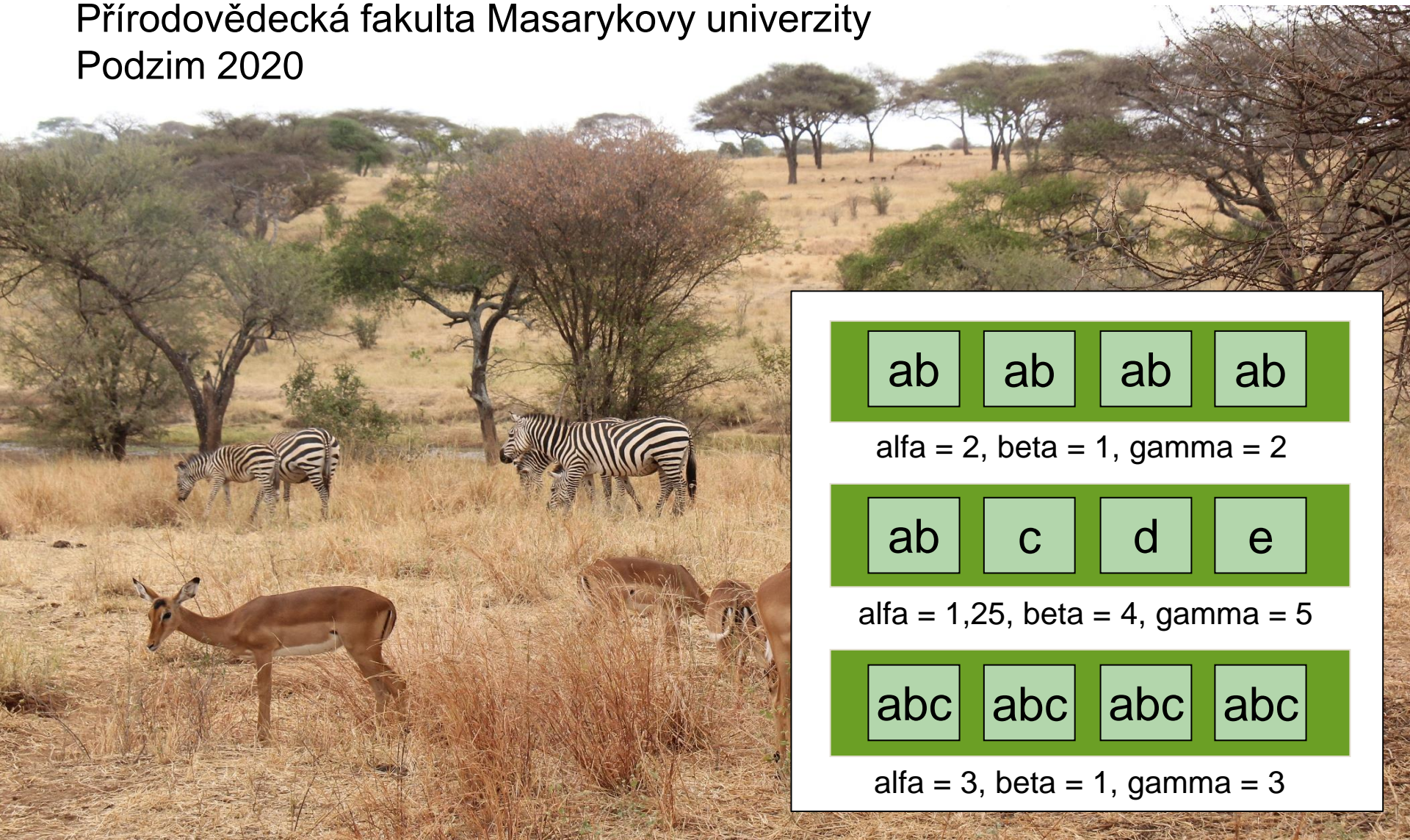


Ekologie společenstev a makroekologie

3. Měření diverzity společenstev

Přednáší: Milan Chytrý, Ústav botaniky a zoologie,
Přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity
Podzim 2020



ab

ab

ab

ab

alfa = 2, beta = 1, gamma = 2

ab

c

d

e

alfa = 1,25, beta = 4, gamma = 5

abc

abc

abc

abc

alfa = 3, beta = 1, gamma = 3

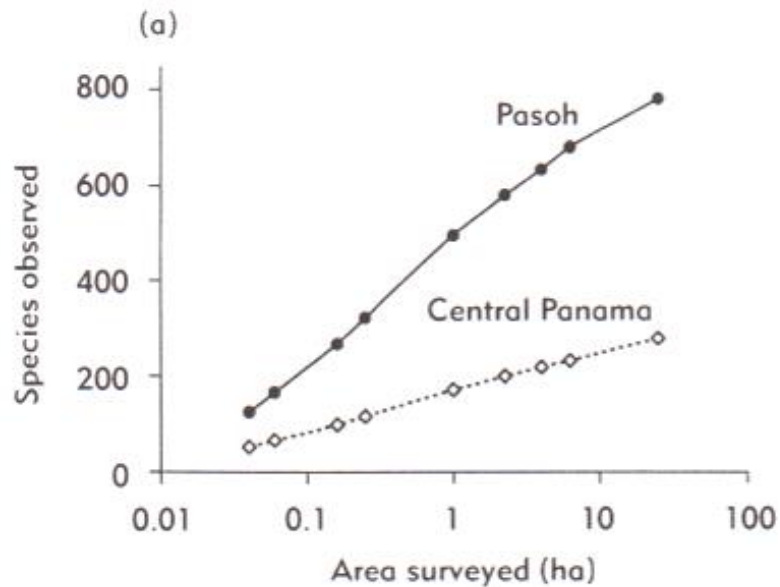
Měření diverzity společenstev

- **počet druhů** (druhové bohatství, *species richness*)
- **indexy diverzity** (*diversity indices*)
- **ekvitabilita** (*evenness*)
- **β -diverzita** (rozdíly druhového složení mezi lokalitami, případně i v čase)

Odhad počtu druhů

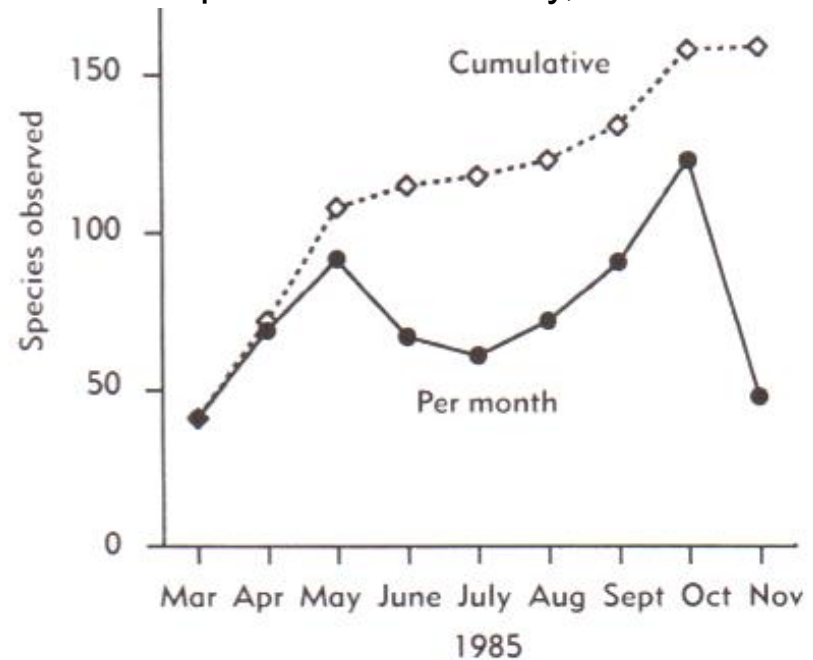
Vliv velikosti plochy

dřeviny ve dvou tropických lesích



Vliv času

ptáci na Isle of May, Skotsko



Odhad počtu druhů

založený na vzorcích (sample-based)

jsou zaznamenány všechny druhy nějak vymezené jednotky opakované v prostoru nebo čase (fytocenologické snímkování vegetace, replikované odchyty živočichů do pastí nebo sítí)

