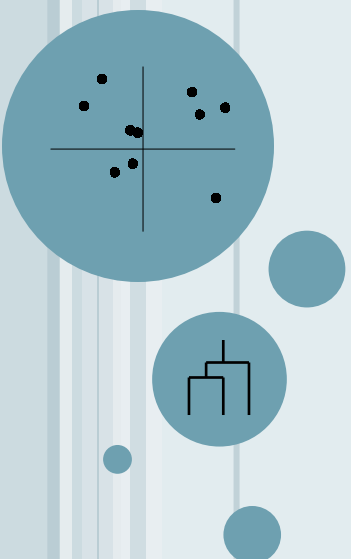
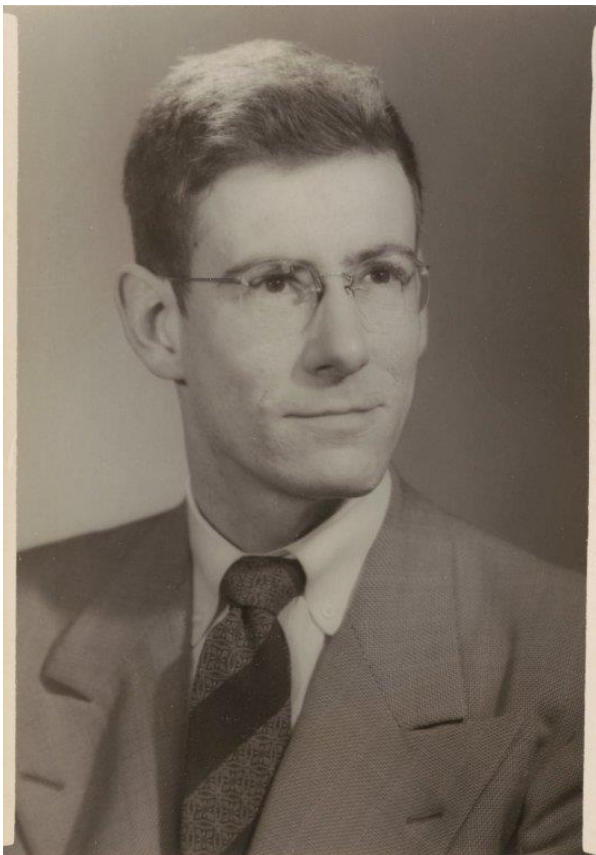


