

ŁUKASZ B. GŁOWACKI*

**BIOMONITORING A PRAWDZIWA RÓŻNORODNOŚĆ RZĘDU
PIERWSZEGO**

BIOMONITORING AND THE TRUE DIVERSITY OF ORDER ONE

Katedra Ekologii i Zoologii Kregowców
Wydział Biologii i Ochrony Środowiska
Uniwersytet Łódzki
ul. Banacha 12/16, 90-237 Łódź

ABSTRACT

Diversity measures are important nonparametric tools of community study in biomonitoring research, which is gaining importance in freshwater fish assessment for angling purposes. Yet the full potential of the measures has been theoretically explained only in recent years, which is one cause why they are still too little appreciated by the fishery scientific community. Another cause is perhaps lack of easy and extensive presentations of the newly discovered qualities and application possibilities of these measures, including respective calculations. The present study is an attempt to present the advance in diversity measure assessment and understanding that has occurred in recent years using simple examples related to freshwater fishery research.

Key words: biodiversity, alpha, beta, gamma, hierarchical partitioning, meta-community.

* Autor do korespondencji: glowacki@biol.uni.lodz.pl

1. WSTĘP

Biomonitoring dla celów wędkarskich to oceny i porównywanie populacji i zespołów ryb w wodach tych samych i na ogół znacznych obszarów (np. zlewni) w podobnych i z reguły znacznych odstępach czasu. Oceny te są dość bezproblemowe w przypadku populacji poszczególnych gatunków, jednakże dużo bardziej skomplikowane i kłopotliwe w przypadku zespołów gatunków. W przypadku zespołów trudniej jest bowiem odpowiedzieć na pytanie: czy region jest homogeniczny, czy też składa się z odmiennych części, co wyraża się odmiennością występujących tam zespołów organizmów? Jeśli zaś zespoły są odmierne, to jak bardzo różnią się od siebie? Tylko poprawne odpowiedzi na te pytania mogą określić właściwy sposób rozdysponowania środków ochrony w badanym regionie (Jost i inni 2010). Ponieważ uzyskanie powyższych odpowiedzi zależy od użytych metod badawczych, nowe narzędzia dostępne dla oceny zespołów zasługują na stałe zainteresowanie.

Jedną z najważniejszych kategorii oceny zespołów są miary różnorodności. Są one stosowane od dziesięcioleci ze względu na ich nieparametryczność oraz wszechstronność zastosowań. Mogą być używane z danymi dotyczącymi liczebności, bądź udziałów biomas poszczególnych gatunków w biomasie zespołu: mówimy wtedy o różnorodności gatunkowej. Można je również dobrze użyć do dowolnego poziomu taksonomicznego i mamy wtedy do czynienia z różnorodnością na danym poziomie, a więc dotyczącą rodzajów, rodzin, itp. Zastosowanie ich z kolei do gildii, czyli grup gatunków o podobnych cechach (np. rozrodczych czy troficznych), dostarcza oceny tzw. różnorodności funkcjonalnej (Magurran, 2004).

Przez bardzo długi okres czasu zastosowanie miar różnorodności było jednak ograniczone ich nie do końca jasnymi właściwościami. Wiele wątpliwości rozwiązały badania wykonane w ostatnich kilku latach przede wszystkim przez Josta (2006, 2007) (Głowacki 2009) oraz Tuomisto (2010a, 2010b), a miary te są coraz powszechniej stosowane, również w ekologii organizmów żyjących w wodach słodkich (Clarke i inni 2010, Higgins 2010, Głowacki i Penczak 2012, Głowacki i Penczak 2013). Niniejsze studium stara się przedstawić ten postęp który dokonał się w rozumieniu miar różnorodności, stosując proste przykłady związane z problematyką biomonitoringu wód śródlądowych.

2. MIARY RÓŻNORODNOŚCI I PRZYKŁADY ICH ZASTOSOWAŃ

Z wielu miar stosowanych jako miary różnorodności najpowszechniej używanymi są miary Shannona(-Wienera, lub -Weavera) (Shannon 1948) (H) i Simpsona (D) (Simpson 1949)(ta druga najczęściej w postaci tzw. Gini-Simpsona) (Lande 1996, Jost 2007), wyrażane wzorami:

$$H = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \text{ oraz } D = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2,$$

gdzie p_i to udział danej kategorii (np. liczebności czy biomasy gatunku i) w zespole, a S to całkowita liczba kategorii w zespole.

