\
 &\quad + 0,04 \log 0,04) = 1,7543 \\
 DQ(E3) &= 1 - (0,32^2 + 0,21^2 + 0,16^2 + 0,12^2 + 0,09^2 + \\
 &\quad + 0,06^2 + 0,04^2) = 0,8002
 \end{aligned}$$

Amennyiben a közösségek diverzitási profiljai metszik egymást, akkor diverzitás szempontjából a közösségek nem rangsorolhatók; ezt $E1 \parallel E2$ -vel jelöljük. Az 5. ábrán vázolt helyzetben a ritka fajokra az $E2$ közösség a diverzebb, míg a dominánsak tekintetében az $E1$. Ez azonban nem jelenti azt, hogy ökológiai

szempontból ezek a szituációk nem értelmezhetők. Nagyon gyakran éppen az világít rá fontos ökológiai jelenségekre, hogy a diverzitási profilok metszik egymást. Az $E3$ közösség a legdiverzebb, mert $E3 > E1$ és $E3 > E2$ is.

5. ábra. Az $E1$, $E2$ és $E3$ közösségek diverzitási rendezése.

Az $E3$ közösség a legdiverzebb, mert $E3 > E1$ és $E3 > E2$ is. Az $E1$ és $E2$ közösségek nem rendezhetők diverzitás alapján, mert a ritka fajok tekintetében $E2$, míg a domináns fajok tekintetében $E1$ a diverzebb.



Az 3.4 fejezetben látni fogjuk, hogy a Rényi-féle általánosított entrópia magában foglalja speciális esetként a Shannon-diverzitást és a kvadratikus-diverzitást is. Amikor $\alpha \rightarrow 1$, akkor a Shannon-diverzitást, míg $\alpha=2$ esetben a kvadratikus-diverzitást kapjuk. Az 5. ábrán lévő diverzitási profilok esetében jól látható, hogy az $\alpha \rightarrow 1$ esetben az $E2$ közösség, míg az $\alpha=2$ esetben az $E1$ közösség a diverzebb, ami egyúttal a fejezet elején bemutatott probléma lényegére és megoldására is rávilágít.

Ez az egyszerű példa is újra felhívja a figyelmet arra, amit egy tereppélda kapcsán már a 2.1 fejezetben is láttunk: Olyan módszerekre van szükség, amelyek lehetővé teszik a közösségek diverzitásának skálafüggő jellemzését. Ezekről a módszerekről szólnak a további fejezetek.

3.2 Skálázzunk! De hogyan?

Ökológiai szempontból releváns példán szeretném bemutatni, hogyan működnek a diverzitási rendezések. Számolási szempontból a legegyszerűbb módszert választottam, a *jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitási rendezést*. Ennek a diverzitási rendezésnek egy konkrét, meghatározott skálaparaméter értékhez tartozó helyettesítési értékét jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitásnak, vagy az angol elnevezés rövidítéséből adódóan *RTS-diverzitásnak* szokás nevezni (*Right-Tail-Sum diversity*).

Először arról lesz szó, hogy mi is a jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitás és bemutatom, hogy ez az egyszerű módszer miért alkalmas közösségek diverzitásának jellemzésére. Természetes módon adódó eljárásról van szó, ami a közösség dominancia struktúráját jellemzi. Vizsgáljuk a fajok dominancia értékeit, vagy statisztikai szóhasználatnál élve a relatív gyakorisági értékeket. Rendezzük csökkenő sorrendbe a dominanciákat. Ha összeadjuk a fajok dominancia értékeit, akkor éppen 1-et (vagy 100 %-ot, amennyiben százalékban mértük az egyes fajok dominanciáját) kapunk; ez a dominancia definíciójából következik: az i -edik faj egyedszáma, tömege, borítása, stb. osztva a közösség össz-egyedszámával, teljes tömegével, össz-borításával, stb. Hasonlítsunk össze két rétet, mondjuk A -t és B -t kora tavasszal, amikor mindkettőt virágok borítják. Ha az A rét tömeges faja igen erősen domináns, akkor a réten sétálva akármerre nézünk, mindenhol szinte csak ennek a fajnak az egyedeit fogjuk látni. Ha ennek a fajnak a dominanciája 50 %-os, akkor ez azt jelenti, hogy ezen a réten minden második növényegyed ehhez a fajhoz tartozik. Ha a B réten ugyanez a faj a leggyakoribb, de dominanciája csak 10 %-os, akkor csak minden tizedik egyed lesz ilyen. Hétköznapi ésszel is úgy érezzük, hogy az A rét sokkal egyhangúbb, homogénebb, míg a B lényegesen diverzebb. Ha a leggyakoribb fajt “elimináljuk”, akkor megkapjuk, hogy mennyi “lehetőségünk” maradt arra, hogy a rét többi virágában gyönyörködhessünk. Nevezzük ezt az értéket *elsőfokú* vagy *elsőrendű jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitásnak* és jelöljük $RTS(1)$ -el. Az A közösség esetében $RTS_A(1)=0,5$, míg a másik közösség

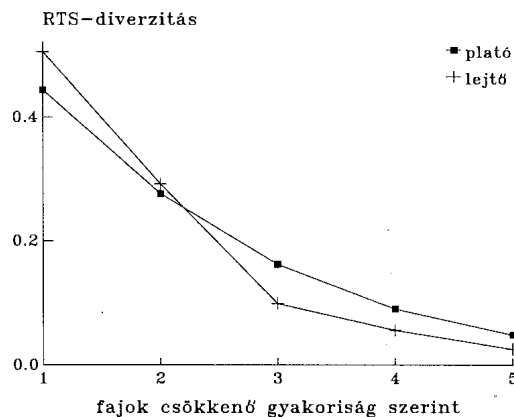
esetén $RTS_B(1)=0,9$. Ez az egyszerű módszer jól mutatja, hogy a legnagyobb dominanciájú faj vonatkozásában a *B* rét sokkal diverzebb. Korántsem biztos azonban, hogy a második, harmadik, ..., *S*-edik faj vonatkozásában is ez a helyzet.

Kövessük végig ezt a folyamatot a Rejteki Mintaterület platója és az észak-keleti lejtő újulatának vonatkozásában. Jelöljük a platót *P*-vel és a lejtőt *L*-el. A lejtő leggyakoribb faja a *Fraxinus excelsior*, amelyből 15 m × 15 m-es területen 1127 egyed volt található. Ez dominanciában kifejezve 0,5563, mivel összesen 2026 egyed volt a vizsgált területen. A lejtőn a *Fagus sylvatica* volt a leggyakoribb, 1135 egyeddel. Mivel az össz-egyedszám 2293 volt, így dominanciája 0,4933. Tehát az elsőrendű jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitások: $RTS_P(1)=0,4437$ és $RTS_L(1)=0,5050$. Az elsőrendű jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitás tekintetében a lejtőn diverzebb az újulat. Azaz, a plató leggyakoribb faja nagyobb mértékben uralja a “terepet”, mint a lejtőé. Ez nem is csoda, hiszen a plató köves, száraz, sekély talaján a *Fraxinus* tömeges. A lejtő mezofilabb talaján a *Fagus*-nak már keményen küzdenie kell a kompetitorokkal, így egyedszámbeli dominanciája korántsem akkora, mint a platón a *Fraxinus*-é. Bizonyos értelemben egyfajta *skálának* tekinthetjük, hogy hány faj dominanciájának elhagyása után nézzük a közösség diverzitását. Olyan ez, mint az egyszeri boltos: a pénzes vásárlók elfogytával az egyre üresebb pénztárcák is kezdik érdekelni.

Nézzük meg, hogy mi a helyzet a második leggyakoribb faj vonatkozásában. Ezek relatív gyakorisági értékeit is számoljuk ki (339 ill. 489 egyed; a relatív gyakoriságok értékei 0,1673 és 0,2132), majd vonjuk ki ezt az értéket $RTS(1)$ -ből. Azaz, nézzük meg mennyi tere marad a többi fajnak, ha “elimináljuk” a két-két leggyakoribbat. Ekkor a másodrendű jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitások a következőképpen alakulnak: $RTS_P(2)=0,2764$ és $RTS_L(2)=0,2918$. A helyzet változatlan: a lejtőn még mindig nagyobb az újulat diverzitása. A harmadrendű jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitások számolása jelenti a következő lépést. Azaz, egyre inkább arra figyelünk, hogy mi történik a ritka fajokkal vagy másként fogalmazva fokozatosan haladunk a ritkák felé. $RTS_P(3)=0,1624$ és $RTS_L(3)=0,0994$. A harmadrendű jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitások

azt mutatják, az eddigiekkel ellentétben, hogy a három leggyakoribb faj egyedeinek eliminálása után visszamaradt közösséget megvizsgálva már a platón nagyobb a cserjék diverzitása! Ez valószínűleg szorosan összefügg a terület jellegével, az alapkőzettel, a talajjal, a mikroklímával és természetesen azzal a fajkészlettel, amely a tarvágott területet kolonizálni képes.

6. ábra. A Rejteki Mintaterület platóján és észak-keleti lejtőjén lévő újulat diverzitási profiljai a jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitási rendezés (RTS-diverzitás) alapján.



A negyedrendű jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitások hasonló képet mutatnak, mint a harmadrendűek: $RTS_p(4)=0,0908$ és $RTS_L(4)=0,0563$. A sor folytatható egészen addig, amíg a fajok el nem fogynak. Ekkor nulla értéket kapunk eredményül. A fenti számok sokat elárulnak a közösség szerkezetéről. A legtöbbünk szívéhez igen közel állnak a számok, mégis nehéz áttekinteni az eredményeket, ha nagy fajszerűségűek a közösségek és nem kettő, hanem több közösséget kell összehasonlítani diverzitás szempontjából. Éppen ezért hasznos a fenti számolások grafikus megjelenítése, ami szemléletesen mutatja a diverzitási viszonyok változását a fajok rangsorrendjének (“skálaparaméter”) függvényében. Az x -tengelyen egyenlő távolságra az $1, 2, \dots, i, \dots, S$ értékeket mérjük fel, míg az y -tengelyen a megfelelő $RTS(i)$ értékeket. Az egyes $RTS(i)$ értékeket egyenesekkel szokás összekötni, bár szigorúan véve csak az egész értékek vannak értelmezve. Ezt a görbét is *diverzitási profilnak* nevezzük. A plató és a lejtő újulatának diverzitási profiljait mutatja a 6. ábra az első öt fajra megszerkesztve.

A példából az is látszik, hogy miért szokás jobboldali dominanciaösszegekről beszélni. Ha a fajok dominanciáit csökkenő sorrendbe rendezzük, akkor $RTS(1)$ azt jelenti, hogy a legritkábbtól a második leggyakoribbig összeadjuk a dominanciákat és csak az első, a leggyakoribb faj dominanciáját hagyjuk el. Azaz, “jobbról”, a legritkább fajtól elindulunk és $RTS(k)$ esetén az $(S-k)$ -edik fajig összeadjuk a dominanciákat. Így k növelésével egyre kevesebb relatív gyakoriságot adunk össze és $RTS(k)$ értéke egyre kisebb lesz, azaz egy monoton csökkenő görbét kapunk.

A diverzitás jellemzésére használható módszerek alkalmasságának elsődleges szempontja, hogy biológiailag hogyan indokolhatók és a biológiai interpretáció szempontjából mennyire szolgáltatnak releváns eredményeket. Ha mindegyik módszer az adatstruktúrának lényegében ugyanazt a jellemzőjét méri, ami biológiai szempontból releváns, akkor matematikai szempontból is kell rendelkezniük valamilyen közös tulajdonsággal, ami az ilyen módszereket jellemzi. A fejezetben ismertetett módszer biológiai interpretációja világos és egyszerű. A következő fejezetben matematikai szempontból is megvizsgáljuk, hogy miért mondhatjuk azt, hogy ez a módszer diverzitást mér és miért használható diverzitási rendezésre is.

3.3 Az RTS -diverzitás tulajdonságainak elemzése

Ebben a fejezetben matematikai szempontból vizsgáljuk, hogy “mit jelent” az, hogy a fenti egyszerű módszer diverzitást mér és miért használható diverzitási rendezésre is. Ennek kapcsán bizonyos fokig túllépünk a diverzitás Patil-Taillie-féle definícióján, hogy lehetővé tegyük olyan diverzitási rendezések alkalmazását is, amelyek “majdnem” megfelelnek az átlagos ritkasági definíciónak, de szigorúan véve mégsem írhatók fel $\sum p_i R(i; \mathbf{p})$ formában. Ha a keretben található részt nem tanulmányozza át az Olvasó, akkor még mindig nagyszerűen használhatja a fejezetben ismertetendő módszereket biológiai problémák megoldására, jóllehet a mélyebb összefüggések egy része magyarázat nélkül marad.

Vizsgáljuk a $\mathbf{p}'=(p_{[1]},\dots,p_{[S]})$ és $\mathbf{q}'=(q_{[1]},\dots,q_{[S]})$ abundancia vektorokkal jellemzett közösségeket, ahol $p_{[1]}$ az első közösség leggyakoribb fajának relatív gyakorisága, $p_{[2]}$ a második leggyakoribbé, ..., amint azt a 2.2 fejezetben leírtuk.

\mathbf{p} sztochasztikusan nagyobb mint \mathbf{q} , ha

$$\sum_{j=i+1}^S p_{[j]} \geq \sum_{j=i+1}^S q_{[j]}, \quad i = 1, 2, \dots, S-1 .$$

Ezt $\mathbf{p} \succ^{\text{st}} \mathbf{q}$ -val jelöljük. Ez a reláció egy *részbenrendezését* definiálja a közösségeknek a diverzitásuk alapján; szokás *parciális rendezésről* is beszélni.

Egy P halmazon értelmezett részbenrendezés, amelyet jelöljünk " \succ "-vel, egy olyan bináris reláció, amely minden $x, y, z \in P$ esetén (i) *reflexív*: $x \succ x$; (ii) *transzitiv*: ha $x \succ y$ és $y \succ z$, akkor $x \succ z$ és (iii) *antiszimmetrikus*: ha $x \succ y$ és $y \succ x$, akkor $x = y$.

Egy $f: \Gamma \rightarrow \mathbb{R}$ függvényt *Schur-konkávnak* nevezünk, ha $f(\mathbf{p})$ permutáció-invariáns, léteznek elsőrendű parciális deriváltjai és

$$\left[\frac{\partial}{\partial p_i} f(\mathbf{p}) - \frac{\partial}{\partial p_j} f(\mathbf{p}) \right] (p_i - p_j) \leq 0 .$$

Egy $f: \Gamma \rightarrow \mathbb{R}$ függvény akkor és csak akkor Schur-konkáv, ha a $\mathbf{p} \succ^{\text{st}} \mathbf{q}$ összefüggésből következik $f(\mathbf{p}) \geq f(\mathbf{q})$. Számunkra az ilyen függvények egyik legfontosabb tulajdonsága az, hogy megőrzik a sztochasztikus rendezés sorrendjét, azaz *rendezéstárjók*. A biológiai interpretáció szempontjából lényeges, hogy a napjainkban használt diverzitás-függvények Schur-konkávak. Pl. a $DQ(\mathbf{p})=1-\sum p_i^2$ kvadratikus-diverzitás esetén $\partial DQ(\mathbf{p})/\partial p_i = -2p_i$. Így

$$\left[\frac{\partial}{\partial p_i} DQ(\mathbf{p}) - \frac{\partial}{\partial p_j} DQ(\mathbf{p}) \right] (p_i - p_j) = -2(p_i - p_j)^2 \leq 0 .$$

A Schur-konkáv függvények között igen fontosak azok, amelyek felírhatók egyváltozós függvények összegeként. Ha $f(\mathbf{p})$ felírható

$$f(\mathbf{p}) = \sum_{i=1}^S g(p_i)$$

alakban és g konkáv függvény (pl., ha $d^2g(x)/dx \leq 0$), akkor $f(\mathbf{p})$ Schur-konkáv. Az ilyen tulajdonságú Schur-konkáv függvények könnyen felismerhetők, mivel a $d^2g(x)/dx \leq 0$ feltétel viszonylag könnyen ellenőrizhető. Pl. a Shannon-függvényről kimutattuk, hogy felírható ilyen formában (vö. 32. old.) és az is könnyen igazolható, hogy $g : x \mapsto x \log(1/x)$ konkáv minden $0 < x < 1$ -re, mivel $d^2g(x)/dx = -(1/x)$ mindig negatív.