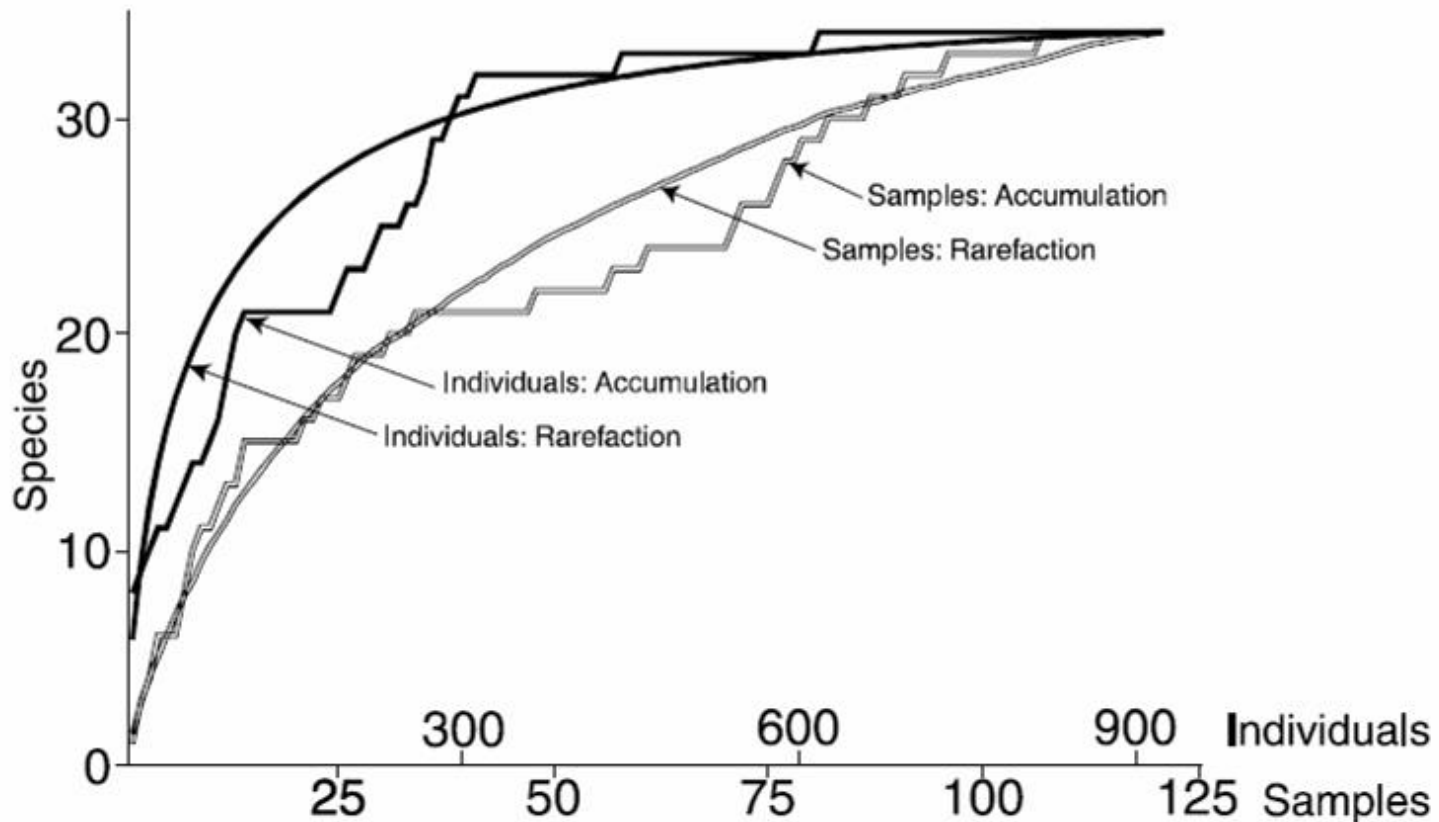
založený na jedincích (individual-based)

postupné zaznamenávání jedinců (paleontologická data, pylové analýzy, jednorázové síťové odchyty ptáků, jednorázové odběry mořského bentosu)

Odhad počtu druhů

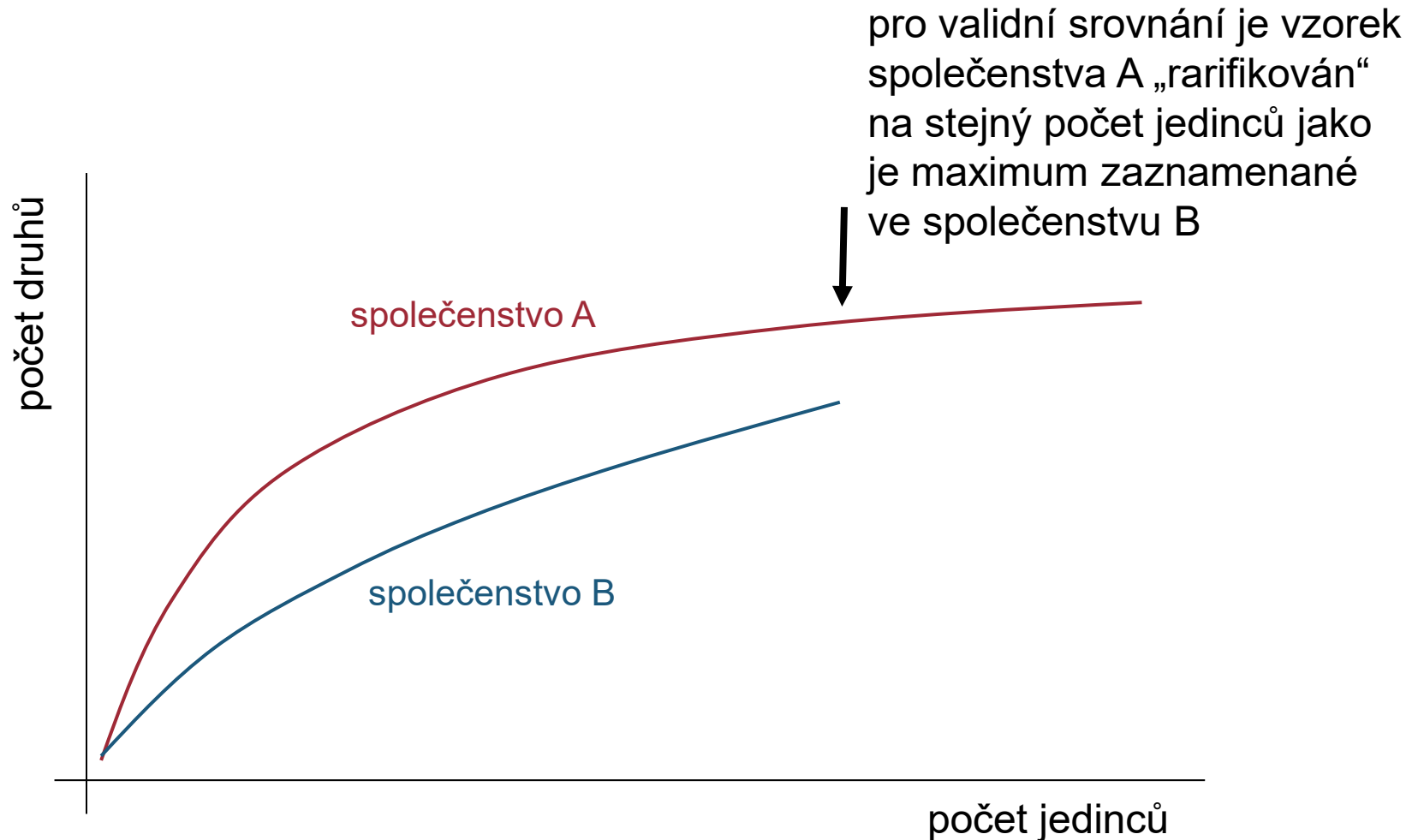
Akumulační křivka (*accumulation curve*) – jediné řazení jedinců nebo druhů