Wartość każdej z tych dwóch miar wzrasta wraz ze wzrostem liczby kategorii oraz ze zmniejszaniem się różnic pomiędzy kategoriami. Jednakże na zmiany te większy wpływ mają gatunki rzadkie w przypadku pierwszej, a gatunki pospolite w przypadku drugiej miary. Z kolei wartości minimalne (czyli oznaczające najniższą różnorodność) obie miary osiągają wtedy, kiedy „zespół” składa się z jednego gatunku. Opisy obu miar, użycie i zalety są przedstawione w niezliczonych podręcznikach i kompendiach publikowanych od lat po dziś dzień (np. Begon i inni 2006, Jorgensen i Fath 2009, Krebs 2011). Jednak równie długo znane są ich słabości jako miar różnorodności (Hill 1973, Jost 2006, 2007), które wynikają przede wszystkim z tego, że ani jedna ani druga miara nie była opracowana dla celów badania różnorodności, a jedynie zapożyczona z innych dziedzin nauki. Pierwsza istotna wada, to brak cechy tzw. podwajalności (ang. doubling property, Hill 1973, Jost 2006, 2007). Cecha ta polega na tym, że podwojenie liczby gatunków zespołu w takich samych jak pierwotne gatunki liczebnościach, powinno, zgodnie z naszą intuicją, spowodować dwukrotny wzrost wartości różnorodności. Niestety, nie jest tak ani w przypadku miary Shannona ani Gini-Simpsona. Ilustruje to Przykład nr 1:

Przykład 1:

Nasz pierwotny zespół składa się z dwóch gatunków występujących w następujących liczebnościach:

Zespół \ Gatunek	A	B
1	1	2

Wartość miary Shannona tego zespołu wynosi:

$$H_1 = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i = -\left[\left(\frac{1}{3} \ln \frac{1}{3}\right) + \left(\frac{2}{3} \ln \frac{2}{3}\right)\right] = [-(0,366) + (0,270)] = 0,636$$

Dodajmy do powyższego zespołu dwa gatunki o takich samych liczebnościach:

Zespół \ Gatunek	A	B	C	D
2	1	2	1	2

Wartość Shannona tego nowego zespołu wynosi:

$$H_2 = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i = -\left[\left(\frac{1}{6} \ln \frac{1}{6}\right) + \left(\frac{1}{3} \ln \frac{1}{3}\right) + \left(\frac{1}{6} \ln \frac{1}{6}\right) + \left(\frac{1}{3} \ln \frac{1}{3}\right)\right] =$$

$$= [-(0,299) + (-0,366) + (-0,299) + (-0,366)] = 1,33$$

a więc:

$$0,636 \times 2 = 1,272 \neq 1,33$$

Podobnie w przypadku miary Gini-Simpsona; analogiczne wartości dla tych dwóch zespołów wynoszą:

$$D_1 = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 = 1 - \left[\left(\frac{1}{3}\right)^2 + \left(\frac{2}{3}\right)^2 \right] = 1 - \left[\frac{1}{9} + \frac{4}{9} \right] = 1 - \frac{5}{9} = 0,44$$

$$D_2 = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 = 1 - \left[\left(\frac{1}{6}\right)^2 + \left(\frac{2}{6}\right)^2 + \left(\frac{1}{6}\right)^2 + \left(\frac{2}{6}\right)^2 \right] = 1 - \frac{10}{36} = 0,72$$

a więc:

$$0,44 \times 2 = 0,88 \neq 0,72$$

Odstępstwa od cechy podwajalności są tutaj niewielkie, ale nasilają się wraz ze wzrostem liczby gatunków. Jedną z nielicznych miar różnorodności, która spełnia wymóg podwajalności, jest tzw. prawdziwa różnorodność rzędu pierwszego (Hill 1973, Jost 2006, 2007). Jest ona podstawą logarytmów naturalnych podniesioną do potęgi miary Shannona (H), czyli (w zależności od przyjętego typu notacji):

$${}^1D = \exp\left(-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i\right) = e^{\left(-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i\right)} = e^H$$

Różnorodność 1D jest identyczna, zarówno pod względem wartości jak i samej funkcji, z N_1 (Hill 1973). Jednakże symbol D (ang. diversity), zaproponowany przez Josta (2007) przyjął się już powszechnie w literaturze przedmiotu (Jurasinski i Koch 2010, Tuomisto 2010a) i będzie on używany również w tym artykule. Indeks górny znajdujący się przed symbolem głównym oznacza tzw. rząd różnorodności (który nie jest objaśniony ze względu na ograniczoną objętość publikacji). Indeks ten ma tę dodatkową zaletę, że zapobiega pomyleniu prawdziwej różnorodności z miarą Simpsona, która najczęściej również jest oznaczana w literaturze przedmiotu symbolem D , nigdy jednak z poprzedzającym indeksem.

W Przykładzie nr 2 pokazano, że wartość prawdziwej różnorodności zastosowanej do tych samych zespołów które użyte były w Przykładzie nr 1 zachowuje się tak, jak byśmy tego oczekiwali. W Przykładzie nr 2 1D_1 to prawdziwa różnorodność zespołu nr 1, a 1D_2 zespołu nr 2.

