

Anna Justyna Kwiatkowska

Ewa Symonides

Zakład Fitosocjologii i Ekologii Roślin

Instytut Botaniki

Uniwersytet Warszawski

Al. Ujazdowskie 4

00-478 Warszawa



METODYKA



Przegląd metod oceny typu rozkładu przestrzennego populacji roślinnych

Review of methods for
determining the spatial
distribution of plant populations

1. Wstęp

Organizacja przestrzenna naturalnych populacji roślinnych należy do bardziej frapujących, choć niewątpliwie trudnych zagadnień ekologicznych. Właściwy problem polega na zbadaniu przyczyn tworzenia się określonych struktur przestrzennych i skutków, jakie dla populacji, a także dla jej otoczenia wynikają z różnych sposobów zajmowania przestrzeni. Tym niemniej koniecznym etapem poprzedzającym takie badania musi być precyzyjne określenie typu struktury przestrzennej populacji.

W literaturze przedmiotu wyróżnia się trzy uproszczone modele rozmieszczenia osobników: (1) rozmieszczenia równomiernego, (2) rozmieszczenia losowego i (3) rozmieszczenia skupiskowego.

Rozmieszczenie równomierne obrazuje model idealnego uporządkowania przestrzennego populacji, to znaczy równego „podziału” przestrzeni pomiędzy wszystkimi osobnikami. Warunkiem takiej organizacji jest homogenność biotopu (lub szerzej: środowiska) bądź też antagonistyczne stosunki między osobnikami (Chapman 1960, Walter 1962, MacArthur i Connell 1971, Symonides 1979a).

Przy losowej organizacji przestrzennej miejsce, jakie zajmuje osobnik, jest zupełnie przypadkowe, podobnie jak przypadkowe są relacje przestrzenne między osobnikami populacji. Oznacza to, że organizacji przestrzennej nie porządkują żadne czynniki wewnątrzpopulacyjne lub środowiskowe. Losowe rozmieszczenie osobników w populacjach roślinnych jest równie rzadkie jak równomierne (Gounot 1962, Brereton 1971, Kwiatkowska 1972).

Rozmieszczenie skupiskowe występuje wówczas, gdy liczba osobników w pewnych wycinkach przestrzeni jest większa niż w innych, przy czym zgrupowań osobników i miejsc nie zasiedlonych jest więcej niż wynikałoby to z rozkładu losowego. W celu scharakteryzowania rozmieszczenia zarówno pojedynczych osobników, jak ich naturalnych, przestrzennie wyodrębnionych grup, przyjmuje się niekiedy dodat-

kowo występowanie trzech innych typów rozmieszczenia osobników: równomierne-skupiskowego, losowo-skupiskowego i grupowo-skupiskowego (hierarchicznie-skupiskowego). Wyróżnia się zatem poziomy skali przestrzennego zróżnicowania populacji.

We współczesnym piśmiennictwie można znaleźć dwie podstawowe kategorie metod określania typu struktury przestrzennej populacji roślinnych: analizy statystycznej i analizy kartograficznej. Przegląd tych metod wydaje się celowy ze względu na brak tego typu opracowań w piśmiennictwie polskim, zwłaszcza wobec wzmożonego obecnie zainteresowania fitoekologów problematyką populacyjną. Ograniczone ramy artykułu nie pozwalają na szczegółowe omówienie przykładów zastosowań poszczególnych metod, które jednak zainteresowany czytelnik może znaleźć w cytowanej literaturze. Z tego samego powodu nie podajemy także sposobów obliczania średniej, wariancji i funkcji gęstości omawianych rozkładów; są one przedstawione w podręcznikach statystyki: Oktaby (1966), Perkala (1967), Weber (1972) i innych. Stosunkowo dużo miejsca poświęcamy natomiast prezentacji matematycznych założeń poszczególnych modeli, uważając, że ich analiza jest najlepszą dyskusją zakresu przydatności ekologicznej modelu.

2. Teoretyczne modele rozkładów zmiennej. Testowanie zgodności rozkładu empirycznego z rozkładem teoretycznym

2.1. Podstawowe założenia

Ocena typu struktury przestrzennej populacji metodą analizy statystycznej polega na próbie sprowadzenia rozkładu empirycznego zagęszczenia do wybranego, teoretycznego modelu rozkładu losowego. Jeżeli bowiem sposób rozmieszczenia osobników daje się opisać jakimkolwiek modelem rozkładu losowego, to można przyjąć, że miejsce ich występowania jest wyłącznie kwestią przypadku. Tym samym zbędne staje się poszukiwanie przyczyn takiej, a nie innej struktury przestrzennej populacji.

O wyborze modelu decyduje w pierwszym rzędzie typ zmiennej, zależny bezpośrednio od sposobu pobierania prób w terenie. I tak jeżeli przy pobieraniu prób posługujemy się zmodyfikowanym schematem tzw. kraty Greig-Smitha, transektu lub metodą kwadrantów (Kwiatkowska i Symonides 1978a), notując jedynie fakt wystąpienia bądź nieobecności osobników badanej populacji, to zmienna skokowa może przyjmować niektóre, z góry określone długością serii, wartości ze zbioru liczb naturalnych. Na przykład jeżeli kwadraty na transekcie pogrupujemy po osiem, to w serii składającej się z ośmiu kwadratów osobniki mogą nie występować w ogóle lub też mogą wystąpić na jednym, dwóch lub większej liczbie kwadratów; zmienna może zatem przyjąć wartości 0, 1, 2, ... 8. Z tego rodzaju zmienną związane są rozkłady: Bernoulliego, czyli binomialny (Oktaba 1966, Platt 1974), i ujemnie binomialny (Weber 1974).

Najczęściej w badaniach typu struktury przestrzennej populacji roślinnych ustala się jednak liczbę osobników na powierzchniach próbnych o określonym rozmiarze. W tym przypadku mamy do czynienia ze zmienną skokową, której wartości są nieznane, a ich zakres ustala się empirycznie. Prawdopodobieństwa, z jakimi teoretycznie poszczególne wartości zagęszczenia mogą występować w próbie określają rozkłady: Poissona (Oktaba 1966, Kershaw 1973, Platt 1974), Thomasa (Thomas 1949) i Neymana (Neyman 1939, Weber 1972).

W badaniach typu rozkładu często też wykorzystywane są wyniki analizy zagęszczenia przeprowadzonej metodami bezpowierzchniowymi (zwłaszcza najbliż-

szego sąsiada, punktową i ruchomego kąta), w których dokonuje się pomiarów odległości pomiędzy osobnikami populacji lub pomiędzy osobnikiem a punktem (Kwiatkowska i Symonides 1978a). Z tego typu pomiarami związana jest zmienna losowa ciągła, zaś powszechnie przyjmowanym modelem dla tej zmiennej jest rozkład normalny (Okta 1966, Greń 1974, Platt 1974). Rozkład normalny stosuje się także wówczas, jeżeli miarą zagęszczenia jest pokrywanie powierzchni biochory przez nadziemne części osobników badanej populacji.

Sposób pobierania prób w terenie i związany z nim typ zmiennej decydują o wyborze określonej grupy modeli teoretycznych. W wyborze konkretnego rozkładu teoretycznego może pomóc analiza jego matematycznych założeń.

We wszystkich opisanych przypadkach wnioskowanie o zgodności rozkładu empirycznego z odpowiednim modelem rozkładu teoretycznego polega najczęściej na porównaniu częstości, z jakimi zmienna przyjmuje poszczególne wartości w obu typach rozkładów. Poprawność wnioskowania zależy zatem od reprezentatywności statystycznej próby, a więc od wystarczająco dużej liczby pomiarów (Greń 1974). Szczegółowy sposób pomiaru zagęszczenia populacji roślinnych jak również problem reprezentatywności statystycznej próby omówione są w oddzielnym artykule (Kwiatkowska i Symonides 1978a).

2.2. Rozkład Bernoulliego (binomialny)

W badaniach ekologicznych rozkład Bernoulliego może służyć jako model teoretyczny przy szczególnym sposobie pobierania prób, różnym od schematów stosowanych dla pozostałych rozkładów. Jedynie w tym przypadku ustala się nie liczbę osobników na powierzchniach próbnych, ale fakt wystąpienia bądź nieobecności gatunku w określonej długości serii powierzchni próbnych lub — dla metody kwadrantów (Cottam i Curtis 1956, Kwiatkowska i Symonides 1978a) — w serii sektorów.

Rozkład zmiennej Bernoulliego jest jednoznacznie określony, jeżeli znane są dwie wielkości: prawdopodobieństwo p sukcesu i wielkość (długość) serii k (Okta 1966). W omawianych zagadnieniach sukces oznacza wystąpienie przynajmniej jednego osobnika na powierzchni próbnej (lub w sektorze); długość serii — to liczba zgrupowanych powierzchni (lub liczba przyległych sektorów w metodzie kwadrantów).

Prawdopodobieństwo sukcesu oblicza się z danych empirycznych według wzoru¹:

$$(1) \quad p = \frac{\bar{x}}{k},$$

gdzie \bar{x} — wartość średnia wystąpień w rozkładzie empirycznym.

Prawdopodobieństwa P_i , że zmienna losowa przyjmie wartości 0, 1, 2, ... x , oblicza się ze wzoru:

$$(2) \quad P_{(x)} = \frac{k!}{(k-x)! x!} p^x q^{(k-x)},$$

gdzie $q = 1 - p$. Indeks i oznacza jakąkolwiek wartość ze zbioru liczb od 0 do x .

Oczekiwane liczebności teoretyczne nP_i odpowiadające poszczególnym wartościom, jakie może przyjmować zmienna, są iloczynami wartości prawdopodobieństw ze wzoru definicyjnego (2) i sumy (równej n) poszczególnych częstości empirycznych n_i dla wartości zmiennej równej 0, 1, 2, ... x .

¹ Symbolika łacińska odnosi się do parametrów rozkładu empirycznego; symbolika grecka — do parametrów rozkładu teoretycznego.

Rozkład empiryczny z rozkładem Bernoulliego porównuje się metodą testu χ^2 na zgodność, opartego na funkcji testowej:

$$(3) \quad \chi^2 = \frac{\sum (n_i - nP_i)^2}{nP_i}$$

Wartość graniczną χ^2 odczytuje się przy liczbie stopni swobody równej $k-2$. Jeżeli obliczona wartość χ^2 jest mniejsza od wartości granicznej, to nie ma podstaw do odrzucenia hipotezy o losowym rozkładzie osobników. Niezgodność rozkładu empirycznego z rozkładem teoretycznym może być dwojakiemu rodzaju: (a) może wynikać z poddyspersji rozkładu empirycznego, jeśli wariancja jest mniejsza niż wynikałoby to z modelu Bernoulliego (gdzie $\sigma^2 = kpq$) albo (b) może być związana z naddyspersją rozkładu empirycznego, jeżeli wariancja jest większa niż w rozkładzie Bernoulliego. Pierwszy przypadek wskazuje na równomierny rozkład osobników; drugi świadczy o rozkładzie skupiskowym.

Wartość wyrażenia:

$$(4) \quad \tau = \frac{S^2 - kpq}{kpq \sqrt{2 + \frac{1 - 6pq}{kpq}}} \sqrt{n},$$

które ma rozkład normalny o średniej 0 i wariancji 1, pozwala sprawdzić istotność odchylenia wariancji empirycznej od teoretycznej.

Jeżeli obliczona wartość funkcji testowej jest większa od 1,96, to na poziomie ryzyka błędu 0,05 wariancja empiryczna istotnie różni się od teoretycznej.

Ponieważ badania typu rozkładu przestrzennego populacji związane są zazwyczaj z analizą jej zagęszczenia szacowanego metodą powierzchniową, rozkład Bernoulliego tylko sporadycznie był stosowany jako teoretyczny model rozkładu zmiennej losowej. Modelem tym posłużył się np. Bray (1962) w analizie struktury przestrzennej populacji kilku gatunków drzew w lasach Kanady, a także Vasilević (1969) w badaniach rozmieszczenia osobników populacji *Potentilla acaulis* L. na suchym stepie².

Zmienna losowa przyjmuje wartości z prawdopodobieństwami określonymi wzorem (2), jeśli seria doświadczeń jest wykonywana zgodnie ze schematem Bernoulliego. Schemat ten jest zachowany pod warunkiem, że: (a) doświadczenia przeprowadza się w stałych warunkach; (b) wynik doświadczenia nie zależy od wyników innych doświadczeń; (c) prawdopodobieństwo sukcesu w każdym doświadczeniu jest takie samo, równe p ; (d) w każdym doświadczeniu można się spodziewać albo sukcesu, albo niepowodzenia (Platt 1974).

Nie ulega wątpliwości, że warunki a—c w przypadku naturalnych populacji roślinnych mogą być spełnione niezmiernie rzadko. Wynika to choćby z istoty zjawisk rozmnażania i rozprzestrzeniania się roślin. Wystąpienie osobnika w dowolnym punkcie przestrzeni uwarunkowane jest więc bliższym lub dalszym sąsiedztwem osobnika macierzystego. Sposób rozmnażania i rozprzestrzeniania się roślin może wpływać jedynie na odległość między poszczególnymi osobnikami. Zwykle odległość ta jest bardzo mała w przypadku roślin tworzących polykormony lub klony (Symo-

² Bray (1962) stosował metodę kwadrantów, stąd też każdy gatunek mógł w danym kwadrancie wystąpić 0, 1, 2, 3 lub 4 razy. Autor stwierdził występowanie wszystkich podstawowych typów rozkładu przestrzennego populacji: równomiernego (*Acer saccharum* L.), skupiskowego (*Abies balsamea* L.) i losowego (*Populus tremuloides* L.). Vasilević (1969) natomiast zastosował metodę transektu złożonego z 500 kwadratów (o boku 1 m każdy), grupowanych po 5 w serii; strukturę populacji *Potentilla acaulis* L. określił jako skupiskową.

nides 1979b, 1979c), a także w przypadku barochorów, których nasiona gromadzą się w pobliżu osobników macierzystych (Wilkoń-Michalska 1976). Nawet jednak u roślin rozsiewanych z wiatrem budowa owoców i diaspor proteguje gromadne pojawianie się osobników potomnych (Salisbury 1942, Harper 1977).