Rarefakční křivka (*rarefaction curve*) – průměr mnoha řazení opakovaně promíchaných jedinců nebo druhů (statistické očekávání odpovídající akumulaci křivky)



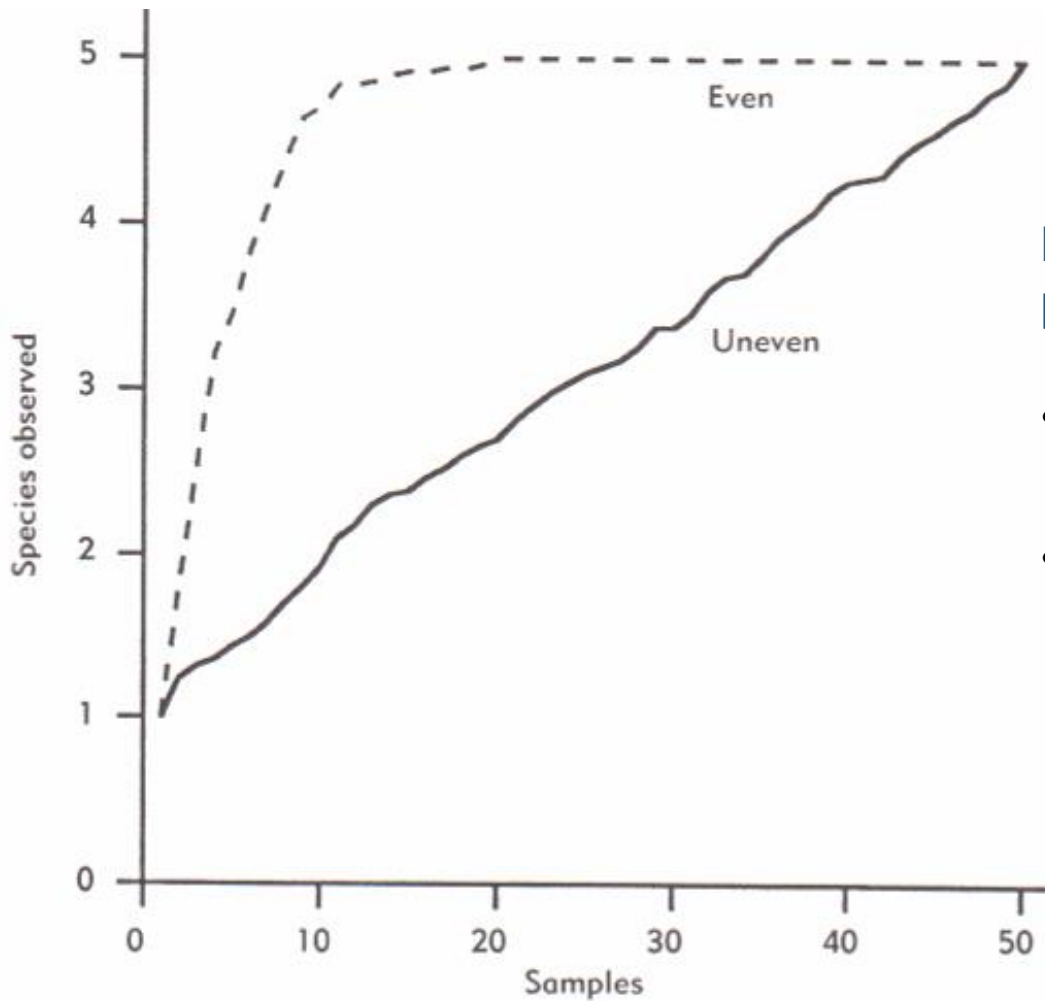
Odhad počtu druhů

Využití rarefakčních křivek pro srovnání druhového bohatství společenstev s různým počtem zaznamenaných jedinců



Odhad počtu druhů

Vliv ekvitability společenstva na tvar rarefakčních křivek



Ke zjištění skutečného počtu druhů v tomto případě

- u vyrovnaného společenstva stačí asi 12 vzorků
- u nevyrovnaného společenstva je potřeba 50 vzorků