A diverzitás-függvények Schur-konkávítása azt jelenti, hogy $\mathbf{p} \succ^{st} \mathbf{q}$ esetén az összes diverzitás-függvény azonosan rangsorolja a közösségeket. Alternatív megfogalmazásban azt mondhatjuk, hogy két diverzitás-függvény csak akkor rangsorolhatja eltérően a közösségeket, ha \mathbf{p} és \mathbf{q} nem rendezhetők. Amennyiben $\mathbf{p} \succ^{st} \mathbf{q}$, akkor a \mathbf{p} abundancia vektorú közösség diverzebb. Így joggal tekinthetjük magát az

$$RTS(i) = \sum_{j=i+1}^S p_{[j]}$$

jobboldali dominanciaösszeget is úgy, mint a diverzitás jellemzésére szolgáló mennyiséget.

A fenti keretben lévő fejtegetések mindenképpen arra utalnak, elérkezett az idő, hogy előrelépjünk és megtegyük azt, amire már a 2.5 fejezet végén is *lehetőséget* éreztünk. Azaz, tovább általánosíthatjuk a diverzitás fogalmát. Akkor erre lett volna bizonyos lehetőség. Most azonban úgy tűnik, hogy erre *szükség* is van. A közösség diverzitását *skálafüggően* szeretnénk jellemezni, mivel ezt ökológiai szempontból fontosnak érezzük. Szeretnénk tudni, hogy a közösség diverzitásához milyen mértékben járulnak hozzá a különböző dominanciájú csoportok. Ez a legegyszerűbb kérdés, amire választ keresünk; számos további skálázási probléma megválaszolásának igénye is előttünk tornyosul azonban. Ehhez szeretnénk olyan módszereket használni, amelyek lehetővé teszik, hogy a közösség diverzitását egy számérték helyett egy görbével, a közösség diverzitási profiljával jellemezzük (pl. 5. vagy 6. ábra), amely megmutatja, hogy a közösség diverzitása hogyan változik

a dominancia vagy valamilyen egyéb skálázható jellemző függvényében. Ilyen jellemzését adja a közösségek diverzitásának pl. a Rényi-féle általánosított entrópia. Szigorú értelemben azonban a Rényi-féle általánosított entrópia nem írható fel egy átlagos ritkasági függvényként, azaz a Patil-Taillie-féle definíció szerint nem diverzitás-függvény. Megmutatható ugyan, hogy rokonságban van az átlagos ritkaságként felírható diverzitás-függvényekkel, ugyanakkor ez korántsem tűnik általánosan járható útnak. Azért nem, mert a Rényi-féle általánosított entrópia csak egyike az ún. általánosított entrópia-függvényeknek. Aligha volna célszerű minden esetben “kibúvókeresésbe” fogni azért, hogy meg tudjuk indokolni, miért használjuk a módszert diverzitás mérésére, amikor definíciónk szerint nem diverzitás-függvény. Ha ez matematikai és biológiai oldalról egyaránt indokolható és célszerű, akkor helyesebb egy olyan, általánosabb definíciót választani, amely szerint ezek a módszerek is “beférnek” a diverzitás jellemzésére alkalmas eszközök közé. Eddigi biológiai és matematikai vizsgálataink eredményeképpen az alábbi definíció elfogadása tűnik célszerűnek.

Definíció 1. Diverzitás-függvénynek nevezünk minden Γ -n értelmezett pozitív valós függvényt, amely megőrzi a sztochasztikus rendezés sorrendjét.

Szükségtelen ragaszkodni ahhoz, hogy a diverzitás Γ -n legyen értelmezve. Semmi sem szól az ellen, hogy a diverzitás-függvények \mathbb{R}_+^S -on legyenek értelmezve:

$$\mathbb{R}_+^S := \{x_1, \dots, x_S; x_i \in \mathbb{R} \text{ és } x_i \geq 0, i = 1, \dots, S\}.$$

Ez azt jelenti, hogy relatív gyakorisági vektorokra és gyakorisági vektorokra (egyedszám, biomassza, borítás, stb.) egyaránt kiterjed a definíció hatásköre. Ennek szintén fontos következményei vannak biológiai szempontból is. Többek között az, hogy matematikailag is kezelhetők a sűrűségfüggő és sűrűségfüggetlen reprezentációk, amelyekről az 5. fejezetben lesz szó. Ehhez azonban célszerűnek látszik a “sztochasztikusan nagyobb” fogalommal közel rokon *majorálás* és *gyenge majorálás* fogalmát használni. A sűrűségfüggő és sűrűségfüggetlen reprezentációknak azonban csak a biológiai szerepét vizsgáljuk a könyv keretein belül.

A majorálás fogalma két vektor komponensei diverzitásának összehasonlítására vonatkozik. Valamely rögzített S esetén vizsgáljunk két vektort, $\mathbf{a}=(a_1,\dots,a_S)$ -t és $\mathbf{b}=(b_1,\dots,b_S)$ -t, továbbá jelölje $a_{[1]}\geq\dots\geq a_{[S]}$, és $b_{[1]}\geq\dots\geq b_{[S]}$ a vektorok komponenseinek rendezett értékeit.

Definíció. Azt mondjuk, hogy az \mathbf{a} vektor *majorálja* \mathbf{b} -t, jelölésben $\mathbf{a} > \mathbf{b}$, ha

$$\sum_{i=1}^S a_i = \sum_{i=1}^S b_i \quad \text{és} \quad \sum_{i=1}^r a_{[i]} \leq \sum_{i=1}^r b_{[i]}, \quad r = 1, \dots, S-1.$$

Amennyiben relatív abundancia vektorokat hasonlítunk össze, akkor automatikusan teljesül az a feltétel, hogy a komponensek összege egyenlő.

Definíció. Ha csak az alábbi, "kevésbé szigorú" feltétel teljesül:

$$\sum_{i=1}^r a_{[i]} \leq \sum_{i=1}^r b_{[i]}, \quad r = 1, \dots, S,$$

akkor azt mondjuk, hogy \mathbf{a} *gyengén majorálja* \mathbf{b} -t, jelölésben $\mathbf{a} >^w \mathbf{b}$.

A gyenge majorálásra vonatkozó feltételek általánosabbak. Elhagytuk, hogy a vektorok komponenseinek összege azonos. Így, ha két valós vektor nem összevethető majorálás révén, akkor még mindig összevethetők lehetnek gyenge majorálás révén. Éppen a majorálásra való tekintettel, az eddigiek során mindig relatív abundancia vektorokat vetettünk össze.

Definíció 2. *Diverzitás-függvénynek* nevezünk minden \mathbb{R}_+^S -on értelmezett pozitív 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 reprezentációjáról*, míg egyéb esetekben *sűrűségfüggetlen reprezentációról* beszélünk. Mivel ez a "szokásos" reprezentáció, így ha nem szerepel a sűrűségfüggő jelző, akkor mindig sűrűségfüggetlen reprezentációról van szó.

3.4 Rényi-féle általánosított entrópia

1960-ban Berkeley-ben (California, USA), a 4. Statisztikai Világkongresszuson ismertette Rényi Alfréd a kiváló, nemzetközi hírű magyar matematikus a Shannon-entrópia általánosítását, amely diverzitási rendezésre is használható (Rényi 1961). Ez az α -rendű entrópia ($\alpha \geq 0, \alpha \neq 1$):

$$HR(\alpha) = \left(\log \sum_{i=1}^S p_i^\alpha \right) / (1 - \alpha).$$

Ebben az esetben α -t egy skálaparaméterként interpretálhatjuk.

A Rényi-féle HR egyparaméteres diverzitási függvénycsalád esetén a konkrét α értékeknél számos további, a klasszikus diverzitási irodalomból jól ismert diverzitás-függvényt kapunk. $\alpha=0$ esetén a közösség fajszámának logaritmusát kapjuk eredményül. Evidensen $\exp\{HR(0)\}$ éppen a közösség fajszámát fogja megadni. $HR(\alpha \rightarrow 1)$ a Shannon-függvényt szolgáltatja, amint azt a következő fejezetben található levezetések tanúsítják. Az $\exp\{HR(\alpha-1)\}$ mennyiség *effektív fajszám*-ként tekinthető. Azaz megadja, hogy egy olyan közösségben, ahol minden egyed azonos egyedszámmal van képviselve, hány fajnak kellene lennie ahhoz, hogy a közösség diverzitása az általunk vizsgált közösség diverzitásával egyezzen meg.

$\alpha=2$ esetén a kvadratikus-diverzitáshoz igen hasonló eredményt kapunk:

$$HR(2) = \left(\log \sum_{i=1}^S p_i^2 \right) / (1 - 2) = -\log \sum_{i=1}^S p_i^2 = \log \left(1 / \sum_{i=1}^S p_i^2 \right).$$

Pielou például azt javasolta könyvében (Pielou 1975, 9. old.) és az *Encyclopedia of Statistical Sciences* kötetében a diverzitásról szóló címszóban, hogy éppen a Rényi-féle általánosított entrópiával való kompatibilitás miatt helyesebb volna a logaritmosos változatot, azaz $-\log \sum p_i^2$ -et elfogadni a kvadratikus-diverzitás "standard" formájaként. Ezt az is indokolja, hogy a kvadratikus-diverzitást is nagyon gyakran effektív fajszám formájában adják meg. Ekkor $1/\sum p_i^2$ -ként számolják, ami jól láthatóan nem más mint $\exp\{HR(2)\}$.

A *Berger-Parker-diverzitás* a leggyakoribb faj relatív abundanciájának reciprokaként definiált (Berger and Parker 1970). Amikor a skálaparaméter értéke végtelen nagy, akkor éppen a Berger-Parker-diverzitás reciprokának logaritmusát kapjuk:

$$HR(\alpha \rightarrow +\infty) = \log \frac{1}{p_{[1]}} = \log \frac{N}{n_{[1]}} ,$$

ahol $p_{[1]}$ a leggyakoribb faj relatív abundanciája, míg $n_{[1]}$ a leggyakoribb faj abundanciája.

Jól látható tehát, hogy a Rényi-féle egyparaméteres diverzitási függvénycsalád egy igen átfogó általánosítás, amely több klasszikus diverzitás-függvényt foglal magában speciális esetként. Ez egy fontos, de lényegében technikai jellegű tény. Biológiai szempontból sokkal fontosabb az, hogy a jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitáshoz hasonlóan a skálaparaméter függvényében ábrázolva a diverzitást, minden egyes közösség esetében egy görbét kapunk, a közösség diverzitási profilját, amely megmutatja, hogyan változik a közösség diverzitása attól függően, hogy milyen mértékben vesszük figyelembe, ill. hagyjuk figyelmen kívül a ritka fajait a közösségnek (pl. 5. ábra).

Számoljuk ki a korábbiakban említett rejtkei közösség Rényi-diverzitását az $\alpha=0,5$ skálaparaméter értékre. A közösség relatív gyakorisági vektora

$$\mathbf{p} = (0,0275, 0,8385, 0,0034, 0,0138, 0,090, 0,0206, 0,0103, 0,0069)$$

volt. A számolások "központi" részét mindegyik általánosított entrópia esetén

$$PSum = \sum_{i=1}^S p_i^\alpha$$

kiszámolása jelenti. Számoljuk ki ezt először.

$$\begin{aligned} PSum &= 0,0275^{0,5} + 0,8385^{0,5} + 0,0034^{0,5} + 0,0138^{0,5} + 0,090^{0,5} + 0,0206^{0,5} + \\ &+ 0,0103^{0,5} + 0,0069^{0,5} = 0,16583 + 0,91570 + 0,05831 + 0,11747 + 0,28107 + \\ &+ 0,14353 + 0,10149 + 0,08307 = 1,8665. \end{aligned}$$

$PSum$ alapján már könnyen számolható a Rényi-diverzitás, hiszen

$$HR(\alpha) = \log PSum / (1 - \alpha)$$

Azaz

$$HR(0,5) = \log(1,8665) / (1 - 0,5) = 2 * \log(1,8665) = 2 * 0,624 = 1,248.$$

Az effektív fajszám:

$$\exp(HR(0,5)) = \exp(1,248) = 3,48,$$

ami meglehetősen alacsony érték a tényleges fajszámhoz képest ($S=8$). Ez jól mutatja, hogy a fajok közül egy vagy néhány igen erőteljesen domináns és ehhez képest a többiek csak kis egyedszámban vannak jelen.

3.5 Rényi-féle egyparaméteres függvénycsalád jeles tagjai

Nyilvánvaló, hogy amikor $\alpha=0$, akkor $HR(0)$ értéke éppen a közösség fajszámának logaritmus. Ennek belátásához mindössze azt kell felhasználnunk, hogy minden valós szám nulla kitevős hatványa 1-el egyenlő:

$$HR(0) = \left(\log \sum_{i=1}^S p_i^0 \right) / (1 - 0) = \log \sum_{i=1}^S 1 = \log S .$$

Ez ($S-1$)-hez hasonlóan megfelel a 2.5. fejezetben leírt kritériumnak, hogy a diverzitás értéke legyen nulla akkor, ha csak egyetlen faj van a közösségben, azaz amikor a közösség fajösszetételbeli variabilitása nulla.

Az $\alpha=1$ esetben HR nincs értelmezve. Szerencsére azonban az $\alpha \rightarrow 1$ határérték létezik és ez éppen a HS Shannon-diverzitás. Ezt az állítást kétféleképpen is bizonyítjuk. Előbb egy elemi eszközökkel történő bizonyítást mutatunk be, majd a l'Hospital szabály felhasználásával végezzük el a bizonyítást.

A bizonyítás során az alábbi elemi összefüggéseket alkalmazzuk:

(i) $a^x = \{\exp(\log a)\}^x = \exp(x \log a)$

(ii) Kis x értékekre, azaz $x \rightarrow 0$ -ra $\exp(x)$ közelítőleg egyenlő $1+x$ -el.

(iii) Kis x értékekre $\log(1+x)$ közelítőleg egyenlő x -el.

$\alpha=1+b$ helyettesítéssel

$$\lim_{\alpha \rightarrow 1} \left(\log \sum p_i^\alpha \right) / (1-\alpha) = \lim_{b \rightarrow 0} \left(\log \sum p_i^{1+b} / (-b) \right) = \lim_{b \rightarrow 0} \left(\log \sum p_i p_i^b \right) / (-b)$$

ami (i) felhasználásával a $\lim_{b \rightarrow 0} \log \left(\sum p_i \{ \exp(b \log p_i) \} \right) / (-b)$ formába írható. A

továbbiakban (ii) révén

$$\begin{aligned} &= \lim_{b \rightarrow 0} \log \left(\sum p_i (1 + b \log p_i) \right) / (-b) = \\ &= \lim_{b \rightarrow 0} \log \left(\sum p_i + b \sum p_i \log p_i \right) / (-b) = \\ &= \lim_{b \rightarrow 0} \log \left(1 + b \sum p_i \log p_i \right) / (-b) \end{aligned}$$

és (iii) felhasználásával a bizonyítani kívánt összefüggés adódik:

$$= b \sum p_i \log p_i / (-b) = - \sum p_i \log p_i.$$

Az állítás bizonyítható a l'Hospital-szabály alkalmazásával is.

