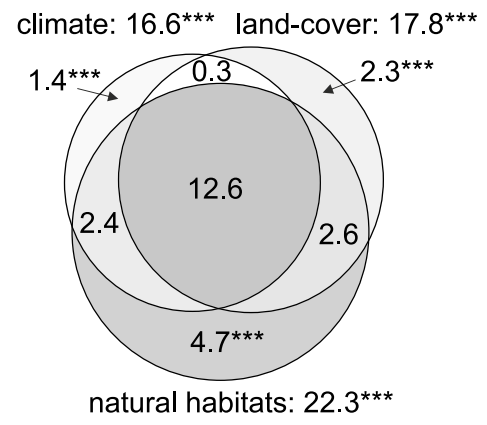
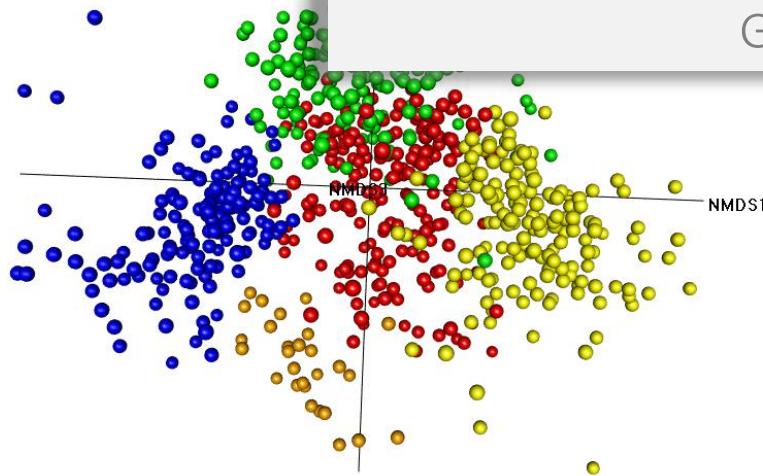


Metody fyzické geografie 3: Biogeografie & ekologie

Jan Divíšek
Geografický ústav & Ústav botaniky a zoologie



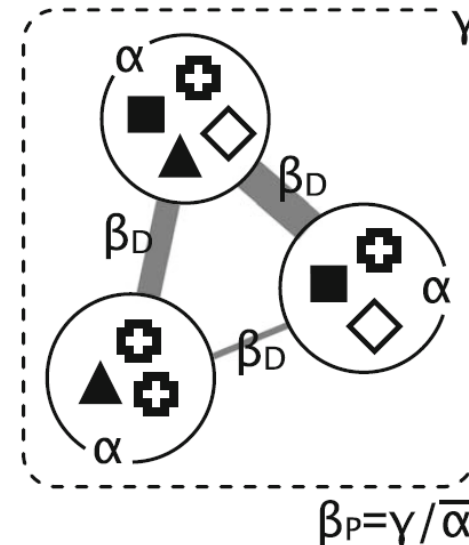
Metody fyzické geografie 3 – 7. 11. 2017

- Teoretická část
 - Míry alfa a beta diverzity
 - Ekologická podobnost a vzdálenost
 - Mantelova korelace
 - Nehierarchické klasifikační metody
- Praktická část
 - Import tabulky vzorky × druhy do R
 - Výpočet indexů diverzity
 - Výpočet matic vzdáleností
 - k-means clustering

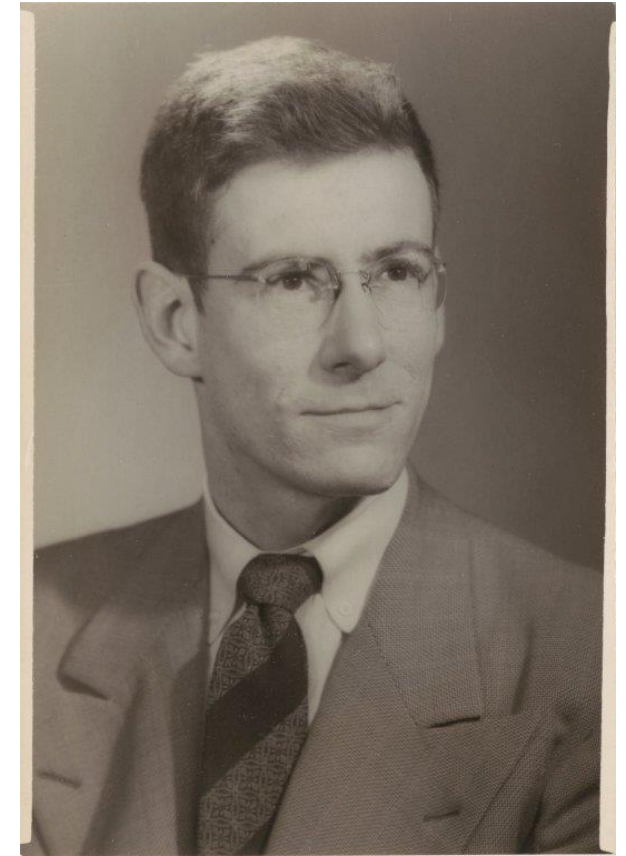
Alfa a beta diverzita

Typy diverzity

- Alfa diverzita (*alpha diversity, within-habitat diversity*)
 - Počet druhů na lokalitě, ve vzorku, v kvadrátu apod.
- Beta diverzita (*beta diversity, species turnover, between-habitat diversity*)
 - Rozdíl v druhovém složení mezi lokalitami
 - Heterogenita druhového složení
- Gama diverzita (*gamma diversity*)
 - Počet druhů v krajině, regionální species pool



Jurasinski et al. (2009)



Robert H. Whittaker
© Cornell University Library

Míry alfa diverzity

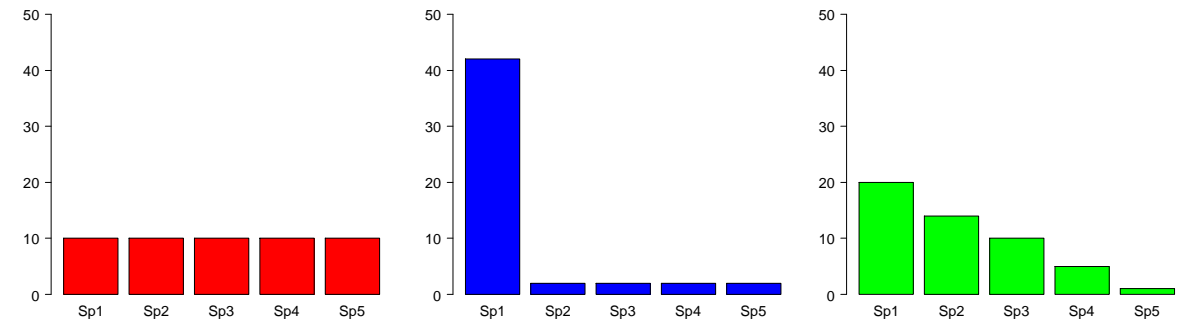
- Počet druhů (number of species)
- Indexy alfa diverzity
 - Kombinují počet druhů a další ukazatele do jednoho čísla (abundance, fylogenetická příbuznost apod.)
 - Shannonův index diverzity (*Shannon diversity index*)
 - Simpsonův index diverzity (*Simpson diversity index*)
 - Rao koeficient diverzity (*Rao's diversity coefficient*)

Shannonův index diverzity

- Označovaný také jako Shannon-Wiener index (nesprávně jako Shannon-Weaver)
- Odvozen z informační teorie (entropie systému - s rostoucí entropií vzrůstá neuspořádanost systému, očekávatelná míra překvapení)
- Hodnota závisí na počtu druhů a na vyváženosti jejich abundancí
- Rozsah od 0 při absolutní dominanci jednoho druhu do $\ln(S)$ (počet druhů) při absolutní vyrovnanosti
- Obvyklá hodnota je mezi 1,5 a 3,5
- Někdy je používán \log_{10} nebo \log_2

$$H' = - \sum_{i=1}^n p_i \times \ln(p_i)$$

p_i = relativní abundance druhu i
 n = počet druhů ve společenstvu



diversity {vegan}

Simpsonův index diverzity

- **vyjadřuje pravděpodobnost, že dva náhodně vybraní jedinci budou patřit ke stejnému druhu**
- jeden z nejlepších (z hlediska interpretace) indexů diverzity
- se zvyšující se diverzitou hodnota indexu klesá – proto se častěji používá komplementární (1-D) nebo reciproká forma indexu (1/D)
 - Gini-Simpson index (S_D)
- zdůrazňuje dominanci druhu (při počtu druhů > 10 záleží jeho velikost prakticky už jen na dominanci druhů)