Przykład 2:

$$\begin{aligned}
{}^1D_1 &= \exp\left[-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i\right] = \exp\left\{-\left[\left(\frac{1}{3} \ln \frac{1}{3}\right) + \left(\frac{2}{3} \ln \frac{2}{3}\right)\right]\right\} = \\
&= \exp\left\{-\left[(0,333 \times -1,1) + (0,666 \times -0,406)\right]\right\} = \\
&= \exp\left[-(-0,366) + (-0,270)\right] = \exp(0,636) = e^{(0,636)} = 2,7182818^{(0,636)} = 1,89 \\
{}^1D_2 &= \exp\left[-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i\right] = \exp\left\{-\left[\left(\frac{1}{6} \ln \frac{1}{6}\right) + \left(\frac{1}{3} \ln \frac{1}{3}\right) + \left(\frac{1}{6} \ln \frac{1}{6}\right) + \left(\frac{1}{3} \ln \frac{1}{3}\right)\right]\right\} = \\
&= e^{(1,33)} = 2,7182818^{(1,33)} = 3,78
\end{aligned}$$

a więc:

$$1,89 \times 2 = 3,78$$

Powyżej liczona prawdziwa różnorodność rzędu pierwszego może być stosowana do porównywania zespołów o ile wymiana gatunków pomiędzy tymi zespołami, tzn. zniknięcie czy pojawienie się nowych gatunków w drugim zespole, bądź też jedynie zmiana liczebności poszczególnych gatunków pomiędzy zespołami, nie jest istotna (np. Głowacki i Penczak 2012). W przeciwnym jednak przypadku, co często może mieć miejsce gdy porównujemy zespoły po długim okresie czasu, powinniśmy zbadać aż trzy kategorie różnorodności: różnorodność wewnątrz zespołów (alfa), pomiędzy zespołami (beta) oraz ich połączenie (gamma). Od dawna istnieją dwie koncepcje (paradygmaty czy modele) takiego połączenia, choć odnośna procedura obliczeniowa nazywana jest zwykle partycjonowaniem lub dekompozycją różnorodności gamma. Modele te to:

a) addytywny, czyli dodawczy: $\text{gamma} = \text{alfa} + \text{beta}$ (Shannon 1948, Lande 1996, Crist i inni 2003)

oraz

b) multiplikatywny, czyli mnożnikowy: $\text{gamma} = \text{alfa} \times \text{beta}$ (MacArthur 1965, Whittaker 1972, Jost 2006).

Jeśli chcemy znać dokładny obraz różnorodności, musimy obliczyć wszystkie trzy kategorie (Głowacki 2009). Do niedawna realizowano jedynie pierwszy paradygmat i tylko przy pomocy miar Shannona i Simpsona (oraz bogactwa gatunkowego) (Lande 1996, Wagner i inni 2000, Crist i inni 2003). Jednakże okupione to było jeszcze inną istotną wadą poza tą wspomnianą powyżej: ukrytą zależnością różnorodności beta od alfa (Jost 2006, 2007). Wada ta jest bardzo niekorzystna, bowiem różnorodność alfa i beta opisują całkowicie odmienne cechy układu zespołów (Jost 2007) i w związku z tym ich ocena powinna być całkowicie niezależna. Innymi słowy, poprawnie partycjonowalna miara różnorodności powinna być tak skonstruowana, aby różnorodność beta miała możliwość przyjmowania zarówno niskiej jak i wysokiej wartości przy zarówno niskiej jak i wysokiej różnorodności alfa.

Stosując dekompozycję różnorodności gamma układu zespołów obliczoną przy użyciu miar Shannona lub Simpsona taka niezależna ocena nie jest generalnie możliwa (w przypadku miary Gini-Simpsona jest możliwa tylko w przypadku zespołów o jednakowych wagach, czyli np. liczebnościach wszystkich gatunków). Dekomponując miarę Shannona lub Simpsona, zależność różnorodności beta od alfa jest niewielka przy niewielkich liczbach badanych kategorii (np. liczebności gatunków), ale w miarę wzrostu tej liczby coraz bardziej nasila się i redukuje nominalną wartość różnorodności beta, niezależnie od tego, czy faktycznie jest ona wysoka, czy nie. Przy dużej liczbie gatunków różnorodność alfa bowiem miała będzie wysoką wartość, o ile zespół nie jest bardzo zdominowany przez nieliczne gatunki. Stosując więc którąś z tych miar, porównywane zespoły o licznych gatunkach mogą nie mieć w ogóle gatunków wspólnych (czyli ich różnorodność beta jest faktycznie wysoka), a ich niska (nominalnie) różnorodność beta błędnie wskazywać będzie, że zespoły te prawie się od siebie nie różnią.