Legyenek f és g az $(a,c]$ intervallumban folytonos és az (a,c) intervallumban differenciálható függvények, továbbá (a,c) -ben $g'(x) \neq 0$, továbbá $f(c)=g(c)=0$. Ekkor

$$\lim_{x \rightarrow c} \frac{f}{g}(x) = \lim_{x \rightarrow c} \frac{f'}{g'}(x), \text{ ha a második határérték létezik és } \frac{f'}{g'}(c) \text{-vel egyenlő.}$$

A Rényi-diverzitást tekinthetjük úgy, mint az

$$f := \log \sum_{i=1}^S p_i^\alpha \quad \text{és} \quad g := 1 - \alpha$$

függvények hányadosát. Ekkor az $\alpha \rightarrow 1$ esetben éppen egy "0/0" alakra vezető határértéket kell meghatároznunk. Az f és g függvények α szerinti deriváltjai az alábbiak

$$f' = \left(\log \sum_{i=1}^S p_i^\alpha \right)' = \frac{\sum_{i=1}^S p_i^\alpha \log p_i}{\sum_{i=1}^S p_i^\alpha} \quad g' = (1-\alpha)' = -1 .$$

Az $\alpha=1$ esetben $f'(1) = \sum_{i=1}^S p_i \log p_i$, és $g'(1) = -1$, így a $HR(\alpha \rightarrow 1) = \sum_{i=1}^S p_i \log p_i$ állítást bizonyítottuk.

3.6 Diverzitási rendezésre használható függvénycsaládok

Az eddigiek során két ilyen módszerrel ismerkedtünk meg. Az egyik a jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitási rendezés, a másik a Rényi-féle általánosított entrópia. Számos ilyen módszert publikáltak; Tóthmérész (1995a) részletesen tárgyalja ezeket. A fejezetben csak a fontosabbakat ismertetem közülük. A módszerek bemutatása során igyekszem kiemelni a diverzitási függvénycsaládok speciális értékeit, amelyek a szokványos diverzitás-függvényekkel való kapcsolatra mutatnak rá.

A Shannon-entrópia matematikai általánosításaként Rényi publikálta az első általánosított entrópiafüggvényt, az α -rendű entrópiát. Szintén magyar matematikus, Daróczy Zoltán publikálta a Shannon-entrópia egy másik általánosítását, amit α -típusú entrópiának neveznek (Daróczy 1970, Aczél and Daróczy 1975):

$$HD(\alpha) = \left(1 - \sum_{i=1}^S p_i^\alpha \right) / (1 - 2^{1-\alpha}),$$

ahol $\alpha \geq 0$ és $\alpha \neq 1$.

A Daróczy-féle általánosított entrópia esetén $HD(0)$ a közösség fajgazdagságát adja; egészen pontosan $HD(0)=S-1$. $HD(\alpha=1)$ a Rényi-féle általánosított entrópiához hasonlóan a Shannon-függvényt adja. $\alpha=2$ esetén a kvadratikus-diverzitás kétszeresét kapjuk:

$$HD(\alpha=2) = \left(1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 \right) / (1 - 2^{-1}) = 2 \left(1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 \right).$$

Számoljuk ki újra a korábbiakban említett rejteki közösség diverzitását az $\alpha=0,5$ értékre. $HD(\alpha=0,5)$ számolásánál a legnagyobb feladatot újra a Rényi diverzitás esetén már számolt $PSum$ kiszámolása jelenti. Ezt már korábban, a Rényi diverzitás esetében kiszámoltuk. A $PSum=1,8665$ eredményt kaptuk. Így

$$HD(\alpha=0,5) = (1 - 1,8665) / (1 - 2^{-0,5}) = -0,8665 / (1 - \sqrt{2}) = 2,092.$$

Patil és Taillie a diverzitásról szóló átfogó cikkében közölte a β -rendű diverzitást (Patil and Taillie 1979):

$$DP(\beta) = \left(1 - \sum_{i=1}^S p_i^{\beta+1} \right) / \beta,$$

ahol $\beta \geq -1$ és $\beta \neq 0$. Az alábbi összefüggések érvényesek a Patil és Taillie-féle diverzitási függvénycsaládra. $DP(-1)=S-1$, ugyanúgy, mint a Daróczy-féle diverzitás esetében. A két módszer egyébként számos tekintetben igen hasonló. $DP(\beta=0)$ a korábbiakhoz hasonlóan szintén a Shannon-függvényt eredményezi. A $\beta=1$ érték pedig a kvadratikus-diverzitás elsőként említett változatát adja:

$$DP(\beta=1) = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2.$$

Számoljuk ki az előző példában is használt adatsorra a Patil-Taillie-féle diverzitás értékét, amikor a skálaparaméter értéke $\beta = -0,5$. Ebben az esetben $\beta + 1 = 0,5$, így fel tudjuk használni korábbi számolásaink részeredményeit.

$$DP(-0,5) = (1 - PSum) / (-0,5) = (1 - 1,8665) / (-0,5) = 2 * 0,8665 = 1,733.$$

Solomon (1979) illetve Patil és Taillie (1979) javasolta a *jobboldali dominancia-összeg szerinti diverzitási rendezést*, amellyel a rejteki újulat diverzitási viszonyainak elemzése során már találkoztunk ($j=1,2,\dots,S-1$):

$$RTS(j) = p_{[j+1]} + \dots + p_{[S]} = \sum_{i=j+1}^S p_{[i]},$$

ahol $p_{[1]}, \dots, p_{[S]}$ jelöli a közösség fajainak relatív gyakoriságait *nagyság szerint csökkenő sorrendbe* rendezve.

A jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitási rendezés diverzitási profilját úgy kapjuk, hogy $RTS(j)$ -t a j függvényében ábrázoljuk és az egyes értékeket egyenesekkel kötjük össze. RTS csak egész értékekre van értelmezve, azonban a szemléletesség kedvéért az egyes $RTS(j)$ értékeket egyenesekkel össze szokás kötni. Mivel a fajok relatív gyakoriságai nem lineárisan csökkennek, így az $(i, RTS(i))$ diverzitási profil igen gyakran nehezen átlátható görbéket eredményez; részletebben l. 4.2. fejezet. Ezért Tóthmérész (1993b, 1994c, 1995a) a *logaritmikus jobboldali dominanciaösszeg* használatát ajánlotta a diverzitási profilok grafikus ábrázolása során. Ez $(\log i, RTS(i))$ révén definiált.

$$\mathbf{p}^i = (0,8385, 0,090, 0,0275, 0,0206, 0,0138, 0,0103, 0,0069, 0,0034),$$

így

$$RTS(1) = 0,0790 + 0,0275 + 0,0206 + 0,0138 + 0,0103 + 0,0069 + 0,0034 = 0,1615.$$

Mivel

$$0,8385 + 0,0790 + 0,0275 + 0,0206 + 0,0138 + 0,0103 + 0,0069 + 0,0034 = 1,0,$$

így sokkal egyszerűbben is eljuthatunk ugyanehhez az eredményhez:

$$RTS(1) = 1 - p_{[1]} = 1 - 0,8385 = 0,1615 .$$

Hasonlóképpen

$$RTS(2) = 1 - p_{[1]} - p_{[2]} = RTS(1) - p_{[2]} = 0,1615 - 0,079 = 0,0825 .$$

$RTS(i)$ -t, $i=3, \dots, S$, a fentiekkel analóg módon számolhatjuk.

Egy térbelileg teljesen random közösségre a *faj-egyedszám görbe* az alábbi módon definiált ($m \geq 0$):

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

Ez nem más mint a korábbi fejezetben megismert $ES(m)$ diverzitás. Szintén Patil és Taillie (1979) volt az, aki rámutatott arra, hogy $ES(m)$ statisztikai értelemben is használható diverzitási rendezésre, azaz közösségek diverzitásának skálafüggő összevetésére. $ES(m)$ bármely nemnegatív valós m értékre értelmezve van, ugyanakkor biológiai interpretáció csak m egész értékeihez rendelhető. Az 5.2. fejezetben a mintázatfüggő reprezentációk kapcsán meg fogom mutatni, hogyan interpretálható $ES(m)$ azokban az esetekben, ha m értéke nem egész.

Egy adott területen előforduló egyedek száma arányos a terület méretével. Ennek révén számolhatjuk a *faj-terület görbét* az alábbi összefüggés felhasználásával

$$m = N \frac{\text{kvadrátméret}}{\text{teljes terület}} ,$$

ahol N a teljes területen lévő egyedek száma. A faj-egyedszám, ill. faj-terület telítődési görbékre, összefoglaló néven *fajtelítődési görbék*ként fogunk hivatkozni.

Az $ES(m)$ diverzitás $m=2$ esetén a kvadratikus-diverzitással van összefüggésben, hiszen

$$ES(2) = S - \sum_{i=1}^S (1 - p_i)^2 = S - \sum_{i=1}^S (1 - 2p_i + p_i^2) = 2 - \sum_{i=1}^S p_i^2 .$$

Az $ES(m)$ függvény érintőjének meredeksége, azaz $ES(m)$ -nek az m -szerinti deriváltja:

$$\frac{d ES(m)}{dm} = \sum_{i=1}^S (1-p_i)^m \log(1-p_i).$$

Az $m=1$ pontban vett helyettesítési érték éppen a 2.4 fejezetben, a ritkasági függvények találkozási valószínűségként történő interpretációja során bevezetett *DPTS*-diverzitást adja. Amikor m értéke kicsi, akkor az $ES(m)$ függvény a domináns fajokra érzékeny, majd m növelésével egyre nő a hozzájárulása a ritka fajoknak is a diverzitáshoz. Így az $m=1$ esetben ez a diverzitás-függvény igen erőteljesen hangsúlyozza a domináns fajok szerepét a diverzitás számolása során.

Számoljuk ki a rejteki közösség fajszámát egy olyan minta esetében, amiben 10 darab random módon kiválasztott egyed van, azaz számoljuk ki $S(10)$ értékét. Sajnos korábbi számolásaink részeredményeit nem tudjuk felhasználni.

$$\begin{aligned} ES(10) &= 8 - (1-0,0275)^{10} + (1-0,8385)^{10} + (1-0,0034)^{10} + (1-0,0138)^{10} + \\ &+ (1-0,0790)^{10} + (1-0,0206)^{10} + (1-0,0103)^{10} + (1-0,0069)^{10} = 0,75665 + \\ &+ 0,00000001 + 0,96652 + 0,87026 + 0,43913 + 0,81208 + 0,90164 + 0,93310 = \\ &= 8 - 5,68 = 2,32. \end{aligned}$$

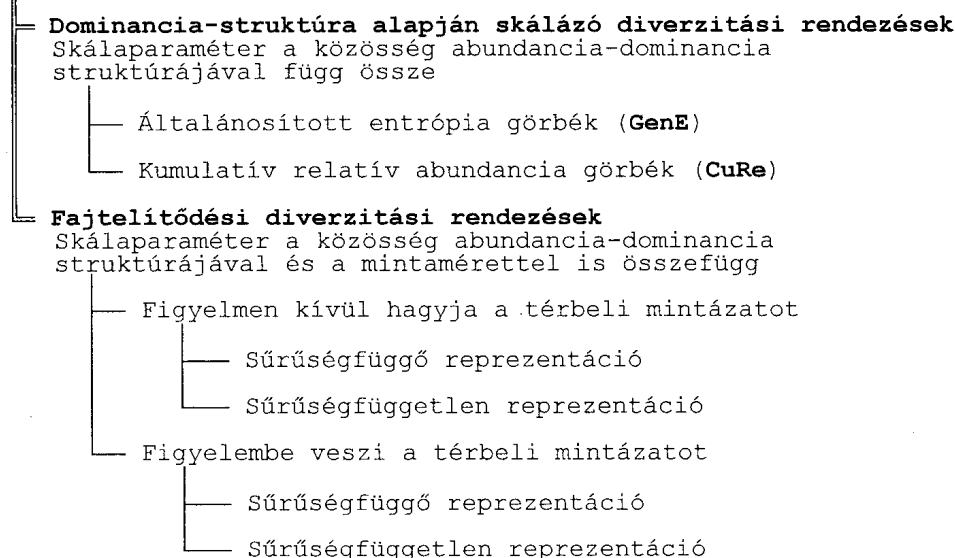
3.7 A diverzitási rendezések típusai

A diverzitási rendezéseknek alapvetően két nagy típusuk van (7. ábra). Az első csoport skálaparamétere a közösség abundancia-dominancia struktúrájával van összefüggésben. Ezek az ún. *dominancia struktúra alapján skálázó diverzitási rendezések*. A második csoport esetében a skálaparaméter mind a közösség abundancia-dominancia struktúrájával, mind a populáció vizsgálatát során

alkalmazott kvadrátmérettel/mintamérettel összefüggésben van. Ezek a *fajtelitődési diverzitási rendezések*. Így a skálaparaméter jelentése némileg eltérő a két csoportra. Mint látni fogjuk, ez az eltérés ökológiai szempontból is lényeges. Ez teszi ugyanis lehetővé a sűrűségfüggő, ill. sűrűségfüggetlen és a mintázatfüggő, ill. mintázatfüggetlen reprezentációk megvalósítását.

Az első csoportnak, azaz a dominancia struktúra alapján skálázó diverzitási rendezéseknek, két alcsoportja van: az *általánosított entrópia görbék (Generalized Entropy plots: GenE görbék)* és a *kumulált relatív abundancia görbék (Cumulative Relative abundance plots: CuRe görbék)*. Az azonos alcsoportban lévő diverzitási függvénycsaládok igen közeli rokonságban vannak. Az első alcsoport tagjai esetében explicit módon kell megadni egy skálaparaméter-tartományt, amin összevetjük a közösségeket, míg a második alcsoport tagjai esetében ez “automatikusan” definiált a közösségek fajszáma révén.

EGYPARAMÉTERES DIVERZITÁSI FÜGGVÉNYCSALÁDOK



7. ábra. Egyparaméteres diverzitási függvénycsaládok fa-diagrammja.

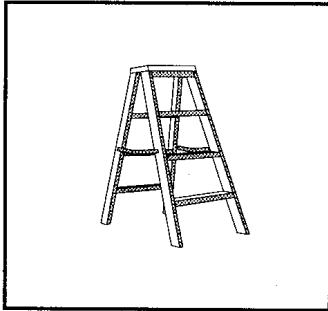
Diverzitási rendezések

| Név | Grafikon | Értelmezési tart. |
|--|-----------------------------|--------------------------------|
| Általánosított entrópia görbék (<i>GenE</i> görbék) | | |
| Rényi | $(\alpha, HR(\alpha))$ | $\alpha \geq 0, \alpha \neq 1$ |
| exp(Rényi) | $(\alpha, \exp HR(\alpha))$ | $\alpha \geq 0, \alpha \neq 1$ |
| Daróczy | $(\alpha, DH(\alpha))$ | $\alpha \geq 0, \alpha \neq 1$ |
| Patil és Taillie | $(\beta, DP(\beta))$ | $\beta \geq -1, \beta \neq 0$ |
| Kumulált relatív abundancia görbék (<i>CuRe</i> görbék) | | |
| Logaritmikus jobboldali dominanciaösszeg | $(\log i, RTS(i))$ | $i = 1, \dots, S$ |
| Jobboldali dominanciaösszeg | $(i, RTS(i))$ | $i = 1, \dots, S$ |
| Fajtelítődési görbék | | |
| Faj-egyedszám görbe | $(m, ES(m))$ | $m > 0$ |
| Faj-terület görbe | $(A, ES(A))$ | $A > 0$ |

1. táblázat. Diverzitási függvénycsaládok. Az első oszlopban a függvénycsalád neve, a másodikban a diverzitási profil (x -koordináta, y -koordináta), míg a harmadikban az értelmezési tartomány található.