$$D = \sum_{i=1}^n p_i^2$$

p_i = relativní abundance druhu i
 n = počet druhů ve společenstvu

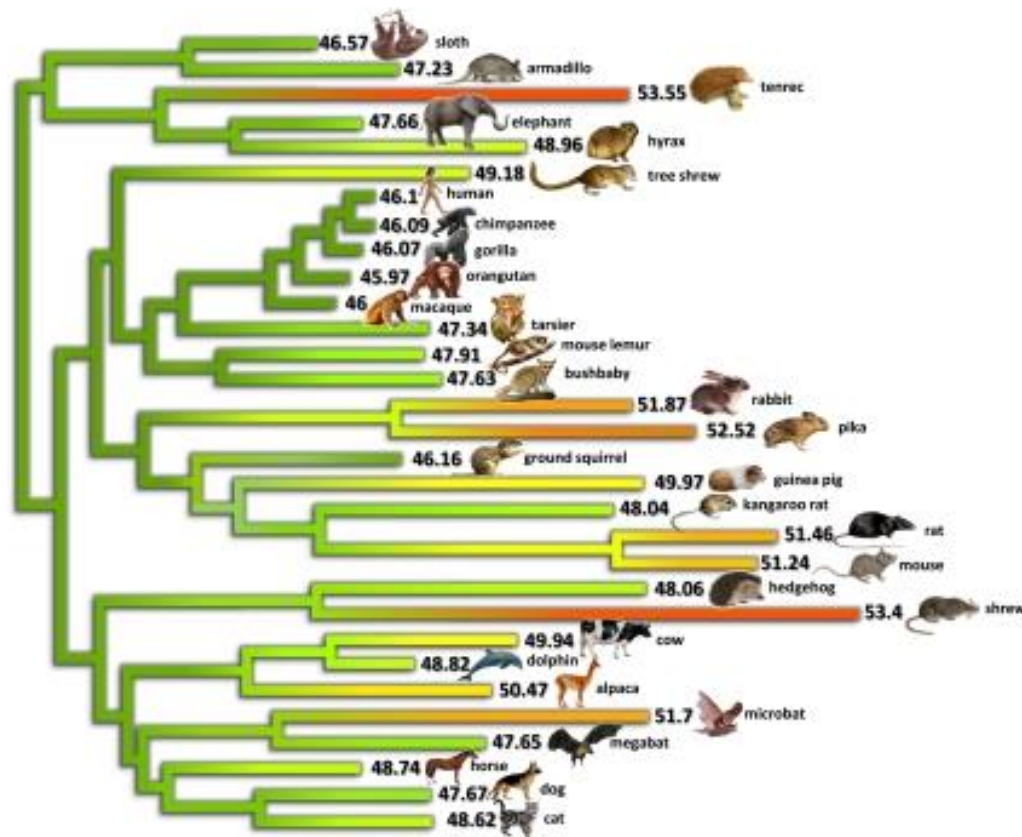
$$S_D = 1 - D$$

diversity {vegan}



Rao's diversity coefficient

- Zahrnuje nejen počet druhů ale také jejich fylogenetickou příbuznost



$$D_k = \sum_i \sum_j p_{ik} p_{jk} d_{ij}$$

p_{ik} = zastoupení druhu i na lokalitě k

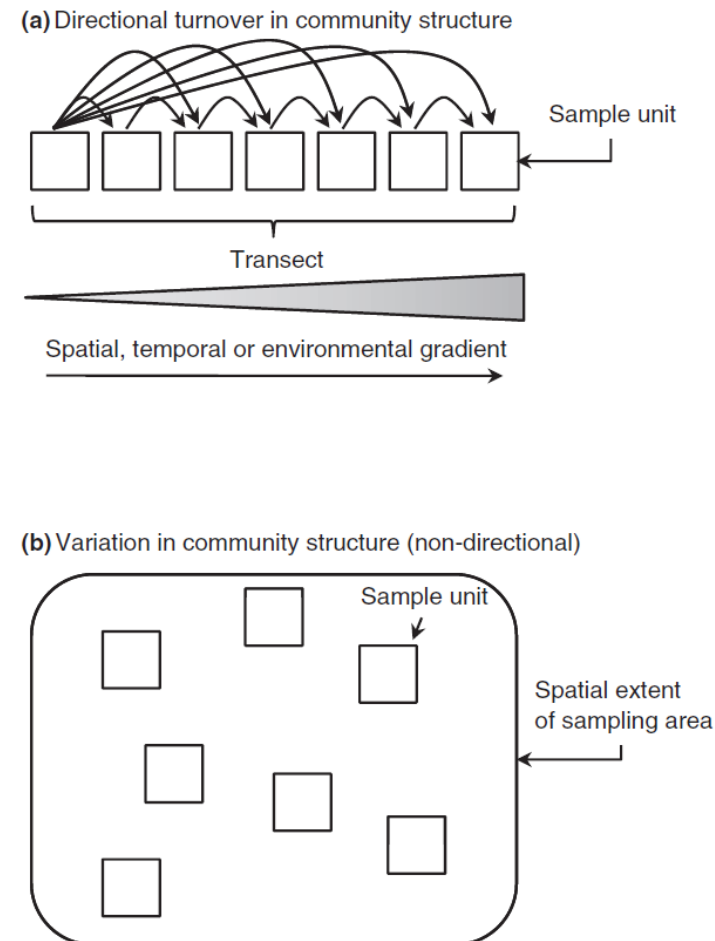
p_{jk} = zastoupení druhu j na lokalitě k

d_{ij} = taxonomická vzdálenost druhu i a druhu j

divc {ade4}
raoD {picante}

Beta diverzita

- Popisuje rozdílnost druhového složení mezi vzorky
- Dva základní typy
 1. **Species turnover** (obměna druhů podél ekologického, prostorového nebo časového gradientu)
 2. **Variation** (variabilita v druhovém složení mezi vzorky, bez ohledu na směr nějakého gradientu)



Anderson et al. (2011)

Měření beta diverzity – klasické indexy

- Klasické indexy neberou v potaz druhové složení, ale jen počty druhů na lokální (alfa) a regionální (gamma) úrovni
- Whittakerova beta diverzita (multiplikativní míra):

$$\beta_W = (\gamma / \alpha') - 1 \quad \alpha' = \text{průměrná druhová bohatost vzorků}$$

- Additivní míra beta diverzity:

$$\beta_{Add} = \gamma - \alpha' \quad \alpha' = \text{průměrná druhová bohatost vzorků}$$

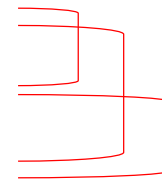
- Multiplikativní míra, která bere v potaz vyrovnanost:

$$\beta_{Shannon} = H_\gamma / H_\alpha \quad \begin{array}{l} H_\gamma = \text{Shannonův index diverzity pro daný region} \\ H_\alpha = \text{Shannonův index diverzity pro danou plochu} \end{array}$$

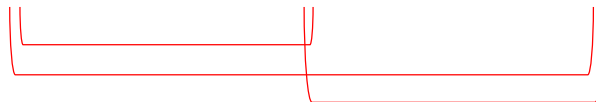
Měření beta diverzity – mnohorozměrné indexy

- Pracují přímo s druhovým složením a měří:
 - Rozdíly ve druhovém složení → **indexy vzdálenosti**
 - Beta diverzita (beta diversity), ekologická nepodobnost (ecological dissimilarity), ekologická vzdálenost (ecological distance), obměna druhů (species turnover)
 - Podobnost druhového složení → **indexy podobnosti**
 - Ekologická podobnost (ecological similarity)

Vzorky	Druhy		
	druh 1	druh 2	druh 3
vzorek 1	0	1	1
vzorek 2	1	0	0
vzorek 3	0	4	4



vztahy mezi vzorky
Q analýza



vztahy mezi druhy (nebo obecně mezi deskriptory) **R analýza**

Podobnosti × vzdálenosti

- Indexy podobnosti (*similarity coefficients*)
 - slouží k vyjádření podobnosti mezi vzorky, **ne k jejich umístění do mnohorozměrného prostoru**
 - nejnižší hodnota 0 – vzorky nesdílejí žádný druh
 - nejvyšší hodnota (1 nebo jiná) – vzorky jsou identické
- Vzdálenosti mezi vzorky (*distance coefficients*)
 - slouží k umístění vzorků v mnohorozměrném prostoru
 - nejnižší hodnota 0 – vzorky jsou identické
 - hodnota se zvyšuje se zvyšující se nepodobností mezi vzorky

Ekologická podobnost (*ecological similarity*)

	Samp1	Samp2	Samp3	Samp4	Samp5
Samp1	1	0.50	0.61	0.50	0.58
Samp2	0.50	1	0.43	0.32	0.33
Samp3	0.61	0.43	1	0.50	0.43
Samp4	0.50	0.32	0.50	1	0.33
Samp5	0.58	0.33	0.43	0.33	1

Ekologická **NE**podobnost (*ecological dissimilarity*) Vzdálenost (*ecological distance*)

	Samp1	Samp2	Samp3	Samp4	Samp5
Samp1	0	0.50	0.39	0.50	0.42
Samp2	0.50	0	0.57	0.68	0.67
Samp3	0.39	0.57	0	0.50	0.57
Samp4	0.50	0.68	0.50	0	0.67
Samp5	0.42	0.67	0.57	0.67	0

Podobnosti × vzdálenosti

- Indexy podobnosti (*similarity coefficients*)
 - slouží k vyjádření podobnosti mezi vzorky, **ne k jejich umístění do mnohorozměrného prostoru**
 - nejnižší hodnota 0 – vzorky nesdílejí žádný druh
 - nejvyšší hodnota (1 nebo jiná) – vzorky jsou identické
- Vzdálenosti mezi vzorky (*distance coefficients*)
 - slouží k umístění vzorků v mnohorozměrném prostoru
 - nejnižší hodnota 0 – vzorky jsou identické
 - hodnota se zvyšuje se zvyšující se nepodobností mezi vzorky

Ekologická podobnost (*ecological similarity*)

	Samp1	Samp2	Samp3	Samp4	Samp5
Samp1	1	0.50	0.61	0.50	0.58
Samp2		1	0.43	0.32	0.33
Samp3			1	0.50	0.43
Samp4				1	0.33
Samp5					1

Ekologická **NE**podobnost (*ecological dissimilarity*) Vzdálenost (*ecological distance*)

	Samp1	Samp2	Samp3	Samp4	Samp5
Samp1	0	0.50	0.39	0.50	0.42
Samp2		0	0.57	0.68	0.67
Samp3			0	0.50	0.57
Samp4				0	0.67
Samp5					0

Podobnosti × vzdálenosti

- Indexy podobnosti (*similarity coefficients*)
 - slouží k vyjádření podobnosti mezi vzorky, **ne k jejich umístění do mnohorozměrného prostoru**
 - nejnižší hodnota 0 – vzorky nesdílejí žádný druh
 - nejvyšší hodnota (1 nebo jiná) – vzorky jsou identické
- Vzdálenosti mezi vzorky (*distance coefficients*)
 - slouží k umístění vzorků v mnohorozměrném prostoru
 - nejnižší hodnota 0 – vzorky jsou identické
 - hodnota se zvyšuje se zvyšující se nepodobností mezi vzorky

Ekologická podobnost (*ecological similarity*)

	Samp1	Samp2	Samp3	Samp4	Samp5
Samp1		0.50	0.61	0.50	0.58
Samp2			0.43	0.32	0.33
Samp3				0.50	0.43
Samp4					0.33
Samp5					

Ekologická **NE**podobnost (*ecological dissimilarity*) Vzdálenost (*ecological distance*)

	Samp1	Samp2	Samp3	Samp4	Samp5
Samp1		0.50	0.39	0.50	0.42
Samp2			0.57	0.68	0.67
Samp3				0.50	0.57
Samp4					0.67
Samp5					



Komponenty indexů podobnosti/nepodobnosti

- Kvalitativní vs kvantitativní

- Kvalitativní – pro prezenčně-absenční data
- Kvantitativní – pro data vyjadřující abundance, počty. aj.