Powszechnie także wiadomo, iż działalność życiowa roślin w swoisty sposób przekształca pierwotnie jednolite siedlisko powodując wtórne zróżnicowanie biotopu (np. Wilkoń-Michalska i Symonides 1974). Tym samym prawdopodobieństwo wykiełkowania i przeżycia rośliny jest różne w różnych częściach biochory (Harper, Williams i Sagar 1965).

2.3. Rozkład Poissona

W odróżnieniu od modelu Bernoulliego rozkład Poissona jest najczęściej stosowanym modelem teoretycznego rozkładu osobników przypadających na jednostkę powierzchni.

W analizie zagęszczenia szacowanej metodą powierzchniową liczba osobników na powierzchni próbnej nie jest z góry wiadoma. W konsekwencji nie jest z góry określona długość serii (tak jak w rozkładzie Bernoulliego), którą wyznacza się jedynie empirycznie. Jeżeli wielkość serii jest bardzo duża, a równocześnie prawdopodobieństwo sukcesu jest bardzo małe ($k \rightarrow \infty, p \rightarrow 0$), prawdopodobieństwa, z jakimi zmienna losowa może przyjmować poszczególne wartości x , opisuje funkcja gęstości rozkładu Poissona:

$$(5) \quad P_{(x)} = \frac{\lambda^x}{x!} e^{-\lambda},$$

gdzie λ oznacza parametr rozkładu Poissona równy wartości średniej rozkładu, e jest podstawą logarytmów naturalnych.

Rozkład Poissona opisany jest tylko przez jeden parametr (λ), ponieważ w modelu tym zachodzi równość: $\lambda = \mu = \sigma^2$, gdzie μ oznacza średnią rozkładu Poissona, zaś σ^2 jego wariancję.

Wartość λ szacuje się z rozkładu empirycznego, dla którego trzeba ustalić jedynie wielkość \bar{x} (średnie zagęszczenie). Ze stosunku wartości średniej do liczebności próby, podobnie jak w rozkładzie Bernoulliego, oblicza się prawdopodobieństwo sukcesu.

Dla zweryfikowania hipotezy o zgodności rozkładu empirycznego z rozkładem Poissona opracowano wiele testów istotności; bardzo często ich konstrukcja wykorzystuje fakt równości między wartością średniej i wariancji.

Jedną z najwcześniejszych i powszechnie stosowanych metod testowania typu rozkładu przestrzennego populacji opiera się na założeniu, że rozkład empiryczny jest zgodny z rozkładem Poissona, jeżeli stosunek wariancji do średniej w rozkładzie empirycznym równy jest jedności. Istotność różnicy pomiędzy oczekiwaną (teore-

tyczną) i obserwowaną wartością wskaźnika $\frac{S^2}{\bar{x}}$ sprawdza się, według Blackmana (1942), w następujący sposób: jeżeli odchylenie od jedności mieści się w granicach $\pm 2BS$, to rozkład empiryczny zgodny jest z rozkładem Poissona, a odchylenia od jedności uważać należy za przypadkowe³. Wartość błędu standardowego BS stosunku wariancji do średniej oblicza się ze wzoru:

³ Wskaźnik BS w oryginalnej pracy Blackmana (1942) symbolizowany jest jako S . W artykule wprowadzono inne oznaczenie, aby uniknąć możliwości pomylenia tego wskaźnika z odchyleniem standardowym i wariancją, symbolizowanymi odpowiednio jako S i S^2 .

$$(6) \quad BS = \sqrt{\frac{2N}{(N-1)^2}},$$

gdzie N oznacza liczbę powierzchni próbnych, bądź też ze wzoru:

$$(7) \quad BS = \sqrt{\frac{2}{N-1}},$$

jeżeli liczba powierzchni próbnych jest bardzo duża.

Różnica między obliczoną a oczekiwaną wartością $\frac{S^2}{\bar{x}}$ może być także sprawdzona za pomocą testu t Studenta (Kershaw 1973). Funkcję testową t_0 opisuje równanie:

$$(8) \quad t_0 = \frac{\frac{S^2}{\bar{x}} - 1}{BS}$$

Wartość graniczną t na poziomie przyjętego ryzyka błędu odczytuje się dla liczby stopni swobody równej $N-1$.

Wskaźnik $\frac{S^2}{\bar{x}}$ nazywany „indeksem Leksisa” (Steinhaus 1936, 1947), „współczynnikiem rozproszenia” (Blackman 1942) lub „współczynnikiem względnej wariacji” (Clapham 1936), stosowany był przez wielu badaczy bądź jako miara losowości rozmieszczenia osobników, bądź też jako wskaźnik skupiskowości roślin (Svedberg 1922, Clapham 1936, Archibald 1948, Dice 1952 i inni).

Nieco inną metodę testowania zgodności rozkładu empirycznego z rozkładem Poissona zastosowali David i Moore (1954), obliczając tzw. „wskaźnik rozproszenia I ” równy:

$$(9) \quad I = \frac{nS^2}{\bar{x}},$$

gdzie nS^2 oznacza sumę kwadratów odchyleń od średniej \bar{x}^4 .

Wartość wskaźnika I porównuje się następnie z wartością χ^2 , odczytaną przy liczbie stopni swobody równej $N-1$. Niekiedy stosuje się w tym celu wartość wyrażenia: $\sqrt{2I} - \sqrt{2N-1}$. Jeżeli leży ona w granicach $\pm 1,96$, nie ma podstaw do odrzucenia hipotezy o losowości rozkładu, z ryzykiem błędu 0,05 (Pielou 1974).

Do określenia stopnia odchylenia rozkładu empirycznego od rozkładu Poissona Moore (1953) zaproponował wskaźnik φ równy:

$$(10) \quad \varphi = \frac{2n_0 n_2}{n_1^2},$$

gdzie n_0 , n_1 , n_2 oznaczają liczbę powierzchni próbnych — odpowiednio — bez wystąpienia osobnika danej populacji, z jednym i z dwoma osobnikami.

W przypadku wskaźnika φ do porównania rozkładów wystarcza zatem ustalenie częstości trzech najniższych klas wartości x .

Teoretycznie dla rozkładu Poissona wartość φ równa jest jedności; jeżeli $\varphi > 1$, to osobniki populacji rozmieszczone są skupiskowo; przy rozmieszczeniu równomiernym $\varphi < 1$.

Metoda ta nie jest jednak uniwersalna; można ją stosować jedynie wówczas, jeżeli suma liczebności prób reprezentujących najniższe klasy wartości x stanowi

⁴ Oznaczenia we wzorach i symbolikę poszczególnych wskaźników przyjęto według ich autorów.

znaczną część całkowitej liczebności próby. Nie jest także dostatecznie sprawdzona. Greig-Smith (1964) sygnalizuje na przykład, że w niektórych przypadkach równomierne rozkłady charakteryzują się wartością wskaźnika φ większą od jedności.

Stosunek liczby osobników w jednostce próbnej do ogólnej liczebności osobników całej próby jest podstawą konstrukcji wskaźnika I_δ — Morisity (1959). Określa go następujący wzór:

$$(11) \quad I_\delta = q \frac{\sum_{i=1}^q n_i (n_i - 1)}{N(N-1)},$$

gdzie q — liczba wszystkich powierzchni próbnych, n_i — liczba osobników w i -tej próbie, N — liczba osobników na q powierzchniach.

Wskaźnik I_δ równy jest jedności w populacji o rozkładzie losowym, zgodnym z rozkładem Poissona; $I_\delta < 1$ — dla rozkładu równomiernego, natomiast $I_\delta > 1$ — dla rozkładu skupiskowego. I_δ może przyjąć maksymalnie wartość q , gdy wszystkie osobniki występują na jednej powierzchni próbnej.

Wartość wskaźnika I_δ nie zależy od średniej liczby osobników, lecz zmienia się zależnie od rozmiaru powierzchni próbnej. Analiza tych zmian może służyć do oceny stopnia skupiskowości populacji.

Istotność odchylenia empirycznej wartości I_δ od jedności sprawdza się za pomocą funkcji F według wzoru:

$$(12) \quad F = \frac{I_\delta (N-1) + q - N}{q-1}$$

Jeżeli F jest większe od wartości granicznej F_α odczytanej dla przyjętego poziomu ryzyka błędu i liczby stopni swobody równej $q-1$ i ∞ , to odchylenie od rozkładu Poissona jest statystycznie istotne.

Poza wymienionymi w literaturze spotyka się często wskaźniki, które wprawdzie nie służą do oceny zgodności rozkładu empirycznego z rozkładem Poissona, są jednak miarą stopnia skupiskowości rozkładu.

Na przykład: (a) Ashby (1935) i Stevens (1937) zaproponowali wskaźnik skupiskowości c , obliczany z następującego równania:

$$(13) \quad E = N \left(1 - \frac{1}{N}\right)^s [1 + s(s-1)c],$$

gdzie E jest liczbą powierzchni „pustych”, N — liczebnością próby, s — sumaryczną liczbą osobników w próbie, a c — wskaźnikiem skupiskowości. (b) Whitford (1949) w ocenie stopnia skupiskowości wykorzystał wskaźnik wynikający ze stosunku średniego zagęszczenia, obliczonego dla powierzchni próbnych z wystąpieniem choćby jednego osobnika, do frekwencji. Frekwencję oblicza się tu jako iloraz liczby powierzchni „zajętych” przez populację do ogólnej liczby powierzchni

próbnych. (c) Fracker i Brischle (1944) używają wskaźnika zdefiniowanego: $\frac{m_{obs.} - m_{obl.}}{m_{obl.}^2}$,

gdzie $m_{obs.}$ jest empiryczną wartością zagęszczenia, a $m_{obl.}$ — wartością zagęszczenia wyliczoną przy założeniu losowości rozkładu. Na podobnych zasadach oparty jest także wskaźnik zaproponowany przez Curtisa i McIntosha (1950). (d) Numata (1949, 1954) podaje tzw. wskaźnik homogeniczności h , obliczany według wzoru:

$$(14) \quad h = t_\alpha \cdot \frac{1}{\sqrt{n}} \cdot \frac{S}{\bar{x}},$$

gdzie n jest liczebnością próby, S — odchyleniem standardowym, \bar{x} — średnim zagęszczeniem a t_α — wartością graniczną funkcji t Studenta, odczytaną dla liczby stopni swobody równej $n-1$ i przyjętego ryzyka błędu. Bardziej szczegółowe omówienie i dyskusję tych wskaźników podaje, Greig-Smith (1964).

W badaniach struktury przestrzennej populacji, oprócz oceny typu rozkładu (losowego, równomiernego, skupiskowego), konieczne jest niekiedy porównanie stopnia skupiskowości dwóch różnych populacji. Stosowanie w tym celu wskaźnika Leksisa jest niewłaściwe ze względu na jego zależność od wielkości powierzchni próbnej i wartości średniego zagęszczenia. Steinhaus (1947) zaproponował w tym celu indeks ω , niezależny od wielkości powierzchni próbnej. Jest on zdefiniowany następująco:

$$(15) \quad \omega = \frac{1}{N} \cdot \sum_{i=1}^N \cdot x_i^2 - 1.$$

Chcąc stosować ten indeks trzeba jednak najpierw ustalić wielkość powierzchni próbnej tak, aby średnia liczba osobników przypadających na jednostkę powierzchni wynosiła 1.

David i Moore (1954) zaproponowali metodę porównywania stopnia skupiskowości dwóch populacji na podstawie wskaźnika zdefiniowanego wzorem:

$$(16) \quad w = \frac{1}{2} \log e \frac{\bar{x}_2 \cdot S_1^2}{\bar{x}_1 \cdot S_2^2}.$$

Jeżeli wartość w zawiera się w przedziale $\pm \frac{2,5}{\sqrt{N-1}}$, to różnica w stopniu

skupiskowości obu populacji jest nieistotna. Wzór (16) można jednak stosować tylko wówczas, gdy obie populacje charakteryzują się podobną frekwencją, a suma powierzchni próbnych z 0, 1 i 2 osobnikami stanowi mniej niż połowę ogólnej liczby uwzględnionych prób.

Równie często jak wskaźnik $\frac{S^2}{\bar{x}}$ przy testowaniu zgodności rozkładu liczby

osobników przypadających na jednostkę powierzchni z rozkładem Poissona stosuje się test χ^2 . Liczebności teoretyczne określają tu wartości iloczynu n (liczebność próby) i wartości prawdopodobieństw P_i obliczone ze wzoru definicyjnego (5) lub odczytane z tabel rozkładu Poissona dla $\lambda = \bar{x}$. Dla przyjętego poziomu ryzyka błędu wartość graniczną χ^2 odczytuje się przy liczbie stopni swobody równej liczbie wyrażen w szeregu użytym do obliczenia sumy χ^2 minus 2.