A diverzitási rendezések második csoportjának, azaz a fajtelítődési diverzitási rendezéseknek mindkét alcsoportja rendelkezik azzal az igen fontos tulajdonsággal, hogy sűrűségfüggő és sűrűségfüggetlen reprezentációban is használhatók. A második alcsoport esetében lehetőség van arra is, hogy a közösség abundancia-dominancia strukturája mellett a közösség mintázatát is figyelembe vegyük a diverzitási rendezés során. Emiatt ezek a módszerek igen hatékony új eszközt jelentenek a diverzitási kritérium alapján történő állapotminősítésben. Ezek a módszerek teszik lehetővé, hogy a 26. oldalon említett problémára valamiféle

gyógyírt találjunk. Ott azt róttuk fel a diverzitás mérésére szolgáló módszerek hibájául, hogy a közösség mintázatát teljesen figyelmen kívül hagyják a diverzitás számolásánál és minden közösséget implicite úgy kezelnek, mintha az egyedek egymástól függetlenül, teljesen random módon fordulnának elő. A diverzitási rendezéseknek ez a típusa kapcsolatot jelent a diverzitás- és a mintázatelemzés között. Az ökológiának ezek az igen gyakran használt módszerei hosszú ideig egymástól függetlenül fejlődtek. A diverzitási rendezéseknek ez a típusa közvetlen kapcsolatban van a direkt térsorozatokkal is, ami azonban már egy másik nagy témakör amiről a könyvben csak érintőlegesen lesz szó. Az egyes csoportokba ill. alcsoportokba tartozó módszereket az 1. táblázat foglalja össze.



4. Diverzitási rendezések összehasonlító elemzése

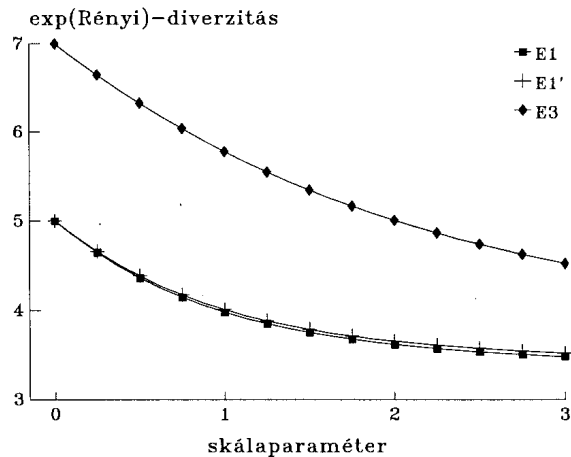
4.1 *GenE* és *CuRe* módszerek komplementaritása

A diverzitási függvénycsaládoknak fontos tulajdonsága, hogy a skálaparaméter értékétől függően különböző mértékben érzékenyek a domináns, ill. a ritka fajok hatására. A skálaparaméter kis értékeire a *GenE* görbék a ritka fajok hatására érzékenyek, míg a skálaparaméter nagy értékei esetén a domináns fajoknak van szerepük a diverzitási értékek kialakításában. A *CuRe* görbék esetén éppen fordított a helyzet. Ezek a skálaparaméter kis értékeinél a domináns fajok hatására érzékenyek, míg nagy skálaparaméter értékeknél a ritka fajok hatására (Tóthmérész 1993b, 1994c).

A *GenE* görbék erősen függenek a ritka fajoktól, mivel a kezdőpontjukban az értékük a közösség teljes fajszámából adódik (S , $S-1$ vagy $\log S$). A *CuRe* görbék értéke viszont éppen a domináns fajok abundanciájától függ igen erősen a kezdőpontjukban. A kezdőpontban $1-p_{[1]}$ az értékük. Ebből a szempontból ezek a módszerek éppen komplementer jellegűek.

8. ábra. Az $E1$, $E1'$ és $E3$ közösségek diverzitási rendezése.

Más *GenE* módszerekhez hasonlóan, nehezen felismerhető, hogy az $E1'$ és $E3$ közösségek nem diverzitási rendezhetők. Sőt, úgy tűnik, mintha $E3$ diverzebb lenne, mint $E1'$, pedig nagy skála-paraméter értékénél a két közösség diverzitási profiljai metszik egymást.



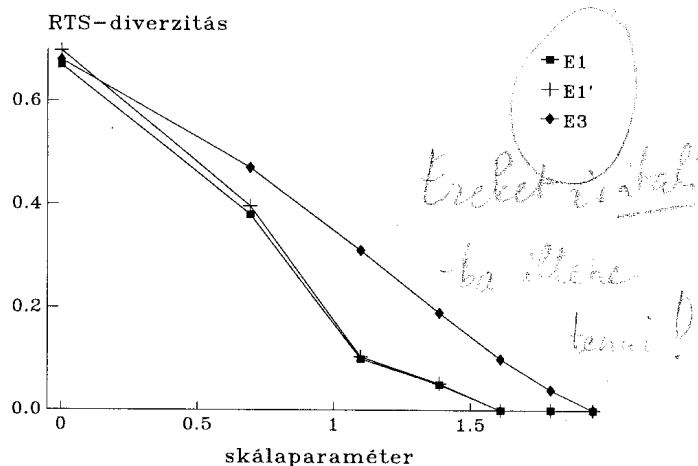
Hasonlítsuk össze a 3.1. fejezet $E1$ és $E3$ közösségének valamint az alábbi

$$n(E1') = (29, 29, 28, 5, 5)$$

egyedszámvektorral jellemzett közösségnek a diverzitását! Az $E1'$ közösség majdnem azonos az $E1$ közösséggel, mindössze a leggyakoribb faj abundanciáját 33-ról 29-re csökkentettem. A *GenE* eljárások valamelyikét használva evidens, hogy $E1 < E3$, de azt már meglehetősen nehéz felismerni, hogy $E1' \not\ll E3$, hiszen a 8. ábrán látható diverzitási profilok azt a benyomást keltik, mintha a $E3$ közösség diverzebb lenne az $E1'$ közösségnél. A diverzitási profilok a skála-paraméter 16-nál nagyobb értékénél metszik egymást ($\alpha=16,32305$). Ezt grafikus módszerrel gyakorlatilag nem lehet észlelni. További gond, hogy ilyen nagy skála-paraméter értékekre, nem megfelelő algoritmusok esetén numerikus instabilitás léphet fel. Ugyanakkor a *CuRe* görbék valamelyikét használva evidens, hogy a közösségek nem rendezhetők diverzitás szerint, azaz $E1' \not\ll E3$. A 9. ábrán jól látható, hogy a logaritmus dominanciaösszeg szerinti diverzitási rendezést használva a 0 skála-paraméter értékénél az $E1'$ közösség diverzebb, mint a $E3$ közösség. Amikor a skála-paraméter értéke $\log_2 \approx 0,693$, akkor már a $E3$ közösség diverzebb mint az $E1'$.

9. ábra. Az $E1$, $E1'$ és $E3$ közösségek diverzitási rendezése.

A logaritmikus jobboldali dominancia-összeg szerinti diverzitási rendezést alkalmazva jól látható, hogy az $E1'$ és az $E3$ közösségek diverzitási profiljai metszik egymást. Hasonló a helyzet más $CuRe$ módszereket használva is.



Az alábbi három közösség egy olyan esetet mutat be a $GenE$ és $CuRe$ módszerek komplementaritására, amely éppen fordítottja az előző példában bemutatott esetnek. Abban az esetben a “domináns fajok skálatartományán” metsztek egymást a diverzitási profilok, míg az alábbi példában éppen a “ritka fajok skálatartományán” metszik egymást. Hasonlítsuk össze az alábbi három közösséget diverzitás szempontjából.

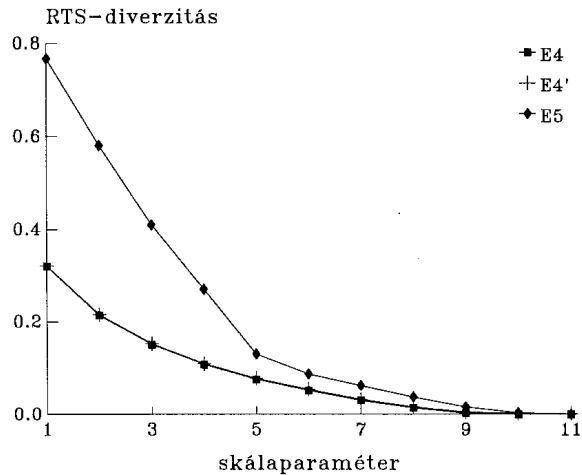
$$\mathbf{n}(E4) = (790, 74, 19, 123, 50, 3, 25, 13, 28, 37),$$

$$\mathbf{n}(E4') = (790, 74, 19, 123, 50, 3, 25, 13, 28, 37, 1, 1),$$

$$\mathbf{n}(E5) = (8, 60, 55, 45, 8, 7, 14, 4, 1, 75, 45).$$

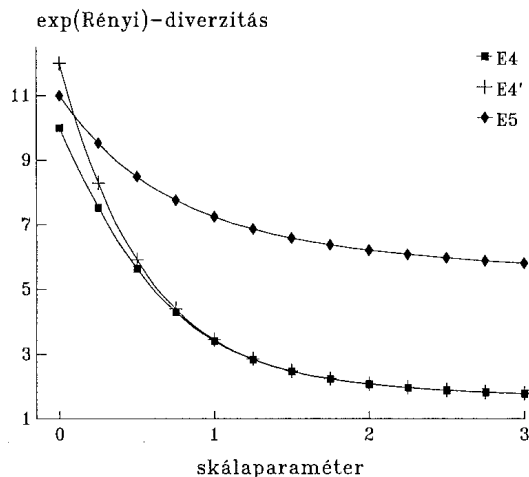
Az $E4$ és $E4'$ közösségek majdnem azonosak; mindössze annyi a különbség közöttük, hogy az $E4'$ közösségben $E4$ -hez képest két további faj van jelen 1-1 egyeddel. A $CuRe$ görbék valamelyikét használva grafikusán nem észlelhető, hogy $E4' \parallel E5$ (10. ábra). A $GenE$ görbék valamelyikével ez evidens (11. ábra). Ekkor az $E4$ és az $E5$ közösségek $\exp(\text{Rényi})$ diverzitási profiljai az $\alpha=0,096$ értéknél metszik egymást.

10. ábra. A *CuRe* módszerek egyikét, a jobboldali dominancia-összeg szerinti diverzitási rendezést használva grafikusán nem észlelhető, hogy $E4' \parallel E5$. $E4$ és $E4'$ diverzitási profiljai is teljesen azonosnak tűnnek.



A *GenE* és *CuRe* diverzitási rendezések ritka ill. domináns fajokra vonatkozó szenzitivitását a skálaparaméter függvényében a 2. táblázat foglalja össze. A fajtelítődési diverzitási rendezések bizonyos fokig eltérő módon viselkednek a szenzitivitás szempontjából, mint a dominancia struktúra alapján skálázó diverzitási rendezések. Abban a tekintetben a *CuRe* görbékhez hasonlítanak, hogy a domináns fajok szerepe meghatározó a diverzitás kialakításában, amikor a skálaparaméter értéke kicsi. A skálaparaméter értékének növekedésével egyre nagyobb szerep jut a kevésbé gyakori, majd a ritka fajoknak.

11. ábra. A *GenE* módszerek bármelyikét használva jól látható, hogy az $E4'$ és $E5$ közösségek nem diverzitási rendezhetők.



Diverzitási rendezések összehasonlító elemzése

A bemutatott elemzések egyik fontos tanulsága, hogy grafikus adatfeldolgozás során, ha az egyik módszer családjának valamelyik tagját használva látszólag nem metszik egymást a diverzitási profilok, akkor tanácsos azt a másik módszer családjához tartozó diverzitási rendezéssel is ellenőrizni.

| | Skálaparaméter értéke | |
|----------------------|----------------------------------|----------------------------------|
| | kicsi | nagy |
| <i>GenE</i> görbék | ritka fajok hatására érzékeny | domináns fajok hatására érzékeny |
| <i>CuRe</i> görbék | domináns fajok hatására érzékeny | ritka fajok hatására érzékeny |
| Fajtelítődési görbék | domináns fajok hatására érzékeny | ritka fajok hatására érzékeny |

2. táblázat. A skálaparaméter értékének és a diverzitási függvény családjának szenzitivitásának összefüggése.

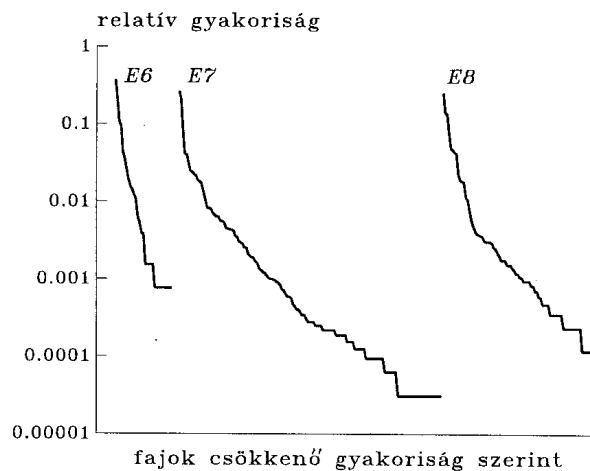
4.2 Diverzitási rendezések grafikus összevetése

Ez a rész arról szól, hogy az egyparaméteres diverzitási függvény családjok a mindennapi adatfeldolgozás során, főként grafikusan, azaz a diverzitási profilokat használva, mennyire hasznosak. Az összehasonlítás fő szempontjai gyakorlatiasak: az adatfeldolgozás során grafikusan mennyire lehet felfedezni, ha a közösségek nem rendezhetők diverzitás szerint, mert a diverzitási profilok metszik egymást. Vagy az eltérő közösségeket összevetve a diverzitási profilok alapján mennyire evidens, hogy az összevetett közösségek diverzitási profiljai különbözőek. Ez a vizsgálat kimondottan gyakorlati szempontú, hiszen matematikai szempontból a diverzitási

rendezések egyenértékűek, azaz ha két diverzitási profil metszi egymást az egyik módszerrel, akkor ez igaz az összes többi módszer esetén is, legfeljebb grafikus módszerekkel nem könnyű ezt felfedezni. A sűrűségfüggetlen, ill. mintázatfüggő reprezentációk ez alól éppen a sűrűségfüggetlenség, ill. a mintázatfüggés miatt jelentenek kivételt. Fontos a grafikus reprezentáció szempontjából vizsgálni a módszereket, hiszen a mindennapi, rutinszerű alkalmazás során a közösségek diverzitási profiljainak grafikus összevetése dominál. Éppen napjaink statisztikájának egyik nagyhatású, kreatív személyisége, John Tukey állítja: soha a statisztikában még nem voltak olyan fontosak a vizuális módszerek, mint amilyenek napjainkban és mint amilyenek az elkövetkező évtizedekben lesznek (Tukey 1977, 1990). A diverzitási profilok éppen ezt szolgálják: a közösségek struktúrájának és diverzitásának skálafüggő grafikus megjelenítését.