druh (počet druhů) je		ve vzorku č. 1	
		přítomen	nepřítomen
ve vzorku č. 2	přítomen	a	b
	nepřítomen	c	d

a = počet druhů přítomných v obou vzorcích

b, c = počet druhů přítomných jen v jednom vzorku

d = počet druhů, které chybí v obou vzorcích

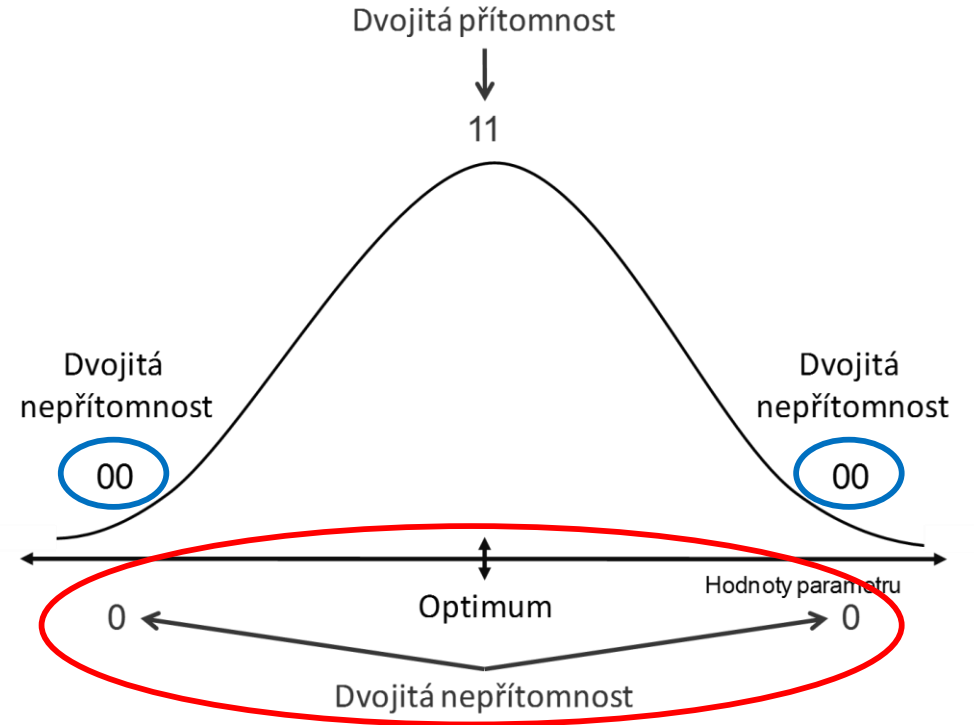
- Symetrické vs asymetrické

- Symetrické – indexy, které počítají i s dvojitou nepřítomností
- Asymetrické – indexy, které nezohledňují dvojitou nepřítomnost



Problém dvojitých nul (*Double-zero problem*)

- Skutečnost, že druh chybí zároveň v obou snímcích, může znamenat, že:
 - vzorky leží mimo ekologickou niku druhu
 - vzorky leží uvnitř ekologické niky druhu, ale druh se ve vzorku nevyskytuje
- Pokud vzorky leží **mimo ekologickou niku** druhu nemůžeme říci, zda oba vzorky leží na stejné straně ekologického gradientu (a jsou si tedy celkem podobné) nebo na stranách opačných (a jsou pak zcela odlišné)



Problém dvojitých nul (*Double-zero problem*)

	vlhkomilný druh 1		vlhkomilný druh 2		mezický druh 1		mezický druh 2		suchomilný druh 1		suchomilný druh 2	
vzorek 1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
vzorek 2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
vzorek 3	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1



- vzorky 1 až 3 jsou seřazeny podle vlhkosti stanoviště – vzorek 1 je nejvlhčí, vzorek 3 nejsušší
- vzorek 1 a 3 neobsahují ani jeden mezický druh – vzorek 1 je pro ně příliš vlhký a vzorek 3 příliš suchý
- **symetrické indexy** podobnosti: dvojitá nepřítomnost mezických druhů bude zvyšovat podobnost vzorků 1 a 3
- **asymetrické indexy**: dvojité nepřítomnosti budou ignorovány

Indexy podobnosti pro kvalitativní data

- Jaccardův index
 - Nejstarší a nejpoužívanější
- Sørensenův index
 - Dává dvojnásobnou váhu dvojitým prezencím
- Baroni-Urbani & Buser index
 - Symetrický index
 - Možnost, že by dvě lokality byly považovány za podobné jen díky dvojitým absencím je eliminována násobením dvojitých prezencí (a) dvojitými absencemi (d)
- Simpsonův index
 - Vhodný pro vzorky velmi odlišné počtem druhů

`sim {simba}`

$$S_J = \frac{a}{a + b + c}$$

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

$$S_B = \frac{\sqrt{a \times d} + a}{\sqrt{a \times d} + a + b + c}$$

$$S_{sim} = \frac{a}{\min(b, c) + a}$$

a = počet druhů vyskytujících se **v obou vzorcích**

b = počet druhů vyskytujících se **jen v prvním vzorku**

c = počet druhů vyskytujících se **jen ve druhém vzorku**

d = počet druhů chybějících **v obou vzorcích**

Indexy podobnosti pro kvantitativní data

- Sørensenův kvantitativní koeficient

$$C_N = \frac{1jN}{(aN + bN)}$$

kde aN a bN jsou celkové počty jedinců v společenstvech A a B, jN je pak suma abundancí pokud se druh nachází v obou společenstvech, je počítána vždy z nižší abundance daného druhu ve společenstvu

- Morisita-Horn index

$$C_{MH} = \frac{2 \sum (an_i bn_i)}{(da + db) \cdot aN \cdot bN} \quad da = \frac{\sum an_i^2}{aN^2}$$

kde aN je celkový počet jedinců ve společenstvu A a an_i počet jedinců druhu i ve společenstvu A (obdobně platí pro společenstvo B)

Indexy vzdálenosti pro kvalitativní data

- všechny indexy podobnosti (kvalitativní i kvantitativní) lze převést na vzdálenosti

$$D = 1 - S \quad \text{nebo} \quad D = \sqrt{1 - S}$$

kde D je vzdálenost (*distance*) a S je podobnost (*similarity*)

- odmocninový převod se používá například pro Sørensenův koeficient
- **neplatí obráceně** - ne všechny vzdálenosti se dají převést na podobnosti (např. Euklidovská vzdálenost)

Indexy vzdálenosti (nepodobnosti) pro kvalitativní data

- Jaccardův index

$$\beta_J = 1 - \frac{a}{a + b + c}$$

- Sørensenův index

$$\beta_S = 1 - \frac{2a}{2a + b + c}$$

- Baroni-Urbani & Buser index

$$\beta_B = 1 - \frac{\sqrt{a \times d} + a}{\sqrt{a \times d} + a + b + c}$$

- β_{sim} index (Simpsonův index)

- Názavislý na rozdílech v druhové bohatosti → kvantifikuje čistý species turnover

$$\beta_{sim} = 1 - \frac{a}{\min(b, c) + a}$$

a = počet druhů vyskytujících se **v obou vzorcích**

b = počet druhů vyskytujících se **jen v prvním vzorku**

c = počet druhů vyskytujících se **jen ve druhém vzorku**

d = počet druhů chybějících **v obou vzorcích**



Indexy vzdálenosti (nepodobnosti) pro kvalitativní data

- Implementovány ve funkci `betadiver` v knihovně `vegan`

*Journal of Animal
Ecology* 2003
72, 367–382

Measuring beta diversity for presence–absence data

PATRICIA KOLEFF*‡, KEVIN J. GASTON* and JACK J. LENNON‡

**Biodiversity and Macroecology Group, Department of Animal and Plant Sciences, University of Sheffield, Sheffield S10 2TN, UK; and ‡The Macaulay Institute, Craigiebuckler, Aberdeen AB15 8QH, UK*

Summary

1. Little consensus has been reached as to general features of spatial variation in beta diversity, a fundamental component of species diversity. This could reflect a genuine lack of simple gradients in beta diversity, or a lack of agreement as to just what constitutes beta diversity. Unfortunately, a large number of approaches have been applied to the investigation of variation in beta diversity, which potentially makes comparisons of the findings difficult.

2. We review 24 measures of beta diversity for presence/absence data (the most frequent form of data to which such measures are applied) that have been employed in the literature, express many of them for the first time in common terms, and compare some of their basic properties.

Další míry vzdálenosti (i pro kvantitativní data)

- Euklidovská vzdálenost (*Euclidean distance*)

- rozsah: od 0 (identické vzorky), horní mez není dána
- rozsah hodnot výrazně záleží na použitých jednotkách
- míra citlivá na odlehlé body – **nevhodná pro ekologická (druhová) data**
- symetrická míra vzdálenosti – **trpí problémem dvojitých nul**

$$ED = \sqrt{\sum (x_i - y_i)^2}$$

- Hellingerova vzdálenost (*Hellinger distance*)

- možno vypočít pomocí Euklidovské vzdálenosti aplikované na data transformovaná pomocí **Hellingerovy standardizace**
- druhá odmocnina z podílu mezi reálnou hodnotou abundance druhu ve snímku a součtu všech hodnot ve snímku
- **netrpí problémem dvojitých nul**

- Chi-kvadrát vzdálenost (*chi-square distance*)

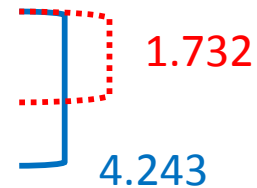
- málokdy se používá přímo na výpočet vzdálenosti mezi vzorky
- vyjadřuje vzdálenost mezi vzorky v unimodálních ordinačních metodách (např. v korespondenční analýze, CA)



Paradox Euklidovské vzdálenosti

- při použití abundančních dat se může stát, že dva vzorky, které sdílí některé druhy (vzorky 1 a 3), budou mít větší vzdálenost než dva vzorky, které nesdílí ani jeden druh (vzorky 1 a 2)

Vzorky	Druhy		
	druh 1	druh 2	druh 3
vzorek 1	0	1	1
vzorek 2	1	0	0
vzorek 3	0	4	4



$$Eucl_{(vzorek\ 1, vzorek\ 2)} = \sqrt{(0 - 1)^2 + (1 - 0)^2 + (1 - 0)^2} = 1.732$$

$$Eucl_{(vzorek\ 1, vzorek\ 3)} = \sqrt{(0 - 0)^2 + (1 - 4)^2 + (1 - 4)^2} = 4.243$$