W badaniach ekologicznych często stosowano dwa wskaźniki równocześnie:

$\frac{S^2}{\bar{x}}$ i test χ^2 . W wielu przypadkach dają one jednak znacznie różniące się oceny zgod-

ności rozkładów empirycznych z rozkładem Poissona. Na przykład Singh i Das (1939) dla populacji kilku gatunków roślin wykazali zgodność rozkładu empirycznego z rozkładem Poissona przy pomocy testu χ^2 , zaś skupiskowość tych samych popu-

lacji, jeśli zastosowali wskaźnik $\frac{S^2}{\bar{x}}$. W literaturze znana jest także sytuacja od-

wrotna: Blackman (1942) dla populacji *Poterium sanquisorba* Mill. stwierdził testem χ^2 istotne odchylenie rozkładu od rozkładu Poissona, mimo iż wartość $\frac{S^2}{\bar{x}}$ mieściła się w przedziale $1 \pm 2BS$.

Krytyczną analizę przydatności obu metod przeprowadził Evans (1952) dla przypadku hipotetycznego, w którym wartość średniej i wariancji wynosiła 1 (tym samym $\frac{S^2}{\bar{x}} = 1$). Autor wykazał, że suma kwadratów różnic między liczebnościami teoretycznymi a empirycznymi znacznie przekracza odpowiednią wartość graniczną χ^2 . Cytowany przykład jest dobitnym świadectwem wątpliwej wartości wskaźnika $\frac{S^2}{\bar{x}}$ jako kryterium zgodności rozkładu empirycznego z rozkładem Poissona.

Jones (1955, 1956) podkreśla przy tym, że interpretacja wartości wskaźnika $\frac{S^2}{\bar{x}}$ jest niejednoznaczna szczególnie wtedy, gdy wartość średniego zagęszczenia populacji jest bardzo wysoka lub bardzo niska. Przeciwno stosowaniu tego wskaźnika opowiada się także Skellam (1952), ze względu na uzależnienie jego wartości od rozmiaru powierzchni próbnej⁵. Na ten fakt zwrócił uwagę już Steinhaus (1947) proponując badanie indeksu Leksisa „jako funkcji boku kwadracika stanowiącego kratkę. Zamiast indeksu otrzymuje się krzywą. Jakkolwiek taki wykres charakteryzuje głęboko typ rozmieszczenia osiedli w danym terenie, nie zadowala on geografów, którzy chcieliby mieć dla danego obszaru jedną liczbę, której wyliczenie byłoby łatwe, a którą można by porównać z liczbami uzyskanymi dla innych obszarów”. Warto zaznaczyć, że według Kershawa (1973) w podobny sposób obciążone są wszystkie metody wykrywania nielosowego rozmieszczenia osobników.

Różnice w ocenie typu rozkładu przestrzennego osobników, przeprowadzonej metodami χ^2 i $\frac{S^2}{\bar{x}}$, Vasilevič (1969) tłumaczy różną „czułością” obu testów.

Jego zdaniem wskaźnik $\frac{S^2}{\bar{x}}$ bardziej wydobywa różnice w skrajnych klasach wartości x . Vasilevič (1969) zwraca także uwagę na moment łączenia klas mało licznych w przypadku stosowania testu χ^2 , choć trudno przypuszczać, by zabieg ten powodował rozbieżności w weryfikacji zgodności rozkładu empirycznego z rozkładem Poissona między obiema metodami. Można się chyba zgodzić z Kershawem (1973), według którego „... sprawdzenie za pomocą testu χ^2 zgodności pomiędzy ciągiem wartości obserwowanych i oczekiwanych w rozkładzie Poissona daje wiarygodną ocenę występowania nielosowego rozmieszczenia osobników...”, mimo iż ocena ta zależy od wielkości powierzchni próbnej.

Rozkład Poissona jest od dawna najczęściej stosowanym modelem rozkładu osobników (Gleason 1920, Svedberg 1922, Blackman 1935, 1942, Clapham 1936, Archibald 1948, Whitford 1949, Dice 1952, Moore 1953, David i Moore 1954, Kershaw 1958, 1959, 1973, Kershaw i Tallis 1958, Greig-Smith 1964, Kwiatkowska 1972, Symonides 1974 i inni). Jest on postacią graniczną rozkładu Bernoulliego. Rozkład binomialny przechodzi w rozkład Poissona wówczas, jeżeli seria doświadczeń przeprowadzona jest zgodnie ze schematem Bernoulliego, ale prawdopodobieństwo sukcesu p jest bardzo małe $\left(\lim_{p \rightarrow 0} p = 0, \text{ przy czym } p = \frac{\lambda}{N} \right)$, nato miast liczebność próby N jest dostatecznie duża (teoretycznie $N \rightarrow \infty$).

⁵ Wpływ wielkości powierzchni próbnej na ocenę wskaźnika $\frac{S^2}{\bar{x}}$ może być wykorzystany do analizy skali zróżnicowania przestrzennego, w jakiej realizuje się rozmieszczenie skupiskowe.

Z powyższego twierdzenia wynika, że na rozkład Poissona nałożone są warunki zawarte w schemacie Bernoulliego, niestety, zwykle nie rozpatrywane przy wyborze modelu. Warto też zaznaczyć, że możliwość stosowania rozkładu Poissona wymaga uwzględnienia bardzo dużej liczby prób ($N \geq 100$).

Teoretycznie rozmieszczenie osobników na powierzchni zgodne z rozkładem Poissona można by otrzymać wówczas, gdy spełnione byłyby następujące warunki: (a) Dla dwóch dowolnych obszarów o powierzchni h częstość zdarzenia A (tzn. wystąpienia osobnika) w jednym z nich nie zależy od zajścia tego zdarzenia w drugim⁶. (b) Dla dowolnego obszaru prawdopodobieństwo zajścia zdarzenia A zależy tylko od jego powierzchni, czyli od wielkości h . (c) Prawdopodobieństwo zdarzenia A jest proporcjonalne do wielkości h z błędem zmierzającym do zera szybciej niż wielkość h . (d) Dla obszaru o małym rozmiarze powierzchni prawdopodobieństwo zajścia zdarzenia A częściej niż raz jest małe. Oznacza to, że zdarzenia A nie mogą zachodzić parami (Platt 1974).

Dla osobników realnej populacji roślinnej, bytującej w jakimkolwiek środowisku naturalnym, warunki takie mogą być spełnione tylko w wyjątkowych przypadkach. Dotyczy to zwłaszcza warunku pierwszego, co przedyskutowano w rozdziale 2.1.

W populacjach o skupiskowej strukturze przestrzennej wartość średniego zagęszczenia zmienia się w obrębie powierzchni. W konsekwencji (a) prawdopodobieństwo znalezienia osobnika jest niejednakowe w każdym punkcie biochory i (b) prawdopodobieństwo znalezienia drugiego osobnika na powierzchni wzrasta, jeżeli uprzednio znalazło się pierwszego. W układach naturalnych zdarzenia zachodzą zatem parami, a prawdopodobieństwo znalezienia osobnika jest nie tylko funkcją wielkości powierzchni próbnej, ale wypadkową wielu przyczyn tkwiących w samej populacji (np. sposób rozmnażania, interakcja między osobnikami) lub też w jej środowisku (np. interakcje między populacjami, mikromozajka biotopu). Kompleksowe oddziaływanie czynników wewnątrzpopulacyjnych i środowiskowych prowadzi do wytworzenia się specyficznej — w danym układzie ekologicznym — struktury przestrzennej populacji (Kwiatkowska i Symonides 1979). Tym samym niemożność sprostania założeniom metodologicznym schematu Poissona jest oczywista. Niemniej jednak z uwagi na sposób pobierania prób, w którym długość serii i prawdopodobieństwo sukcesu ustala się empirycznie oraz ze względu na prostą formułę matematycznego modelu można oczekiwać, że rozkład Poissona pozostanie nadal powszechnie stosowanym modelem teoretycznym.

2.4. Ocena typu przestrzennego rozmieszczenia populacji przy zastosowaniu pomiarów odległości

2.4.1. Rozkład normalny

Modele opisane poprzednio odnosiły się do zmiennej skokowej, tj. uwzględniały liczbę osobników lub liczbę wystąpień w jednostce powierzchni. Rozkład normalny jest natomiast teoretycznym modelem rozkładu dla zmiennej losowej ciągłej. Analiza typu rozkładu jest w tym przypadku związana albo z pomiarem pokrywania, jeśli nie można wyodrębnić jednostki policzalnej — osobnika (np. u większości gatunków porostów, mszaków, niektórych gatunków traw), albo z pomiarem zagęszczenia przy użyciu metod bezpowierzchniowych (Dice 1952, Cottam, Curtis

⁶ „Obszar” w tych rozważaniach to powierzchnia próbna o dowolnej wielkości i dowolnego kształtu, zlokalizowana w obrębie arealu populacji.

i Halle 1953, Morisita 1959, Catana 1963). Rozkład normalny może także służyć jako model teoretyczny w analizie typu przestrzennego rozmieszczenia biomasy (Kwiatkowska nie publ. — „Analiza statystyczna problemu homogeniczności fitocenozy”).

Rozkład normalny opisują dwa parametry: średnia μ i odchylenie standardowe σ , które szacuje się na podstawie wartości średniej \bar{x} i odchylenia standardowego S z dużej, reprezentatywnej statystycznie próby. Wartości, jakie przyjmuje zmienna w próbie, należy zgrupować w szereg rozdzielnicy, a następnie ustalić częstości n_i , z którymi zmienna przyjmuje te wartości w poszczególnych przedziałach. Częstości empiryczne porównuje się z liczebnościami teoretycznymi nP_i , ustalonymi według ogólnie znanych reguł (Oktaba 1966, Greń 1974).

Do zweryfikowania zgodności rozkładu empirycznego z rozkładem normalnym służy test χ^2 . Wartość graniczną χ^2 odczytuje się przy liczbie stopni swobody równej liczbie wyrażen użytych do obliczenia sumy χ^2 minus 3, z uwzględnieniem przyjętego poziomu ryzyka błędu.

Jeżeli wartość χ^2 jest mniejsza od wartości granicznej, nie ma podstaw do odrzucenia hipotezy o losowym rozkładzie osobników. Z reguły odrzucenie hipotezy wynika z naddispersji rozkładu empirycznego, która świadczy o skupiskowym typie rozmieszczenia osobników.

Z właściwości krzywej Gaussa wynika, że wielkie i małe wartości cechy występują bardzo rzadko; tym rzadziej im bardziej odbiegają one od średniej zbiorowości generalnej μ . Formułuje to reguła trzech sigm, poprzez określenie prawdopodobieństwa zdarzeń odległych od μ o jedną, dwie i trzy wartości σ .

W populacji, w której badana cecha ma rozkład normalny, prawdopodobieństwo natrafienia na wartość cechy większą lub mniejszą niż $\mu \pm 2\sigma$ jest bardzo małe, równe 0,0428 (około 4 przypadki na 100). Jeszcze mniej prawdopodobne są wartości wykraczające poza przedział $\mu \pm 3\sigma$ (około 3 przypadki na 1000).

Z powyższej właściwości rozkładu normalnego można korzystać przy rozpatrywaniu problemu naddispersji rozkładu empirycznego. Jeśli bowiem już w pierwszej serii prób pojawiają się wartości spoza zakresu $\pm 3\sigma$, świadczą one o większej niż normalna zmienności cechy, a zatem o naddispersji rozkładu. Po uporządkowaniu danych empirycznych w szereg rozdzielnicy, a następnie po ich przetransformowaniu na wartości zmiennej losowej standaryzowanej u , można z tablic funkcji u odczytać wartości sumy prawdopodobieństw dla poszczególnych przedziałów wartości zmiennej i sprawdzić, czy mieszczą się one w zakresie $\pm 2\sigma$.

Istotność różnic pomiędzy rozkładem empirycznym i normalnym w zakresie odchylen, jakie przyjmuje zmienna, oraz w zakresie częstości odchylen sprawdza się testem χ^2 .

W literaturze można znaleźć tylko nieliczne przykłady zastosowania modelu Gaussa w ocenie typu rozkładu populacji, przede wszystkim dlatego, że analizy takie przeprowadza się zwykle metodami powierzchniowymi i to dla populacji z dobrze wyodrębnionymi osobnikami (w rozumieniu Rabortnova 1964). Do analizy rozkładu wartości pokrywania populacji kilku gatunków roślin zielnych rozkład normalny zastosował Vasilevič (1969). Kwiatkowska (nie publ. — „Analiza statystyczna problemu homogeniczności fitocenozy”) porównywała z modelem Gaussa rozkład wartości biomasy kilkunastu gatunków roślin runa w płacie boru świeżego, a Kwiatkowska i Symonides (1978b) — typ rozkładu populacji *Vaccinium myrtillus* L. w borze mieszanym na podstawie wartości zagęszczenia szacowanego trzema różnymi metodami bezpowierzchniowymi. We wszystkich przykładach rozkład empiryczny wskutek naddispersji różnił się istotnie od rozkładu normalnego.

2.4.2. Wskaźniki typu rozkładu przestrzennego

Wszystkie wskaźniki oceny typu rozkładu przestrzennego populacji oparte na pomiarze odległości polegają na porównaniu ocen zagęszczenia uzyskanych niezależnie dwiema różnymi metodami (Holgate 1965a).