DIVERZITA

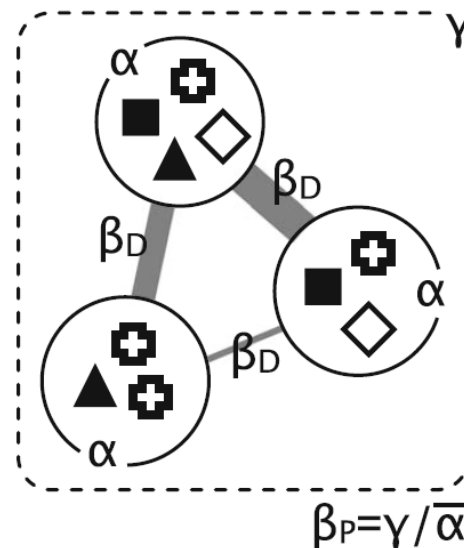


ALFA, BETA A GAMA DIVERZITA



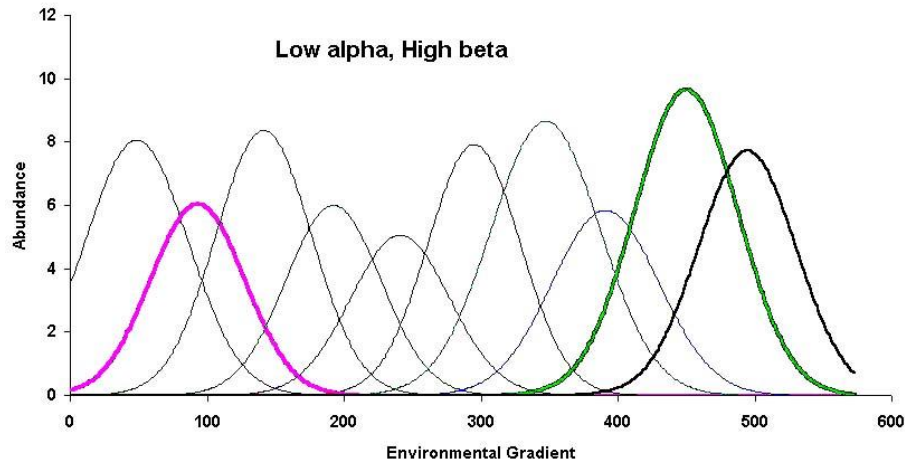
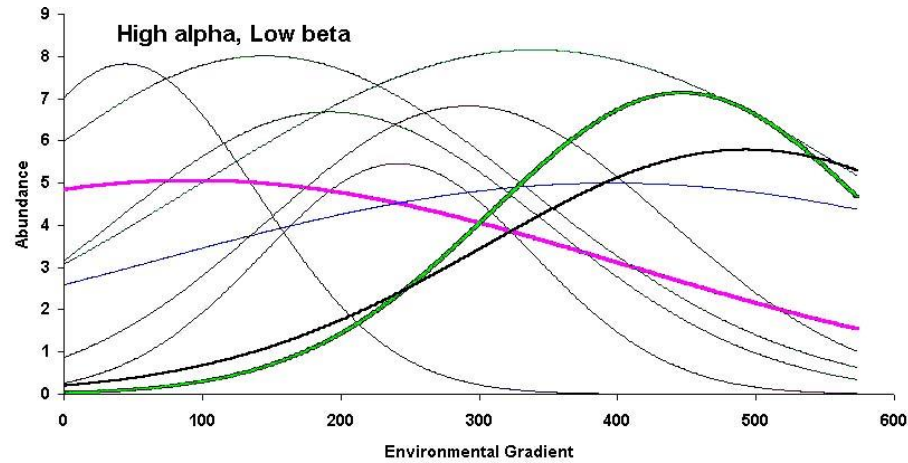
Robert H. Whittaker
© Cornell University Library

- Alfa diverzita
 - druhová bohatost vzorku
- Beta diverzita (*species turnover*)
 - změna v druhovém složení mezi vzorky
 - heterogenita druhového složení
- Gama diverzita
 - celková druhová bohatost regionu



Jurasinski et al. (2009)

ALFA, BETA A GAMA DIVERZITA



<http://ordination.okstate.edu/>

DRUHOVÁ BOHATOST SPOLEČENSTVA VS RELATIVNÍ ABUNDANCE DRUHŮ VE SPOLEČENSTVU

Community A: 20 species ($p_1 \dots p_{20} = 0.05$)

Sample #1: 20 individuals, 15 species observed, 5 species undetected



Sample #2: 20 individuals, 13 species observed, 7 species undetected



Community B: 20 species ($p_1 = 0.81, p_2 \dots p_{20} = 0.01$)

Sample #1: 20 individuals, 3 species observed, 17 species undetected



Sample #2: 20 individuals, 4 species observed, 16 species undetected



Figure 1 Species richness sampling in a hypothetical walk through the woods. Each different symbol represents one of 20 distinct species, and each row contains 20 characters, representing the first 20 individual trees that might be encountered in a random sample. Community A is maximally even, with each of the 20 species comprising 5% of the total abundance. In this assemblage, the two samples of 20 individual trees yielded 15 and 13 species, respectively. Community B is highly uneven, with one species (the open circle) representing 81% of the total abundance, and the remaining 19 species contributing only 1% each. In this assemblage, the two samples of 20 individual trees yielded only three and four species, respectively.

DRUHOVÁ BOHATOST SPOLEČENSTVA VS RELATIVNÍ ABUNDANCE DRUHŮ VE SPOLEČENSTVU

- Dva komponenty druhové diverzity:
 - druhová bohatost (**species richness**) vyjadřuje počet druhů ve vzorku
 - vyrovnanost (**evenness, equitability**) vyjadřuje relativní zastoupení jednotlivých druhů ve vzorku (nejvyšších hodnot dosahuje při rovnoměrném relativním zastoupením všech druhů)

- jednotlivé indexy alfa diverzity (např. Shannonův nebo Simpsonův) se liší právě tím, jestli kladou větší důraz na bohatost (Shannon) nebo vyrovnanost (Simpson)