Odhad počtu druhů

Estimátory druhového bohatství

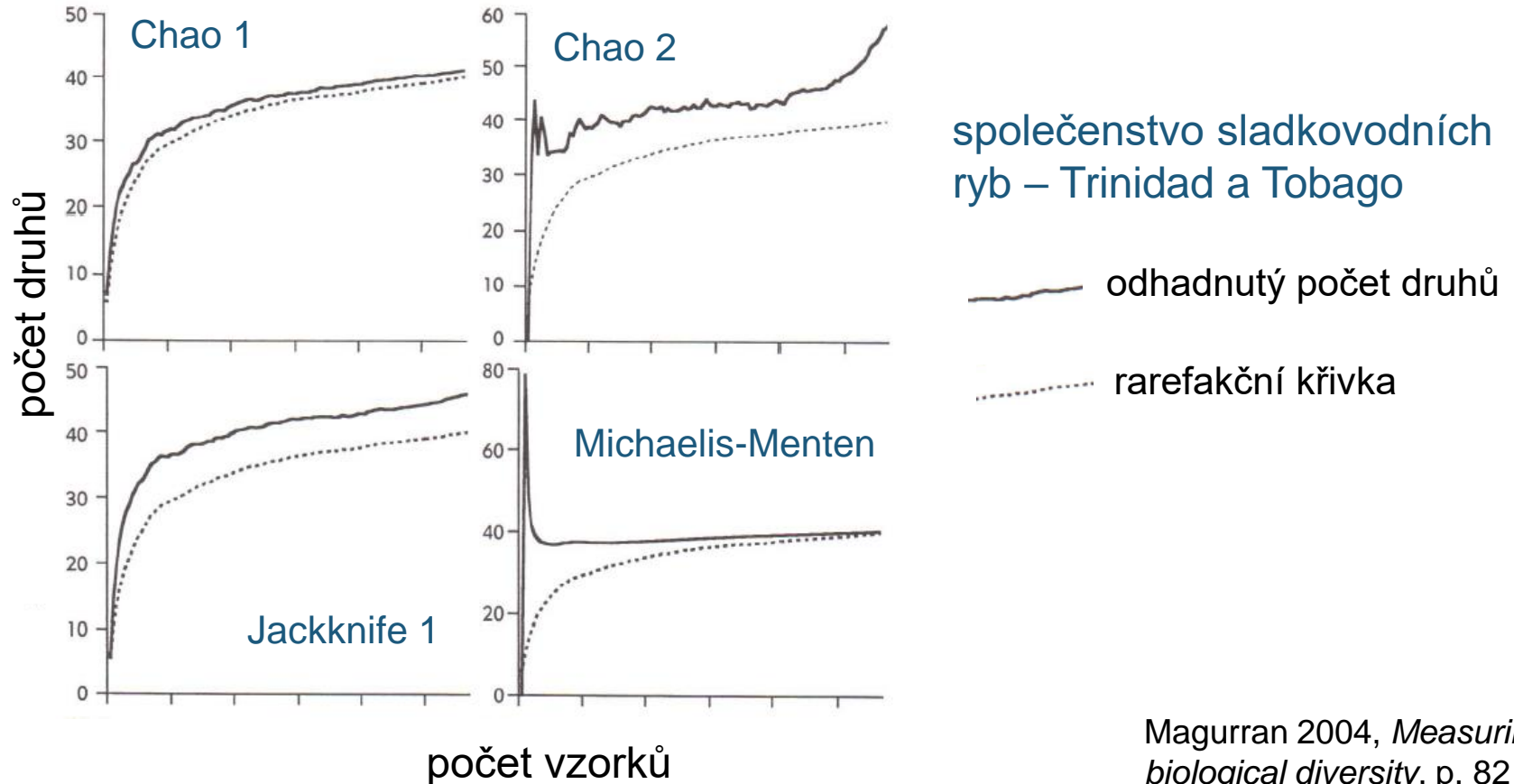
Příklad: Chao 1

$$S_{\text{exp}} = S_{\text{obs}} + F_1^2 / (2 \cdot F_2)$$

S_{exp} , S_{obs} – očekávaný a pozorovaný počet druhů

F_1 – počet druhů zastoupených jediným jedincem

F_2 – počet druhů zastoupených dvěma jedinci



Indexy diverzity

míry heterogenity; spojují počet druhů a ekvitabilitu do jednoho čísla

$p_i = n_i / N$... podíl i -tého druhu ve společenstvu
(n_i – počet jedinců i -tého druhu, N – počet jedinců všech druhů)

Indexy diverzity

míry heterogenity; spojují počet druhů a ekvitabilitu do jednoho čísla

$p_i = n_i / N$... podíl i -tého druhu ve společenstvu
(n_i – počet jedinců i -tého druhu, N – počet jedinců všech druhů)

Simpsonův index (Simpson 1949, *Nature*)

$$\lambda = \sum p_i^2$$

- rozsah od $1 / S$ při absolutní vyrovnanosti do 1 při absolutní dominanci jednoho druhu (S – počet druhů)
- tento index je někdy prezentován jako $1 - \lambda$ nebo $1 / \lambda$ nebo $-\ln \lambda$
- zdůrazňuje dominanci spíše než počet druhů

Indexy diverzity

míry heterogenity; spojují počet druhů a ekvitabilitu do jednoho čísla

$p_i = n_i / N$... podíl i -tého druhu ve společenstvu
(n_i – počet jedinců i -tého druhu, N – počet jedinců všech druhů)

Shannonův index – také Shannon-Wienerův (Wiener jej navrhl nezávisle na Shannonovi) nebo Shannon-Weaverův (publikován v knize Shannon & Weaver 1949, *The mathematical theory of communication*)

$$H' = - \sum p_i \cdot \ln p_i$$

- odvozen z informační teorie
- rozsah od 0 při absolutní dominanci jednoho druhu do $\ln S$ při absolutní vyrovnanosti
- obvyklá hodnota je mezi 1,5 a 3,5
- někdy je používán \log_{10} nebo \log_2

Měření ekvitability

Ekvitabilita (*evenness*) se počítá jako podíl pozorované hodnoty indexu diverzity k hodnotě, kdy by byly všechny druhy perfektně vyrovnané

$$E = D / D_{max} \quad \text{nebo} \quad E = (D - D_{min}) / (D_{max} - D_{min})$$

Shannonova míra ekvitability (Pielou 1969, *An introduction to mathematical ecology*)

$$J' = H' / \ln S$$

Simpsonova míra ekvitability (Smith & Wilson 1996)

$$E_{1/\lambda} = (1 / \lambda) / S$$

Další indexy a jejich srovnání:

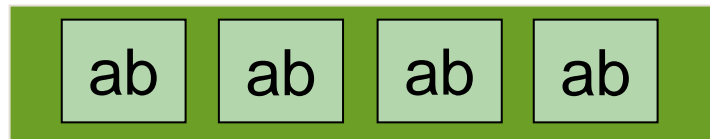
Smith B. & Wilson J. B. 1996. A consumer's guide to evenness indices. *Oikos* 76: 70-82.

Beta diverzita

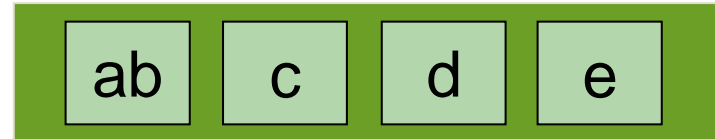
Dělení diverzity na alfa, beta a gama

(Whittaker 1960, *Ecological Monographs*)

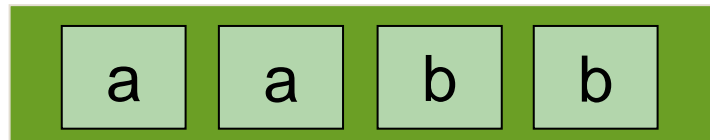
- **Alfa diverzita (*within-habitat diversity*)** – počet druhů na lokalitě
- **Beta diverzita (*between-habitat diversity*)** – rozdíly v druhovém složení mezi lokalitami, počet různých stanovišť v krajině
- **Gamma diverzita** – počet druhů v krajině



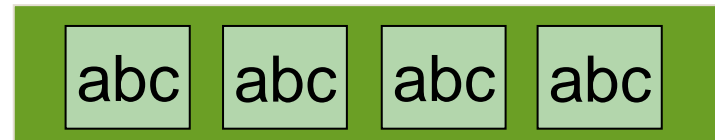
alfa = 2, beta = 1, gamma = 2



alfa = 1,25, beta = 4, gamma = 5



alfa = 1, beta = 2, gamma = 2



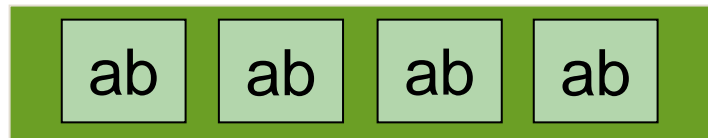
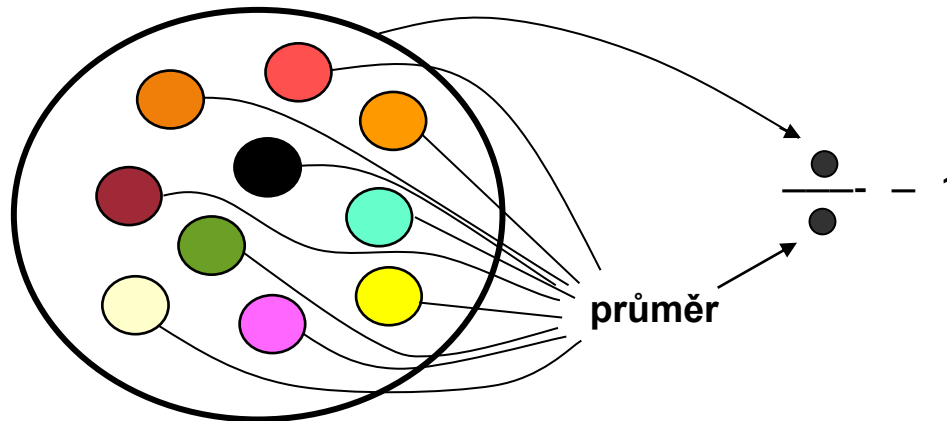
alfa = 3, beta = 1, gamma = 3