Clark i Evans (1954) proponują stosować wskaźnik R nierównomierności rozkładu przestrzennego populacji określony wzorem:

$$(17) \quad R = \frac{\bar{r}_A}{\bar{r}_E},$$

gdzie \bar{r}_A jest wartością średniego odstępu (odległości) pomiędzy losowo wybranymi osobnikami a ich najbliższymi sąsiadami, natomiast \bar{r}_E równe $\frac{1}{2\sqrt{\rho}}$ oznacza oczeki-

waną wartość średniej odległości (przy założeniu losowego rozmieszczenia osobników) obliczoną z wartości zagęszczenia (ρ) uzyskanej metodami powierzchniowymi. W przypadku maksymalnie skupiskowego rozmieszczenia osobników wskaźnik R ma wartość 0, a w przypadku rozkładu równomiernego R równe jest 2,1491.

Według Clarka i Evansa (1954) wartość \bar{r}_E można także obliczać stosując — zamiast metody powierzchniowej — metodę kwadrantów. Powierzchnię wokół losowo wybranego osobnika dzieli się wówczas na k sektorów i dokonuje się k pomiarów odległości do najbliższych osobników w obrębie sektorów. Wartość \bar{r}_E oblicza się następująco:

$$(18) \quad \bar{r}_E = \frac{k}{2\sqrt{\rho}},$$

gdzie ρ — liczba osobników przypadających na jednostkę powierzchni ustalona przy zastosowaniu metody kwadrantów (Kwiatkowska i Symonides 1978a). Maksymalna wartość wskaźnika R dla rozkładu równomiernego wynosi $\frac{2,1491}{\sqrt{k}}$.

Hopkins (1954) skonstruował wskaźnik A typu rozkładu, oparty na porównaniu wyników oceny zagęszczenia przeprowadzonej dwiema metodami powierzchniowymi: punktową i najbliższego sąsiada. Wskaźnik ten jest zdefiniowany jako:

$$(19) \quad A = \frac{\sum P^2}{\sum I^2},$$

gdzie P oznacza odległość od losowo wybranego punktu do najbliższego osobnika, I — odległość od losowo wybranego osobnika do jego najbliższego sąsiada. Według autora przy losowym typie rozkładu populacji średnia wartość I jest równa średniej wartości P , a wartość wskaźnika A równa jest jedności.

Do obliczenia wskaźnika a (Pielou 1959) potrzebne są wyniki pomiarów zagęszczenia szacowanego metodami: punktową i powierzchniową. a oblicza się ze wzoru:

$$(20) \quad a = \pi D \bar{\omega},$$

gdzie $\bar{\omega}$ oznacza wartość średniej odległości od punktu do najbliższego osobnika, natomiast D — średnią liczbę osobników na jednostce powierzchni. Dla populacji rozmieszczonych losowo $a=1$, a zmienność wskaźnika określona wariancją S_a^2 wynosi:

$$(21) \quad S_a^2 = \frac{1}{n} \left[1 + \frac{n+1}{mA} \left(\frac{mA + \pi n \bar{\omega}}{mAD + n} \right) \right].$$

We wzorze tym n oznacza liczbę zmierzonych odległości, m — liczbę powierzchni próbnych, A — wielkość powierzchni próbnej.

Jeżeli dla badanej populacji obliczona wartość wyrażenia $\frac{a-1}{\sqrt{S_a^2}}$ mieści się w granicach $\pm 1,96$, to rozkład osobników jest losowy.

Konieczność stosowania dwóch różnych metod analizy zagęszczenia w opisanych wyżej wskaźnikach jest ich istotnym mankamentem. Na uwagę zasługuje zatem wskaźnik r_{st} zaproponowany przez Holgate (1965b), do obliczenia którego wystarczają wyniki pomiaru odległości przy zastosowaniu tylko jednej metody bezpowierzchniowej (punktowej). Sposób wykonywania pomiarów jest jednak w tym przypadku nieco inny niż w klasycznej metodzie punktowej. Mierzy się mianowicie odległość między losowo wybranym punktem a przynajmniej dwoma najbliższymi mu osobnikami. Najczęściej pomiary ogranicza się do uwzględnienia odległości pomiędzy punktem a pierwszym i drugim najbliższym mu osobnikiem. Jeżeli odległości te oznaczymy — odpowiednio — przez s i t , to dla serii punktów można obliczyć wartość stosunku z_{st} średniej odległości od losowo wybranego punktu do pierwszego (s -tego) — \bar{x}_s i drugiego (t -tego) — \bar{x}_t osobnika. A zatem:

$$(22) \quad z_{st} = \frac{(\bar{x}_s)^2}{(\bar{x}_t)^2},$$

przy czym $s < t$.

Na podstawie wartości kwadratów odległości od punktu do s -tego i t -tego najbliższych osobników oblicza się następnie współczynnik korelacji r_{st} . W przypadku rozkładu losowego wartość z_{st} równa się stosunkowi $\frac{s}{t}$, a zmienność wskaźnika określona odchyleniem standardowym S_z wynosi:

$$(23) \quad S_z = \left(\frac{s(t-s)}{t^2(t+1)} \right)^{\frac{1}{2}}.$$

Na przykład jeżeli zmierzmy odległość od punktu do pierwszego i drugiego najbliższego punktowi osobnika i $s=1$ a $t=2$, to $z_{1,2}$ równa się 0,500, a S_z równe jest 0,289. Rozkład empiryczny istotnie różni się od rozkładu losowego wówczas, gdy obliczona ze wzoru (22) wartość z różni się od oczekiwanej (0,500) o więcej niż $\frac{2S_z}{\sqrt{n}}$.

Oczekiwana dla rozkładu losowego wielkość współczynnika korelacji r_{st} oblicza się ze wzoru:

$$(24) \quad r_{st} = \left(\frac{s}{t} \right)^{\frac{1}{2}}.$$

Dla omawianego przykładu oczekiwana wielkość $r_{1,2}$ wynosi 0,707, a zmienność wskaźnika r_{st} określona wartością odchylenia standardowego równa jest 0,7906.

W przypadku rozkładu skupiskowego obliczone na podstawie pomiarów odległości wartości z_{st} i r_{st} są większe od oczekiwanych, a w przypadku równomiernego — mniejsze.

Ocena typu rozmieszczenia populacji przy stosowaniu metody ruchomego kąta (Catana 1963) może być przeprowadzona (ze względu na szczególny sposób pobierania próby) za pomocą nieparametrycznego testu serii. W tym celu należy jednak przetransformować wartości zmiennej ciągłej na wartości zmiennej zero-je-

dynkowej. Najprostsza transformacja polega na przyjęciu za 1 wartości odległości większych i równych średniej odległości między osobnikami, a jako 0 wartości mniejszych od średniej. Nieparametrycznemu testowi serii poświęcony jest rozdział 3.

2.5. Rozkład Cole'a

Wspólną cechą rozkładów: Bernoulliego, Poissona i normalnego jest założenie o niezależnym występowaniu osobników w przestrzeni; modele te postulują zatem niezależność zdarzeń A . Rozkład Cole'a (1946) należy natomiast do tej kategorii rozkładów teoretycznych, które uwzględniają występowanie osobników w grupach (skupieniach) i w których warunek niezależności zdarzeń odnosi się nie do poszczególnych indywiduów, lecz do ich ugrupowań.

Model skonstruowany przez Cole'a zakłada więc niezależne występowanie w przestrzeni skupisk osobników, przy czym każde skupisko może składać się z 1, 2, 3 ... x osobników. Całkowita liczba grup n_g jest zdefiniowana:

$$(25) \quad n_g = n_1 + n_2 + n_3 + \dots + n_x,$$

gdzie $n_1, n_2, n_3 \dots n_x$ oznacza liczebność grup złożonych odpowiednio z 1, 2, 3 ... x osobników.

Średnia liczba grup przypadających na jednostkę powierzchni m_g odpowiada wyrażeniu:

$$(26) \quad m_g = \frac{n_g}{N},$$

gdzie N oznacza liczbę powierzchni próbnych, oraz wyrażeniu:

$$(27) \quad m_g = m_1 + m_2 + m_3 + \dots + m_x,$$

gdzie $m_1, m_2, m_3 \dots m_x$ oznaczają średnią liczbę grup z 1, 2, 3 ... x osobnikami, przypadającą na jedną powierzchnię.

Prawdopodobieństwo, że na powierzchni próbnej nie będzie ani jednej grupy dowolnej liczebności równa się iloczynowi poszczególnych prawdopodobieństw. Korzystając z równości:

$$(28) \quad N_0 = N (e^{-m_1} \cdot e^{-m_2} \cdot e^{-m_3} \dots \cdot e^{-m_x}),$$

a zatem:

$$(29) \quad N_0 = N e^{-m_g},$$

gdzie N_0 oznacza liczbę powierzchni „pustych”, można łatwo obliczyć średnią liczbę grup m_g przypadających na jedną powierzchnię. Ostatecznie zatem:

$$(30) \quad m_g = \frac{\log N - \log N_0}{\log e} = \ln N - \ln N_0.$$

Znając wartość m_g można na podstawie wzoru (26) ustalić całkowitą liczbę grup n_g , ponieważ:

$$(31) \quad n_g = N m_g.$$

W analogiczny sposób jak dla N_0 szacuje się liczbę powierzchni zawierających grupy z 1, 2, 3 ... x osobnikami. Obliczenia te prowadzi się dopóty, dopóki suma średniej liczby grup z kolejno wzrastającą liczbą osobników będzie bliska obliczonej wartości m_g . Dopiero wówczas można przystąpić do ustalenia liczebności teoretycznych.

Oczekiwana liczba prób $N_0, N_1, N_2, N_3, \dots, N_x$ z grupami zawierającymi — odpowiednio — 0, 1, 2, 3, ... x liczbę osobników oblicza się według następujących wzorów:

$$(32) \quad N_0 = Ne^{-\Sigma m_x}, \quad N_1 = Nm_1 e^{-\Sigma m_x}, \quad N_2 = Nm_2 e^{-\Sigma m_x}, \text{ itd.}$$

Weryfikację zgodności rozkładu empirycznego z rozkładem Cole'a przeprowadza się testem χ^2 . Jeżeli $m_1 + m_2 \approx m_0$ oznacza to, że praktycznie w populacji nie występują grupy złożone z większej niż 2 liczby osobników.

Rozkład Cole'a ma ograniczone zastosowanie w badaniach rozkładu naturalnych populacji roślinnych. Opracowywanie danych tą metodą jest szczególnie uciążliwe w przypadku, gdy skupiska złożone są z dużej liczby osobników, przy czym liczebność poszczególnych grup jest bardzo zmienna.

2.6. Rozkład Thomasa

Na podobnych zasadach jak model Cole'a oparty jest model Thomasa (1949). Zakłada on, że skupienia osobników w przestrzeni rozmieszczone są losowo, przy czym liczba skupień przypadających na jednostkę powierzchni jest zgodna z liczebnościami w rozkładzie Poissona.

Model Thomasa opisuje sytuację, kiedy wokół pierwszej rośliny wyrosłej na powierzchni osiedlają się osobniki potomne, tworząc wraz z nią przestrzennie odgraniczone skupienia, a poszczególne rośliny macierzyste, inicjujące powstanie takich skupień, są — w obrębie biochory — rozmieszczone względem siebie losowo.

Prawdopodobieństwa, że w poszczególnych skupieniach oprócz rośliny macierzystej będzie występowało 1, 2, 3 ... x osobników potomnych podaje funkcja gęstości Poissona; średnia liczba w skupieniu wynosi zatem $1 + \lambda$.

Prawdopodobieństwo P_0 zdarzenia, że na dowolnej powierzchni nie będzie ani jednego osobnika (lub skupienia) wynosi:

$$(33) \quad P_0 = e^{-m},$$

gdzie m oznacza średnią liczbę skupień na powierzchni podstawowej.

Prawdopodobieństwo P_1 wystąpienia na powierzchni jednego skupienia złożonego z jednego osobnika wynosi dalej:

$$(34) \quad P_1 = me^{-m} e^{-\lambda}.$$

Ogólnie prawdopodobieństwo $P_{(x)}$ znalezienia x osobników na powierzchni opisuje równanie:

$$(35) \quad P_{(x)} = \sum_{r=1}^x \frac{m^r e^{-m}}{r!} \cdot \frac{(r\lambda)^{x-r} e^{-\lambda r}}{(x-r)!},$$

przy czym x osobników może tworzyć tylko jedno skupienie, x osobników może tworzyć równocześnie x skupień, zawierających po jednym osobniku każde, a także x osobników może występować w zbiorze skupień o różnej liczebności każde.

Jeżeli wielkość (liczebność) skupienia oznaczymy przez a_i (gdzie a_i oznacza liczbę osobników tworzących dane skupienie), to na zbiór skupień nałożony jest warunek opisany równaniem:

$$(36) \quad a_1 + a_2 + a_3 + \dots + a_r = x.$$

W równaniu tym $a_1, a_2, a_3 \dots a_r$ oznaczają wielkość poszczególnych skupień, uporządkowanych według wzrastającej liczby osobników.