Heat map

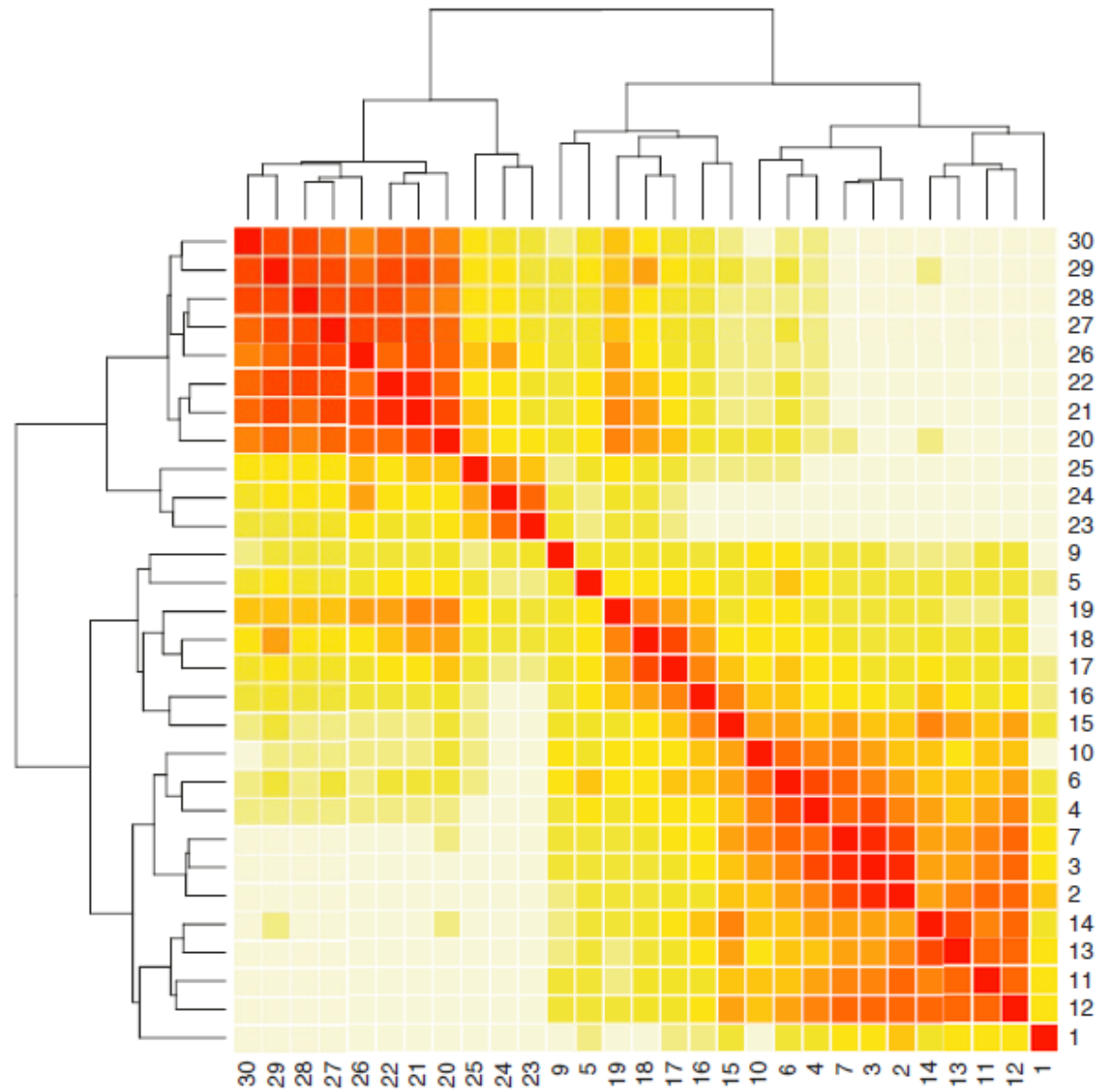
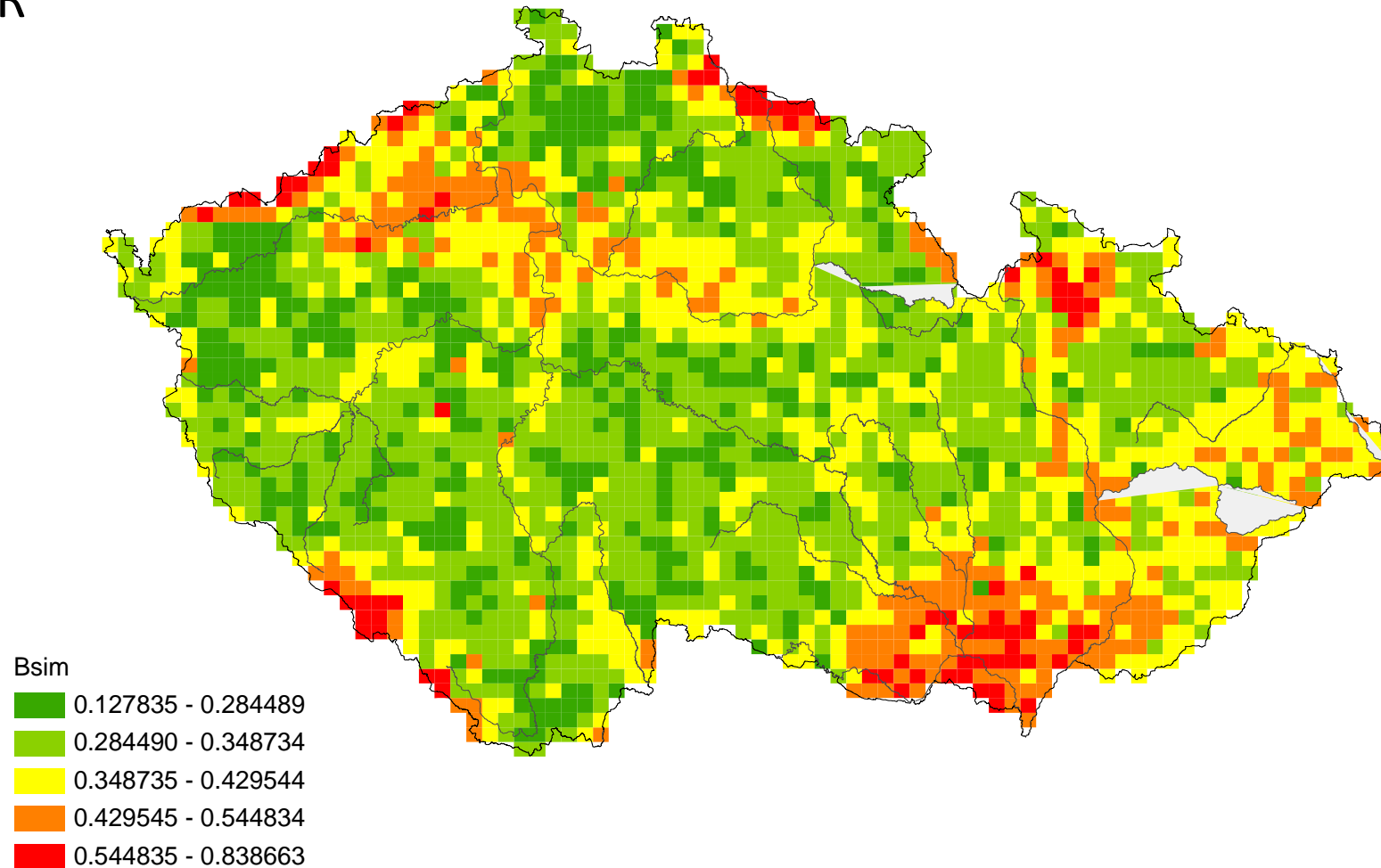


Fig. 4.13 Heat map of the distance matrix reordered according to the dendrogram

Borcard et al. (2011)

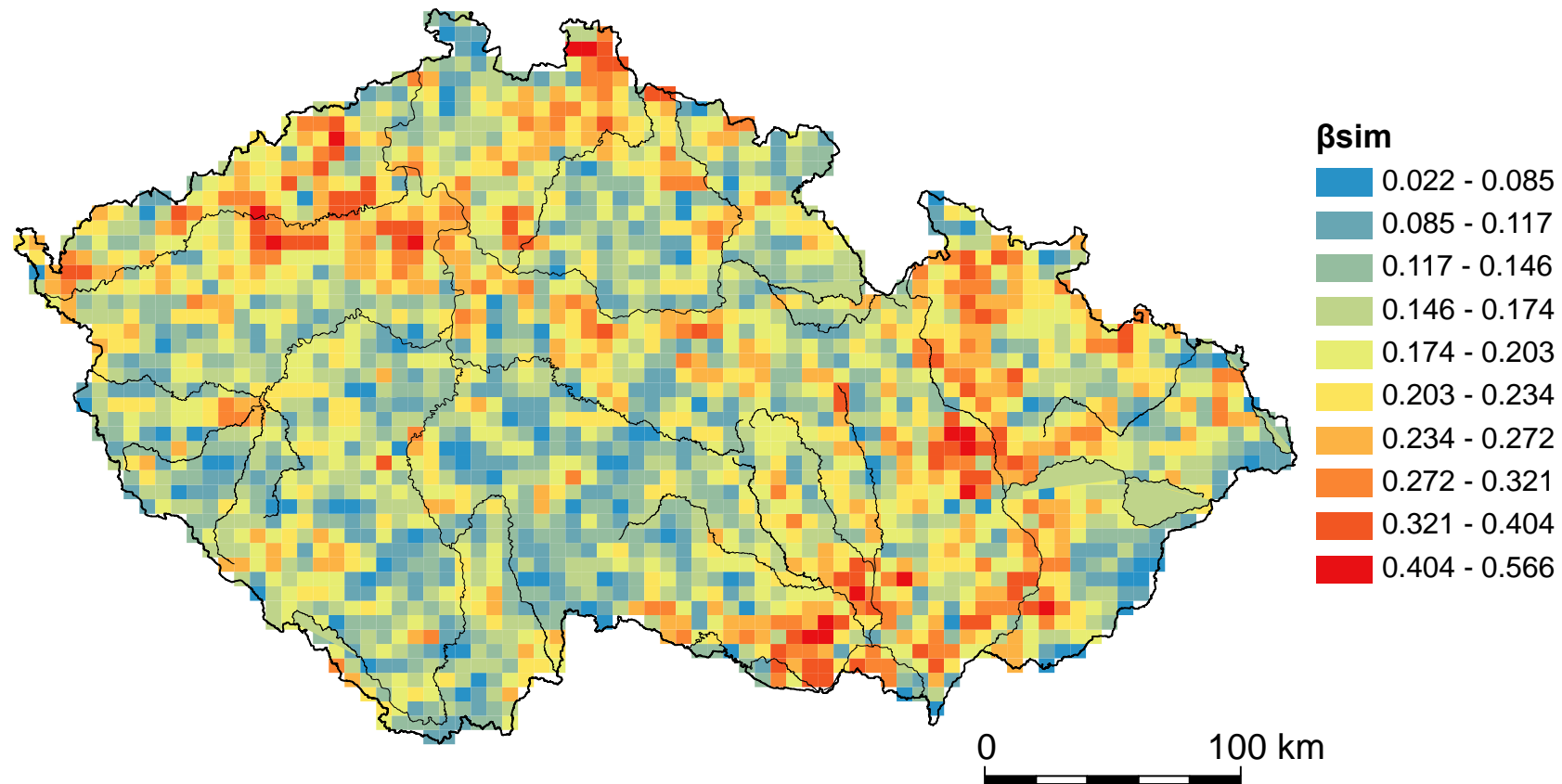
Geografická vizualizace turnoveru

- Průměrná hodnota β_{sim} indexu pro přírodní biotopy ve čtvrtinách mapovacích kvadrátů ČR