Jak odkryto także zupełnie niedawno (Jost 2006, 2007), dopiero tutaj prawdziwa różnorodność rzędu pierwszego ujawnia swe największe znaczenie. Jest ona bowiem jedyną miarą, która nie jest obciążona wadą zależności kategorii beta od alfa w przypadku dekompozycji różnorodności (a także oczywiście wadą braku cechy podwajalności) jeśli zespoły różnią się wagami (czyli w przypadku liczebności gatunków łącznymi liczebnościami każdego z zespołów). Prawdziwa różnorodność rzędu pierwszego może być jednak poprawnie dekomponowana jedynie multiplikatywnie. Wzory obliczania różnorodności alfa, beta, i ich iloczynu, czyli gamma, podał Jost (2006, 2007). Ponieważ wykonywanie i zastosowanie tych obliczeń wzbudza czasami wątpliwości, podaję szczegółowy opis, a potem przykład, jak powinny one wyglądać. Ciekawe przypadki partycjonowania prawdziwej różnorodności rzędu pierwszego dotyczące badań wykonywanych w słodkowodnej ichtiologii i ekologii makrobezkręgowców znaleźć można na przykład w pracach Clarke i inni (2010), czy Higgins (2010).

Najpierw musimy obliczyć wagi poszczególnych zespołów. W tym celu sumujemy wartości liczebności (tak jak tutaj), biomasy, czy jakiegokolwiek innego parametru każdego z nich według poniższych modeli. Oczywiście wagi te mogą być zupełnie różne w przypadku różnych parametrów. Posługujemy się tutaj wzorami:

$$suma_1 = \sum_{i=1}^S p_{i1}, suma_2 = \sum_{i=1}^S p_{i2}, \dots$$

$$suma_{cat} = suma_1 + suma_2 + \dots$$

$$w_1 = \frac{suma_1}{suma_{cat}}, w_2 = \frac{suma_2}{suma_{cat}}, \dots$$

gdzie S jest liczbą gatunków, $suma$ jest sumą liczebności (biomasy, itp.) gatunków danego zespołu składającego się z gatunków i , których udziały w zespołach wynoszą p_i , a $suma_{cat}$ to suma wszystkich zespołów. Mając wagi przystępujemy do właściwego liczenia prawdziwej różnorodności alfa naszych zespołów (Jost 2007; równanie 17a):

$${}^1D_\alpha = \exp \left[-w_1 \sum_{i=1}^S (p_{i1} \ln p_{i1}) + -w_2 \sum_{i=1}^S (p_{i2} \ln p_{i2}) + \dots \right]$$

Czytelnik mógłby się tutaj spodziewać wzoru na różnorodność beta. Zostanie on jednak przedstawiony dopiero za chwilę, bowiem różnorodności beta rzędu pierwszego nie da się obliczyć bezpośrednio, nieznając różnorodności gamma. Inaczej mówiąc, różnorodność beta jest prostą funkcją różnorodności alfa i gamma (Jost 2007). Niemniej, jest ona od różnorodności alfa niezależna w tym sensie, że może przyjmować, jak wspomniano powyżej, dowolne wartości. Obliczamy więc różnorodność gamma, posługując się wzorem (Jost 2007, równanie 17b):

$${}^1D_\gamma = \exp \left[\sum_{i=1}^S - (w_1 p_{i1} + w_2 p_{i2} + \dots) \times \ln (w_1 p_{i1} + w_2 p_{i2} + \dots) \right]$$

a dopiero na koniec różnorodność beta naszych zespołów (Jost 2007, równanie 17c):

$${}^1D_\beta = {}^1D_\gamma / {}^1D_\alpha$$

Prześledźmy to na przykładzie.

Przykład 3:

Posłużę się tutaj tymi samymi co poprzednio, prostymi, bo kilkogatunkowymi przykładami:

Gatunek \ Zespół	A	B	C	D
1	1	2	0	0
2	1	2	1	2

W naszym przykładzie wagi poszczególnych zespołów wynoszą:

$$suma_1 = p_{A1} + p_{B1} + p_{C1} + p_{D1} = 1 + 2 + 0 + 0 = 3$$

$$suma_2 = p_{A2} + p_{B2} + p_{C2} + p_{D2} = 1 + 2 + 1 + 2 = 6$$

$$suma_{cat} = 3 + 6 = 9$$

$$w_1 = \frac{3}{9} = 0,333; w_2 = \frac{6}{9} = 0,666$$

gdzie $suma_1$ i $suma_2$ to sumy poszczególnych, a $suma_{cat}$ to suma wszystkich (tutaj dwóch) zespołów. Z kolei prawdziwa różnorodność alfa wynosi:

$${}^1D_\alpha = \exp \left[-w_1 \sum_{i=1}^S (p_{i1} \ln p_{i1}) + -w_2 \sum_{i=1}^S (p_{i2} \ln p_{i2}) + \dots \right]$$

Ponieważ liczebności gatunków liczone są jako ich udziały w całkowitej liczebności zespołu, otrzymujemy:

$${}^1D_\alpha = \exp \left[-0,333 \left[\left(\frac{1}{3} \ln \frac{1}{3} \right) + \left(\frac{2}{3} \ln \frac{2}{3} \right) + \left(\frac{0}{3} \ln \frac{0}{3} \right) + \left(\frac{0}{3} \ln \frac{0}{3} \right) \right] + \right. \\ \left. -0,666 \left[\left(\frac{1}{6} \ln \frac{1}{6} \right) + \left(\frac{2}{6} \ln \frac{2}{6} \right) + \left(\frac{1}{6} \ln \frac{1}{6} \right) + \left(\frac{2}{6} \ln \frac{2}{6} \right) \right] \right]$$