Beta diverzita

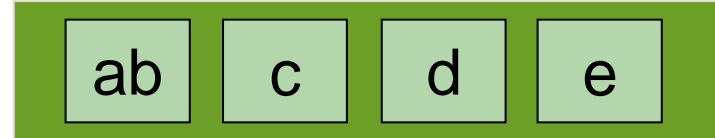
Whittakerův index beta diverzity

(Whittaker 1960, *Ecological Monographs*)

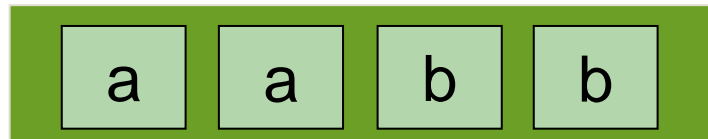
$$\beta_W = \frac{\gamma}{\alpha} - 1 = \frac{\text{celkový počet druhů na všech lokalitách}}{\text{průměrný počet druhů na jednotlivých lokalitách}} - 1$$



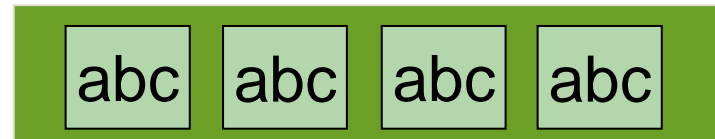
alfa = 2, beta = 0, gamma = 2



alfa = 1,25, beta = 3, gamma = 5



alfa = 1, beta = 1, gamma = 2



alfa = 3, beta = 0, gamma = 3

Beta diverzita

Definice pomocí průměrné nepodobnosti mezi páry vzorků

Příklady

Jaccardova nepodobnost

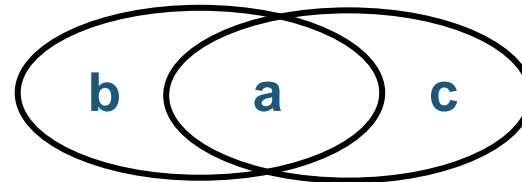
$$J = 1 - \frac{a}{a + b + c}$$

Sørensenova nepodobnost

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

Codyho nepodobnost

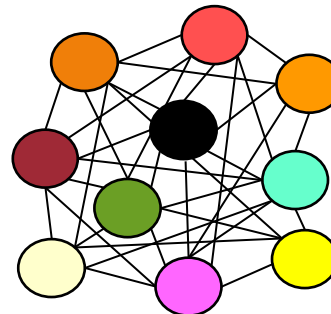
$$C = \frac{b + c}{2}$$



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

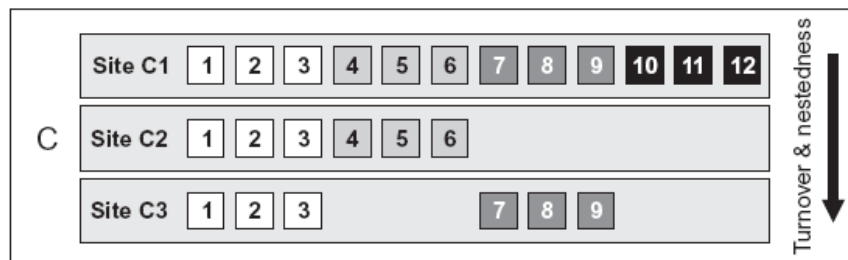
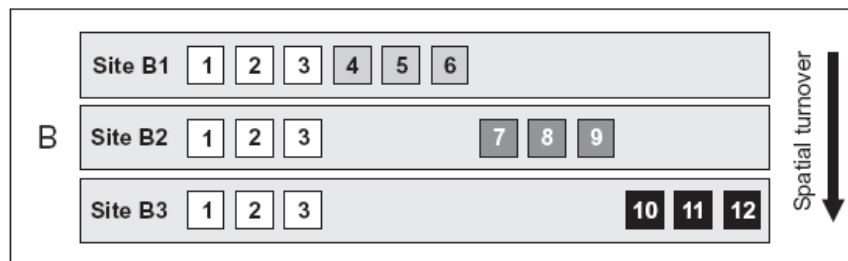
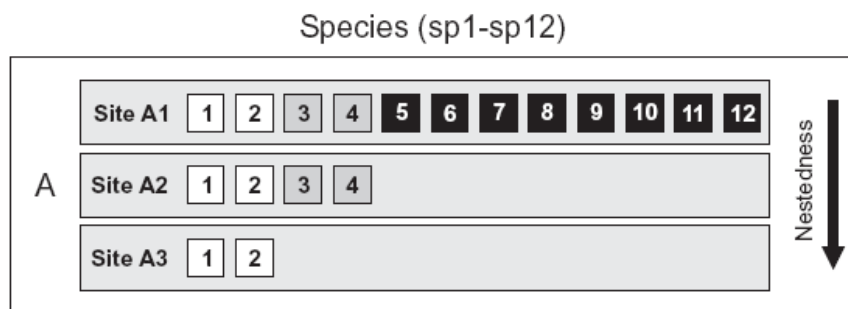


beta diverzita =
průměr všech
párových nepodobností

Beta diverzita

Složky beta diverzity

1. **Výměna druhů (species turnover)**
2. **Hnízdovitost (nestedness)**, tj. úbytek druhů bez výměny



Sørensenův index nepodobnosti (β_{sor}) měří obě složky dohromady

$$\beta_{sor} = \frac{b + c}{2a + b + c}$$

(algebraicky shodné se vzorcem na předchozím obrázku)

Simpsonův index nepodobnosti (β_{sim}) měří čistou výměnu druhů

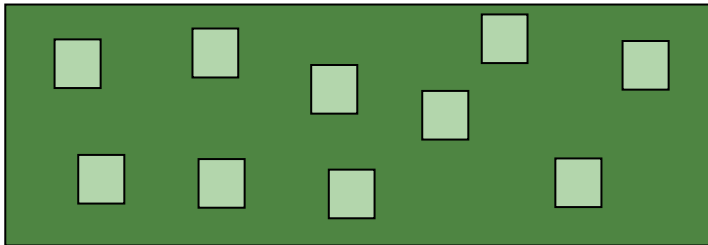
$$\beta_{sim} = \frac{\min(b, c)}{a + \min(b, c)}$$

Rozdíl těchto indexů měří hnízdovitost

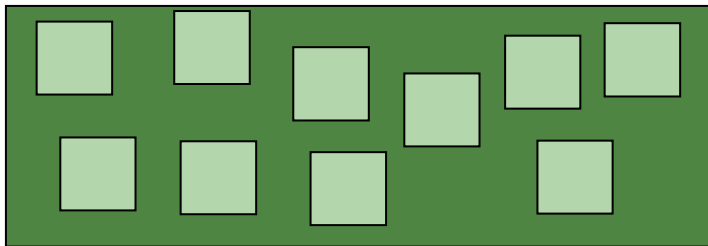
$$\beta_{nes} = \beta_{sor} - \beta_{sim}$$