Geografická vizualizace turnoveru

- Průměrná hodnota β_{sim} indexu přírodních biotopů ve čtvrtinách mapovacích kvadrátů ČR počítaná jako průměr osmi sousedních buněk



Korelace matic

Korelace matic nepodobností

- Umožňuje odpovědět na otázky typu: Jak geografická vzdálenost vzorků ovlivňuje jejich druhové složení
- Každý člen jedné matice je v grafu vynášen proti příslušnému členu druhé matice

Ekologická vzdálenost mezi vzorky

	Samp1	Samp2	Samp3	Samp4	Samp5
Samp1	0.50	0.61	0.50	0.58	
Samp2		0.43	0.32	0.33	
Samp3			0.50	0.43	
Samp4				0.33	
Samp5					

Geografická (nebo environmentální) vzdálenost mezi vzorky

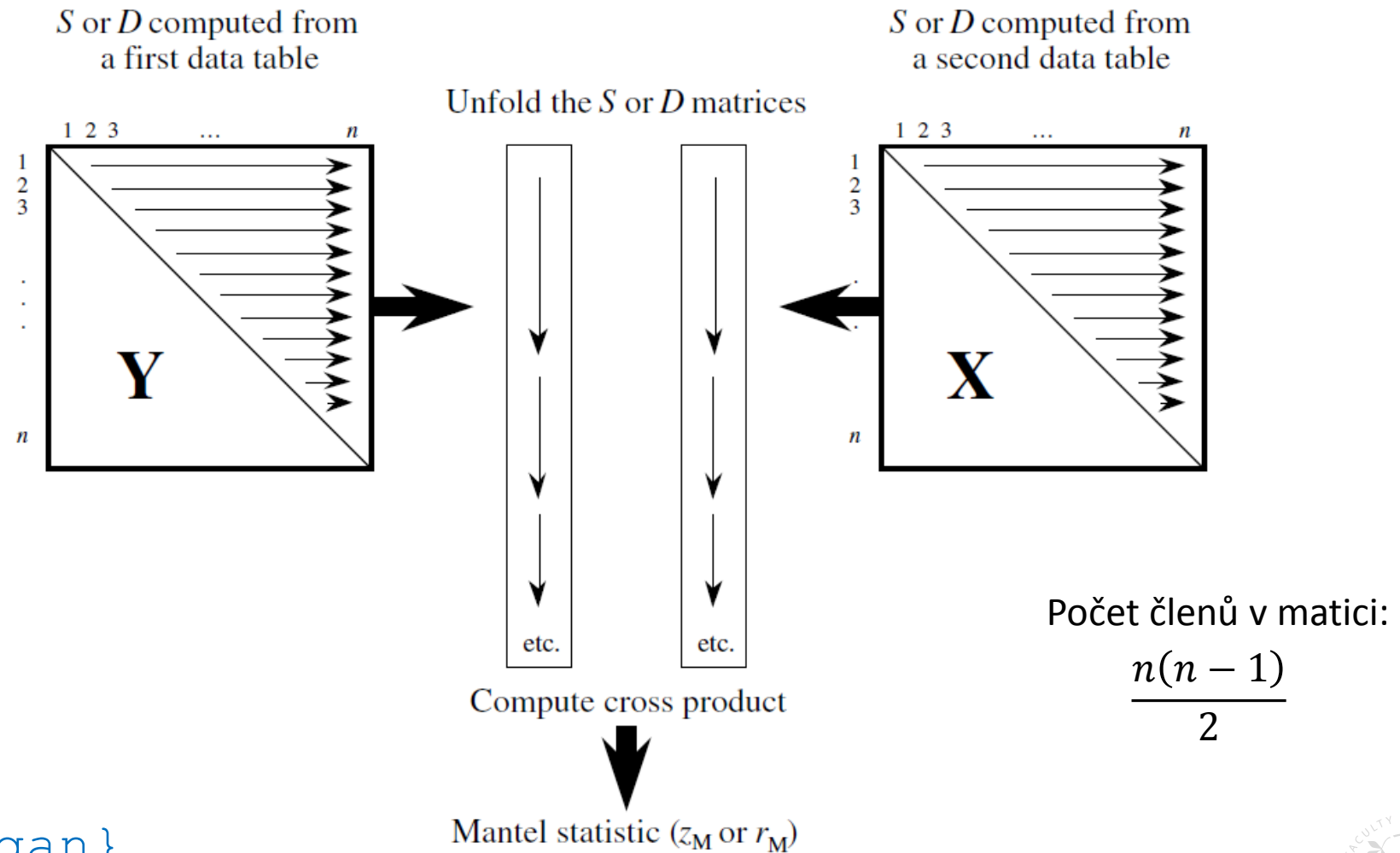
	Samp1	Samp2	Samp3	Samp4	Samp5
Samp1	1.52	3.61	2.79	3.50	
Samp2		2.91	0.32	0.33	
Samp3			0.78	2.12	
Samp4				1.84	
Samp5					

0.50

1.52



Korelace matic nepodobností



`cor()`
`mantel {vegan}`

Mantel test

`mantel {vegan}`

- Statistický test korelace mezi maticemi
- Korelace většinou počítána Pearsonovým korelačním koeficientem
- Jednotlivé členy matice nejsou nezávislé, proto **nelze** použít klasické testování korelačního koeficientu
- Testuje se permutačním testem
 - Členy jedné matice (zpravidla té vysvětlující) se zamíchají
 - Znovu se provede výpočet korelačního koeficientu
 - První a druhý krok se opakuje N-krát (nejčastěji se volí 999 permutací)
 - Statistická významnost pozorovaného korelačního koeficientu je odvozena porovnáním s korelačními koeficienty po permutaci dat (podíl permutací, které vedou k vyššímu korelačnímu koeficientu)
- Velmi výpočetně náročné
 - Pro velká data zt software: <http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/zt/>



Patterns of beta diversity in Europe: the role of climate, land cover and distance across scales

Petr Keil^{1,2*}, Oliver Schweiger³, Ingolf Kühn³, William E. Kunin⁴, Mikko Kuussaari⁵, Josef Settele³, Klaus Henle⁶, Lluís Brotons^{7,8}, Guy Pe'er^{6,9}, Szabolcs Lengyel¹⁰, Aristides Moustakas^{4,9}, Henning Steinicke⁶ and David Storch^{2,11}