Zwróćmy jednak uwagę, że w wypadku gatunków o zerowej liczebności nie możemy wykonać obliczenia iloczynu wartości zero przez logarytm zera, bowiem logarytm zera jest nieokreślony. Z tego powodu wyrażenia dotyczące liczebności zero muszą być w obliczeniach pomijane. Pomijamy więc liczebności zerowe, zamieniamy ułamki zwykłe na dziesiętne i mnożymy je przez ich logarytmy, a następnie podnosimy podstawę logarytmów naturalnych do potęgi obliczonego wykładnika, otrzymując:

$${}^1D_\alpha = \exp \left[\begin{array}{l} -0,333[(0,333 \times -1,100) + (0,666 \times -0,405)] + \\ -0,666[(0,167 \times -1,790) + (0,333 \times -1,100)] \\ + (0,167 \times -1,790) + (0,333 \times -1,100) \end{array} \right] = \\ = \exp(1,099) = e^{(1,099)} = 2,7182818^{(1,099)} = 3,001$$

Z kolei prawdziwa różnorodność gamma wygląda w naszym przykładzie następująco:

$${}^1D_\gamma = \exp \left[\sum_{i=1}^S - (w_1 p_{i1} + w_2 p_{i2} + \dots) \times \ln(w_1 p_{i1} + w_2 p_{i2} + \dots) \right], \text{ czyli}$$

$$\begin{aligned}
{}^1D_\gamma &= \exp \left[\begin{aligned} & -[(w_1 p_{A1} + w_2 p_{A2}) \times \ln(w_1 p_{A1} + w_2 p_{A2})] + \\ & -[(w_1 p_{B1} + w_2 p_{B2}) \times \ln(w_1 p_{B1} + w_2 p_{B2})] + \\ & -[(w_1 p_{C1} + w_2 p_{C2}) \times \ln(w_1 p_{C1} + w_2 p_{C2})] + \\ & -[(w_1 p_{D1} + w_2 p_{D2}) \times \ln(w_1 p_{D1} + w_2 p_{D2})] \end{aligned} \right] = \\
&= \exp \left[\begin{aligned} & -\left\{ \left[(0,333 \times \frac{1}{3}) + (0,666 \times \frac{1}{6}) \right] \times \ln \left[(0,333 \times \frac{1}{3}) + (0,666 \times \frac{1}{6}) \right] \right\} + \\ & -\left\{ \left[(0,333 \times \frac{2}{3}) + (0,666 \times \frac{2}{6}) \right] \times \ln \left[(0,333 \times \frac{2}{3}) + (0,666 \times \frac{2}{6}) \right] \right\} + \\ & -\left\{ \left[(0,333 \times \frac{0}{3}) + (0,666 \times \frac{1}{6}) \right] \times \ln \left[(0,333 \times \frac{0}{3}) + (0,666 \times \frac{1}{6}) \right] \right\} + \\ & -\left\{ \left[(0,333 \times \frac{0}{3}) + (0,666 \times \frac{2}{6}) \right] \times \ln \left[(0,333 \times \frac{0}{3}) + (0,666 \times \frac{2}{6}) \right] \right\} \end{aligned} \right] = \\
&= \exp \left[\begin{aligned} & -[(0,222 \times \ln 0,222) + (0,444 \times \ln 0,444)] + \\ & (0,111 \times \ln 0,111) + (0,222 \times \ln 0,222) \end{aligned} \right] = \\
&= \exp \left[\begin{aligned} & -[(0,222 \times -1,505) + (0,444 \times -0,812)] + \\ & (0,111 \times -2,198) + (0,222 \times -1,505) \end{aligned} \right] = \\
&= e^{(1,273)} = 2,7182818^{(1,273)} = 3,572
\end{aligned}$$

W końcu dochodzimy do prawdziwej różnorodności beta, która równa się:

$${}^1D_\beta = 3,572/3,001 = 1,191$$

Wartość ${}^1D_\beta$ oznacza wartość zdefiniowanej powyżej wymiany gatunków pomiędzy próbami. Wydaje się, że otrzymana tutaj wartość różnorodności beta jest niska w porównaniu z wartościami alfa i gamma. Pamiętajmy jednak, że wartość maksymalna różnorodności beta (w naszym przypadku wynosiłaby ona 2) wystąpić może jedynie w przypadku wykluczania się gatunków pomiędzy zespołami, czyli takiego układu, kiedy każdy zespół posiada zupełnie inne gatunki. Poza tym, wszystkie gatunki musiałyby wówczas występować w takiej samej liczebności bezwzględnej: jest to sytuacja w praktyce zupełnie nieprawdopodobna.