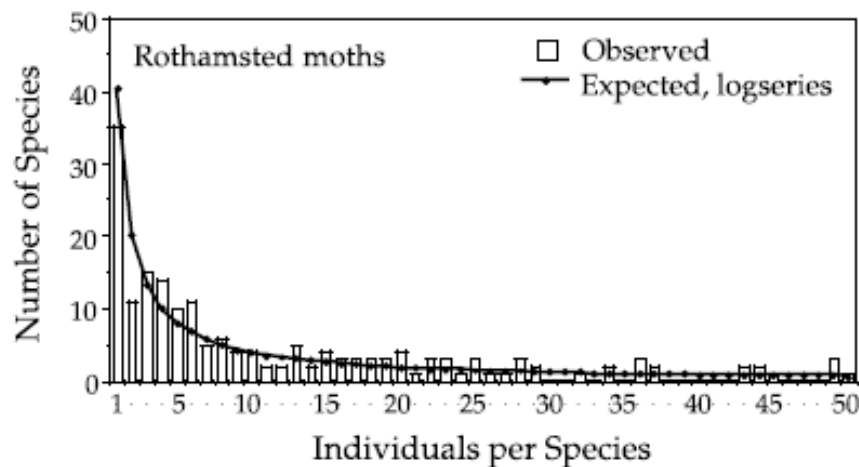


FIG. 2.1. An example of the use of the logseries distribution to fit data on species abundance in collections of moths at light trap over a 4-year period at Rothamsted Field Station, U.K. The logseries always predicts that the abundance class of singleton species will be the largest class.

MÍRY ALFA DIVERZITY

SHANNONŮV INDEX

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

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

- o označovaný také jako Shannon-Wiener index (nesprávně jako Shannon-Weaver nebo omylem jako Shannon-Weiner)
- o odvozen z informační teorie (entropie systému - s rostoucí entropií vzrůstá neuspořádanost systému, očekávatelná míra překvapení)
- o **vyjadřuje nejistotu, se kterou jsem schopen předpovědět, jakého druhu bude náhodně vybrán jedinec ze vzorku; nejistota klesá s klesajícím počtem druhů a s klesající vyrovnaností (více dominantních druhů)**
- o hodnoty v ekologických datech většinou v rozmezí 1,5 – 3,5
- o **maximální velikost indexu** pro počet druhů S nastane, pokud mají všechny druhy stejnou relativní frekvenci:

$$H'_{max} = \ln(S)$$

- o **efektivní počet druhů** (kolik druhů by se vyskytovalo ve vzorku s diverzitou H , pokud by se všechny druhy vyskytovaly se stejnou frekvencí):

$$e^{H'}$$

- o **vyrovnanost** odvozená ze Shannonova indexu (*Shannon's evenness*)

$$J = H' / H'_{max} = H' / \ln(S)$$

MÍRY ALFA DIVERZITY

SIMPSONŮV INDEX (D)

GINI-SIMPSON INDEX (S_D)

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

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

- 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 ($1/D$)
- zdůrazňuje dominanci druhu (při počtu druhů > 10 záleží jeho velikost prakticky už jen na dominanci druhů)
- efektivní počet druhů: $1/(1-S_D) = 1/D$
- vyrovnanost odvozená ze Simpsona (*Simpson's evenness*):

$$E = (1/D) / S \quad (\text{efektivní počet druhů/reálný počet druhů})$$

PŘÍKLAD – EFEKTIVNÍ POČET DRUHŮ

| | | počet druhů | Simpson index | efektivní počet druhů |
|----------|---------------------|----------------|-------------------|--------------------------|
| Spol. 1: | 1 1 2 2 3 3 4 4 5 5 | 5 | 0,8 ¹⁾ | 5,0 ³⁾ |
| Spol. 2: | 1 1 1 1 1 1 2 3 4 5 | 5 | 0,6 ²⁾ | 2,5 ⁴⁾ |

Výpočet:

$$1) \quad 1 - \sum p^2 = 1 - 5 \cdot (2/10)^2 = 1 - 5 \cdot 0,04 = 1 - 0,2 = 0,8$$

$$2) \quad 1 - \sum p^2 = 1 - ((6/10)^2 + 4 \cdot (1/10)^2) = 1 - (0,36 + 0,04) = 0,6$$

$$3) \quad 1/(1-S_D) = 1/(1-0,8) = 5$$

$$4) \quad 1/(1-S_D) = 1/(1-0,6) = 2,5$$

HILLOVA ČÍSLA

HILL NUMBERS

- zavedl Mark Hill (1973), rodina indexů diverzity, které kombinují použití druhové bohatosti, Shannonova indexu a Gini-Simpsonova indexu
- jednotlivá Hillova čísla se liší „řádem“:

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

qD – Hillovo číslo řádu q

q - reálné číslo, nejčastěji 0, 1, 2

S – celkový počet druhů

p_i – relativní abundance druhu i

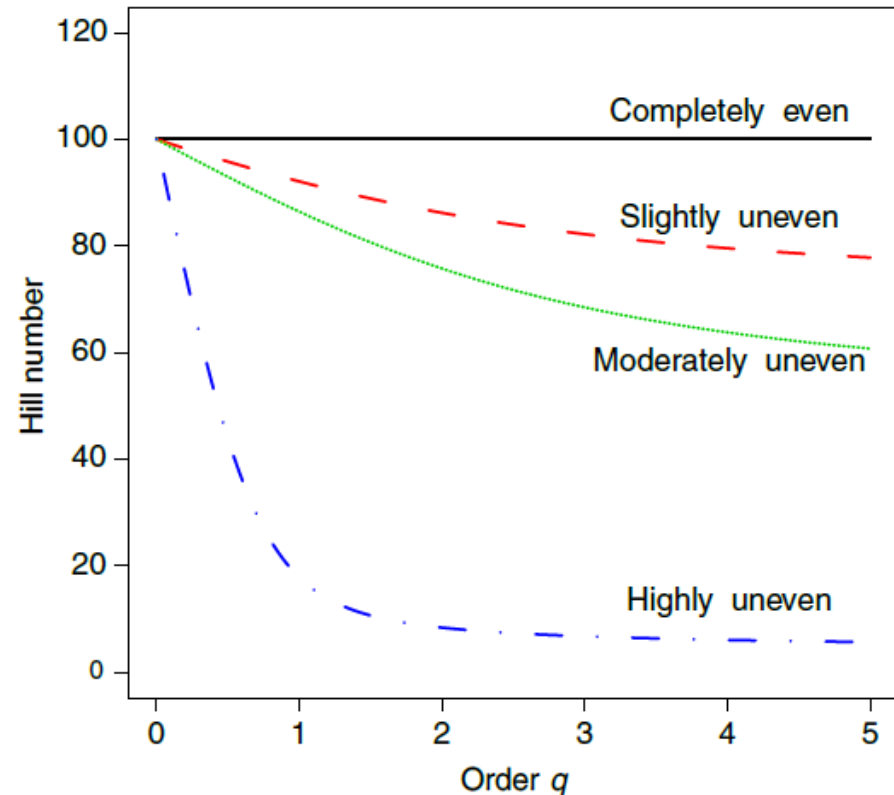
- 0D – druhová bohatost
 - celkový počet druhů ve vzorku bez ohledu na relativní abundance druhů (v principu je to v podstatě počet vzácných druhů)
- 1D – Shannon-Wienerův index (resp. jeho exponenciální podoba)
 - počet „typických druhů“ – druhy váženy proporčně jejich frekvenci ve společenstvu
- 2D – Gini-Simpsonův index
 - počet velmi početných druhů, vzácně se vyskytující druhy jsou potlačeny

HILLOVA ČÍSLA

HILL NUMBERS

Příklad:

každé společenstvo má přesně 100 druhů a 500 jedinců, ale liší se vyrovnaností – od perfektně vyrovnaného (*completely even*) se všemi druhy zastoupenými stejným počtem jedinců, po velmi nevyrovnané (*highly uneven*), kde dominuje několik málo druhů



MÍRY ALFA DIVERZITY

○ *ad hoc* doporučení:

- nemá smysl počítat velké množství indexů alfa diverzity a všechny je používat – vhodnější je rozhodnout se hned na začátku, který z aspektů alfa diverzity (bohatost nebo vyrovnanost) mě zajímá, a podle toho vybrat index
- nejjednodušší volba je použití druhové bohatosti (počtu druhů)
- Simpsonův index je intuitivně interpretovatelný, naopak interpretace Shannonova indexu je obtížná a je lépe ho nepoužívat (i když je populární)

○ kde spočítat:

- EstimateS (R. Colwell, <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>)
- BioDiversityPro (Neil McAleece, <http://www.sams.ac.uk/research/software/research/software/bdpro.zip>)

VZTAH DRUHOVÉ BOHATOSTI A INTENZITY PRŮZKUMU (SPECIES RICHNESS ~ SAMPLING INTENSITY)