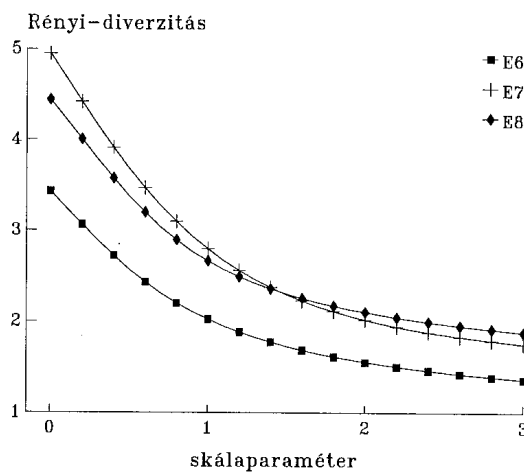
A teszteléshez többféle adatsort használtam. Az alábbiakban bemutatandó tipikus példák nagyszámú szimulált adatsor, illetve több terepvizsgálat adatainak feldolgozása során kialakult tapasztalatot tükröznek. Így az itt leírt vélemény kialakításában nagy szerepet játszottak a különféle adatfeldolgozási munkák során szerzett tapasztalatok. Sokféle élőlénycsoport esetén alkalmazták ezeket a módszereket. Standovár (1996) erdészeti kutatások során, míg Margóczy (1993) és Körmöczy (1994) homoki gyepek növényzetének elemzéséhez alkalmazta ezeket a módszereket sikerrel. Pócs és Tóthmérész (1995) trópusi levéllakó moha-közösségek diverzitásának skálafüggő jellemzésére, Matus és Tóthmérész (1996) szekunder szukcessziós változások elemzése, míg Tóthmérész et al. (1996) természetvédelmi célú rekonstrukciós terv készítése során élt a diverzitási rendezések nyújtotta lehetőségekkel. Gallé (1994) *Formicoidea* közösségek, Vasiliu-Oromulu és Tóthmérész (1995) magashegységi *Thysanoptera* közösségek, Magura és Tóthmérész (1996) pedig futóbogarak esetében használta őket.

12. ábra. A diverzitási rendezések teszteléséhez használt nagy fajszámú közösségek dominancia-diverzitás görbéi.

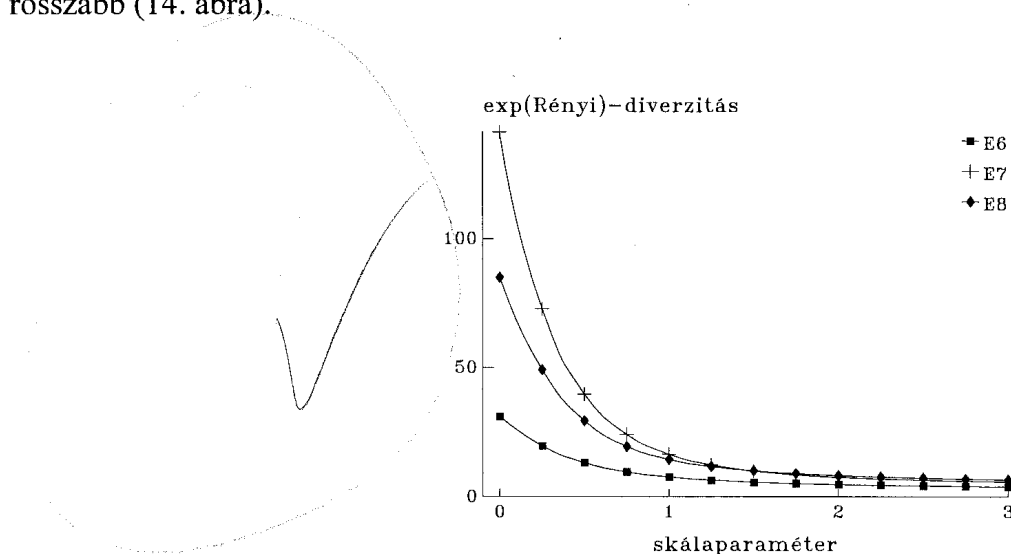


A továbbiakban főként nagy fajszámú közösségekre, illetve a korábban megismert kis fajszámú $E1$, $E2$ és $E3$ közösségekre vonatkozó összehasonlítások ábrái közül mutatok be néhányat. A nagy fajszámú közösségek esetén 168 a három közösségre a teljes fajszám, míg az egyes közösségek fajszáma rendre $S(E6)=41$, $S(E7)=141$ és $S(E8)=57$. A közösségek dominancia-diverzitás görbéi a 12. ábrán láthatók.

13. ábra. Nagy fajszámú közösségek diverzitási rendezése a Rényi-féle diverzitási rendezés segítségével.



A *GenE* görbék közül a Rényi-féle diverzitási rendezés bármilyen fajszámú közösség esetén kiválóan működött (13. ábra). A *CuRe* görbék közül a logaritmus dominanciaösszeg szerinti rendezés volt az, amelyik bármilyen fajszámú közösségek esetén jó eredményt nyújtott. Közepes és kis fajszámú közösségek esetén az $\exp(\text{Rényi})$ diverzitási rendezés is jó eredményt adott. Ennek a módszernek az az előnye, hogy a skálaparaméter kezdőértékénél, azaz nullánál, éppen a fajszámot adja. Így az összehasonlítható közösségek fajszáma közvetlenül is leolvasható az ábrákról. Ez a Rényi-féle diverzitási rendezés esetén is érvényes, csak ekkor a fajszám logaritmusra olvasható le. Kis fajszámú közösségek esetén mindkét módszer igen hasonló görbéket produkál. Nagy fajszámú közösségek esetén a különbség már lényeges; az $\exp(\text{Rényi})$ változat interpretálhatósága sokkal rosszabb (14. ábra).

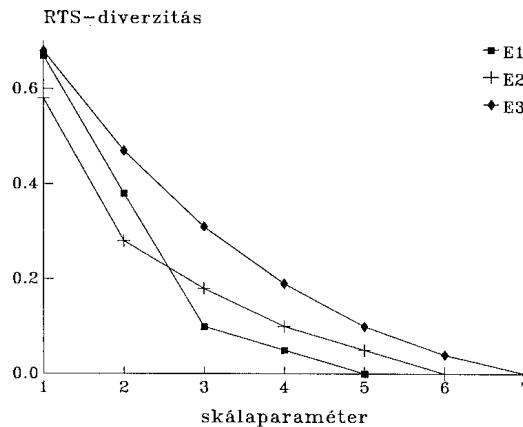


Kis fajszámú közösségekre a jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitási rendezés is jól interpretálható eredményeket adott (15. ábra). Ez a módszer azonban már közepes fajszámú közösségekre sem adott jól interpretálható görbéket ($S > 20$); nagy fajszámú közösségekre pedig nehezen használható grafikus formában.

Lényegében hasonló eredményt kaptam akkor is, amikor az összehasonlítható

közösségek fajszáma lényegesen eltérő. Nagy eltérés esetén szintén a Rényi-féle és a logaritmikus dominanciaösszeg szerinti rendezés volt a legjobban használható. Ha az összehasonlítandó közösségek fajszáma közötti különbség igen nagy, pl. van közöttük olyan, amelyiknek csak 10 körüli a fajszáma, míg vannak közöttük 100 fölötti fajszámúak is, akkor a *CuRe* görbék egyike sem használható igazán eredményesen grafikus adatfeldolgozás során. Valószínű, hogy ilyen esetekben a leghatékonyabban egy $(\log i, \log RTS(i))$ diverzitási profil volna használható.

15. ábra. Kis fajszámú közösségek diverzitási rendezése a jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitási rendezés segítségével.



4.3 Ritka fajokra való érzékenység kvantifikálása

Azokban az esetekben, amikor két közösség nem rendezhető diverzitás alapján, nyilvánvalóan adódik a kérdés, hogy milyen dominanciánál van a diverzitási profilok metszéspontja. Mely fajokra diverzebb az egyik közösség és mely fajokra már a másik. A jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitási rendezés esetén természetes módon adódik a lehetőség, hogy meghatározzuk a metszéspont helyét, azaz azt, hogy a rangsorban hányadik faj után metszik egymást a diverzitási profilok.

Tetszőleges A és B közösségek esetén számoljuk ki az alábbi T_k mennyiségeket:

$$T_k = T_k(A, B) = \sum_{i \geq k} (p_{[i]}(A) - p_{[i]}(B)), \quad k = 1, 2, 3, \dots$$

T_k nem más, mint a két összehasonlítandó közösség $RTS(k)$, $k=1, 2, \dots$, diverzitásainak a különbsége. A T_k ($k=1, 2, \dots$) értékek segítségével átfogalmazhatjuk a közösségek diverzitási rendezésére vonatkozó definíciót, amelyet a 3.1. fejezetben foglalmaztunk meg. Vizsgáljuk a korábban már elemzett $E1$, $E2$ és $E3$ közösségeket (41. old.). Akkor azt mondtuk, hogy az $E1$ közösség *diverzebb*, mint az $E2$, ha a közösség diverzitási profilja a skálaparaméter teljes tartományán sehol sem fut az $E2$ közösség diverzitási profilja alatt. A T_k értékekre vonatkozóan ez azt jelenti, hogy semelyik T_k ($k=1, 2, \dots$) érték sem lehet negatív. Így azt mondjuk, hogy az $E1$ közösség *diverzebb*, mint az $E2$, ha a jobboldali dominanciaösszegek $T_k(E1, E2)$ különbségei mind nemnegatívak. Ilyen módon a grafikus ábrázolást "átfordíthatjuk" újra numerikussá.

Vizsgáljuk meg a továbbiakban azt az esetet, amikor pontosan egyszer vált előjelet a jobboldali dominanciaösszegek különbségeinek a T_k sorozata ($k=1, 2, \dots$). Azt mondhatjuk, hogy egy A közösség a *ritka fajokban diverzebb* egy B közösségnél, ha van olyan m pozitív egész, amelyre T_1, T_2, \dots, T_m kisebb vagy egyenlő nullával, de nem mind nulla, és T_{m+1}, T_{m+2}, \dots nagyobb vagy egyenlő nullával, de nem mind nulla.

Definíció. (i) Egy $\mathbf{f}=(f_1, f_2, \dots)$ vektort *átviteli vektornak* nevezünk, ha a vektor összes jobboldali dominanciaösszege nemnegatív és a vektor összes komponensének összege éppen nulla.

(ii) Egy (\mathbf{b}, \mathbf{f}) párja a nemnulla átviteli vektoroknak m -ben *szeparált* ($m=2, 3, \dots$) ha $b_i=0$ minden $m < i$ -re és $f_i=0$ minden $i < m$ -re. \mathbf{b} -t *hátravivő*, míg \mathbf{f} -et a *előrevivő* komponensnek nevezzük.

Ha egy A közösség diverzebb egy B közösségnél, akkor az $\mathbf{f}=\mathbf{p}^1(A)-\mathbf{p}^1(B)$ különbség egy olyan átviteli vektor, ami megadja, hogyan kaphatjuk meg B -ből A -t az abundancia előrevitelével, azaz a fajok abundanciáinak olyan átcsoport-

tosításával, ami növeli a diverzitást. Amikor A ritka fajokban diverzebb B -nél, akkor létezik az m -ben szeparált átviteli vektoroknak egy olyan párja, amelyre $\mathbf{p}^1(A) = \mathbf{p}^1(B) + \mathbf{f} - \mathbf{b}$. Ebben az esetben B -ből egy kétlépéses művelettel kapjuk A -t:

$$1. \text{ lépés : } \mathbf{p}^1(A) \rightarrow \mathbf{p}^1(B) + \mathbf{f} ,$$

$$2. \text{ lépés : } \mathbf{p}^1(B) + \mathbf{f} \rightarrow \mathbf{p}^1(B) + \mathbf{f} - \mathbf{b} .$$

Az első lépés növeli a diverzitást az abundancia előrevitelével azon fajok között, amelyek $m, m+1, m+2, \dots$ -ként rangsoroltak. A második lépés csökkenti a diverzitást az abundancia hátravitelével azon fajok között, amelyek $1, 2, 3, \dots, m$ -ként rangsoroltak.

Az $E1$ és $E2$ közösségek relatív abundancia vektorai:

$$\mathbf{p}^1(E1) = (0,33, 0,29, 0,28, 0,05, 0,05, 0,0) ,$$

$$\mathbf{p}^1(E2) = (0,42, 0,30, 0,10, 0,08, 0,05, 0,05) .$$

A jobboldali dominanciaösszegek $T_k(E2, E1)$ különbségeinek sorozata:

$$0, -0,09, -0,10, 0,08, 0,05, 0,05 .$$

Mivel csak egyetlen előjelváltás van, negatívból pozitívvá, ezért $E2$ ritka fajokban diverzebb, mint $E1$. Az előjelváltás $m=3$ -nál van, így megadható az átviteli vektoroknak egy olyan (\mathbf{b}, \mathbf{f}) párja, amelyek $m=3$ -ban szeparáltak és

$$\mathbf{p}^1(E2) = \mathbf{p}^1(E1) + \mathbf{f} - \mathbf{b} .$$

A \mathbf{b} hátravivő és az \mathbf{f} előrevivő átviteli vektorok az alábbiak

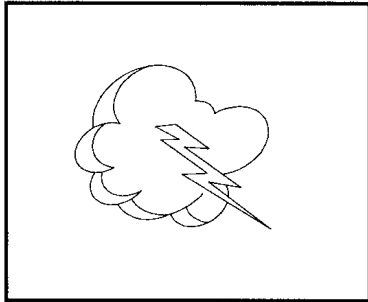
$$\mathbf{f} = (0, 0, -0,08, 0,03, 0, 0,05) ,$$

$$\mathbf{b} = (-0,09, -0,01, 0,10, 0, 0, 0) .$$

Mivel a két közösség, $E1$ és $E2$, nem rendezhető diverzitás alapján, így a 41. oldalon bemutatott példához hasonlóan található két olyan diverzitás-függvény (nem szükségszerűen a Shannon- és a kvadratikus-diverzitás), amelyek ellentétesen rangsorolják ezeket a közösségeket diverzitásuk alapján. Mivel $E2$ ritka fajokban diverzebb, így előre sejtethetjük a $D(E2) \geq D(E1)$ rendezést, amikor a diverzitás-függvény a "ritka fajokra érzékeny" és az ellenkező irányú rendezést, amikor "érzéketlen" rájuk. A 3.1 fejezetben a Shannon- és a kvadratikus-diverzitás kapcsán már láttuk, hogy ez valóban így van.

Az $E1$ közösségből valóban az $E2$ közösséghez jutunk az abundanciát előrevivő $\mathbf{f} = (0, 0, -0,08, 0,03, 0, 0,05)$ és hátravivő $\mathbf{b} = (-0,09, -0,01, 0,10, 0, 0, 0)$ vektorok segítségével, hiszen

$$\begin{aligned}
 & \mathbf{p}(E1) + \mathbf{f} - \mathbf{b} = \\
 & = (0,33, 0,29, 0,28, 0,05, 0,05, 0,0) \\
 & + (0, 0, -0,08, 0,03, 0, 0,05) \\
 & - (-0,09, -0,01, 0,10, 0, 0, 0) \\
 & = (0,42, 0,30, 0,10, 0,08, 0,05, 0,05) \\
 & = \mathbf{p}(E2).
 \end{aligned}$$



5.

Bonyodalmak:

Sűrűség és mintázatfüggés

5.1 Sűrűségfüggő és sűrűségfüggetlen reprezentációk

A klasszikus cönológiai, ökológiai irodalomból jól ismert, hogy a fajszám függ a mintában lévő egyedek számától. Ez az összefüggés nemlineáris és számos tényező befolyásolja. Éppen ezért lényeges, hogy a fajtelítődési görbék esetén lehetőség van sűrűségfüggő és sűrűségfüggetlen reprezentációkra. A diverzitási profilok sűrűségfüggő és sűrűségfüggetlen reprezentációinak jelentőségét Tóthmérész (1994c) hangsúlyozta. Ha két olyan közösséget vetünk össze, amelyeknek az egyedszáma lényegesen eltér, akkor lehet, hogy a jóval nagyobb sűrűségű közösség diverzebbnek látszik, holott nem az, sőt esetleg ugyanannyi egyedre számolva a fajgazdagságot, kisebb diverzitású. A klasszikus diverzitási irodalomban is ismert ez a jelenség a fajszámok összevetése kapcsán: Peet (1974) világosan rámutat, hogy a mintában lévő eltérő számú egyed erősen kérdésessé teheti a fajszámok összevetését.