Beta diverzita

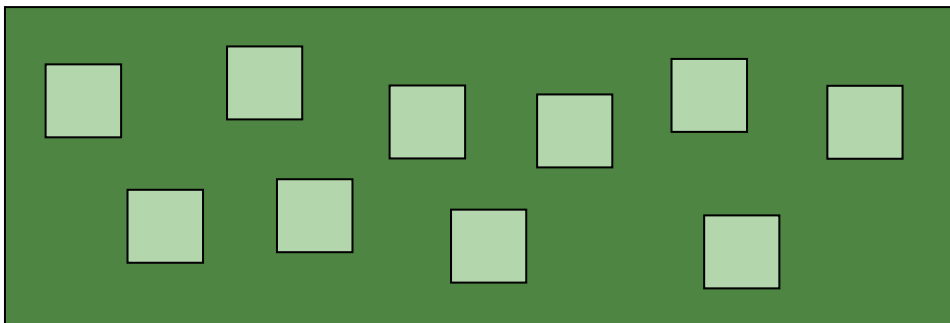
Závislost relativní velikosti alfa a beta diverzity na poměru velikosti studovaných objektů a studovaného území



malá alfa, velká beta



velká alfa, malá beta



velká alfa, velká beta

Beta diverzita

Multiplikativní a aditivní rozklad diverzity na složky alfa a beta (multiplicative and additive diversity partitioning)

Multiplikativní rozklad

(Whittaker 1960, *Ecological Monographs*)

$$\gamma = \text{mean}(\alpha) \cdot \beta$$

α a β nejsou srovnatelné, protože β je bezrozměrné číslo, které porovnává α a γ

Aditivní rozklad

(Lande 1996, *Oikos*)

$$\gamma = \text{mean}(\alpha) + \beta$$

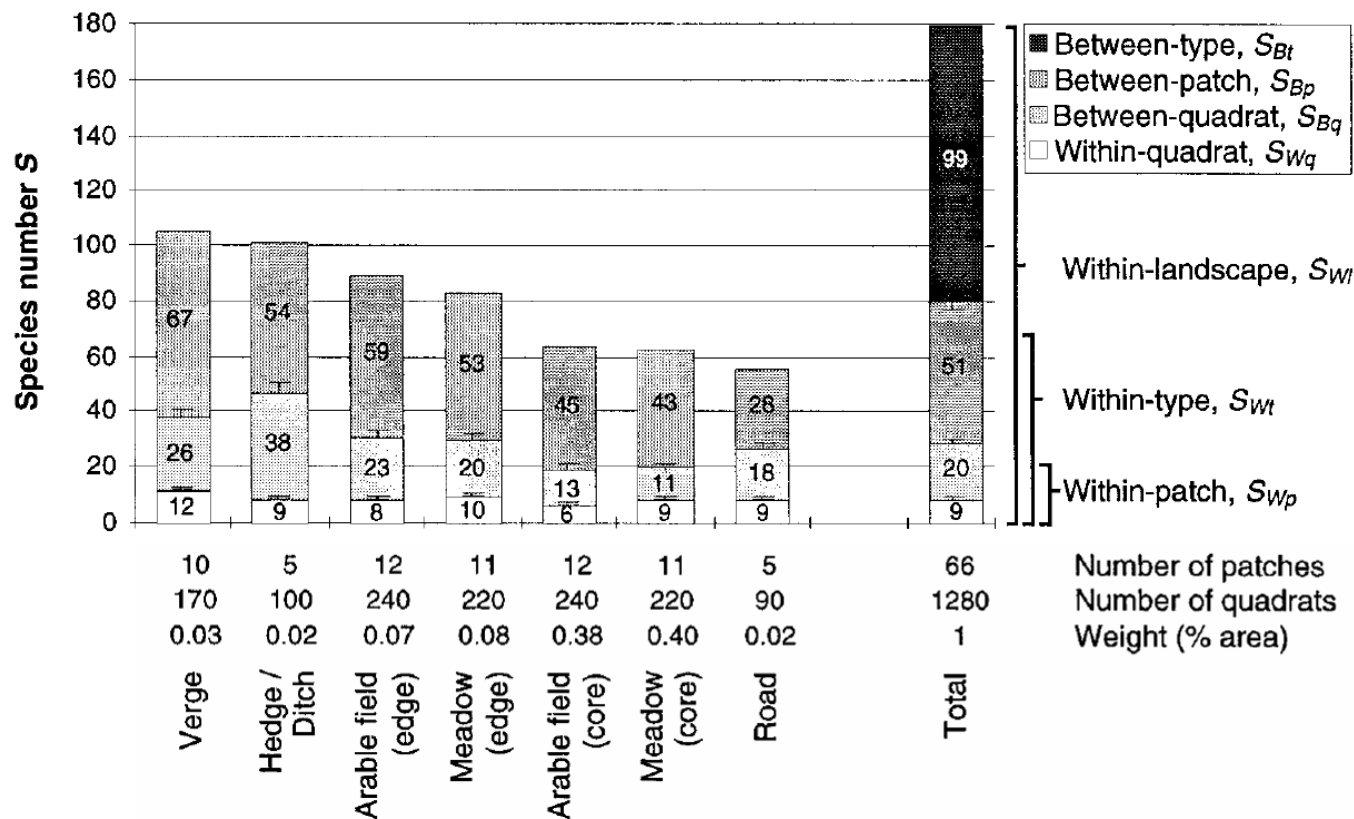
$$\beta = \gamma - \text{mean}(\alpha)$$

Výhoda: α i β jsou měřeny ve stejných jednotkách (zpravidla počet druhů, lze použít i index diverzity), a proto je lze přímo srovnávat

Beta diverzita

Aditivní rozklad diverzity na složky alfa a beta: příklad

Dělení diverzity rostlinných společenstev ve švýcarské zemědělské krajině mezi různé úrovně hierarchického uspořádání krajiny (kvadrát, ohraničená plocha jednoho biotopu, biotop, krajina)



Fylogenetická diverzita

PD – phylogenetic diversity (Faith 1992)

Nejkratší součet délek větví fylogenetického stromu spojující všechny druhy ve společenstvu

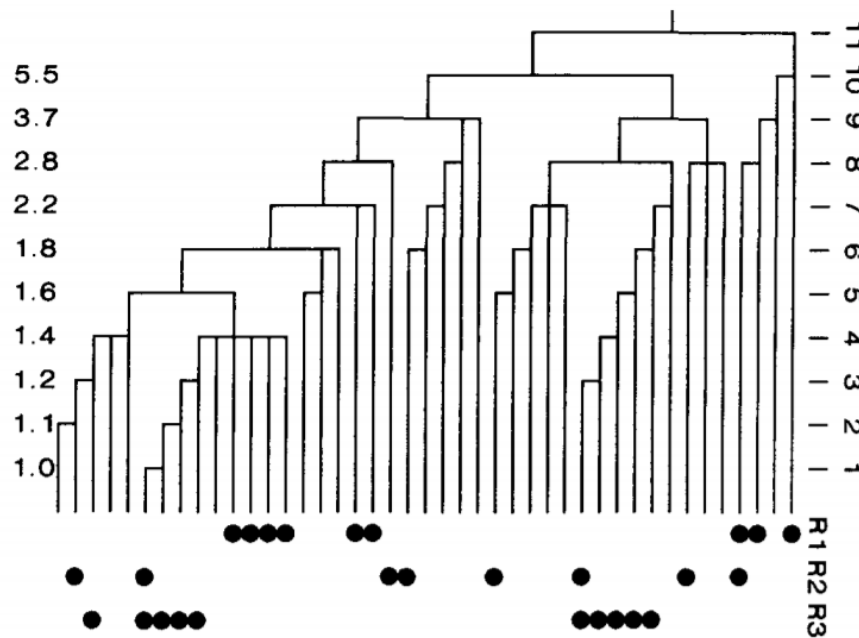


Fig. 3(a). The cladogram for bumble bee species, redrawn from Vane-Wright *et al.* (1991). The taxonomic diversity weights scale is shown at the left of the tree, and the scale for branch lengths is given at the right of the tree. At the bottom of the tree, the presence of a given species, for each of three hypothetical reserve areas (R1, R2, R3), is represented by a solid circle next to the corresponding terminal node on the tree.