Różnorodność alfa rzędu pierwszego obliczona powyżej jest średnią różnorodnością alfa dwóch badanych zespołów. Różnorodność liczona oddzielnie (tak jak to robiliśmy na początku rozważań) dla każdego zespołu (która jest wtedy różnorodnością alfa i gamma jednocześnie) jest na ogół inna, bowiem wówczas waga każdego zespołu wynosi oczywiście 1. Ważnym jest, aby przy obliczeniach uwzględniających partycjonowanie różnorodności nie pomylić średniej wartości różnorodności alfa z wartością różnorodności alfa/gamma któregoś z zespołów.

Wartość ${}^1D_\beta$ zawiera się zawsze pomiędzy jednością (kiedy próby są identyczne) a liczbą porównywanych zespołów, czyli w naszym przypadku liczbą dwa. Dzięki temu możemy uniezależnić ocenę wartości beta od liczby

porównywanych zespołów, traktując otrzymaną z wyliczeń bezwzględną wartość beta jako ułamek (albo procent) możliwej maksymalnej wartości różnorodności beta danej grupy zespołów, stosując zasadę standaryzacji opisaną np. przez Legendre i Legendre (1998):

$${}^1D_{stan} = \frac{{}^1D - {}^1D_{min}}{{}^1D_{max} - {}^1D_{min}}$$

w naszym przykładzie ${}^1D_{min} = 1$, a ${}^1D_{max} = 2$.

Powyżej przedstawiona procedura liczenia różnorodności gamma zachowuje matematyczną elegancję. Można jednak pójść na skróty, bowiem różnorodność gamma jest jednocześnie całkowitą różnorodnością sum liczebności gatunków metazespołu składającego się z naszych dwóch zespołów, czyli:

Gatunek	A	B	C	D
Metazespół	2	4	1	2

W związku z tym różnorodność alfa tego metazespołu (a jednocześnie jego różnorodność gamma) wynosić będzie:

Przykład 4:

$$\begin{aligned} {}^1D_{\alpha/\gamma(\text{Metazespół})} &= \exp\left[-\sum_{i=1}^S (p_i \ln p_i)\right] = \exp\left[-\left[\left(\frac{2}{9} \ln \frac{2}{9}\right) + \left(\frac{4}{9} \ln \frac{4}{9}\right) + \left(\frac{1}{9} \ln \frac{1}{9}\right) + \left(\frac{2}{9} \ln \frac{2}{9}\right)\right]\right] = \\ &= e^{(1,273)} = 2,7182818^{(1,273)} = 3,572 \end{aligned}$$

Partycjonowanie prawdziwej różnorodności rzędu pierwszego może być wielopoziomowe. Po co je jednak wykonywać? Po to, aby stwierdzić w jakim stopniu do całkowitej różnorodności przyczyniają się poszczególne poziomy. Powiedzmy, że badamy zespoły w dwóch rzekach. Możemy być wówczas zainteresowani tym, w jakim stopniu różnice w różnorodności wynikają z różnic pomiędzy zespołami na stanowiskach (co stanowi różnorodność na pierwszym poziomie), a w jakiej z różnic pomiędzy tymi rzekami (co stanowi różnorodność na drugim poziomie). Może się przecież zdarzyć, że stanowiska są bardziej różne niż rzeki, ale może zaistnieć również sytuacja odwrotna. Jest to zilustrowane poniżej. Rozszerzmy nasz przykładowy metazespół o kopie dotychczasowych zespołów oraz dodajmy jeszcze jeden zespół, tak aby pozbyć się natrętnej symetrii gatunków i liczebności:

Zespół \ Gatunek	A	B	C	D
1	1	2	0	0
2	1	2	0	0
3	1	2	1	2
4	1	2	1	2
5	3	1	4	0

Przyjmijmy teraz, że zespoły 1 i 2 pochodzą ze stanowisk rozmieszczonych wzdłuż jednej rzeki, a zespoły 3, 4 i 5 wzdłuż drugiej. Zauważmy, że w celu zrealizowania wielopoziomowego partycjonowania, musi się ono stosować do następującego ogólnego modelu (Głowacki i inni 2010):

$${}^1D_\gamma = {}^1D_{\alpha 1} {}^1D_{\beta 1} {}^1D_{\beta 2} \dots {}^1D_{\beta K}$$

gdzie K to liczba poziomów. Konkretny model dwupoziomowego partycjonowania naszego przykładowego układu zespołów będzie miał natomiast postać:

$${}^1D_\gamma = {}^1D_{\alpha 1} {}^1D_{\beta 1} {}^1D_{\beta 2}$$

gdzie ${}^1D_{\beta 1}$ to różnorodność beta na poziomie stanowisk (czyli różnice w różnorodności pomiędzy stanowiskami), a ${}^1D_{\beta 2}$ to różnice w różnorodności pomiędzy rzekami. Do obliczeń potrzebujemy przede wszystkim średniej różnorodności alfa pięciu zespołów oraz ich różnorodności beta. Zaczynamy liczyć tak jak poprzednio w przypadku dwóch zespołów (a obecnie pięciu) i otrzymujemy wartości ${}^1D_\alpha$, ${}^1D_\beta$ oraz ${}^1D_\gamma$. Jednakże otrzymana teraz różnorodność beta jest iloczynem różnorodności beta pierwszego i drugiego poziomu, czyli iloczynem ${}^1D_{\beta 1}$ i ${}^1D_{\beta 2}$ (a w gruncie rzeczy wszystkich poziomów jakie moglibyśmy wyróżnić). Skąd wziąć wartości różnorodności beta na poszczególnych poziomach? Otóż, aby je uzyskać, łączymy nasze pierwsze dwa zespoły (czyli z pierwszej rzeki) w jeden metazespół oraz kolejne trzy (czyli z drugiej rzeki) w drugi metazespół, traktujemy każdy z nich jako zespół początkowy drugiego poziomu i powtarzamy liczenie, otrzymując wartość, która tym razem jest różnorodnością beta drugiego poziomu, ${}^1D_{\beta 2}$. Mając wartość różnorodności beta tego drugiego, wyższego poziomu, możemy obliczyć wartość różnorodności beta pierwszego poziomu, ponieważ wystarczy nam do tego rozwiązanie poniższego równania z jedną niewiadomą:

$${}^1D_{\beta 1} = \frac{{}^1D_\gamma}{{}^1D_\alpha \times {}^1D_{\beta 2}}$$

Prześledźmy to na przykładzie.

Przykład 5:

Licząc tak jak w Przykładzie 3, otrzymujemy następujące wartości dla naszych pięciu zespołów:

$${}^1D_\alpha = 2,887; {}^1D_\beta = 1,332; {}^1D_\gamma = 3,845$$

Łączymy zespoły tak, jak to opisano powyżej:

Gatunek \ Metazespół	A	B	C	D
1	2	4	0	0
2	5	5	6	4

i powtarzamy liczenie, otrzymując ich różnorodność beta drugiego poziomu, która wynosi:

$${}^1D_{\beta 2} = 1,152$$

Teraz rozwiązujemy wspomniane równanie z jedną niewiadomą, otrzymując:

$${}^1D_{\beta 1} = 3,845 / (2,887 \times 1,152) = 1,156$$

Nominalnie różnorodność beta poziomu niższego z naszego przykładu (1,156), czyli różnica w różnorodności na stanowiskach, w bardzo podobnym stopniu przyczynia się do regionalnej (gamma) różnorodności jak różnorodność beta wyższego poziomu (1,152), czyli różnica wynikająca z różnic pomiędzy rzekami. Jednakże maksymalna wartość, jaką mogła osiągnąć różnorodność beta niższego poziomu, wynosi 5 (bo mieliśmy w sumie pięć zespołów/stanowisk), a wyższego poziomu jedynie 2 (bo mieliśmy tylko dwie rzeki). Jeśli więc ustandaryzujemy wartości różnorodności beta, tak jak to pokazano powyżej, różnice pomiędzy rzekami okażą się znacznie ważniejsze niż pomiędzy stanowiskami, z których pochodzą zespoły.

Postępując analogicznie do przedstawionego powyżej prostego przykładu, różnorodność beta można obliczyć na dowolnej liczbie poziomów, choć nasze równanie oczywiście stanie się bardziej skomplikowane, bo będzie musiało zawierać wartości różnorodności beta większej liczby owych poziomów. Aby partycjonować różnorodność na wielu poziomach musimy mieć więcej zespołów (stanowisk), ale przede wszystkim przejrzysty ekologiczny model, który chcemy zbadać. Poza tym, partycjonowanie układu zespołów musi mieć charakter hierarchiczny, choć, jak widać na naszym przykładzie, nie muszą to być układy tzw. zrównoważone, czyli zawierające równą liczbę elementów (tj. zespołów, stanowisk) w każdej partycji danego poziomu.

Wszystkie przedstawione w artykule obliczenia wykonywane były na logarytmach naturalnych. Jednakże zastosowana podstawa logarytmów nie ma znaczenia w przypadku prawdziwej różnorodności rzędu pierwszego. Logarytm przy dowolnej podstawie da takie same wartości różnorodności.

Zwróćmy na koniec uwagę, że wartości ${}^1D_\beta$ mogą być oczywiście stosowane w obliczeniach, w których wykorzystuje się sparowane odległości/podobieństwa pomiędzy zespołami, czyli takie gdzie wartości liczone są dla każdej pary zespołów oddzielnie (Głowacki i Penczak 2013). Tutaj również kategoria ta wolna jest od szeregu wad innych miar sparowanych odległości/podobieństw zespołów. Dodatkową cechą prawdziwej różnorodności rzędu pierwszego jest to, że przypisuje ona podobny wpływ na różnorodność zarówno gatunkom rzadkim jak i licznym, co pozytywnie odróżnia ją od miar Shannona i Simpsona.