A kérdés persze, korántsem egyszerű. Bizonyos esetekben ugyanis nyilvánvalóan jogos a sűrűségfüggetlen összehasonlítás, míg más esetekben nem az. Mindkét esetre említek egy-egy példát. Tegyük fel, hogy két teljesen random mintázatú

közösséget hasonlítunk össze, ahol a fajok relatív gyakoriságai azonosak, csak az egyik közösség kétszeres sűrűségű, mint a másik. Ebben az esetben, ha egy adott méretű kvadrátot (vagy kvadrátokat) kihelyezünk a területre és megállapítjuk a fajszámot, akkor azt kapjuk, hogy a nagyobb sűrűségű közösség fajgazdagabb. Ugyanezt az eredményt adják a *GenE* és a *CuRe* görbék is. Bizonyos szempontból ez nem igaz, hiszen a két közösség dominancia struktúrája és mintázata is teljesen azonos, tehát ebből a szempontból azt kell mondjuk, hogy diverzitás szempontjából is azonosnak kell tekintenünk őket. Amennyiben sűrűségfüggetlen módon ábrázoljuk őket, akkor pontosan ezt az eredményt kapjuk.

Interpretációját tekintve teljesen eltérő az alábbi példa. Tegyük fel, hogy állatközösségeket vizsgálunk “standardizált” módszerekkel. Ezen azt értem, hogy olyan mintavételi módszereket alkalmazunk, amelyek biztosítják, hogy az egyes mintavételi helyeken, a mintába kerülő egyedek száma a terület ökológiai sajátosságaitól (rendelkezésre álló táplálék mennyisége, trofitás, stb.) függ és nem az alkalmazott mintavételi technika műterméke. Ekkor adódhat elő az alábbi helyzet az A és A' közösségek összehasonlítása során. Az A közösség fajszáma nagyobb mint az A' közösségé, ugyanakkor az A közösség esetén sokkal nagyobb a mintába került egyedek száma. Azonos egyedszámra vonatkoztatva, azaz sűrűségfüggetlen reprezentációban, azonban az A' közösség diverzitása a nagyobb. Amennyiben egy ökológiai szakvéleményben mindenképpen meg kell jelölnünk, hogy melyik közösség a diverzebb, akkor nem könnyű a döntés, hiszen a pontos válasz – statisztikai szempontból – az, hogy sűrűségfüggő reprezentációban az A közösség, míg sűrűségfüggetlen reprezentációban az A' közösség a diverzebb. Ugyanakkor, figyelembe véve azt a tényt, hogy korábban úgy nyilatkoztunk, a terület eltartóképessége releváns ökológiai paraméter, így ebben a helyzetben a sűrűségfüggő interpretációt ajánlott előnyben részesíteni.

Vizsgáljuk meg a jelenséget egy konkrét példa kapcsán. Hasonlítsunk össze három közösséget. Mindegyik esetében legyen a fajszám 10 a teljes vizsgált területre vonatkozóan, ami azonos méretű mindhárom közösség esetén. Jelöljük az első közösséget A -val, a másodikat B -vel, míg a harmadikat C -vel. A C közösség

relatív abundanciák tekintetében legyen teljesen azonos az A -val, csak abban térjen el tőle, hogy ugyanakkora területen kevesebb egyed van. A esetében éppen két és félszer akkora legyen az egységnyi területen lévő egyedek száma mint a C közösség esetében. Így az abundancia vektorok az alábbiak:

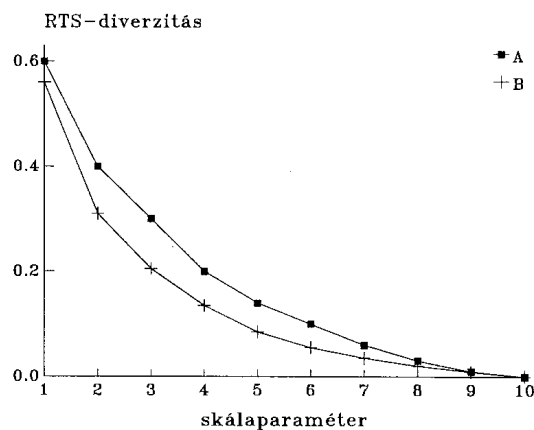
$$\mathbf{n}(A) = (1000, 500, 250, 250, 150, 100, 100, 75, 50, 25),$$

$$\mathbf{n}(B) = (1100, 625, 263, 175, 125, 75, 50, 37, 27, 23),$$

$$\mathbf{n}(C) = (400, 200, 100, 100, 60, 40, 40, 30, 20, 10).$$

16. ábra. Jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitási profilok.

Az A és a C közösségek diverzitási profiljai azonosak, ezért csak az egyiket tüntettem fel.



A közösségek diverzitási profiljait a 16. ábra mutatja a jobboldali dominanciaösszeg szerinti diverzitási rendezést használva. Ekkor az A és a C közösségek diverzitási profiljai azonosak, hiszen a $GenE$ és $CuRe$ görbék csak a $p_i, i=1, \dots, 10$, relatív gyakoriságok értékétől függenek. Hasonló a helyzet a fajtelitődési görbék *sűrűségfüggetlen* (*denzitásfüggetlen*) ábrázolása esetében is. Az eredmény mindegyik esetben az, hogy az A és a C közösségek diverzitási profiljai azonosak és ezek a közösségek diverzebbek a B közösségnél. Azaz $A > B$ és $B < C$. Ugyanakkor tudjuk, hogy a közösségek fajszáma függ a mintában lévő egyedek számától. Ez azt jelenti, hogy ugyanabból a közösségből egy nagyobb méretű mintát véve nagyobb fajszámot kaphatunk. Jogosnak tűnik tehát az a javaslat, hogy valamilyen módon

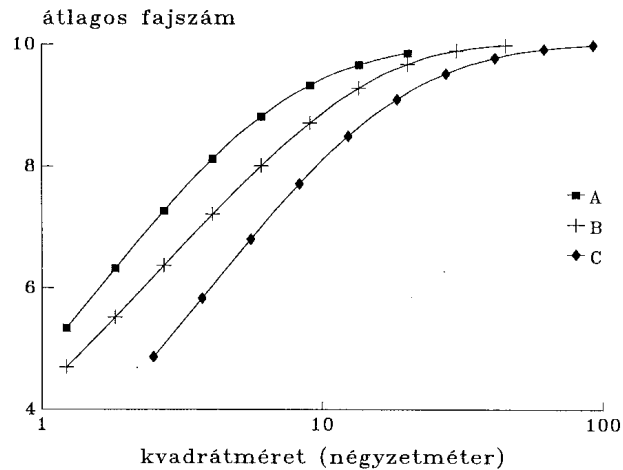
“standardizáljuk” a közösségeket, azaz azonos számú egyedre eső fajgazdagság alapján hasonlítsuk össze őket. Az ilyen módon megrajzolt fajtelítődési görbékre *sűrűségfüggő (denzitásfüggő) reprezentációként* fogunk hivatkozni. Ekkor már korántsem azonosak az A és a C közösségek diverzitási profiljai. Sőt, amint az a 17. ábrán látható, a diverzitási rendezés sorrendje is másként alakul. $A > B$ továbbra is fennáll, hiszen ezek azonos sűrűségű közösségek. Ugyanakkor a sűrűségfüggetlen reprezentáció esetén érvényes $B < C$ helyett sűrűségfüggő reprezentációban azt kapjuk, hogy $B > C$. Ez pedig lényeges különbség. 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: sűrűségfüggetlen reprezentációban ugyanis a C közösség a diverzebb, míg sűrűségfüggő reprezentációban a B . Mindkét reprezentáció esetén A a legdiverzebb. Annak a kérdésnek azonban már van értelme, hogy biológiai szempontból melyik sorbarendezés 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 és (ii) a sűrűségfüggő és a sűrűségfüggetlen reprezentációk eltérő sorbarendezést adnak.

Jól látható a kapcsolat a sűrűségfüggő reprezentáció és a gyenge majorálás között. Hiszen ebben az esetben

$$\sum_{i=1}^S n_i(A) = \sum_{i=1}^S n_i(B) > \sum_{i=1}^S n_i(C).$$

Azaz nyilvánvaló, hogy a majorálás azon kritériuma nem teljesül, hogy az összehasonlítandó vektorok komponenseinek összege azonos, mivel $\sum n_i(A) = \sum n_i(B) = 2500$, míg $\sum n_i(C) = 1000$. Sűrűségfüggetlen reprezentáció esetén teljesül a fenti egyenlőségi követelmény is. Így a sűrűségfüggő esetben gyenge majorálásról, míg sűrűségfüggetlen esetben majorálásról beszélhetünk; vö. 52. old.

17. ábra. A vizsgált közösségek fajtelitődési görbéinek sűrűségfüggő reprezentációja.



Tegyük fel, hogy a közösségek elemzéséhez használt kvadrátok mérete akkora, hogy éppen 25 egyedet tartalmaznak az A és a B közösségek esetében. A C közösség kisebb sűrűségű. Mivel $N_A : N_C = 25 : 10$, így csak 10 egyed kerül a kvadrátba. Az $ES(m)$ függvény segítségével kiszámolhatjuk, hogy ekkora kvadrátméret esetén mennyi a közösségek fajszáma:

$$ES_A(25) = 10 - \left((1-0,4)^{25} + (1-0,2)^{25} + \dots \right) = 7,071 \approx 7,$$

$$ES_B(25) = 10 - \left((1-0,44)^{25} + (1-0,25)^{25} + \dots \right) = 6,185 \approx 6,$$

$$ES_C(10) = 10 - \left((1-0,4)^{10} + (1-0,2)^{10} + \dots \right) = 4,862 \approx 5.$$

Így fajgazdagság szempontjából az alábbi módon rendezhetők sorba a közösségek:

$$ES_A = 7 > ES_B = 6 > ES_C = 5.$$

Amennyiben azonos számú egyedre vonatkozóan mérjük a fajgazdagságot, azaz nem vesszük figyelembe, hogy ugyanakkora területen eltérő az egyedek száma, akkor

$$ES_C(25) = 10 - \left((1-0,4)^{25} + (1-0,2)^{25} + \dots \right) = 7,071 \approx 7.$$

Így a közösségek fajgazdagság szerinti sorbarendezése az alábbi módon alakul:

$$ES_A = ES_C = 7 > ES_B = 6.$$

A fenti egyszerű példából jól látható a sűrűségfüggő és sűrűségfüggetlen reprezentációk közötti különbség lényege.

A különféle szakterületek kutatói tradicionálisan eltérő reprezentációkat használnak a közösségek fajgazdagságának jellemzésekor. A botanikában szinte kizárólag az adott területű kvadrátban lévő fajok száma használatos, ami sűrűségfüggő reprezentációt jelent. Algák esetén gyakran az első 1000 leszámlált egyedre eső fajszámot használják fajgazdagsági mutatóként és nem a mikroszkóp látómezejének adott nagyságú részén vagy a vízminta adott térfogatában megfigyelt fajszámot. Hasonlóképpen, talajzoológiában is gyakran az első 100 vagy 1000 egyedre eső fajszám használatos fajgazdagsági mutatóként (pl. futtatáskor) és nem a talaj adott térfogategységében lévő fajok száma. Ez szintén sűrűségfüggetlen reprezentáció. Nyilvánvaló ugyanakkor, hogy a vízben lévő algák száma függ a víz trofitásától és számos egyéb, ökológiai szempontból lényeges vagy kevésbé lényeges tényezőtől. Hasonló mondható el a talajban lévő mikroszervezetek esetén is. Az eltérő hagyományok kialakulása összefügg a kutatási objektumokkal és a mintavétel módjával. Kulcskérdés ugyanis a mintavétel, amely meghatározza a minták és az adatok feldolgozásának módját. Ezért a mintavételi módszerek "természetes" módon megszabják az adatok feldolgozásának módját is. Lehet alkalmazni a hagyományostól eltérő eljárást is, ez azonban több vagy lényegesen több munkával jár. A sűrűségfüggő és sűrűségfüggetlen reprezentációk vonatkozásában ez a többletmunka rendszerint nem túl nagy. A következő fejezetben tárgyalandó mintázatfüggő reprezentációk esetében azonban már igen nagy az eltérés.

Cleveland (1978) azt javasolta, hogy meg kellene különböztetni egyfajta “skálázási” információt és “fizikális” információt, amit azután kapunk, hogy a skálázásra vonatkozó információt elimináltuk. Nézete szerint a fizikális információ az, ami a mintázatfelismerést meghatározza. A fenti példában éppen analóg helyzettel van dolgunk. A közösségek szerkezete és térbeli mintázata teljesen azonos, csak “skálázásuk”, jelen esetben a sűrűségük az, ami eltérő.

Összegzésként azt mondhatjuk, hogy a sűrűségfüggő és sűrűségfüggetlen reprezentációk használata között mindenkor az adott ökológiai vizsgálat céljának megfelelően kell választanunk. Ezek nyilvánvalóan adhatnak eltérő eredményt a diverzitási rendezések tekintetében, amint azt a fenti példa is szemlélteti. A sűrűségfüggő és sűrűségfüggetlen reprezentációk lehetősége igen fontos eszköz az ökológiai kutatásban. Ilyen reprezentációra nincs lehetőség a *GenE* és *CuRe* módszerek esetén vagy legalábbis nem a bemutatotthoz hasonló “természetes” módon.

5.2 Mintázatfüggő reprezentációk

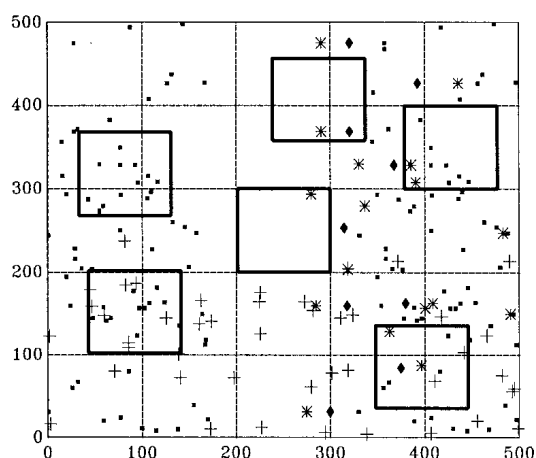
A fajtelítődési diverzitási rendezések igen fontos tulajdonsága a sűrűségfüggő és sűrűségfüggetlen reprezentációk mellett, hogy lehetőség van a vizsgált közösségek térbeli mintázatának figyelembe vételére is; Tóthmérész 1993b, 1994a, 1994c. Ilyen módon a diverzitási rendezéseknek ez a csoportja átmenetet jelent a térsorozati elemzések felé. A fajtelítődési görbéken alapuló, a térbeli mintázat hatását is tekintetbe vevő diverzitási rendezések ugyanis direkt térsorozati elemzéseként is interpretálhatók. Egyúttal azt is ki kell emelni, hogy ezek a módszerek kapcsolatot jelentenek a diverzitásvizsgálatok és a mintázatelemzés között. A közösségek elemzésének ez a két nagy módszercsaládja sokáig egymástól függetlenül fejlődött.

A (mintázatfüggetlen) fajtelítődési görbéken alapuló diverzitási rendezések a teljesen random közösség esetén kapott elméleti, azaz “végtelen nagy” populáció-

méretnél adódó értékkel számolnak. A közösség diverzitása azonban összefügg a közösség mintázatával, az egyedek térbeli eloszlásával is. A foltosság szerepét igen hamar felismerték a botanikában. Watt már 1947 publikált egy olyan verbális modellt, mely szerint a növényközösségek különféle foltokból állnak, amelyek dinamikusan kapcsolódnak egymáshoz és a közösség szempontjából a foltok mintázata, ill. ezek viszonya, dinamikája meghatározó jelentőségű. Az ökológusok felismerték a mintázatból eredő hatások alapvető jelentőségét; ezt jól bizonyítja, hogy Watt cikke az ökológiai szakirodalom leggyakrabban hivatkozott publikációja (McIntosh 1989).