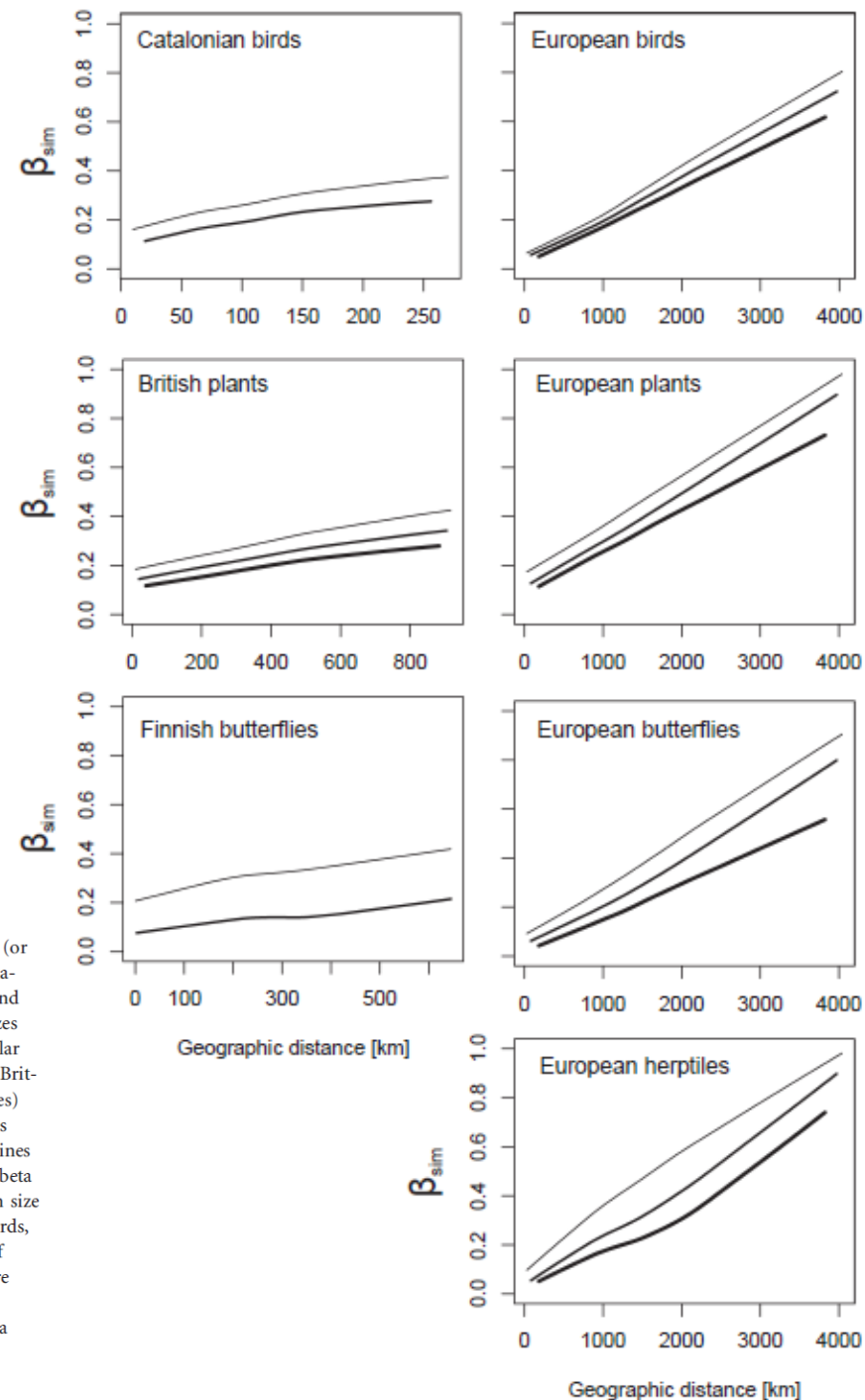
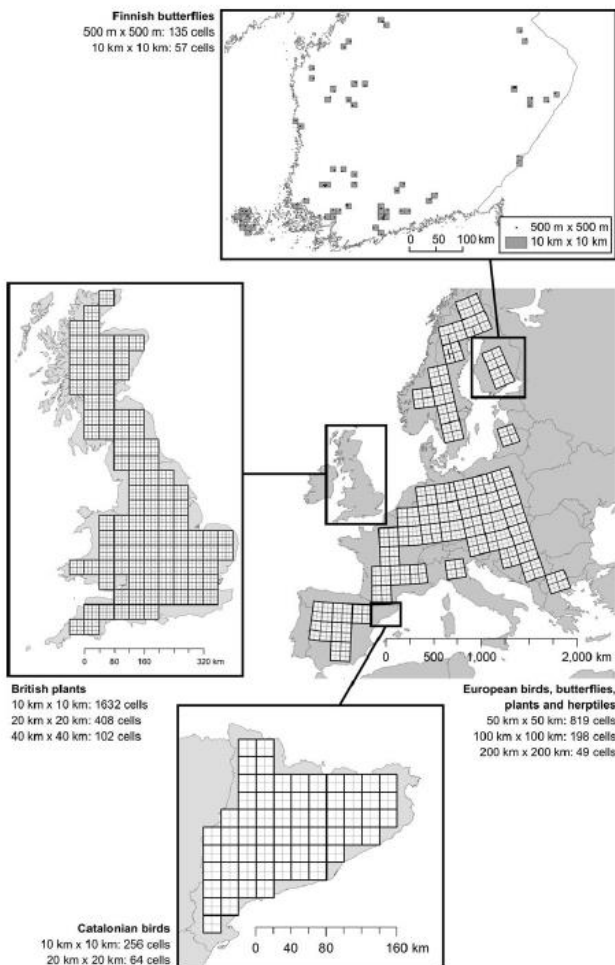
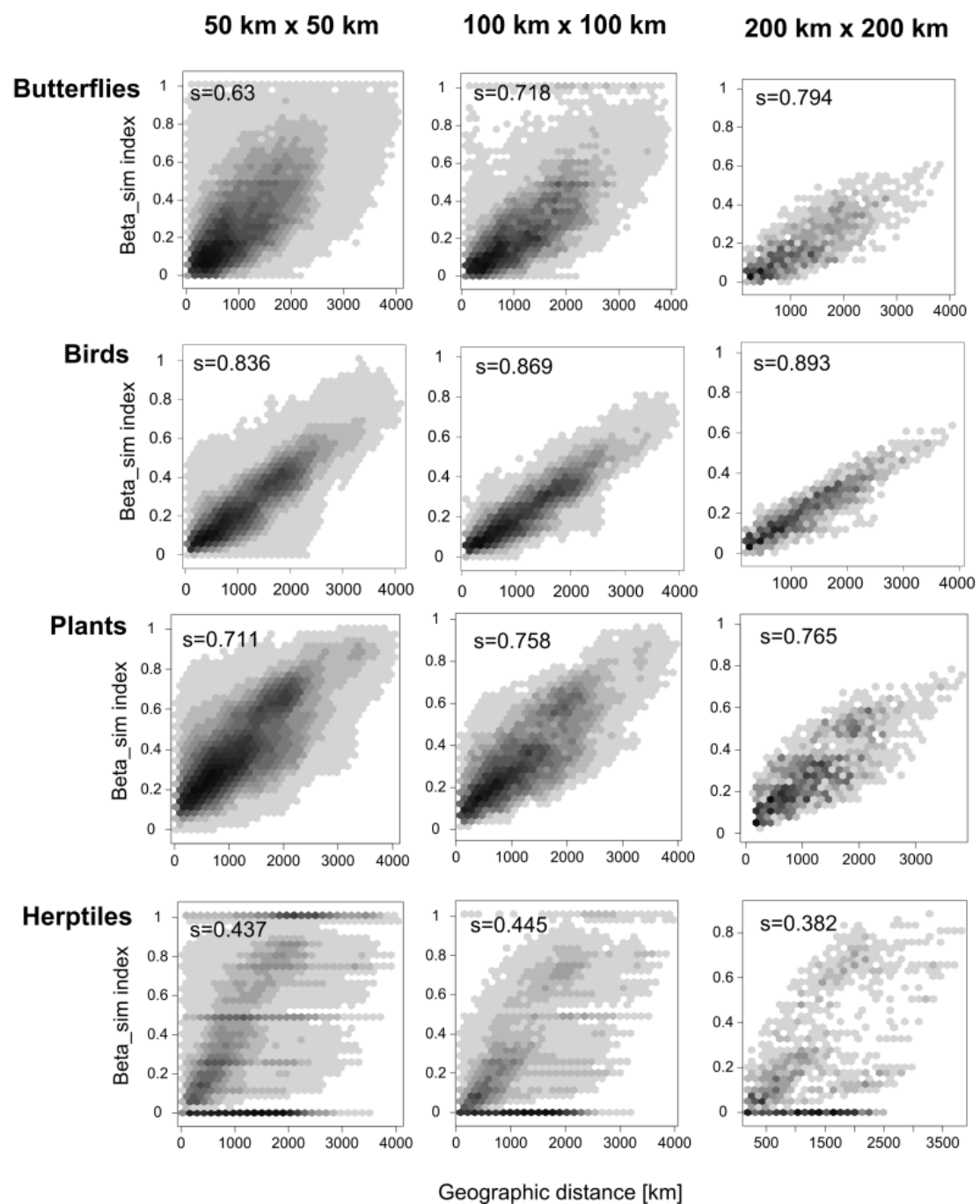


Figure 3 Distance rise of dissimilarity (or decay of similarity) expressed as the relationship between geographic distance and beta diversity (β_{sim}) at various grain sizes across continental Europe (birds, vascular plants, butterflies and herptiles), Great Britain (vascular plants), Finland (butterflies) and Catalonia (birds). The thickest lines indicate the largest grain, the thinnest lines the finest grain size (Fig. 1). Note that beta diversity decreases with increasing grain size at all geographic distances. In other words, the exact shape of the distance decay of similarity is grain-dependent. Lines were fitted by a locally weighted polynomial regressions (LOWESS) procedure with a smoothing span of 2/3.





Keil et al. (2012)