- druhová bohatost vzorku odráží druhovou bohatost společenstva jen pokud je vzorek reprezentativní – dostatečně velký počet jedinců
- nutnost standardizace vzorků na „intenzitu průzkumu“ (počet jedinců, velikost vzorkované plochy)
- *sample completeness* – do jaké míry je druhová bohatost vzorku *kompletní*, tzn. kolik druhů z celkového počtu druhů ve společenstvu bylo zachyceno
 - *Community Completeness Index (sensu Partel et al. 2013)*
 - $CCI = \ln \left(\frac{\text{počet druhů ve vzorku}}{\text{počet nerealizovaných druhů}} \right)$
 - počet nerealizovaných druhů = celkový počet druhů ve společenstvu (*species pool*) – počet druhů ve vzorku
 - *Sample coverage (sensu Chao & Jost 2012)*
 - koncept vyvinutý během 2. světové války při dešifrování německého kódu *Enigma*
 - proporce celkového počtu jedinců ve sledovaném společenstvu, kteří náležejí druhům ve vzorku

GOOD-TURING THEOREM – ESTIMATION OF UNSEEN SPECIES



Alan Turing (1912-1954)

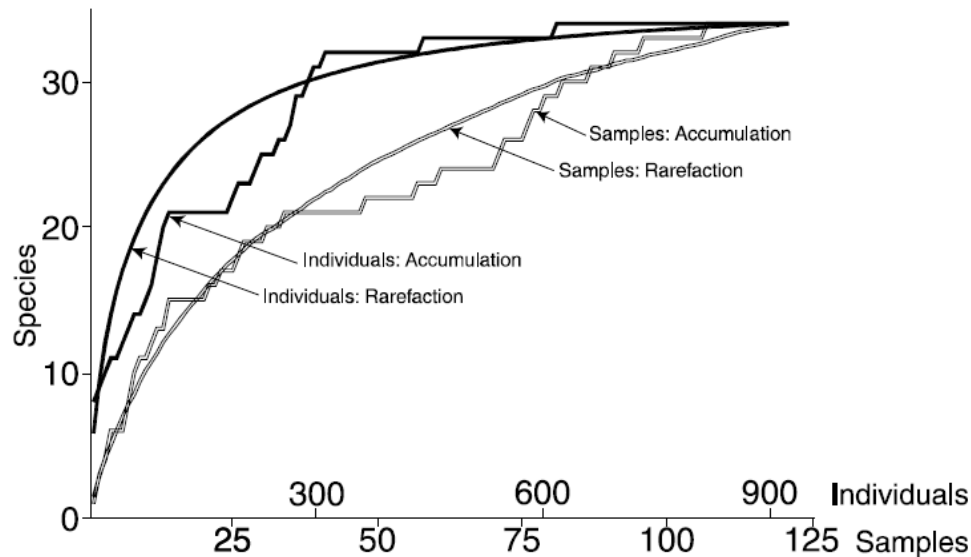


I.J. Good (1916-2009)
(Isidore Jacob Gudak)

AKUMULAČNÍ DRUHOVÁ KŘIVKA

SPECIES ACCUMULATION CURVE

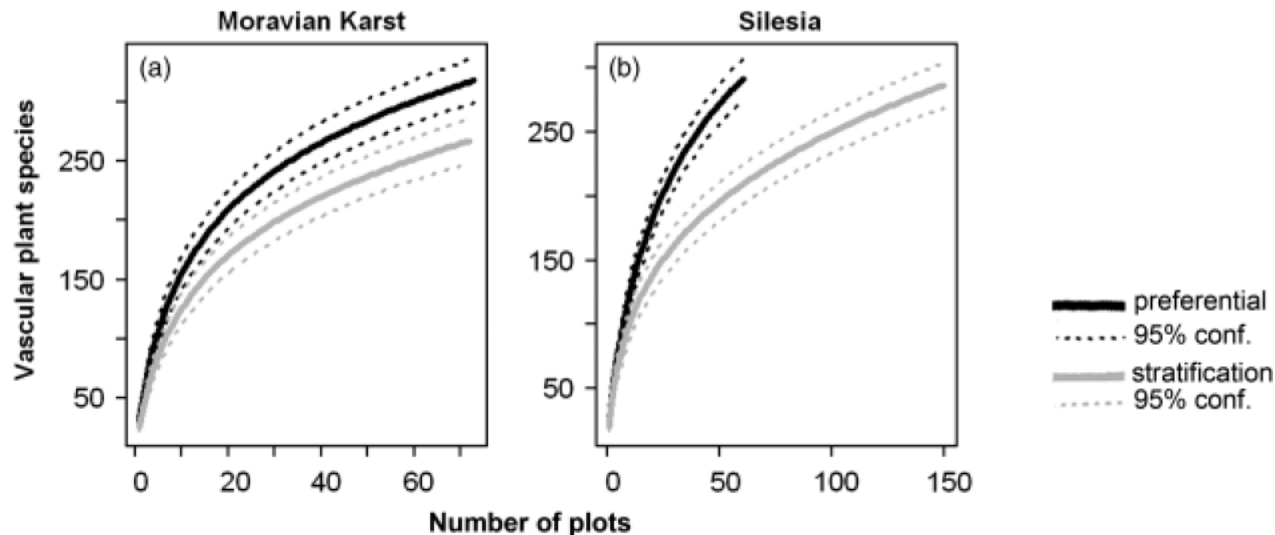
- vynáší kumulativní počet druhů **S** v závislosti na intenzitě vzorkování **n** (počet jedinců, počet ploch, čas)
- zvláštním typem je *species-area curve* (ale jen v případě, že plocha narůstá v rámci určitého území, neplatí pro ostrovy)
- čte se zleva doprava
- může být extrapolována (zvýší intenzita průzkumu celkový počet nalezených druhů?)