18. ábra. Egy 4 fajos közösség egyedeinek ponttérképe.

Az egyedek foltokba, csoportokba tömörülve fordulnak elő. Az ábrán 6 darab 1m×1m-es mintavételi kvadrát is látható.

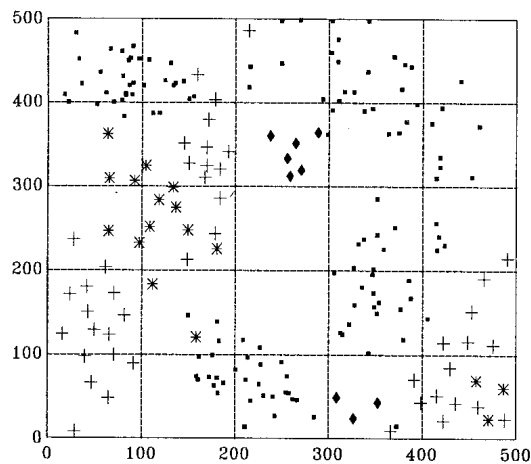


Vizsgáljuk meg a mintázat szerepét olyan módon, hogy teljesen azonos abundancia-dominancia struktúrájú és azonos sűrűségű közösségek pontmintázatait szimuláljuk, amelyeknek csak a mintázatuk eltérő. Azaz, mindegyik közösségnek pontosan ugyanakkora a fajszáma és minden fajból éppen ugyanannyi egyed van. Így mindegyik közösségnek pontosan ugyanolyan a diverzitási profilja bármelyik ismertetett módszerrel, ha nem vesszük figyelembe a térbeli mintázat hatását. Az egyedek térbeli eloszlása, azaz a közösség mintázata azonban mindegyik esetben más és más. Az első közösség esetén az egyedek foltokban, csoportokba tömörülve

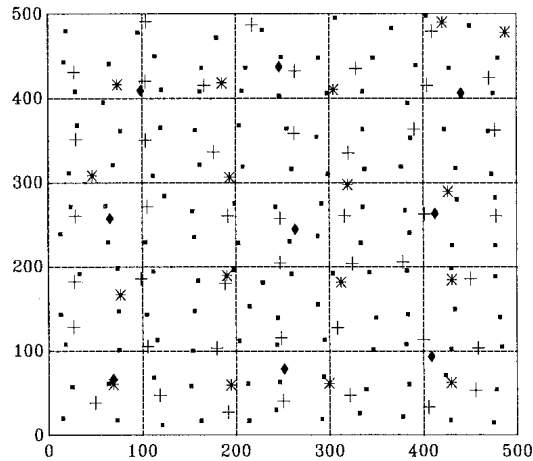
fordulnak elő (18. ábra). (A továbbiakban *aggregált* mintázatként említem és *AGG*-ként hivatkozom rá.) A második közösség esetén az egyedek előfordulása szintén csoportos, de az előző közösséghez képest fontos különbség, hogy az egyes fajokhoz tartozó egyedek szegregáltan, egymástól elkülönülve fordulnak elő. Azaz, a foltok fajösszetétel szempontjából homogének (19. ábra). (*Szegregáltként* fogom említeni és *SEG*-ként rövidítem.) A harmadik közösség esetén az egyedek eloszlása szabályos jellegű. Az egyedek egy szabályos, négyzettrács-szerű hálózat metszéspontjaiban helyezkednek el. A pontmintázat szimulációja során eltérő mértékű random zajt adtam hozzá a szabályos elrendeződéshez (20. ábra). (*Szabályosként* utalok rá és *REG*-ként rövidítem a “reguláris”-ból adódóan.) A térbelileg teljesen random pontmintázatra, amikor az egyedek teljesen random módon és egymástól függetlenül fordulnak elő, egyszerűen csak *random* mintázatként fogok utalni és a *CSR* rövidítést használom az angol *Complete Spatial Randomness*-ből (teljes térbeli randomitás) adódóan.

19. ábra. Csoportosan elhelyezkedő egyedek.

Az egyes fajokhoz tartozó egyedek szegregáltan fordulnak elő, azaz az egyes foltok a fajösszetétel szempontjából homogének.

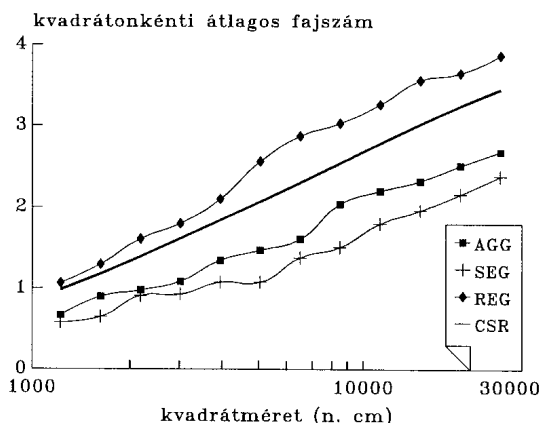


20. ábra. A közösség egyedeinek majdnem szabályos, négyzetrács-szerű elhelyezkedése.



A 21. ábra szemlélteti a mintázat hatását a faji sokféleségre. Mindegyik közösség esetén 50-50 kvadrátot helyeztem ki random módon a 18–20 ábrák által bemutatott területre, minden egyes kvadrátméret esetén. A kihelyezett kvadrátok alapján számoltam az átlagos fajszámot. Ennek változását mutatja a 21. ábra a kvadrátméret függvényében. Jól látható, hogy az ilyen módon kapott diverzitási profilok korántsem azonosak; a közösségek diverzitás szempontjából rendezhetők. A szabályos mintázatú közösség a legdiverzebb és a szegregált mintázatú közösség a legkisebb diverzitású. Ennél diverzebb az aggregált mintázatú közösség, ahol az egyes fajokhoz tartozó egyedek nincsenek szegregálva. A random mintázatú közösség pedig még ennél is diverzebb, de a szabályos mintázatú közösségnél kevésbé diverz. A térbelileg teljesen random közösség fajtelítődési görbéjét (diverzitási profilját) az $ES(m)$ diverzitási függvénycsalád révén számoltam és nem számítógépes szimulációs mintavétellel készült. A fenti elemzés során m a kvadrátonkénti átlagos egyedszámként interpretálható. Ilyen módon már a nem egész értékű m paramétereknek is van biológiai jelentésük.

21. ábra. Négy teljesen azonos faj és egyedszámú, de eltérő mintázatú közösség fajtelítődési görbéken alapuló diverzitási rendezése.



A 18-20. ábrák által bemutatott közösségek mindegyikének fajszáma 4 és az abundancia-dominancia struktúrájuk azonos; az abundancia és a relatív abundancia vektorok az alábbiak:

$$\mathbf{n} = (130, 45, 17, 9) \quad \text{és} \quad \mathbf{p} = (0,6468, 0,2288, 0,0846, 0,0448) .$$

Az egyedek egy $5 \times 5\text{m}$ nagyságú területen helyezkednek el. Pontosan ugyanennyi egyed volt található a Rejteki Mintaterület platóján a 4 domináns cserjefajból.

Helyezzünk ki random módon mintavételi kvadrátokat a területre. Legyen a mintavételi kvadrátok mérete $1\text{m} \times 1\text{m}$ és az egyszerűség kedvéért mindössze 6 kvadrátot helyezzünk ki. A kvadrátokba kerülő egyedek számának átlaga nem függ az egyedek elhelyezkedésének mintázatától. Kellően sok kvadrátot random módon kihelyezve, megfelelő pontossággal becsülhetjük az adott kvadrátmérethez tartozó átlagos egyedszámot. A kvadrátokba kerülő egyedek számának varianciája azonban már függ a mintázattól. Az egyedek aggregáltságának növekedésével a kvadrátonkénti egyedszám varianciája is növekszik. A kvadrátok fajszámának átlaga szintén függ az egyedek eloszlásának mintázatától. $1\text{m} \times 1\text{m}$ -es mintavételi kvadrátok esetén, az átlagos egyedszám várható értéke 8,05 lesz. Ha a közösség egyedei térbelileg teljesen random módon oszlanak el, akkor a fajszám várható értéke éppen $ES(8,05)=2,7$. Ezt a 3.6. fejezetben bemutatott módon számolhatjuk ki (vö. 61. oldalon lévő keretben található számolások).

A három pontmintázat esetén 6-6 kvadrátot kihelyezve az alábbi fajszámok adódtak:

$$REG = (4,3,3,3,3,4); \quad AGG = (0,1,2,1,2,4); \quad SEG = (1,1,1,0,2,3) .$$

Egy olyan közösség esetén, ahol az egyes fajokhoz tartozó egyedek szabályosan vagy viszonylag szabályosan helyezkednek el, mint abban az esetben, amit a 20. ábra mutat, az átlagos fajszám ennél nagyobb lesz. Hat random módon kihelyezett kvadrát esetén az átlagos fajszám 3,3-nak adódott. A 19. ábra által mutatott közösség esetén ez az érték mindössze 1,3. Ennek oka az egyedek aggregált eloszlása, ill. az, hogy az egyes foltok fajösszetétel szempontjából meglehetősen homogének, azaz a fajok nem keverednek egymással. Ugyanilyen aggregáltság esetén, ha a fajok vegyesen fordulnak elő a foltokban, úgy, ahogy azt a 18. ábra mutatja, akkor az átlagos fajszám 1,7 lesz.

Nagyobb számú mintavételi kvadrát kihelyezésével és több kvadrátméretre megismételve a mintavételt, megszerkeszthetjük a diverzitási profilok mintázatfüggő változatát, ami a 21. ábrán látható, a fejezetben lévő mintázatok alapján elkészítve.

5.3 Diverzitási rendezések és térsorozatok

Némileg más terminológiát használva azt is mondhatjuk, hogy az előző fejezetben ismertetett vizsgálat során a fajszámra vonatkozó direkt térsorozati elemzést végeztünk. *Térsorozati elemzésről* azért beszélhetünk, mert egyre növekvő kvadrátméreteket használva vizsgáltuk, hogyan változik a növényzet valamely jellemzője. Ebben az esetben ez a fajszám, egészen pontosan az adott méretű kvadrátok átlagos fajszáma volt. Annak az indoklása, hogy miért nevezhetjük a fenti vizsgálatot *direktnek*, vagy *direkt szemléletűnek*, már egy kicsit hosszadalmasabb. Ahhoz ugyanis, hogy a direkt és indirekt elemzéseket világosan

elkülöníthessük, előbb meg kellene ismerkednünk az *indirekt szemléletű* elemzésekkel. Ezeket Juhász-Nagy Pál javasolta először és Ő dolgozta ki a módszer alapjait is; Juhász-Nagy 1967a, 1967b, 1993a, 1993b, Juhász-Nagy and Podani 1983. Az indirekt jelző használatának indoklásaképpen most fogadjuk el az alábbi érvelést. A fenti vizsgálat során a növényzetet jellemző statisztikát közvetlenül a kvadrátok növényzetének valamely elemi jellemzője – konkrétan: fajszáma – alapján számoltuk. Azaz, a “direkt” jelző tulajdonképpen a növényzetet jellemző statisztika és az alapadatok viszonyára vonatkozik. Az indirekt esetben a kvadrátok növényzete, egészen pontosan fajösszetétele, alapján előbb egy további adatsort kell származtatni és a származtatott adatsorra kell a statisztikát számolni. A származtatott adatsor arra vonatkozik, hogy az egyes fajösszetételű kvadrátok milyen gyakran fordultak elő a mintavételezés során. A direkt és indirekt megkülönböztetés ebben a vonatkozásban pusztán technikai, és a terepvizsgálat során kapott alapadatok és a növényzet mintázatát jellemző statisztika számolásának viszonyára vonatkozik. A különbség mégis alapvető, mivel a direkt esetben a fajlista vagy fajösszetétel, míg az indirekt esetben a fajkombinációk gyakoriságai alapján számolunk. A direkt és indirekt elkülönítésnek vannak sokkal “mélyebb” okai és következményei is (Tóthmérész 1994c), amelyekkel azonban most nincs módunk foglalkozni, mivel ahhoz a térsorozati elemzéseket részletesen kellene tárgyalni.

Nyilvánvaló, hogy egy közösség diverzitása függ az egyedek térbeli elrendeződésétől, mintázatától, amint azt az előző fejezetben láttuk. Egy erősen aggregált közösség diverzitása kisebb, mint egy olyan közösségé, ahol az egyedek random módon vagy viszonylag szabályosan rendeződnek el. Amennyiben az aggregációt okozó foltok olyanok, hogy a foltban domináns fajok kiszorítják a többi fajt és így egy erősen szegregált mintázat jön létre, ahol az egyes foltok fajszegények, akkor a közösség diverzitása még tovább esik. Ennek a mintázati kényszernek a figyelembe vételére csak ezek, a fajtelítődési görbéken alapuló diverzitási rendezések képesek. Ilyen módon a fajtelítődési diverzitási rendezések és a direkt térsorozatok között igen fontos kapcsolat van. A fajtelítődésen alapuló

diverzitási rendezések és a direkt térsorozati elemzések kapcsolatát a 3. táblázat mutatja; Tóthmérész 1993b, 1994c. Számos tekintetben szoros párhuzam vonható a direkt és indirekt térsorozati elemzések között is. Jellemző mindkét esetben a sűrűségfüggő és sűrűségfüggetlen reprezentáció lehetősége (Tóthmérész 1995b). Ugyanakkor ez a viszony aszimmetrikus, így a direkt és indirekt térsorozati elemzések közötti analógia “automatikus” alkalmazása igen félrevezető és veszélyes lehet (Tóthmérész 1994c). A legnagyobb gondot az okozhatja, ha valaki indirekt térsorozati elemzések eredményét, a szokásos sztereotípiáktól vezérelve úgy interpretálja, mintha “szokványos”, azaz direkt diverzitáselemzést végzett volna. A téves interpretáció kockázatát nagyban csökkenti, ha világosan elkülönítjük, hogy az elemzés direkt vagy indirekt szemléletű.

| | sűrűségfüggő | sűrűségfüggetlen |
|--------------------|---|---|
| random | random faj-terület görbe; $ES(A)$ | random faj-egyedszám görbe; $ES(m)$ |
| megfigyelt (terep) | direkt térsorozat: helyzetparaméter típusú statisztikák a kvadrátonkénti fajszámra | direkt térsorozat: helyzetparaméter típusú statisztikák az m egyed tartalmazó minták fajszámára |

3. táblázat. A fajtelítődési diverzitási rendezések és a direkt térsorozati elemzések összefüggése.

ex libris

7mB

6.

Irodalomjegyzék¹

Aczél, J. and Daróczy, Z. 1975. On Measures of Information and their Characterizations. Academic Press, New York. [57]

Arrhenius, O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology* 9, 95-99. [21]

Auclair, A.N. and Goff, G.G. 1971. Diversity relations of upland forest in the western Great Lakes area. *American Naturalist* 105, 499-528. [17]

Balogh, J. 1953. A zoocönológia alapjai. Akadémiai Kiadó, Budapest. [21]

Berger, W.H. and Parker, F.L. 1970. Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments. *Science* 168, 1345-1347. [32, 54]

Bowman, K.O., Hutcheson, K., Odum, E.P. and Shenton, L.R. 1969: Comments on the distribution of indices of diversity. In: Patil, G.P., Pielou, E.C., and Waters, W.E. (eds.) *Statistical Ecology*. Vol. 3. The Pennsylvania State University Press, University Park, Pennsylvania. [12]

Brown, J.H. 1981. Two decades of Homage to Santa Rosalia: Towards a general theory of diversity. *Acta Zool.*, 21, 877-888. [7]

¹Az irodalmi hivatkozások végén, a szögletes zárójelben lévő számok jelzik, hogy az adott irodalomra melyik oldalon vagy oldalakon történt utalás.