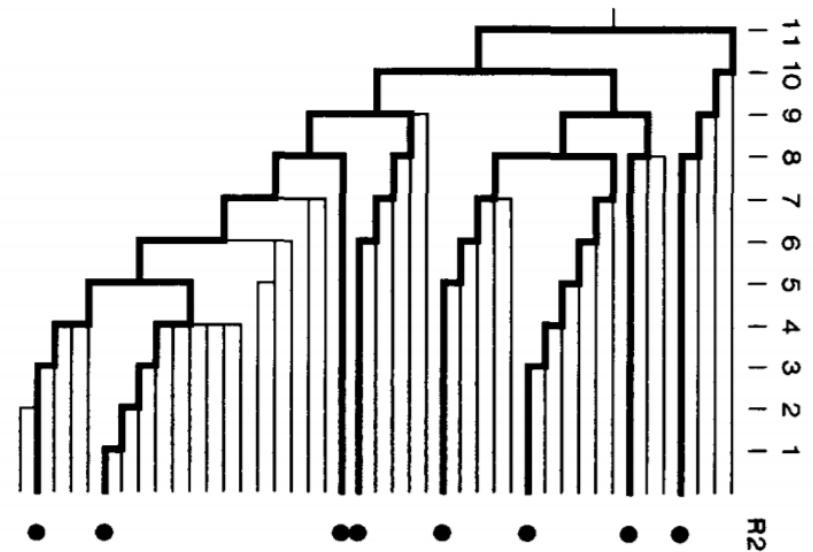
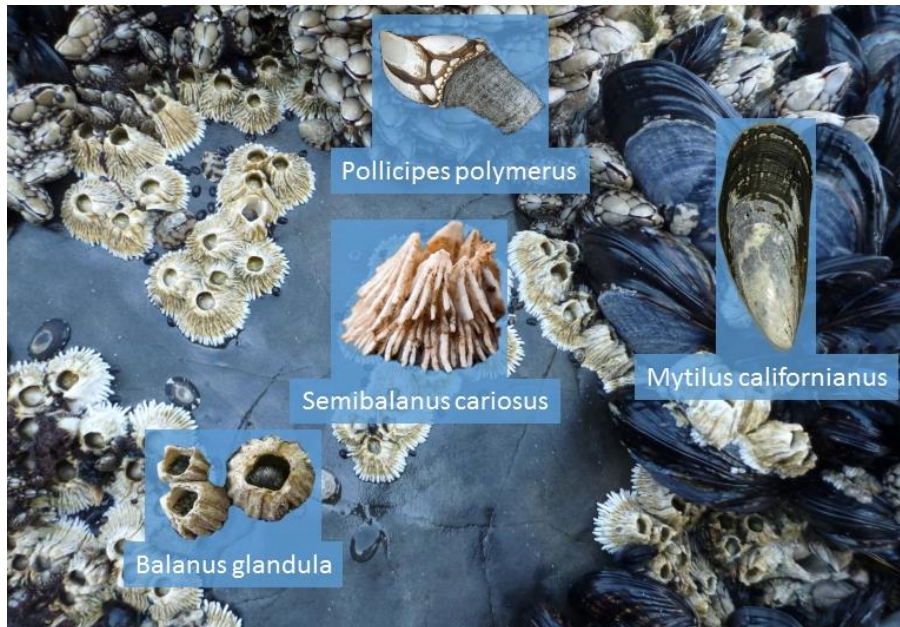


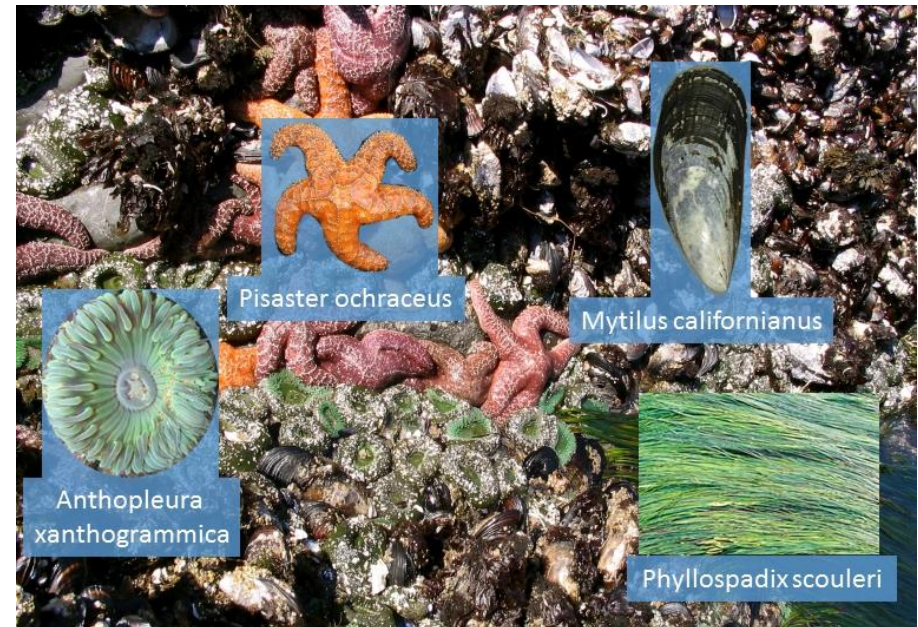
Fig. 3(b). The cladogram for bumble bee species, showing the minimum spanning path for the species found in R2. This reserve area shows highest phylogenetic diversity.

Funkční diverzita

Příklad: dvě společenstva skalnatého mořského pobřeží



4 druhy,
z toho 3 funkčně podobné (svijonožci)



4 druhy,
funkčně odlišné

Funkční diverzita

Měření

Průměrná nepodobnost mezi všemi páry druhů v měřených funkčních vlastnostech druhů (*traits*), např.

- velikost těla v dospělosti (kvantitativní)
- průměrná doba dožití jedince (kvantitativní)
- přítomnost vnější schránky (kategorická)
- přisedlý vs. mobilní organismus (kategorická)
- tvar těla (kategorická)

Kvantitativní a kategorická proměnné společně měří např. Gower's general coefficient of similarity (Gower 1971, *Biometrics*; další generalizace: Podani 1999, *Taxon*), který zpracovává i matice s chybějícími daty

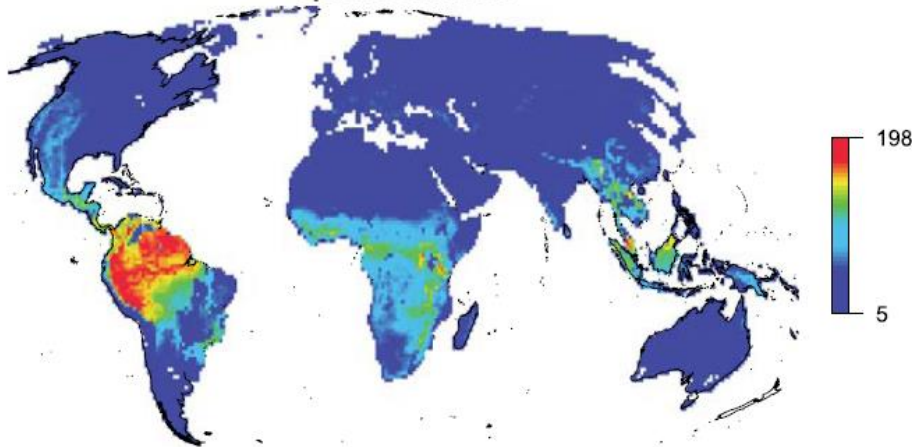
Dále existují míry jako

- funkční ekvitabilita
- funkční nepodobnost mezi vzorky
- funkční beta-diverzita