RAREFAKČNÍ KŘIVKA

RAREFACTION CURVE

- cílem je zjistit, jaká by byla druhová bohatost, pokud bychom v daném společenstvu nasbírali menší počet jedinců/vzorků (*to rarefy* – rozředit)
- porovnání druhové bohatosti mezi společenstvy s různým počtem jedinců/vzorků
- čte se zprava doleva
- rozdíl mezi *sample based* a *individual based* rarefaction



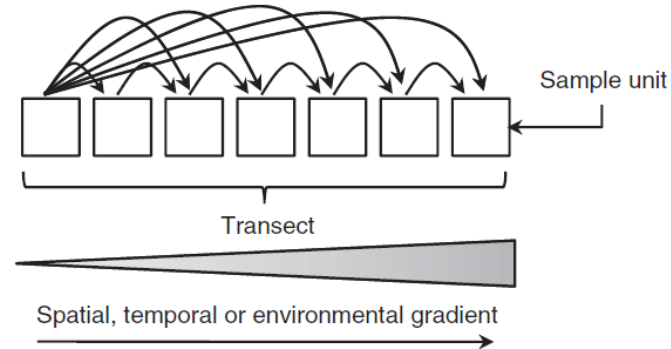
MÍRY BETA DIVERZITY

- o popisuje rozdílnost v druhovém složení mezi vzorky

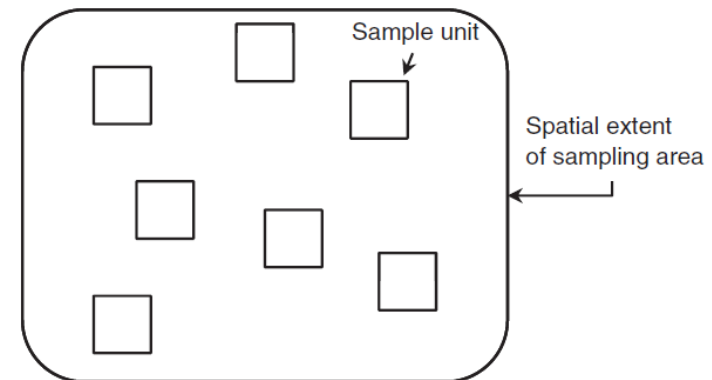
Dva základní typy beta diverzity:

1. *turnover* (obrat druhů podél ekologického, prostorového nebo časového gradientu)
 - Kolik nových druhů přibude a kolik jich ubude, když se pohybují podél gradientu?
2. *variation* (variabilita v druhovém složení mezi vzorky, bez ohledu na směr nějakého gradientu)
 - Opakují se v různých vzorcích pořád ty samé druhy?
 - Jak moc celkový počet druhů v regionu přesahuje průměrnou druhovou bohatost vzorku?

(a) Directional turnover in community structure



(b) Variation in community structure (non-directional)



Anderson et al. (2011)

MÍRY 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):
$$\beta_w = (\gamma / \alpha') - 1$$
 α' ... průměrná druhová bohatost vzorků
 - kolikrát bohatost regionu přesahuje průměrnou bohatost vzorku
- Additivní míra beta diverzity:
$$\beta_{Add} = \gamma - \alpha'$$
 - průměrný počet druhů, které chybí v jednom náhodně vybraném vzorku/ploše
 - výhodou je, že jednotkami jsou počty druhů
- Multiplikativní míra, která bere v potaz vyrovnanost:
$$\beta_{Shannon} = H_\gamma / H_\alpha$$
 - místo počtu druhů používá Shannonův index diverzity vypočtený pro regionální a lokální druhovou bohatost