Średnia arytmetyczna μ_1 rozkładu Thomasa wynosi:

$$(37) \quad \mu_1 = m(1 + \lambda),$$

a wariancję μ_2 tego rozkładu opisuje równanie:

$$(38) \quad \mu_2 = m(1 + 3\lambda + \lambda^2).$$

Do obliczenia średniej i wariancji rozkładu Thomasa potrzebna jest więc znajomość wartości m i λ . Parametry te oblicza się ze wzorów:

$$(39) \quad e^{-m} = \frac{n_0}{N}, \quad \text{stąd} \quad m = -\ln \frac{n_0}{N}$$

oraz

$$(40) \quad me^{-\lambda} = \frac{n_1}{n_0}, \quad \text{stąd} \quad \lambda = -\ln \frac{n_1}{mn_0},$$

gdzie n_0 i n_1 oznaczają — odpowiednio — liczbę próbnych powierzchni „pustych” i zawierających jednego osobnika, zaś N jest całkowitą liczbą powierzchni próbnych.

Zgodność rozkładu empirycznego z rozkładem Thomasa weryfikuje się testem χ^2 , przy czym liczebności teoretyczne $n'_0, n'_1, n'_2 \dots n'_x$ oblicza się ze wzorów:

$$(41) \quad n'_0 = Ne^{-m}, \quad n'_1 = Ne^{-m} e^{-\lambda}, \quad n'_2 = N \frac{me^{-(m+\lambda)}}{2!} (2\lambda + m^{-\lambda}), \quad \text{itd.}$$

Ogólnie zatem:

$$(42) \quad n'_x = N \sum_{r=1}^x \frac{m^r e^{-m}}{r!} \cdot \frac{(r\lambda)^{x-r} e^{-\lambda}}{(x-r)!}$$

Wartość graniczną χ^2 odczytuje się przy liczbie stopni swobody równej liczbie ciągu wyrażeń użytych do obliczenia sumy χ^2 minus 3. Jeżeli rozkład empiryczny jest niezgodny z rozkładem Thomasa, to w badanej populacji: (a) skupienia są rozmieszczone nielosowo, co wynika z nielosowego rozkładu osobników macierzystych, (b) liczba osobników w grupach przyporządkowana jest w sposób nielosowy, bądź też (c) zachodzą jednocześnie oba przypadki.

Z badań Thomasa (1949) nad rozkładem przestrzennym populacji *Armeria maritima* (Miller) Willd. wynika, że opisany model daje dobrą zgodność z modelem Neymana.

Niewątpliwym walorem modelu Thomasa jest uwzględnienie tendencji do skupiania się roślin, jednak z uwagi na dość skomplikowane obliczenia dotychczas był rzadko stosowany (Archibald 1950)⁷.

2.7. Rozkład Neymana

Na nieco innych założeniach niż model Cole'a i Thomasa oparty jest rozkład Neymana (1939). Zgodnie z założeniami autora rozkład ten został skonstruowany do opisu zjawisk epidemicznych.

⁷ Archibald (1950) zastosował model Thomasa w badaniach rozkładu przestrzennego 16 gatunków roślin; w większości przypadków nie było podstaw do odrzucenia hipotezy o losowym rozmieszczeniu skupisk i zgodnym z modelem Poissona rozkładzie liczby osobników potomnych w skupiskach.

W odniesieniu do przestrzennej struktury populacji w modelu Neymana przyjmuje się, że: (a) osobniki występują w grupach, przy czym grupy rozmieszczone są na powierzchni losowo i (b) liczba osobników w poszczególnych skupiskach jest losowa, zgodna z rozkładem Poissona. Model ten jest zatem postacią złożonego rozkładu Poissona.

Rozkład Neymana charakteryzuje się dwoma parametrami: m_1 , określonym przez średnią liczbę skupień na powierzchni próbnej oraz m_2 odnoszącym się do średniej liczby osobników w skupieniu. Wartości m_1 i m_2 są zdefiniowane wyrażeniem:

$$(43) \quad m_2 = \frac{\mu_2 - \mu_1}{\mu_1} \quad \text{i} \quad m_1 = \frac{\mu_1}{m_2},$$

gdzie μ_1 , μ_2 to pierwszy i drugi parametr rozkładu, czyli — odpowiednio — \bar{x} i S^2 . Wartości m_2 i m_1 można zatem obliczyć następująco:

$$(44) \quad m_2 = \frac{S^2 - \bar{x}}{\bar{x}} \quad \text{i} \quad m_1 = \frac{\bar{x}}{m_2}.$$

Prawdopodobieństwo P znalezienia powierzchni próbnej z x osobnikami wynosi:

$$(45) \quad P\{x=k+1\} = \frac{m_1 m_2 e^{-m_2}}{k+1} \sum_{t=0}^k \frac{m_2^t}{t!} P\{x=k-t\}.$$

W równaniu tym $k=x-1$.

Prawdopodobieństwo P_0 , że na powierzchni próbnej nie wystąpi żaden osobnik, jest równe:

$$(46) \quad P_0 = e^{-m_1(1-e^{-m_2})}$$

Podstawiając do wzoru (45) w miejsce k wartości, kolejno, 0, 1, 2, 3, ... x i mnożąc prawdopodobieństwa przez liczebność próby, można otrzymać oczekiwaną (teoretyczną) liczbę powierzchni z 0, 1, 2, 3 ... x osobnikami.

Dla $k=0$ prawdopodobieństwo $P_{(x=1)}$ znalezienia jednego osobnika na powierzchni równe jest:

$$(47) \quad P_{(x=1)} = \frac{m_1 m_2 e^{-m_2}}{1} P_0,$$

a znalezienia dwóch osobników (dla $k=1$) wynosi:

$$(48) \quad P_{(x=2)} = \frac{m_1 m_2 e^{-m_2}}{2} (P_1 + m_2 P_0), \text{ itd. (Weber 1972).}$$

Zgodność rozkładu empirycznego z rozkładem Neymana weryfikuje się testem χ^2 . Wartość graniczną χ^2 odczytuje się przy liczbie stopni swobody równej liczbie ciągu wyrażeń użytych do obliczenia sumy χ^2 minus 3.

W literaturze można znaleźć przykłady świadczące o zgodności rozkładu przestrzennego naturalnych populacji roślinnych z rozkładem Neymana. Zadowolającą zgodność rozmieszczenia wielu, choć nie wszystkich badanych gatunków z modelem Neymana (a także z modelem Thomasa) stwierdzili np. Archibald (1948, 1950) oraz Barnes i Stanbury (1951)⁸. Według Thomasa (1949) natomiast

⁸ Barnes i Stanbury (1951) badali strukturę przestrzenną roślin w pierwszym stadium sukcesji wtórnej.

tylko jeden na trzy testowane gatunki miał rozkład zgodny z modelami Neymana i Thomasa.

2.8. Rozkład ujemnie binomialny (dwumianowy ujemny)

W układach naturalnych najczęściej nie może być spełniony postulat stałych warunków przebiegu doświadczenia, wynikający ze schematu Bernoulliego. Wystarczającą, choć nie jedną przyczyną przestrzennej zmienności zagęszczenia populacji w obrębie biochory jest np. pierwotna mikromozaika siedliska (lub wtórna mikromozaika biotopu). Jeżeli jednak pozostałe warunki schematu Bernoulliego są zachowane (rozdz. 2.2) można spodziewać się zgodności rozkładu empirycznego z teoretycznym modelem rozkładu ujemnie binomialnego. Matematycznie zgodność ta może zaistnieć przy założeniu, że wartość średniej liczebności zmienia się zgodnie z III typem krzywych Pearsona (David i Moore 1954) albo w przypadku, gdy liczba osobników w skupieniu przyporządkowana jest zgodnie z logarytmicznym rozkładem Fishera, a liczba grup przypadających na jedną powierzchnię próbną — zgodnie z rozkładem Poissona (Quenouille 1949).

W rozkładzie ujemnie binomialnym częstości względne (prawdopodobieństwa) są określone za pomocą rozkładu dwumianowego, ale z indeksem ujemnym, czyli $(q-p)^{-k}$.

Prawdopodobieństwo $P_{(x)}$ znalezienia x osobników na powierzchni próbnej wynosi:

$$(49) \quad P_{(x)} = \binom{k+x-1}{x} p^x q^{-(x+k)} = \frac{(k+x-1)! R^x}{x! (k-1)! q^k},$$

gdzie k oznacza długość serii, zaś wielkość R oblicza się ze wzoru:

$$(50) \quad R = \frac{P}{q} = \frac{\mu_1}{k(1+p)} = \frac{\mu_1}{k + \mu_1}.$$

W równaniu (50) μ_1 — pierwszy parametr rozkładu — równy jest średniej arytmetycznej.

Rozkład ujemnie binomialny opisany jest parametrami μ_1 i K , przy czym:

$$(51) \quad K = \frac{\bar{x}^2}{S^2 - \bar{x}}.$$

Wartości średniej i wariancji oblicza się tak, jak w rozkładzie binomialnym: $\bar{x} = kp$ i $S^2 = kpq$.

Teoretyczną liczbę powierzchni próbnych H zawierających x osobników oblicza się ze wzoru:

$$(52) \quad H_x = \frac{(K+x-1)R}{x} \cdot H_{x-1}.$$

Teoretyczna liczba próbnych powierzchni „pustych” H_0 wynosi:

$$(53) \quad H_0 = k P_0 = \frac{k}{q^k}.$$

Odpowiednio liczbę powierzchni próbnych z jednym osobnikiem H_1 ustala się według wzoru:

$$(54) \quad H_1 = K \frac{p}{q} H_0,$$

(zaś z dwoma osobnikami H_2 wynosi:

$$55) \quad H_2 = \frac{K+1}{2} \frac{p}{q} H_1, \text{ itd. (Weber 1972).}$$

Rozkład empiryczny porównuje się z rozkładem ujemnie binomialnym za pomocą testu χ^2 . Wartość graniczną χ^2 na poziomie ustalonego ryzyka błędu należy odczytać przy liczbie stopni swobody równej liczbie wyrażeń użytych do obliczenia sumy χ^2 minus 3.

Według Vasileviča (1969) rozkład ujemnie binomialny dobrze opisuje rozkład przestrzenny naturalnych populacji, ponieważ z założenia uwzględnia niejednorodność środowiska.

2.9. Zgodność rozkładu empirycznego z modelami teoretycznymi a rzeczywista struktura przestrzenna populacji

W warunkach nałożonych na wszystkie modele rozkładu zawiera się postulat niezależności zdarzeń, praktycznie nie realizujący się w układach naturalnych. W realnej populacji roślinnej prawdopodobieństwo znalezienia jednego osobnika (lub skupienia) zależy od sąsiedztwa innych osobników (lub skupień) tego samego albo innych gatunków, a z uwagi na heterogeniczność środowiska jest ono niejednakowe na całym obszarze występowania populacji. Wynika to z przestrzennej organizacji populacji, kształtującej się zarówno pod wpływem czynników wewnątrzpopulacyjnych, jak też środowiskowych. W świetle powyższych rozważań zrozumiała staje się zależność oceny typu rozkładu od wielkości powierzchni próbnej.

Wiele danych wskazuje, że dla tej samej populacji i przy zastosowaniu tego samego modelu teoretycznego, ale przy różnej wielkości powierzchni próbnych, można uzyskać inną wartość wskaźnika zgodności, zarówno χ^2 , jak też S^2/\bar{x} . Według Kershawa (1973) w jakiegokolwiek populacji skupiskowej typ rozkładu będzie zmieniał się w kierunku — od losowego poprzez skupiskowy do równomiernego — w miarę zwiększania wielkości powierzchni próbnej. Dobitnie powyższą zależność udokumentował Greig-Smith (1952) na układach modelowych.

Możliwość uzyskania dla tego samego obiektu trzech różnych ocen typu rozkładu przestrzennego nie jest jednak artefaktem, wynika bowiem z określonej organizacji przestrzennej populacji. Warto zaznaczyć, że nawet te modele matematyczne, które przyjmują realne istnienie skupisk osobników, postulują równocześnie losowe ich rozmieszczenie, jak również zakładają występowanie tylko jednej skali skupiskowości.

Tymczasem skupienia w przestrzeni mogą być wprawdzie rozmieszczone losowo, często jednak mogą one tworzyć skupienia wyższego rzędu (druga skala skupiskowości) bądź też mogą być rozmieszczone równomiernie.

Kolejność pojawienia się różnych typów rozkładu przy zwiększaniu powierzchni próbnej zależy właśnie od skali struktury, swoistej dla danej populacji i dla całokształtu warunków środowiskowych, w jakich populacja bytuje.

Jakkolwiek każdy poziom organizacji przestrzennej (skali struktury) uwarunkowany jest zazwyczaj oddziaływaniem kilku lub wielu czynników równocześnie, można wskazać czynnik przewodni, z którym rozmieszczenie osobników koreluje w najwyższym stopniu. Na przykład rozmieszczenie osobników w mikroskali zazwyczaj określone jest tzw. wzorcem morfologicznym (związanym z formą wzrostu, pomnażaniem wegetatywnym, itp.), podczas gdy na przestrzenne rozmieszczenie skupisk może wpływać mikromozaika biotopu, kształtująca tzw. wzorec środo-

wiskowy struktury populacji i — dodatkowo — efekt interakcji międzygatunkowych. W ostatnim przypadku skupiska osobników zasiedlają przestrzeń zgodnie z tzw. wzorcem socjologicznym (Watt 1955, Kershaw 1958, Anderson 1961a, 1961b, Zinke 1962, Brereton 1971, Hall 1971).

Z rozważań tych wynika, że ocena typu rozkładu przestrzennego populacji powinna uwzględniać różne wielkości powierzchni próbnych; tylko wówczas można uzyskać pełny obraz rzeczywistego wzorca struktury przestrzennej populacji. Jeśli natomiast stosuje się w badaniach tylko jedną wielkość powierzchni, można zanalizować jedynie sposób rozmieszczenia osobników w skali mniejszej niż rozmiar powierzchni próbnej.