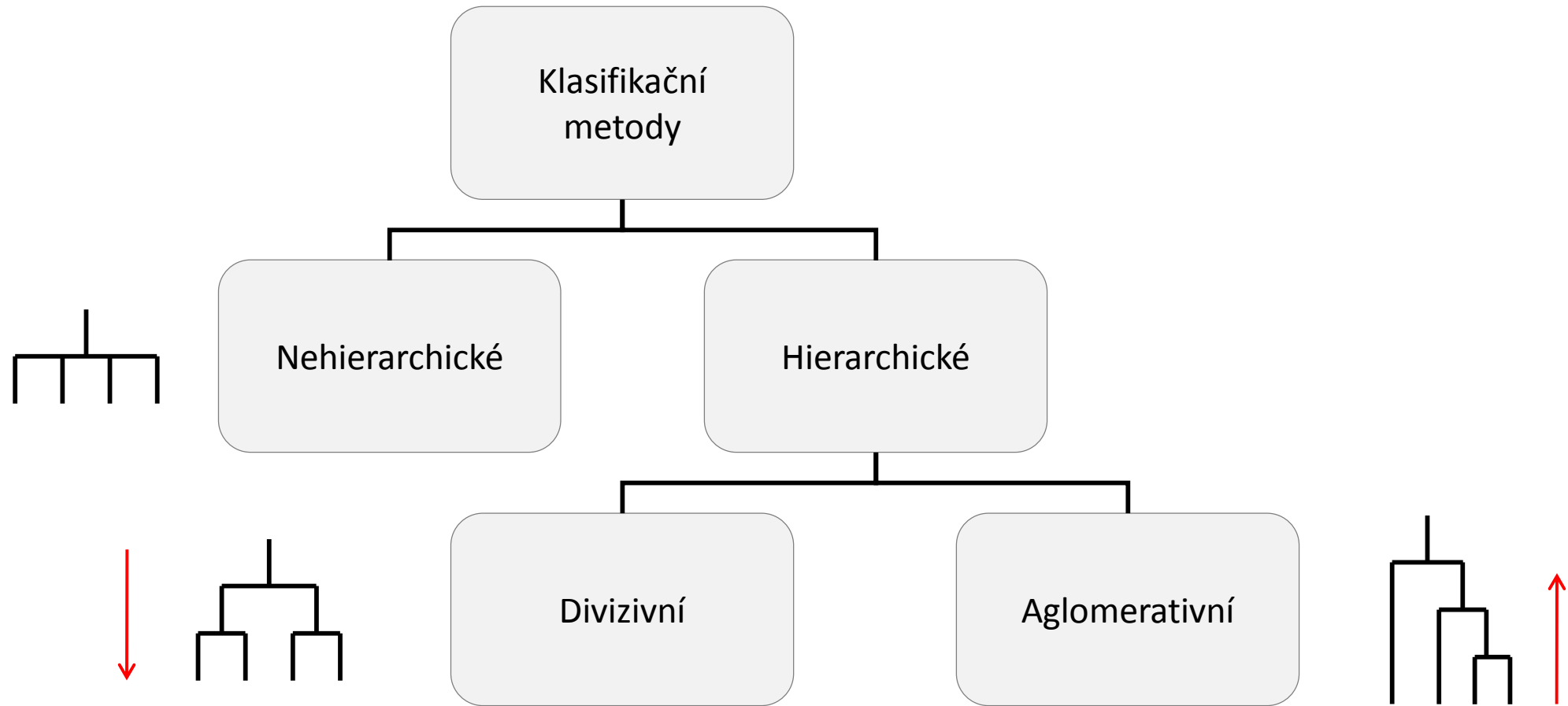


Klasifikační metody

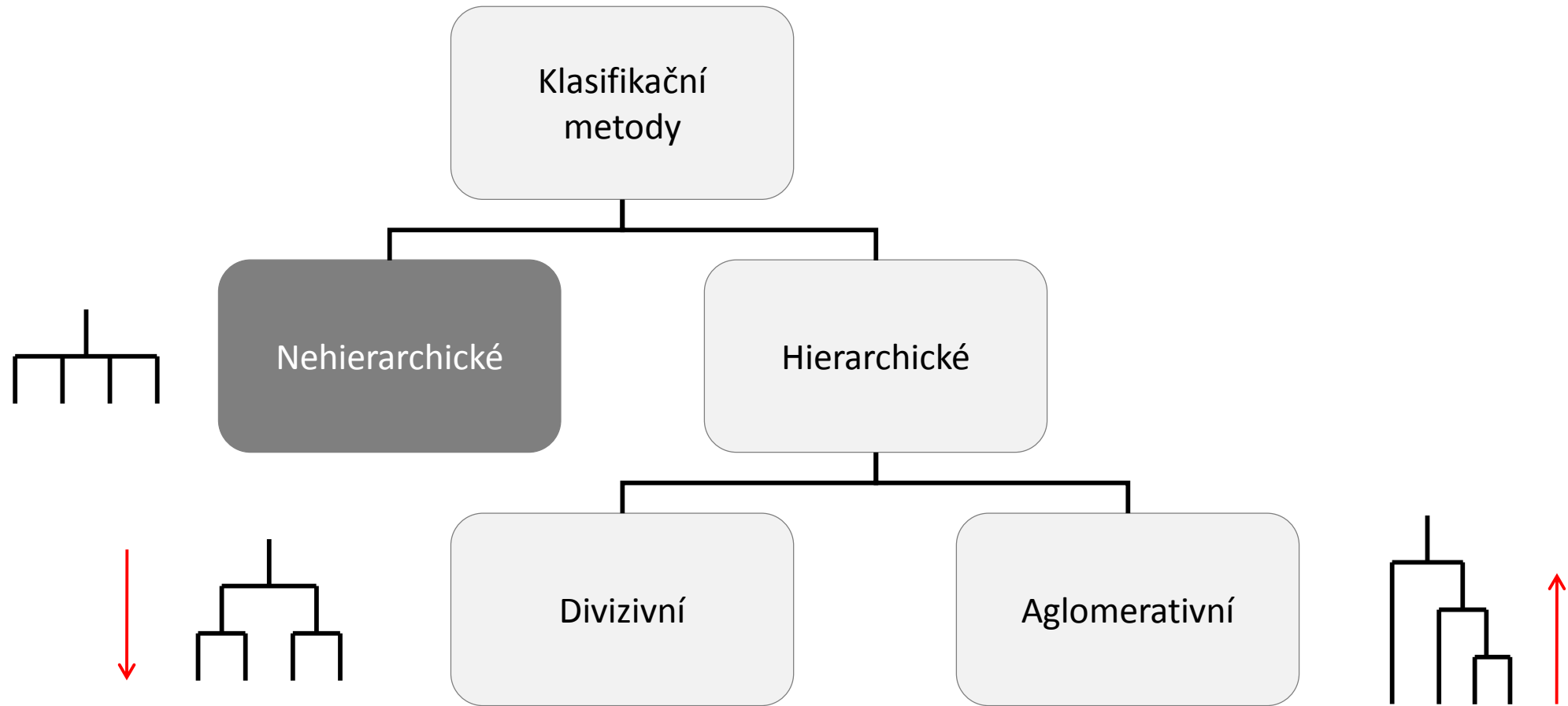
Numerická klasifikace

- Cílem je seskupit podobné objekty (vzorky, druhy) do skupin, které jsou vnitřně homogenní, dobře popsatelné a zároveň dobře odlišitelné od ostatních skupin
- Nutná kvantifikace podobnosti vzorků \times klasifikační metody pracují se vzdálenostmi (nepodobnostmi)
- Klasifikace v biogeografii a ekologii
 - pokud analyzují vzorky – daná skupina obsahuje vzorky s podobným druhovým složením (např. podobná stanoviště; výsledkem mohou být např. biogeografické regiony)
 - pokud analyzují druhy – daná skupina obsahuje druhy s podobnou distribucí a ekologickým chováním (výsledkem mohou být např. chorotypy)

Základní typy klasifikačních metod



Základní typy klasifikačních metod



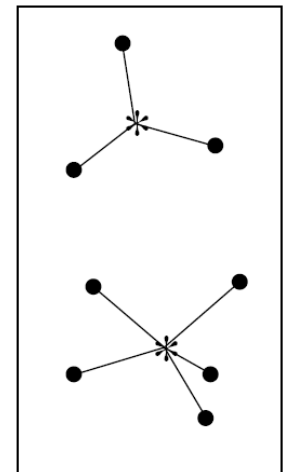
Nehierarchická klasifikace

kmeans ()

k-means clustering (shlukování metodou k-průměrů)

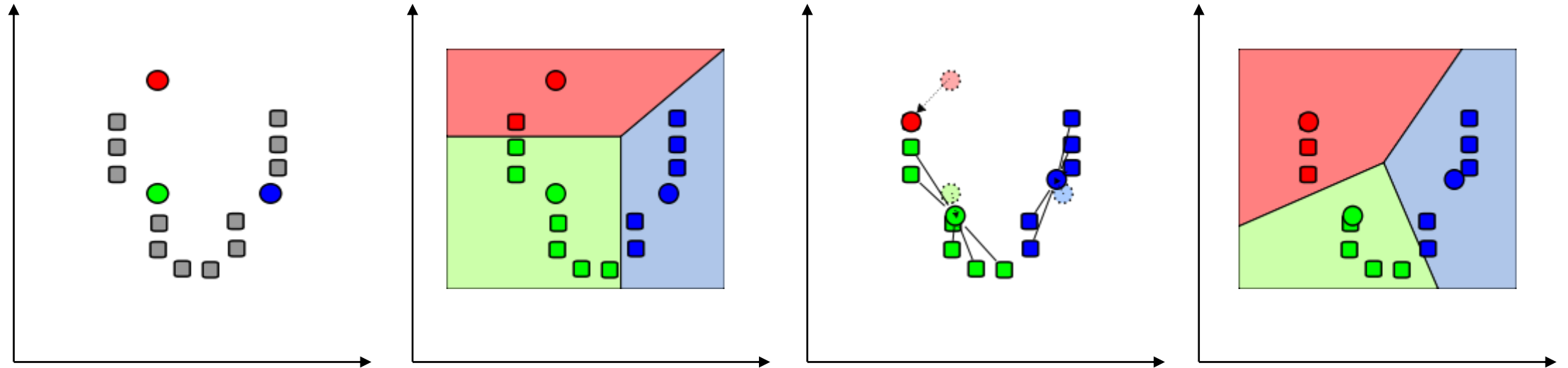
- Nehierarchická metoda – všechny shluky jsou si rovny
- Vstupem je tabulka dat, nikoliv matice vzdáleností
- Pracuje v euklidovském prostoru, tj. s euklidovskými vzdálenostmi
- Na začátku je nutné zvolit počet shluků
- Homogenní shluky jsou vytvářeny tak, aby sumy čtverců vzdáleností vzorků od centroidů shluků byly minimální
- Iterativní metoda, začne od náhodného přiřazení vzorků do shluků, postupně přehazuje vzorky mezi shluky a hledá optimální řešení
- Výsledek do určité míry záleží na počátečním rozmístění shluků do vzorků a je proto dobré proces mnohokrát zopakovat (najít stabilní řešení), protože metoda má tendenci nacházet lokální minima

$$ED = \sqrt{\sum (x_i - y_i)^2}$$



Legendre & Legendre (2012)

Jak pracuje k-means



https://en.wikipedia.org/wiki/K-means_clustering

Aplikace k-means v biogeografii a ekologii

- Aplikují k-means na druhová data
 - Klasifikují vzorky s podobným druhovým složením
 - Druhová data by měla být předem **transformovaná Hellingerovou transformací** → k-means bude počítat s Hellingerovými vzdálenostmi
- Aplikují k-means na environmentální data
 - Vytvářím environmentální stratifikaci
 - Environmentální data by měla být předem **standardizována na stejnou škálu jednotek** (průměr = 0, směrodatná odchylka = 1, nebo mezi 0 a 1)

Nehierarchická klasifikace

k-means clustering

- R, STATISTICA, S.A.M., ArcGIS (Grouping Analysis)

Další nehierarchická klasifikace

- PAM (Partitioning Around Medoids)