MÍRY BETA DIVERZITY

MNOHOROZMĚRNÉ INDEXY

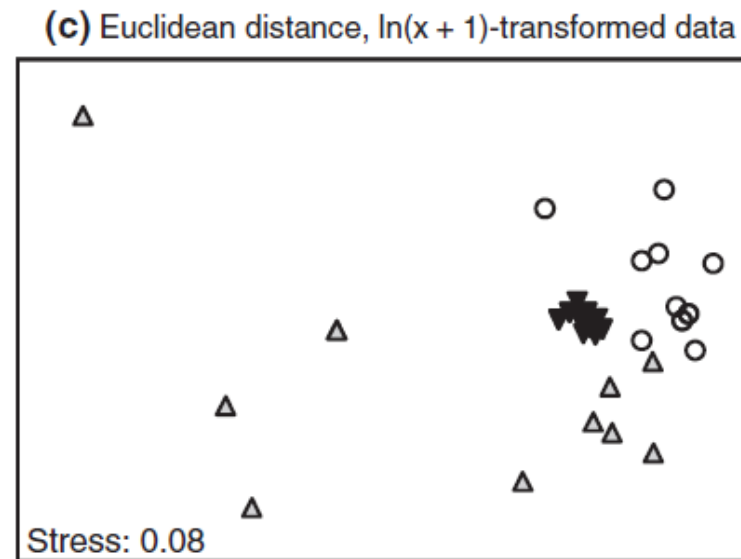
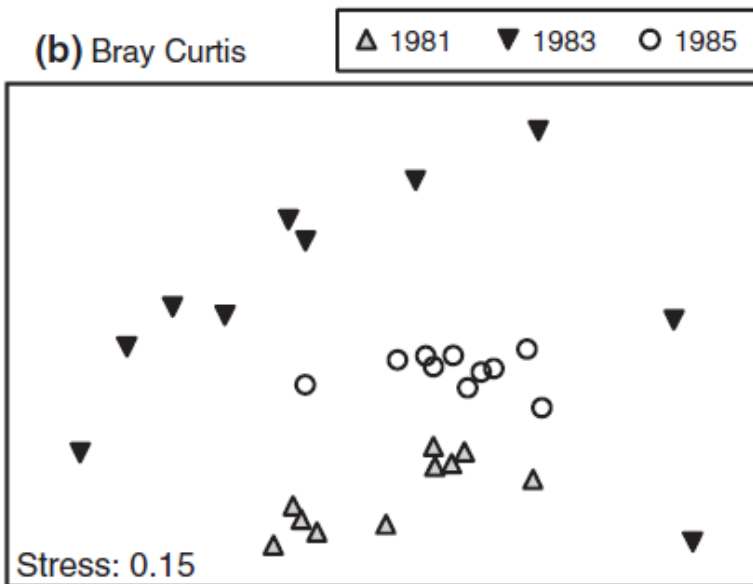
- mnohorozměrné indexy pracují přímo s druhovým složením a hledají rozdíly v druhovém složení dvou a více vzorků/ploch
- používá indexy podobnosti (případně nepodobnosti) v druhovém složení mezi páry vzorků/ploch
 - Bray-Curtis, Jaccard, Sorensen, Euclidovská vzdálenost atd.
 - beta diverzita skupiny vzorků/ploch se spočte jako průměrná hodnota těchto podobností
- délka první osy DCA také vyjadřuje beta diverzitu (v jednotkách SD)

MÍRY BETA DIVERZITY

MNOHOROZMĚRNÉ INDEXY

Rozdíly v interpretaci beta diverzity založené na Bray-Curtis indexu nepodobnosti a Euklidovské vzdálenosti

- na příkladu rozdílu v druhovém složení korálových útesů (Indonésie) v letech 1981, 1983 a 1985 (zásah El Nino v roce 1982)
- NMDS ordinace



Anderson et al. (2011)

INDEXY FUNKČNÍ DIVERZITY

- funkční diverzita – zohledňuje diverzitu funkčních typů (*functional traits*), které se ve vzorku vyskytují
- druhová bohatost se často považuje za odhad funkční diverzity, ale nepřesný – dva různé druhy mohou ve společenstvu plnit stejnou funkci (mít stejnou kombinací funkčních typů)
- Rao index (Lepš et al. 2006 *Preslia*)
 - $FD = \sum_i \sum_j d_{ij} p_i p_j$
 d_{ij} ... nepodobnost mezi druhem i a j
 p_i, p_j ... relativní abundance druhu i a j
zobecněná forma Simpsonova indexu diversity