Złożoność i zmienność przestrzennego rozmieszczenia osobników w układach naturalnych powoduje, że przy obecnym stanie wiedzy konstrukcja uniwersalnego modelu matematycznego dla oceny typu struktury przestrzennej populacji jest niemożliwa, zaś obok modeli coraz częściej stosowane są metody kartograficzne.

3. Analiza przestrzennego następstwa wartości zagęszczenia (nieparametryczny test serii)

Metody omówione w poprzednim rozdziale sprowadzają w istocie problem rozkładu przestrzennego populacji do problemu jednorodności próby losowej. Polegają zatem na weryfikacji hipotezy zerowej o braku istotnej różnicy między rozkładem z próby a odpowiednim modelem teoretycznym.

Stosując do weryfikacji test χ^2 można sprawdzić, czy rozkład wartości, jakie przyjmuje zmienna w próbie, jest losowy i czy pod tym względem próba należy do tej samej klasy dystrybucji co model; a zatem, czy próba jest statystycznie jednorodna. Ten typ analizy statystycznej nie pozwala jednak zbadać następstwa przestrzennego wartości, jakie może przyjmować zmienna, tym bardziej że ze względów statystycznych próba powinna być pobierana losowo.

Informacji o przestrzennym uporządkowaniu wartości zagęszczenia nie traca się jedynie przy systematycznym schemacie pobierania próby, w metodach transektu lub kraty; ostatnia może być traktowana jako zbiór przyległych transektów. Równocześnie jednak przyjęcie schematu systematycznego uniemożliwia stosowanie testów parametrycznych.

W tej sytuacji jedynie poprawne statystycznie jest stosowanie nieparametrycznego testu serii do prób pobieranych metodą transektu.

Następstwo przestrzenne wartości zagęszczenia na transekcji jest zgodne z losowym typem rozkładu przestrzennego, jeżeli na poszczególnych poletkach zmienna przypisuje te wartości w sposób losowy, niezależnie od położenia poletek na transekcji. Jeżeli natomiast wystąpienie wysokiej wartości zagęszczenia na pewnym poletku zwiększa prawdopodobieństwo wystąpienia podobnych wartości w sąsiedztwie, to w efekcie tworzą się serie wysokich wartości zmiennej o skupiskowym rozkładzie.

Test serii analizuje bezpośrednio następstwo przestrzenne wartości zmiennej. Przedmiotem analizy może być cecha jakościowa, czyli wystąpienie bądź nieobecność osobnika na poletku, albo też cecha ilościowa, zatem liczba osobników na poszczególnych poletkach. W drugim przypadku wartości cechy należy przetransformować na wartości zmiennej zero-jedynkowej.

Niezależnie od rodzaju badanej cechy testuje się losowość następstwa serii walorów plus (+) i minus (-). Suma walorów plusów (m) i suma walorów minusów (n) łącznie (czyli $m+n$) odpowiada liczbie poletek na transekcji. Zależnie od układu poletek z walorami + i - można otrzymać różną liczbę serii u , przy czym każda składa się z fragmentu transektu opisanego jednym rodzajem znaków.

Prawdopodobieństwo $P_{(u)}$ otrzymania u serii z walorów m i n wynosi:

$$(56) \quad P_{(u)} = \frac{1}{C_{m+n}^m} f(u), \text{ gdzie}$$

$$\begin{cases} f(u) = 2 C_{m-1}^{k-1} \cdot C_{n-1}^{k-1}, \text{ jeżeli liczba serii } u \text{ jest parzysta i } k = \frac{u}{2} \\ \text{lub} \\ f(u) = 2 C_{m-1}^{k-2} \cdot C_{m-1}^{k-2} + C_{m-1}^{k-1} \cdot C_{m-1}^{k-1}, \end{cases}$$

jeżeli liczba serii u jest nieparzysta a $k = \frac{u+1}{2}$ (Weber 1972); C oznacza liczbę kombinacji m i n .

W teście serii trzeba obliczyć prawdopodobieństwa dla wszystkich liczb serii i dla każdej możliwej wartości m i n . Należy także sprawdzić, którym liczbom serii odpowiadają małe prawdopodobieństwa, mieszczące się w przedziale 5%.

Obliczanie prawdopodobieństw uzyskania u serii przy dużych wartościach m i n jest zatem kłopotliwe. Dlatego też jeżeli obie wartości: m i n są wyższe od 10, stosuje się metodę przybliżoną. Wykorzystuje się w niej fakt, że w przypadku losowego rozkładu przestrzennego średnia liczba obserwowanych serii jest równa:

$$(57) \quad \bar{x} = \frac{2mn}{m+n} + 1,$$

a obserwowane długości serii mają rozkład normalny i oscylują wokół średniej z wariancją równą:

$$(58) \quad S^2 = \frac{2mn(2mn - m - n)}{(m+n)^2(m+n-1)}.$$

Jeżeli rozkład przestrzenny badanej populacji jest losowy, to liczba obserwowanych serii na poziomie ryzyka błędu 0,05 zawiera się w przedziale: $\bar{x} - 1,96 S < u < \bar{x} + 1,96 S$.

Można także obliczyć, jakie prawdopodobieństwo odpowiada uzyskanej liczbie serii r , przeprowadzając jej standaryzację. Wartość u oblicza się wówczas ze wzoru:

$$(59) \quad u = \frac{r - \left(\frac{2mn}{m+n} + 1 \right)}{\sqrt{\frac{2mn(2mn - m - n)}{(m+n)^2(m+n-1)}}},$$

a następnie odczytuje się z tablic rozkładu normalnego prawdopodobieństwo wystąpienia takiej wartości funkcji u . O przyjęciu lub odrzuceniu hipotezy o losowym typie rozkładu decyduje bezpośrednio wartość prawdopodobieństwa związana z tą hipotezą.

Dla wartości sumy $m+n$ równej: 16, 20 i 32 są tablice granicznych wartości liczby serii (Gounot 1962, Zieliński 1972)⁹.

⁹ Sposób posługiwania się tablicami podaje Kwiatkowska (1972).

Stosowanie nieparametrycznego testu serii w badaniach struktury przestrzennej populacji godne jest szczególnego polecenia ze względu na jego walor merytoryczny: możliwość testowania sposobu następstwa przestrzennego wartości zagęszczenia.

Test serii był dotychczas bardzo rzadko stosowany w badaniach struktury przestrzennej populacji roślinnych; po raz pierwszy zastosował go Jones (1955) w badaniach populacji lasów tropikalnych. Gounot (1962) posłużył się nim w analizie typu rozkładu około 50 populacji budujących murawę kserotermiczną, a Kwiatkowska (1972) w badaniach nad jednorodnością runa przeanalizowała za jego pomocą typ rozkładu 90 populacji roślin runa w świetlistej dąbrowie.

4. Sposoby kartograficznego przedstawiania struktury przestrzennej populacji

Metody kartograficzne najogólniej biorąc polegają na sporządzeniu mniej lub bardziej dokładnego planu rozmieszczenia osobników. Uzyskany w ten sposób obraz zróżnicowania przestrzennego populacji można zazwyczaj zinterpretować ze względu na typ struktury.

W przeciwieństwie do metod statystycznych, dla których najbardziej poprawny jest losowy schemat pobierania próby, metody kartograficzne z założenia oparte są na systematycznym układzie prób. Zależnie od wielkości obszaru objętego badaniami stosuje się albo metodę kraty, w której każde „poletko” (jednostka podstawowa kraty) scharakteryzowane jest określoną wartością cechy, albo metodę sieci (Kwiatkowska i Symonides 1978b).

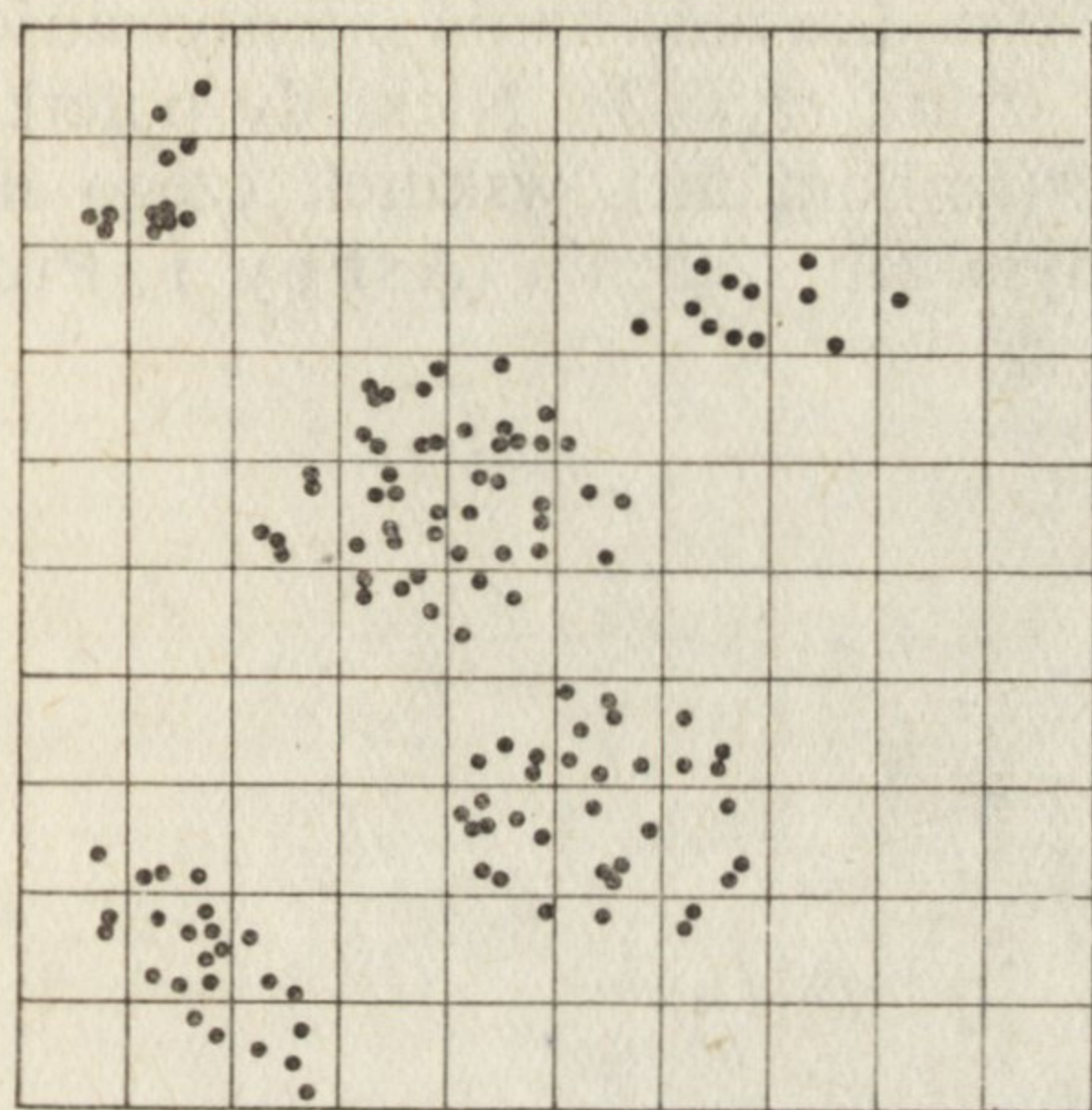
W pierwszym przypadku rozmieszczenie osobników można przedstawić dwójako, zależnie od celu i obiektu badań. Można więc zastosować tzw. zasadę rozmieszczenia topograficznego lub tzw. zasadę rozmieszczenia kartogramicznego (Kocimowski i Kwiatek 1976).

Najwierniejszy obraz przestrzennych relacji między osobnikami daje plan rozmieszczenia każdego z nich w obrębie powierzchni biochory reprezentowanej przez kratę. Na mapie kropkowej punkty zlokalizowane są (w odpowiedniej skali) zgodnie z rzeczywistym rozmieszczeniem osobników w populacji, a zatem zgodnie z zasadą topograficznego rozmieszczenia. W efekcie takiego postępowania uzyskuje się więc tzw. mapę kropkową jednowagową (rys. 1)¹⁰.

Jeżeli liczba osobników przypadających na jednostkę powierzchni jest bardzo zmienna, przy czym często występują wysokie wartości zagęszczenia, można stosować zróżnicowaną wielkość „kropek”, odpowiednio do liczby elementów, które kropki symbolizują. Dobór odpowiedniej wagi jest jednym z najistotniejszych problemów przy wykonywaniu tzw. mapy kropkowej wielowagowej (rys. 2) i często wymaga przeprowadzenia odpowiednich obliczeń. Szczegółowy sposób ustalania właściwego doboru wagi punktów podają Kocimowski i Kwiatek (1976).