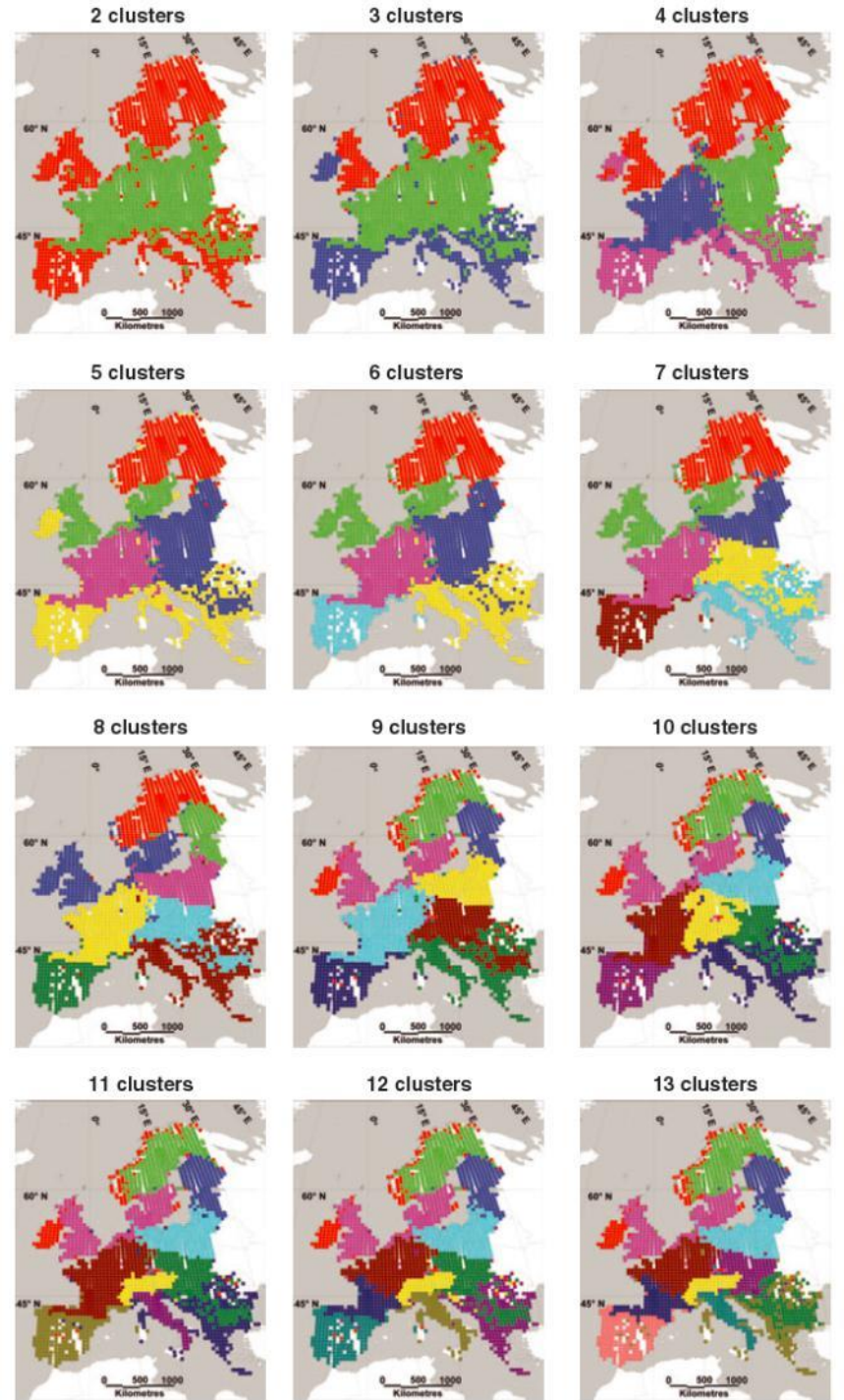
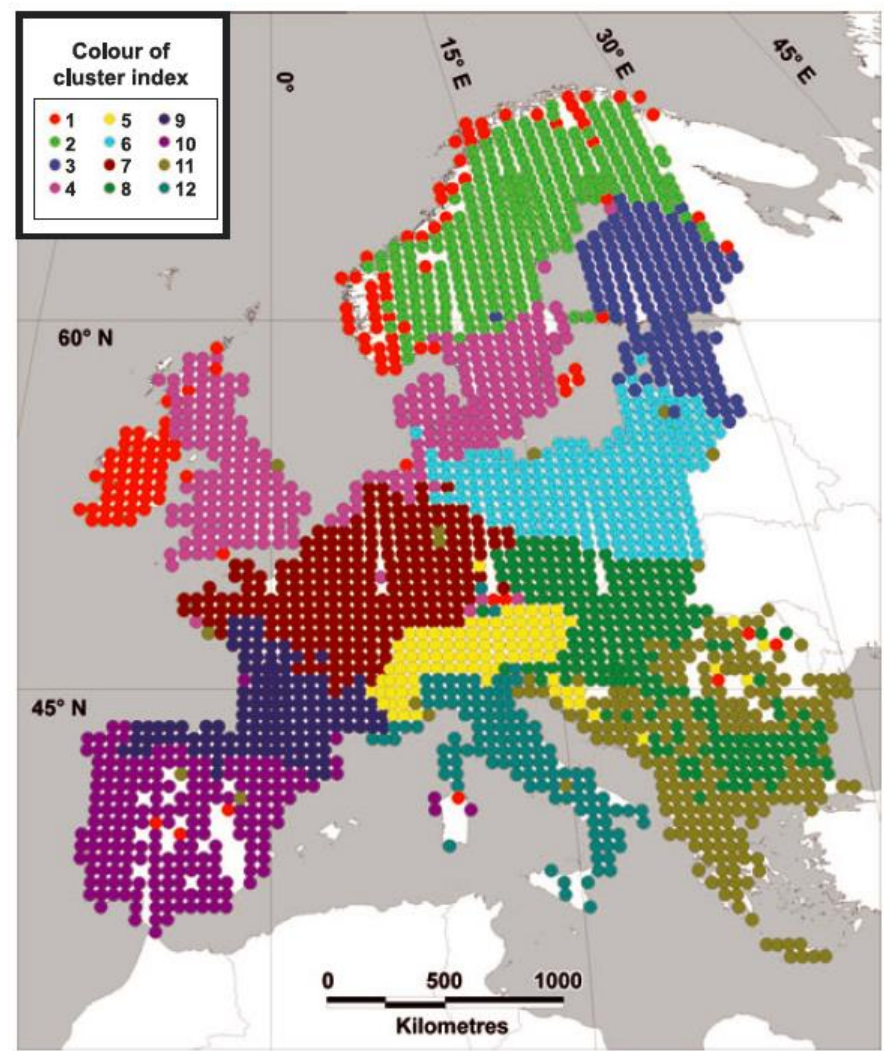
```
pam {cluster}
```



Biogeography of European land mammals shows environmentally distinct and spatially coherent clusters

H. Heikinheimo^{1*}, M. Fortelius², J. Eronen² and H. Mannila^{1,3}

Figure 3 The *k*-means clustering of the mammal data cells in 12 clusters with the 'all species' set. The clustering is the best out of 100 clustering runs in terms of squared error. The cells are projected on to the map with the Mollweide (equal-area) NAD27 projection.



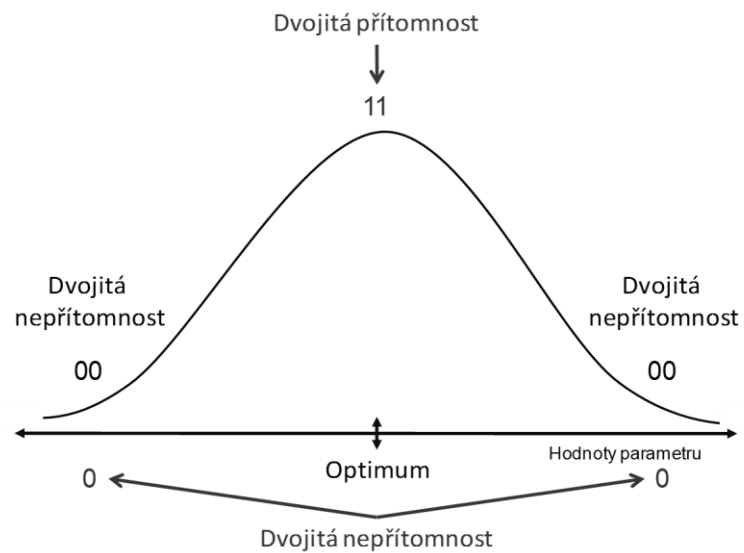
CORRESPONDENCE

Accurate delineation of biogeographical regions depends on the use of an appropriate distance measure



SARA A. GAGNÉ* AND RAPHAËL PROULX

Double-zero problem

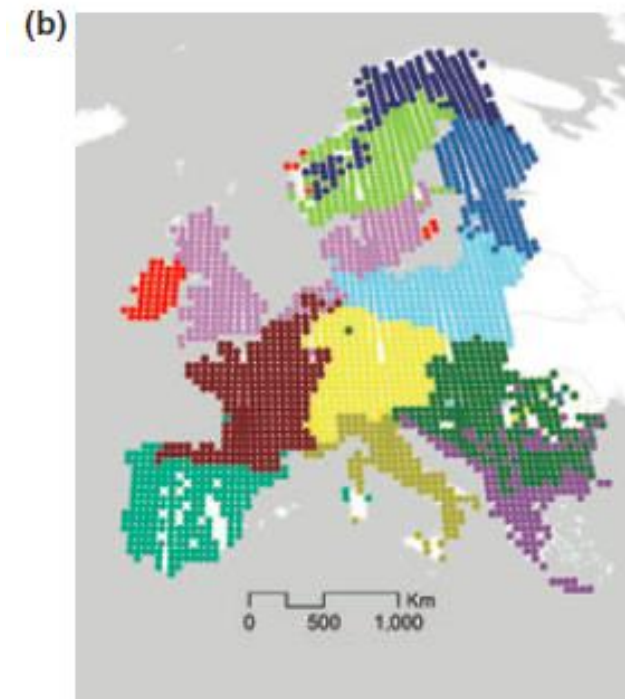
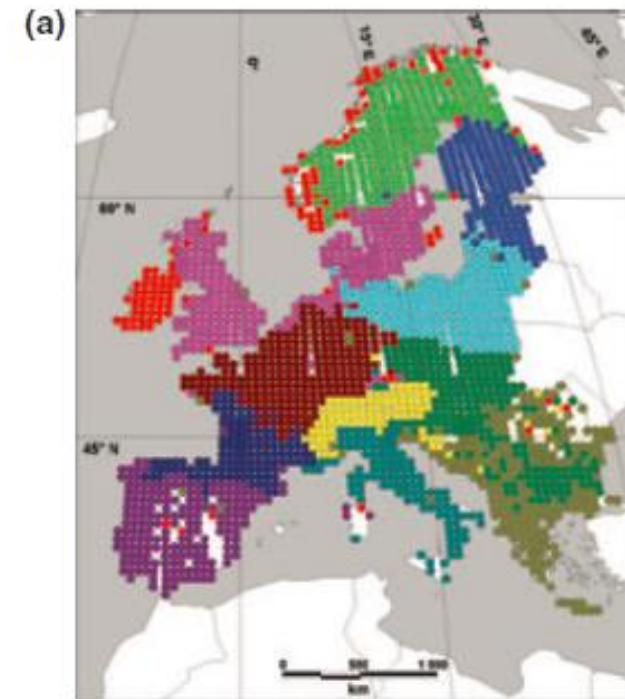


Species-abundance paradox

Table 1 A hypothetical example to illustrate the species-abundance paradox (see text): occurrence (1 = presence, 0 = absence) of four species (j, k, l, m) recorded at three sites (x_1, x_2, x_3).

Sites	Species			
	j	k	l	m
x_1	0	0	1	0
x_2	1	0	1	0
x_3	1	1	1	1

$D = 1$
 $D = 1.4$



Literatura

- Legendre, P. & Legendre, L. (2012): Numerical ecology. Third Edition. Elsevier, Amsterdam.
- Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. (2011): Numerical ecology with R. Springer, New York.
- Koleff, P., Gaston, K.J. & Lennon, J.J. (2003): Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72(3): 367–382