3. SUMMARY

Biomonitoring for angling purposes are assessments and comparisons of populations and communities carried out in the water bodies of the same, and usually large (e.g. watershed) regions, and at usually long time intervals. The assessments are relatively simple in the case of single species' populations, but much more complicated and problematic in the case of communities. One of the most important tools of community assessment are diversity measures. This results from their being nonparametric and from their wide range of applicability. In fisheries, they may be used with fish abundance or density data, but also with the shares of given species in the biomass of the total community. In all these cases we deal with the category of species diversity. However, these measures may also be used equally well with data of any taxonomic level, and we then have to do with diversity at the given level: the genus, family, etc., level. In turn, when applied to reproductive and trophic guilds, the measures inform about the functional diversity of communities. Nevertheless, for many years the applicability of the measures was to some extent limited due to not quite clear properties of the diversity tools and methods of diversity measure application. Many doubts concerning these problems have been dispelled by the investigations of such theoretical diversity investigators as Jost (2006, 2007) or Tuomisto (2010a, b). The present study intends to present the advance that has taken place in diversity measurement in recent years, using simple examples related to freshwater biodiversity research. It is demonstrated that the true diversity of order one has a great advantage over the formerly used Shannon and Simpson measures. This regards particularly the true diversity's partitioning, as the true diversity of order one is the only measure that may be successively decomposed into meaningful alpha (within community) and beta (between community) parts in the case of communities whose total abundances (or other parameters studied) differ. The hierarchical partitioning of the true diversity of order one, which is another achievement, is also presented and explained in detail.

4. LITERATURA

- Begon M., Townsend C.R., Harper J.L. 2006. Ecology. From Individuals to Ecosystems. Blackwell Publishing. Malden, MA, USA, ss. 759.
- Clarke A., Mac Nally R., Bond N.R., Lake P.S. 2010. Conserving macroinvertebrate diversity in headwater streams: the relative importance of knowing the relative contributions of α and β diversity. *Diversity Distrib.*, 16, 725–736. doi:j.1472-4642.2010.00692.x
- Crist T.O., Veech J.A., Gering J.C., Summerville K.S. 2003. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. *Am. Nat.*, 162, 734–743. doi:10.1086/378901
- Higgins C.L. 2010. Patterns of functional and taxonomic organization of stream fishes: inferences based on α , β , and γ diversities. *Ecography*, 33, 678–687. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05958.x
- Hill M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54, 427–432. doi:10.2307/1934352
- Głowacki Ł. 2009. Co to jest „prawdziwa różnorodność” oraz partycjonowanie różnorodności? *Kosmos*, 58, 97–111.
- Głowacki Ł., Grzybkowska M., Dukowska M., Penczak T. 2010. Effects of damming a large lowland river on chironomids and fish assessed with the (multiplicative partitioning of) true/Hill biodiversity measure. *River Res. Applic.*, 27, 612–629. doi:10.1002/rra.1380
- Głowacki Ł., Penczak T. 2012. Large dam reservoirs are probably long-term oscillators of fish diversity. *J. Fish. Biol.*, 80, 2213–2235. doi:10.1111/j.1095-8649.2012.03274.x
- Głowacki Ł.B., Penczak T. 2013. Drivers of fish diversity, homogenization/differentiation, and species range expansions at the watershed scale. *Diversity Distrib.*, 00, 00–00. doi:10.1111/ddi.12039
- Jorgensen S.E., Fath B.D. 2009. *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, ss. 4156.
- Jost L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363–375. doi:10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x
- Jost L. 2007. Partitioning diversity into meaningful alpha and beta components. *Ecology*, 88, 2427–2439. doi:10.1890/06-1736.1
- Jost L., DeVries P., Walla T., Greeney H., Chao A., Ricotta C. 2010. Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity Distrib.*, 16, 65–76. doi:10.1111/j.1472-4642.2009.00626.x
- Jurasinski G., Koch M. 2010. Commentary: do we have a consistent terminology for species diversity? We are on the way. *Oecologia*, 167, 893–902. doi:10.1007/s00442-011-2126-6
- Krebs C.J. 2011. *Ekologia. Eksperymentalna Analiza Rozmieszczenia i Liczebności*. PWN, Warszawa, ss. 760.
- Lande R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76, 5–13. doi:10.2307/3545743
- Legendre P., Legendre L. 1998. *Numerical Ecology*, 2nd Eng. ed. Elsevier, The Netherlands, ss. 870.
- MacArthur R. 1965. Patterns of species diversity. *Biol. Rev.*, 40, 510–533. doi:10.1111/j.1469-185X.1965.tb00815.x

- Magurran A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford, ss. 265.
- Shannon C.E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.*, 27, 370–423, 623–656. doi:10.1.1.161.4366[1]
- Simpson E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688. doi:10.1038/163688a0
- Tuomisto, H. 2010a. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33, 2–22. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05880.x
- Tuomisto H. 2010b. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography*, 33, 23–45. doi:10.1111/j.1600-0587.2009.06148.x
- Wagner H.H., Wildi K., Ewald C. 2000. Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Ecol.*, 15, 219–227. doi:10.1023/A:1008114117913
- Whittaker R. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213–251. doi:10.2307/1218190