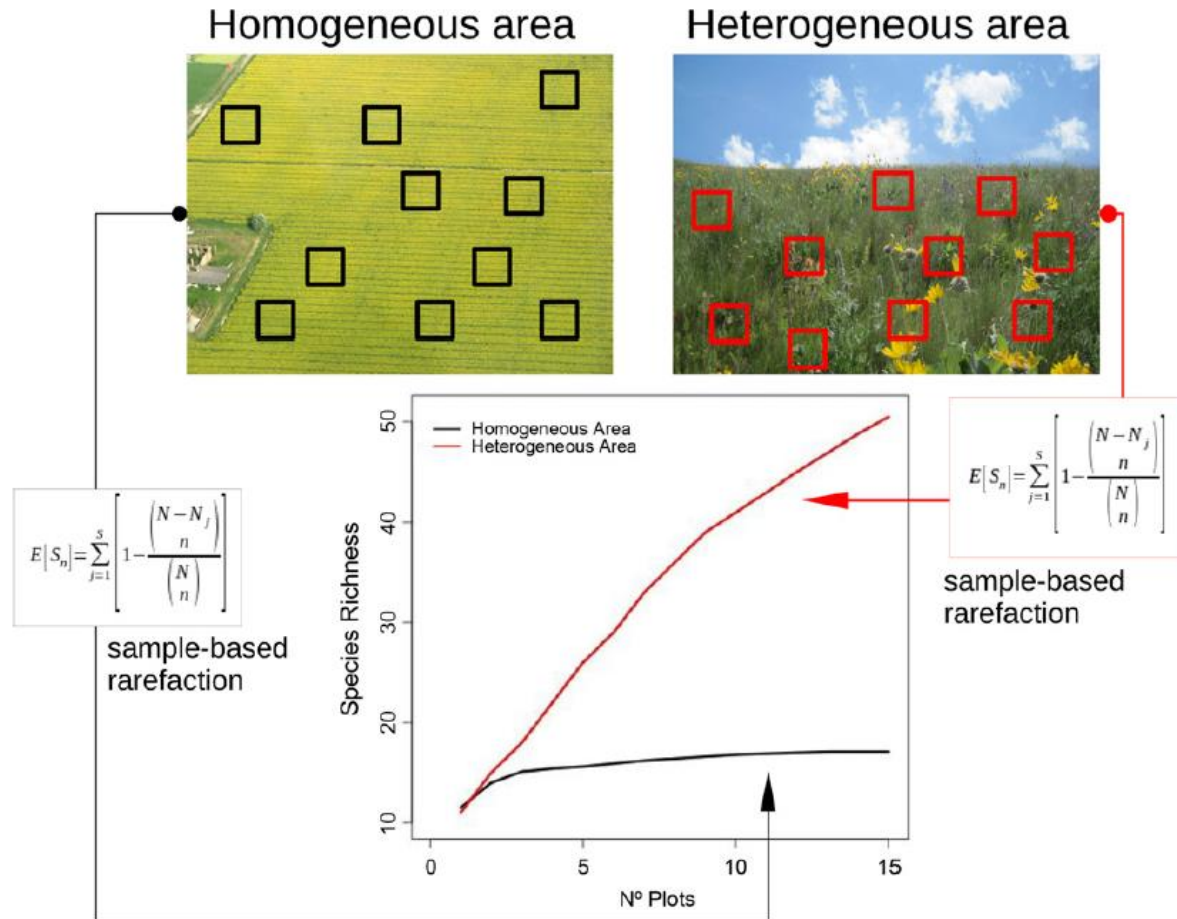


Fig. 1. Considering a homogeneous (left side) and a heterogeneous (right side) environments sampled by $N = 10$ plots, they will show very different species rarefaction curves. The first one (black line) approximates an asymptote since no additional species are added while increasing the sampling effort. The second one (red line) continues to sharply rise near its end meaning that many new species are still being collected by further effort. (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of the article.)

SOFTWARE

(MIMO R, VE KTERÉM SPOČTETE VŠECHNO)

- indexy alfa diverzity (Shannon, Simpson atd.) a beta diverzity
 - Biodiversity Pro (Neil McAleece, <http://www.sams.ac.uk/research/software>)
 - EstimateS (Robert Colwell, <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>)
 - PC-ORD 5
 - JUICE
- species accumulation curve a rarefaction
 - PC-ORD 5
 - EstimateS (Robert Colwell, <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>)