- Cleveland, W.S. 1978. *The Elements of Graphing Data*. Wadsworth Publ., Monterey, California. [83]
- Daróczy, Z. 1970. Generalized information functions. *Information and Control* 16, 36-51. [57]
- Engen, S. 1978. *Stochastic Abundance Models*. Chapman and Hall, London. [21]
- Erdei, Zs. and Tóthmérész, B. 1993. MULTI-PATTERN 1.00. A program package to analyze and simulate community-wide patterns. *Tiscia* 27, 45-48. [9]
- Erdei, Zs., Tóthmérész, B. and Erdei, A. 1994. Linear algorithm to calculate indirect spatial statistics for completely random multi-species communities. *Tiscia* 28, 67-72. [9]
- Fager, E.W. 1972. Diversity: A sampling study. *American Naturalist* 106, 293-310. [32, 34]
- Feoli, E., Lagonegro, M and Orlóci, L. 1984. *Information analysis of vegetation data*. Junk, The Hague. [22]
- Gallé, L. 1994. Formicoidea közösségek szerveződése. *Akadémiai Doktori Értekezés*. Szeged. [70]
- Gleason, H.A. 1917. The structure and development of the plant associations. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 43, 463-481. [21]
- Gleason, H.A. 1922: On the relation between species and area. *Ecology* 3, 156-162. [17, 21]
- Gleason, H.A. 1925. Species and area. *Ecology* 6, 66-74. [17]
- Good, I.J. 1982. Comment. *Journal of American Statistical Association* 77, 561-563. [20]
- Grassle, J.F., Patil, G.P., Smith, W. & Taillie, C. (eds.) 1979. *Ecological Diversity in Theory and Practice*. International Co-operative Publishing House, Fairland, Maryland. [22]
- Heltsh, J. F. and Forrester, N. E. 1983: Estimating species richness using the jackknife procedure. *Biometrics* 39, 1-12. [11]
- Hurlbert, S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameter. *Ecology* 52, 577-586. [21]
- Huston, M. A. 1994. *Biological Diversity*. Cambridge University Press, Cambridge. [7]
- Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *J. Theor. Biol.* 29, 151-154. [12, 12, 13, 14]

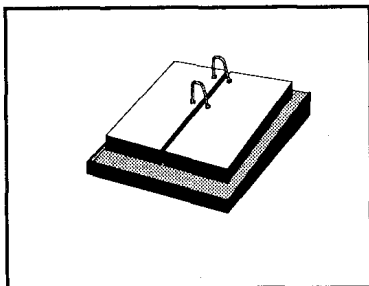
Irodalomjegyzék

- Izsák, J. 1982. Diverzitási indexek összehasonlító vizsgálata mortalitási adatokon. *Biológia* 30, 193-204. [22]
- Izsák, J. 1994. Applying the jackknife method to significance test of diagnostic diversity. *Meth. Inform. Med.* 33, 214-219. [11]
- Izsák, J. and Papp L. 1994. Numerical properties of jackknifed diversity indices tested on loose sets of coenological samples (Diptera, Drosophilidae). *Coenoses* 9, 59-67. [11]
- Jakucs, P. 1987. Rejtek Project. Ecological researches for favourable regeneration of forests covering shallow soil derived from limestone in Hungary. *Acta Biologica Debrecina* 19, 5-12. [13]
- Juhász-Nagy, P. 1967a. On associations among plant populations I. Multiple and partial associations: a new approach. *Acta Biologica Debrecina* 5, 43-56. [89]
- Juhász-Nagy, P. 1967b. On some "characteristic areas" of plant community stands. *Proceedings of the Colloquium on Information Theory, Bolyai Mathematical Society* (ed. A. Rényi). Akadémiai Kiadó, pp. 269-282. [89]
- Juhász-Nagy, P. 1993a. Az eltűnő sokféleség. *Scientia Kiadó, Budapest*. [11]
- Juhász-Nagy, P. 1993b. Notes on compositional diversity. *Hydrobiologia* 249, 173-182. [89]
- Juhász-Nagy, P. and Podani, J. 1983. Information theory methods for the study of spatial processes and succession. *Vegetatio* 51, 129-140. [89]
- Katona, É., Tóthmérész, B. 1985. Szubmontán erdők lágyszárú növényzetének változása tarvágás után. *Botanikai Közlemények* 72, 17-25. [13]
- Kilburn, P. 1963. Exponential values for the species-area relation. *Science* 141, 1276. [21]
- Kilburn, P. 1966. Analysis of the species-area relation. *Ecology* 47, 831-843. [21]
- Körmöczi L. 1994. Tér-idő mintázatok és mintázattranzformációk homokpusztai gyeptársulásokban. Kandidátusi értekezés. Szeged. [70]
- Magura, T. and Tóthmérész, B. 1996: Effect of Forest-Margin to Maintain Diversity of a Carabid (Coleoptera) Community. *Symposium on Research, Conservation, Management, Aggtelek*. [70]
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Croom Helm, London. [22]

- Margalef, R. 1958. Information theory in ecology. *General Systematics* 3, 36-71. [17]
- Margóczy K. 1993. Comparative analysis of successional stages in a Hungarian sandy area. *Tiscia* 27, 3-8. [70]
- Matus, G. and Tóthmérész, B. 1996: Ruderal succession on sandy and clayey soils in East Hungary. Meeting of the Working Group on Long-term Vegetation Dynamics, Germany. [70]
- McIntosh, R.P. 1989. Citation classics in ecology. *The Quarterly Review of Biology* 64, 31-49. [84]
- Menhinick, E.F. 1964. A comparison of some species-individuals diversity indices applied to samples of field insects. *Ecology* 45, 859-861. [17]
- Nosek, J.N. 1976. Comparative analysis of some diversity functions under different conditions of sampling in sandy meadow. *Acta Botanica Hung.* 22, 415-436. [22]
- Patil, G.P. and Taillie, C. 1976. Ecological diversity: concepts, indices and applications. *Proceedings of 9th International Biometric Conference*, 383-411. [18, 21, 33, 43, 58, 59, 60]
- Patil, G.P. and Taillie, C. 1977. Diversity as a concept and its implications for random communities. *Bulletin of the International Statistical Institute* 47, 497-515. [18]
- Patil, G.P. and Taillie, C. 1979. An overview of diversity. In: Grassle, J.F., Patil, G.P., Smith, W. and Taillie, C. (eds.) *Ecological Diversity in Theory and Practice*, pp. 3-27. International Cooperative Publishing House, Fairland, Maryland. [18, 21, 33, 43, 58, 59, 60]
- Patil, G.P. and Taillie, C. 1982. Diversity as a concept and its measurement. *Journal of the American Statistical Association* 77, 548-567. [18, 25, 26, 33]
- Peet, R.K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 285-307. [77]
- Perry, J.N. 1986. Multiple-comparison procedures: a dissenting view. *Journal of Economic Entomology* 79, 1149-1155. [11]
- Pieou, E.C. 1975. *Ecological Diversity*. Wiley, New York. [22]
- Pócs, T. and Tóthmérész, B. 1995. The foliicolous diversity in tropical rainforest types. *International Association of Bryologists and International Association for Lichenology Symposium on Foliicolous Cryptogams*, Eger. [70]

- Podani, J., Bartha, S. and Czárán, T. 1993. Pattern, area and diversity: the importance of spatial scale in species assemblages. *Abstracta Botanica* 17, 37-51. [11]
- Précsényi, I. és Horváth, K. 1993. A biológiai diverzitásról. *Botanikai Közlemények* 80, 219-222. [22]
- Raup, D. M. 1975. Taxonomic diversity estimation using rarefaction. *Paleobiology* 1, 333-342. [21]
- Rényi, A. 1961. On measure of entropy and information. *Proceedings of the 4th Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability (Vol. I.)* (Ed. by J. Neyman), pp. 547-561. University of California Press, Berkeley. [42, 53, 57]
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge. [7]
- Sanders, H. L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist* 102, 243-282. [21]
- Siegel, A.F. and Germain, R.Z. 1982. Rarefaction and taxonomic diversity. *Biometrics* 38, 235-241. [21]
- Simberloff, D.S. 1970. Taxonomic diversity of island biotas. *Evolution* 24, 23-47. [21]
- Simberloff, D.S. 1972. Properties of the rarefaction diversity measurement. *American Naturalist* 106, 414-418. [21]
- Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163, 688. [20]
- Smith E. P. and van Belle, G. V. 1984. Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics* 40, 119-129. [11]
- Standovár, T. 1996. Aspects of diversity in forest vegetation. In.: Bachmann, P., Kuusela, K. and Uuttera, J. (eds.) *Assessment of Biodiversity for Improved forest Management*. European, pp. 17-28. [70]
- Tong, Y. L. 1983. Some distribution properties of the sample species-diversity indices and their applications. *Biometrics* 39, 999-1008. [12]
- Tóthmérész, B. 1989. Szekunder szukcessziós folyamatok elemzése cluster analízissel. *Botanikai Közlemények* 76: 35-49. [13]

- Tóthmérész, B. 1993a. NuCoSA 1.0: Number Cruncher for Community Studies and other Ecological Applications. *Abstracta Botanica* 17, 283-287. [8]
- Tóthmérész, B. 1993b. DivOrd 1.50: A Program for Diversity Ordering. *Tiscia* 27, 33-44. [8, 59, 65, 83, 90]
- Tóthmérész, B. 1994a. Statistical analysis of spatial pattern in plant communities. *Coenoses* 9, 33-41. [83]
- Tóthmérész, B. 1994b. DivOrd 1.60. Diversity Ordering: finite and infinite samples. *Tiscia* 28, 63-65. [8]
- Tóthmérész, B. 1994c. Diverzitási rendezések és térsorozatok. Akadémiai Doktori Disszertáció. [18, 59, 65, 77, 83, 89, 90]
- Tóthmérész, B. 1995a. Comparison of different methods for diversity ordering. *Journal of Vegetation Science* 6, 283-290. [57, 59]
- Tóthmérész, B. 1995b. Density dependent and density independent representation of indirect spatial series analysis. *Acta Botanica Hungarica* 39, 43-50. [90]
- Tóthmérész, B. 1996: NuCoSA: Programcsomag botanikai, zoológiai és ökológiai vizsgálatokhoz. Scientia Kiadó, Budapest. [8]
- Tóthmérész, B. and Erdei, Zs. 1995. New features of MULTI-PATTERN 1.10: Robust nonlinear smoothing. *Tiscia* 29, 33-36. [9]
- Tóthmérész, B., Matus, G., Szilágyi, G. and Molnár, A. 1996. Diversity maintenance program for a strictly protected Zemplén mountain meadow. Symposium on Research, Conservation, Management, Aggtelek. [70]
- Tukey, J. W. 1977. *Exploratory Data Analysis*. Addison-Wesley, Reading, Mass. [70]
- Tukey, J.W. 1990. Data-based graphics: Visual display in the decades to come. *Statistical Science* 5, 327-339. [70]
- Vasiliu-Oromulu, L. and Tóthmérész B. 1995. Population diversity of *Thysanoptera* in Romanian meadows. In: *Thrips Biology and Management*, pp. 475-483. Plenum Publ.Co., New York. [70]
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35, 1-22. [84]
- Zahl, S. 1977. Jackknifing an index of diversity. *Ecology* 58, 907-913. [12]



7.

Tárgymutató

| | | | |
|---------------------------------------|--------------------|--|--------------------|
| α -rendű entrópia | 53 | Diverzitás-függvény | 18, 51, 52 |
| α -típusú entrópia | 57 | Diverzitási mutatók | 17 |
| β -rendű diverzitás | 58 | Diverzitási profil | 8, 43, 47, 73 |
| Abundancia | 15 | Diverzitási rendezés | 7 |
| Abundancia előrevitele | 38 | DivOrd | 8 |
| Abundancia hátravite | 40 | <i>DPT</i> -diverzitás | 25, 36 |
| Abundancia vektor | 15 | <i>DPTS</i> -diverzitás | 26, 36, 61 |
| Additív | 32 | Effektív fajszám | 53 |
| Általánosított entrópia görbék | 62 | <i>ES(m)</i> diverzitás | 21, 60 |
| Antiszimmetrikus | 49 | Faj-egyedszám | 90 |
| Átlagos ritkaság | 18, 19 | Faj-egyedszám görbe | 21, 60 |
| Átviteli vektor | 74 | Faj-terület görbe | 60, 90 |
| Berger-Parker-diverzitás | 32, 54 | Fajgazdagság | 27 |
| <i>CuRe</i> görbék | 62, 63, 65, 69, 72 | Fajszám | 17, 21, 27 |
| Denzitásfüggetlen reprezentáció | 79 | Fajtelítődési diverzitási rendezések | 62, 68, 89 |
| Denzitásfüggő reprezentáció | 80 | Fajtelítődési görbék | 60, 69, 83 |
| Dichotómia | 33 | <i>GenE</i> görbék | 62, 63, 65, 69, 72 |
| Diszkrét valószínűség-eloszlás | 16 | Geometriai eloszlás | 23 |
| Diverzebb közösség | 43, 74 | Geometriai sor | 23 |
| Diverzitás | 18 | | |

Tóthmérész : Diverzitási rendezések

| | |
|---|--|
| Gyenge majorálás 51, 52, 80 | Rangsorolás 34 |
| Hutcheson-féle teszt 13 | Rarefaction 21 |
| Jensen-egyenlőtlenség 30 | Reflexív 49 |
| Jobboldali dominancia-összeg szerinti diverzitási rendezés 45 | Rejtek Project 13 |
| Konkáv függvény 30 | Rejteki Mintaterület 16 |
| Konvex függvény 30 | Relatív abundancia 15 |
| Közösség 15 | Relatív abundancia vektor 15 |
| <i>Kr1</i> kritérium 36 | Rendezéstartó 49 |
| <i>Kr2</i> kritérium 40 | Részbenrendezés 49 |
| Kumulált relatív abundancia görbék . 62 | Ritka fajokban diverzebb közösség . . 74 |
| Kvadratikus-diverzitás . . . 20, 41, 44, 53 | Ritkasági függvény 18, 33 |
| L'Hospital-szabály 56 | Rothamsted Experimental Station 7 |
| Logaritmusos jobboldali dominanciaösszeg . 59 | <i>RTS</i> -diverzitás 35, 36, 45, 59 |
| Majorálás 51, 52, 80 | Schur-konkáv 49 |
| Mintázat 63, 83 | Shannon-diverzitás 13, 20, 26, 27, 41, 53 |
| Mintázatelemzés 83 | Simpson-diverzitás 20 |
| Mintázatfüggő reprezentáció 70 | Skálafüggetlen 44, 50, 70 |
| Mintázathatás 84 | Skálaparaméter 8, 43, 47, 53 |
| Monoton 32 | Sűrűségfüggetlen reprezentáció 51, 52, 63, 70, 79 |
| <i>MULTI-PATTERN</i> 9 | Sűrűségfüggő reprezentáció 51, 52, 63, 80 |
| <i>NuCoSA</i> 8 | Sztochasztikusan nagyobb 49 |
| Parciális rendezés 49 | Térsorozati elemzés |
| Permutáció 40 | direkt 8, 10, 26, 83, 88 |
| Permutáció-invariáns 40, 49 | indirekt 10, 89 |
| Rang 34 | Tranzitív 49 |