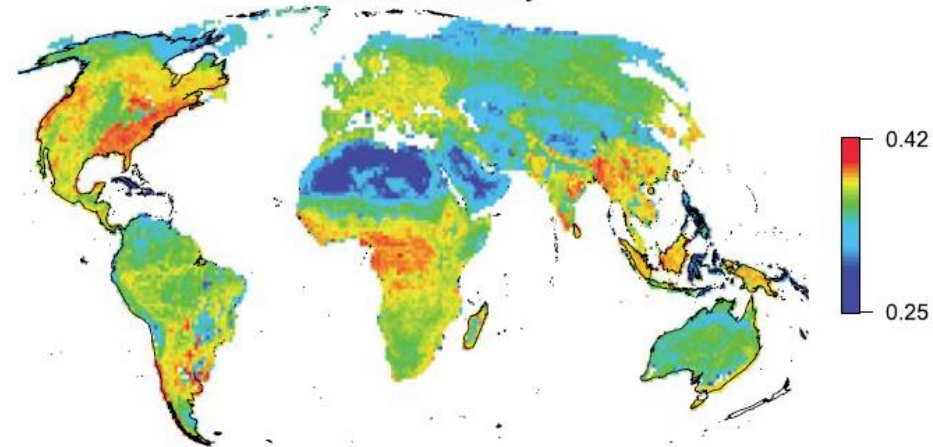
Druhová, fylogenetická a funkční diverzita

Příklad: Srovnání druhové, funkční a fylogenetické diverzity savců

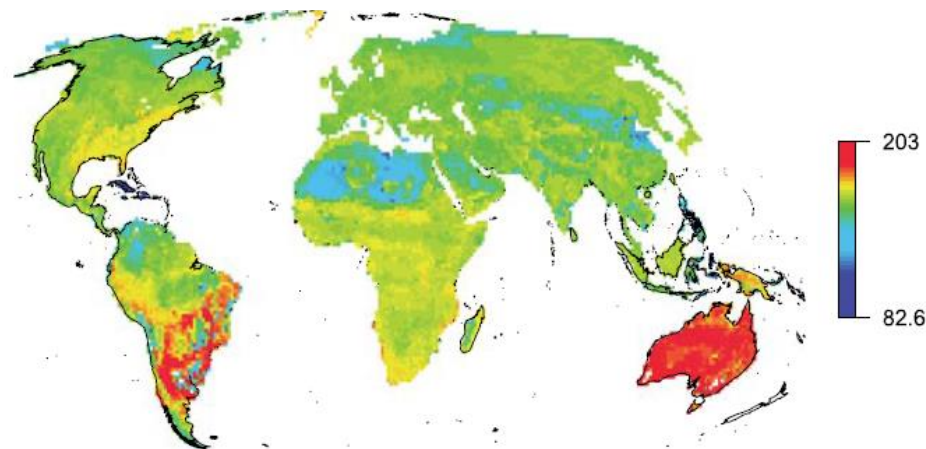
Species richness



Functional diversity

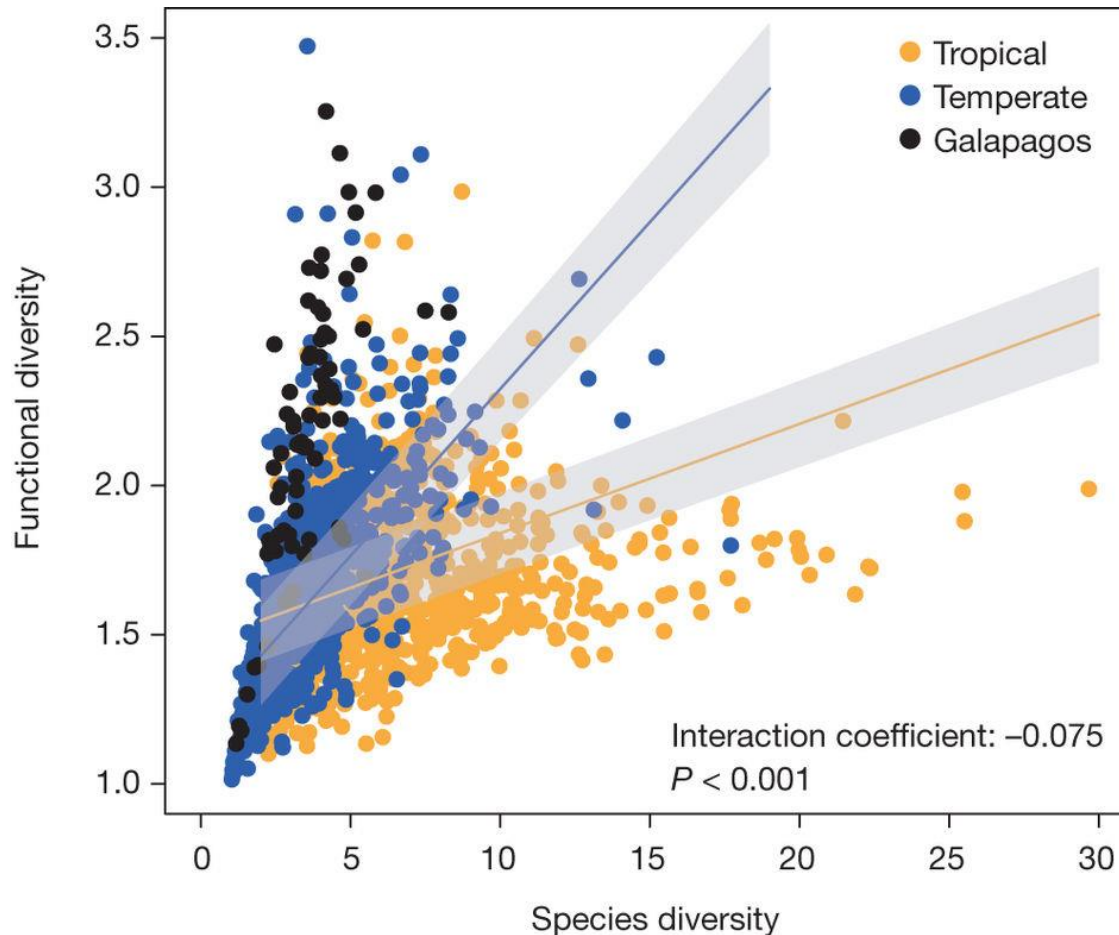


MPD (mean phylogenetic distance)



Druhová, fylogenetická a funkční diverzita

Příklad: Srovnání druhové a funkční diverzity korálových ryb různých oblastí



Fylogenetická a funkční diverzita

Ke čtení: Pavoine & Bonsall 2011, *Biological Reviews*

BIOLOGICAL
REVIEWS

Cambridge
Philosophical Society

Biol. Rev. (2011), **86**, pp. 792–812.
doi: 10.1111/j.1469-185X.2010.00171.x

792

Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach

S. Pavoine^{1,2*} and M. B. Bonsall^{1,3}

¹ *Mathematical Ecology Research Group, Department of Zoology, University of Oxford, South Parks Road, Oxford, OX1 3PS, UK*

² *Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité, UMR 7204 MNHN-CNRS-UPMC, 61 rue Buffon, 75005 Paris, France*

³ *St. Peter's College, New Inn Hall Street, Oxford, OX1 2DL, UK*