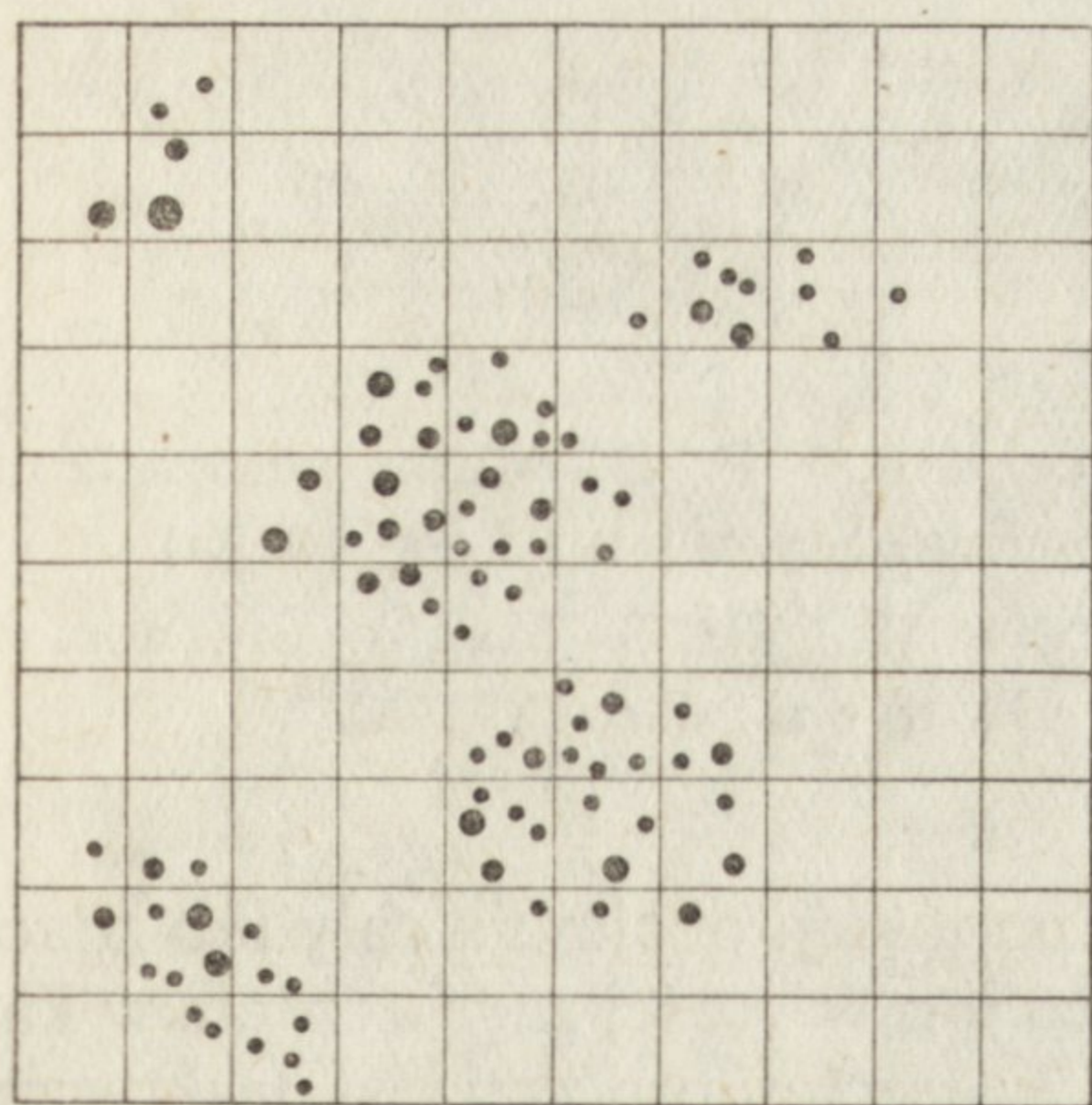
Sporządzanie planów i map kropkowych praktycznie jest możliwe tylko w odniesieniu do populacji mało licznych, z dobrze wyodrębnionymi osobnikami (Falińska 1979, Symonides 1979a). Jeżeli ze względu na duże wartości zagęszczenia populacji bądź też duży obszar objęty badaniami kartowanie poszczególnych osobników byłoby zbyt pracochłonne, w sporządzaniu map przyjmuje się zasadę kartogramicznego rozmieszczenia punktów.

¹⁰ Przez wagę punktu należy rozumieć liczbę elementów, której odpowiadają znaki: dwukropek, kropka, trójkącik, itp. (Kocimowski i Kwiatek 1976).



□ 400 cm²

Rys. 1. Rozmieszczenie kęp *Corynephorus canescens* (L.) P. B. Przykład mapy kropkowej jednowagowej, wykonanej według zasady rozmieszczenia topograficznego
Distribution of tussocks of *Corynephorus canescens* (L.) P. B. Example of one weight pointed map made acc. to the principle of topographical distribution



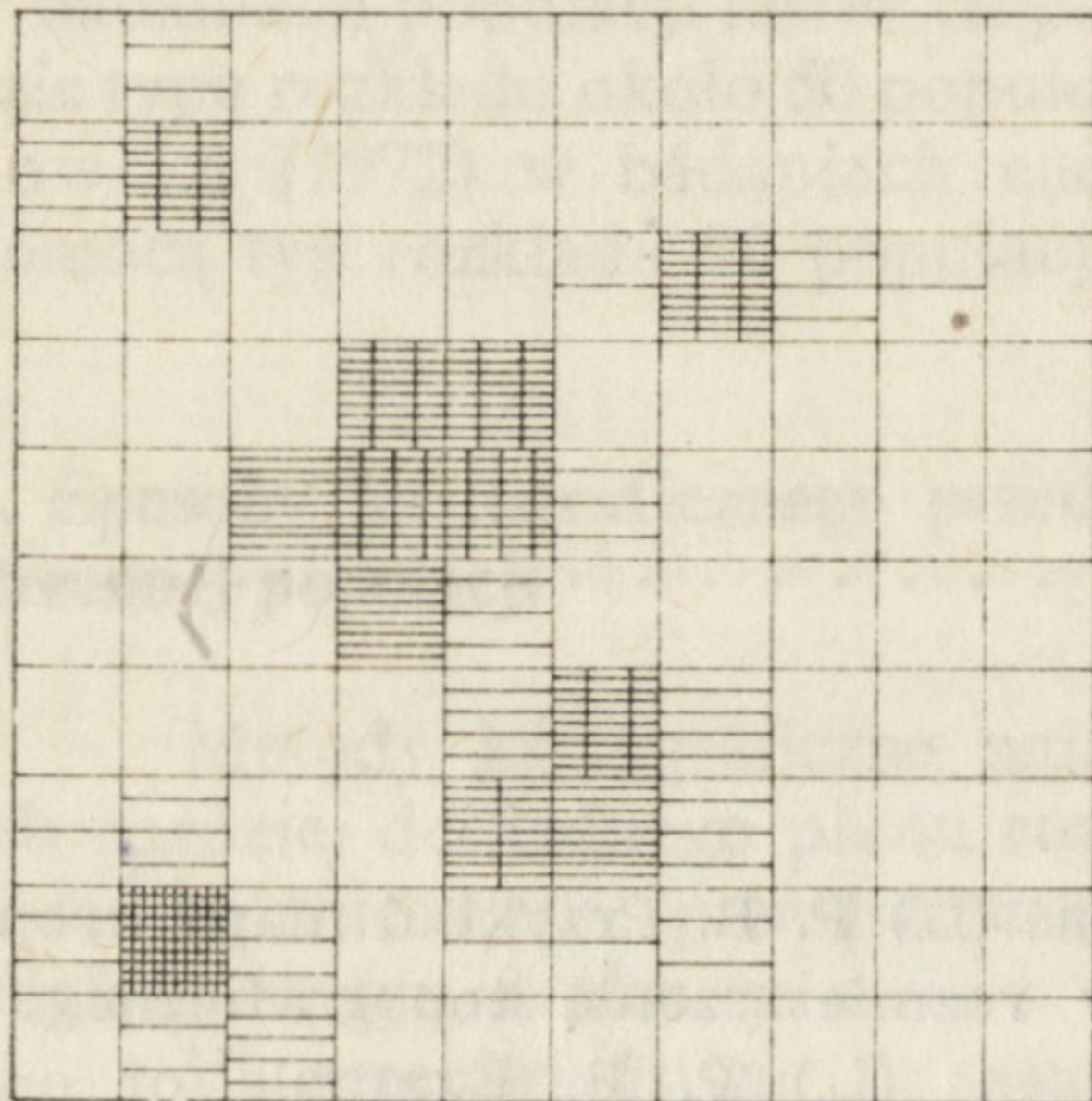
Liczba kęp - Number of tussocks
 • 1 • 2 • 3 • 5 □ 400 cm²

Rys. 2. Rozmieszczenie kęp *Corynephorus canescens* (L.) P. B. Przykład mapy kropkowej wielowagowej, wykonanej według zasady rozmieszczenia topograficznego
Distribution of tussocks of *Corynephorus canescens* (L.) P. B. Example of multi-weight pointed map made acc. to the principle of topographical distribution

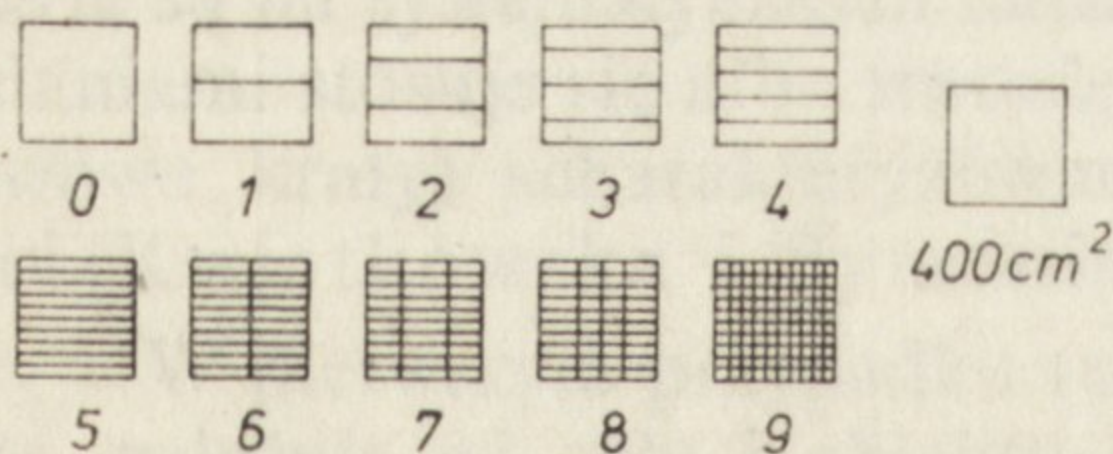
Distribution of tussocks of *Corynephorus canescens* (L.) P. B. Example of multi-weight pointed map made acc. to the principle of topographical distribution

Zasada rozmieszczenia kartogramicznego przyjmuje jednakowe natężenie zjawiska, a więc i jednakową gęstość kropek dla całej powierzchni podstawowej („poletka” kraty). W efekcie obrazem struktury przestrzennej populacji na powierzchni objętej kratą jest tzw. kartogram (Kwiatkowska i Symonides 1978b). Zmienne zagęszczenie osobników na poszczególnych poletkach kraty przedstawia się albo zróżnicowanymi barwami, albo — jak na kartogramach jednobarwnych — poprzez

zróznicowanie intensywności barwy. W drugim przypadku narastaniu intensywności zjawiska zwykle odpowiada wzrost zagęszczenia szrafu (rys. 3). Niekiedy poletka o zbliżonej liczbie osobników łączy się liniami (izonomami), wskutek czego na kartogramie zostają odgraniczone obszary o różnym zagęszczeniu (Ashby i Pidgeon 1942).



Liczba kęp - Number of tussocks



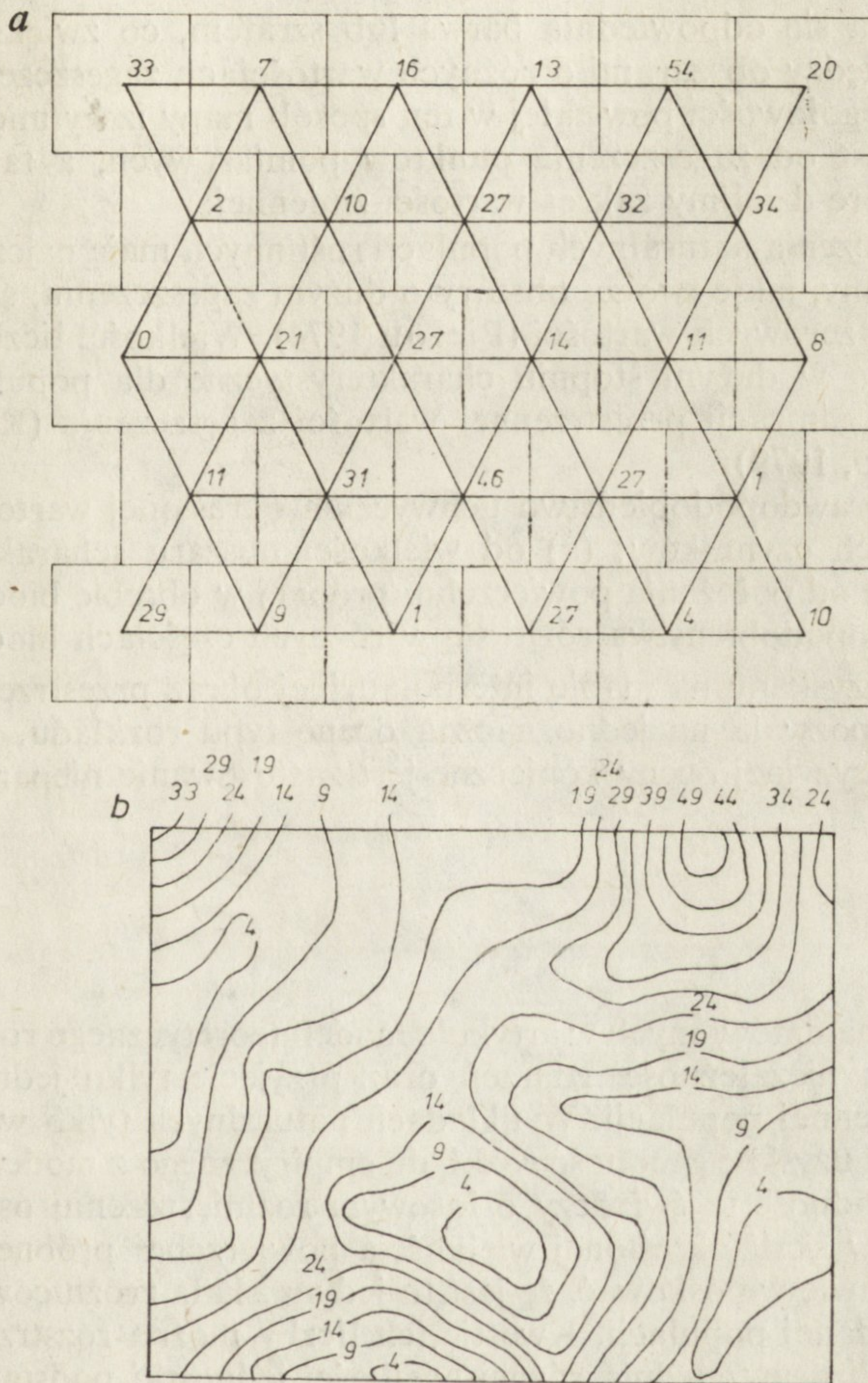
Rys. 3. Rozmieszczenie kęp *Corynephorus canescens* (L.) P. B. Mapa sporządzona według zasady rozmieszczenia kartogramicznego (wg Symonides 1979a)

Distribution of tussocks of *Corynephorus canescens* (L.) P. B. Map made acc. to the principle of cartogramic distribution (after Symonides 1979a)

Jeżeli badania nad strukturą przestrzenną populacji obejmują cały lub znaczną część dużego areału populacji, to zbiór informacji o wartości zagęszczenia w każdym „punkcie” areału przy zastosowaniu małej powierzchni próbnej jest praktycznie niemożliwy. W takim przypadku uwzględnia się tylko wybrane „punkty” przestrzeni, zaś układ „punktów” może odpowiadać sieciom geometrycznym regularnych (foremnych) sześcioboków lub przesuniętych kwadratów (Kocimowski i Kwiatek 1976). W obu przypadkach łącząc geometryczne środki jednostek odniesienia (kwadratów lub sześcioboków) uzyskuje się siatkę trójkątów.

Ze względu na dalszy, kartograficzny sposób opracowywania danych poprawne, a równocześnie najprostsze, jest przyjęcie sieci przesuniętych kwadratów. Środek każdego z nich stanowi punkt odniesienia, reprezentujący całe pole kwadratu; punkt ten przyjmuje określoną wartość statystyczną pola kwadratu. Poprzez łączenie punktów odniesienia liniami prostymi otrzymuje się siatkę tzw. osi interpolacyjnych (rys. 4a).

W interpolacji proporcjonalnej jako zasadę przyjmuje się równomierną zmienność natężenia zjawiska (zagęszczenia) między końcowymi punktami osi interpolacyjnych. W dalszym toku postępowania odcinek między punktami odniesienia dzieli się na taką liczbę jednostek, która pozwoli na określenie właściwego położenia na osiach punktów o wartościach izarytm, równych końcom przyjętych przedziałów



Rys. 4. Interpolacja matematyczna na podstawie sieci przesuniętych kwadratów (dla zagęszczenia populacji *Anemone nemorosa* L.)

a — sieć osi interpolacyjnych nałożona na sieć przesuniętych kwadratów: wartości zagęszczenia w próbach o pow. 0,1 m² wpisane są pośrodku kwadratów, b — przebieg izarytm zagęszczenia badanej populacji; cyfry oznaczają wartości poszczególnych izarytm

Mathematical interpolation on the basis of grid of shifted squares (for density of population of *Anemone nemorosa* L.)

a — grid of interpolation axes placed on grid of shifted squares; density values in samples of a surface area 0.1 m² indicated in the middle of squares, b — course of population density interpolation lines; figures indicate values of particular interpolation lines

klasowych¹¹. Punkty interpolacyjne o jednakowych wartościach przedziałów klasowych łączy się liniami (rys. 4b). Odgraniczone pola odpowiadają poszczególnym przedziałom wartości zagęszczenia. Podobnie jak na kartogramach, pola między

¹¹ Izarytmy (linie teoretyczne) łączą punkty o jednakowej wartości natężenia zjawiska. Ich teoretyczny charakter wynika z tego, że punkty odniesienia reprezentują wartość liczbową pola odniesienia, nie są więc punktami rzeczywistego pomiaru wielkości zjawiska (zagęszczenia osobników).

izarytmami pokrywa się odpowiednią barwą lub szrafem, co zwiększa czytelność obrazu relacji pomiędzy obszarami o różnych wartościach zagęszczenia.

Stopień szczegółowości powstałej w ten sposób mapy izarytmicznej (interpolacyjnej) zależy od zagęszczenia punktów pomiarowych, a także od liczby przedziałów, na które dzielimy zakres wartości zmiennej.

Mapy zagęszczenia naturalnych populacji roślinnych mają najczęściej charakter mozaikowy. Plamy, jakie tworzą obszary o dużym zagęszczeniu, sąsiadują z obszarami niskich lub zerowych wartości (Pielou 1974). Wielkość, liczba i rozmieszczenie tych plam są w dużym stopniu charakterystyczne dla populacji i tworzą układ o swoistej organizacji przestrzennej wartości zagęszczenia (Kwiatkowska i Symonides 1978b, 1979).

Najczęściej prawdopodobieństwo uchwycenia określonej wartości zagęszczenia zależy od dwóch czynników: (a) od wielkości obszaru scharakteryzowanego daną wartością i (b) od położenia powierzchni próbnej w obrębie biochory. Zwykle wartość tego prawdopodobieństwa różni się w różnych częściach biochory.

Nie zawsze uzyskany na mapie interpolacyjnej obraz przestrzennego zróżnicowania populacji pozwala na jednoznaczną ocenę typu rozkładu. W większości przypadków do precyzyjnej oceny konieczne jest zastosowanie nieparametrycznego testu serii.

5. Uwagi końcowe

Wspólną cechą omówionych w artykule modeli teoretycznego rozkładu zmiennej jest założenie o niezależności zdarzeń oraz przyjęcie tylko jednego poziomu organizacji przestrzennej populacji. W układach naturalnych tylko w wyjątkowych przypadkach można uzyskać zgodność rozkładu empirycznego z modelem teoretycznym, przy czym zgodność ta świadczy o losowym rozmieszczeniu osobników (lub ich skupisk) tylko w skali określonej wielkością powierzchni próbnej. Nie można jednak na tej podstawie wnioskować, że jest to jedyna skala zróżnicowania struktury przestrzennej badanej populacji. Kwestię ich liczby można rozstrzygnąć jedynie wówczas, jeżeli analiza uwzględnia różnej wielkości jednostki podstawowe; jest to konieczny warunek zbadania zgodnego z rzeczywistością wzorca struktury przestrzennej populacji.

Metody analizy statystycznej, uwzględniające zróżnicowaną wielkość powierzchni podstawowych są jednak — w stosunku do wagi informacyjnej wyniku — bardzo pracochłonne. Stąd też równolegle rozwijają się metody kartograficzne. Mimo rezygnacji z matematycznej precyzji opisu pozwalają one na odzwierciedlenie przestrzennych relacji między osobnikami i skupieniami osobników, a często także na ocenę typu struktury populacji.

W populacjach naturalnych rozmieszczenie osobników i ich ugrupowań zależy od wielu równocześnie działających czynników, zarówno wewnątrzpopulacyjnych, jak też środowiskowych. Stąd też najczęściej wytwarza się złożona struktura przestrzenna populacji roślinnych. Charakteryzuje się występowanie kilku skal zróżnicowania przestrzennego, chociaż określona skala wzorca rozmieszczenia może być uzależniona od jednego czynnika przewodniego (Philips 1954, Kershaw 1959, 1973, Agnew i Hainer 1960, Wilkoń-Michalska 1976). W przypadku skupiskowej struktury przestrzennej samo stwierdzenie nielosowości występowania osobników jest więc zaledwie wstępem do badań rzeczywistego wzorca. Szczegółowa analiza wymaga uwzględnienia dwóch istotnych cech strukturalnych populacji: „intensywności”, zatem stopnia kontrastu pomiędzy zagęszczeniami i rozrzedzeniami oraz „ziarnistości”, czyli wielkości skupień i rozrzedzeń (Pielou 1974). W ostatnich

latach wypracowano już pierwsze metody i wskaźniki służące do pomiaru obu tych cech (zwłaszcza intensywności wzorca); zagadnienie to wykracza jednak poza tematyczne ramy artykułu.

6. Piśmiennictwo

- Agnew A. D. Q., Hainer R. W. 1960 — Studies on plant ecology of the Jazira of Central Iraq — I. Bull. Col. Sci. Baghdad, 5: 41—60.
- Anderson D. J. 1961a — The structure of some upland plant communities in Caernarvonshire. I. The pattern shown by *Pteridium aquilinum* — J. Ecol. 49: 369—377.
- Anderson D. J. 1961b — The structure of some upland plant communities in Caernarvonshire. II. The pattern shown by *Vaccinium myrtillus* and *Calluna vulgaris* — J. Ecol. 49: 731—738.
- Archibald E. E. A. 1948 — Plant populations. I. A new application of Neyman's contagious distribution — Ann. Bot. 12: 221—235.
- Archibald E. E. A. 1950 — Plant populations. II. The estimation of the number of individuals per unit area of species heterogenous plant populations — Ann. Bot. 14: 7—21.
- Ashby E. 1935 — The quantitative analysis of vegetation — Ann. Bot. 49: 779—802.
- Ashby E., Pidgeon I. M. 1942 — A new quantitative method of analysis of plant communities — Aust. J. Sci. 5: 19.
- Barnes H., Stanbury F. A. 1951 — A statistical study of plant distribution during the colonization and early development of vegetation on china clay residues — J. Ecol. 39: 171—181.
- Blackman G. E. 1935 — A study by statistical methods of the distribution of species in grassland associations — Ann. Bot. 49: 794—878.
- Blackman G. E. 1942 — Statistical and ecological studies in the distribution of species in plant communities. I. Dispersion as a factor in the study of changes in plant populations — Ann. Bot. 6: 351—370.
- Bray J. R. 1962 — Use of non-area analytic data to determine species dispersion — Ecology, 43: 328—333.
- Brereton A. J. 1971 — The structure of the species populations in the initial stages of salt-marsh-succession — J. Ecol. 59: 321—338.
- Catana A. J. 1963 — The wandering quarter method of estimating population density — Ecology, 44: 741—757.
- Chapman V. J. 1960 — Salt marshes and salt deserts of the World — Leonard Hill Books Ltd., London, ss. 392.
- Clapham A. R. 1936 — Overdispersion in grassland communities and the use of statistical methods in plant ecology — J. Ecol. 24: 232—251.
- Clark P. J., Evans F. C. 1954 — Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations — Ecology, 35: 445—453.
- Cole C. 1946 — A theory for analysing contagiously distributed populations — Ecology, 27: 329—341.
- Cottam G., Curtis J. T. 1956 — The use of distance measures in phytosociological sampling — Ecology, 37: 451—460.
- Cottam G., Curtis J. T., Halle B. W. 1953 — Some sampling characteristics of a population of randomly dispersed individuals — Ecology, 34: 741—747.
- Curtis J. T., McIntosh R. P. 1950 — The interrelation of certain analytic and synthetic phytosociological characters — Ecology, 31: 434—455.

- David F. N., Moore P. G. 1954 — Notes on contagious distributions in plant populations — *Ann. Bot.* 18: 47—53.
- Dice L. R. 1952 — Measure of the spacing between individuals within a population — *Centr. Lab. vertebr. Biol. Univ. Mich.* 55: 1—23.
- Evans F. C. 1952 — The influence of size of quadrat on the distributional patterns of plant populations — *Contr. Lab. vertebr. Biol. Univ. Mich.* 54: 1—15.
- Falińska K. 1979 — Populacje roślin w ekotonie — *Wiad. ekol.* 25: 3—21.
- Fracker S., Brischle H. A. 1944 — Measuring the local distribution of *Ribes* — *Ecology*, 25: 283—303.
- Gleason H. A. 1920 — Some applications of the quadrat method — *Bull. Torrey bot. Club*, 47: 21—33.
- Gounot M. 1962 — Étude de la distribution des espèces au moyen d'un test non paramétrique — *Bull. Serv. Carte phytogéogr.* 7: 65—84.
- Greig-Smith P. 1952 — The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities — *Ann. Bot.* 16: 293—316.
- Greig-Smith 1964 — *Quantitative plant ecology* — Butterworths, London, ss. 256.
- Greń J. 1974 — *Modele i zadania statystyki matematycznej* — PWN, Warszawa, ss. 324.
- Hall J. B. 1971 — Pattern in a chalk grassland community — *J. Ecol.* 59: 749—762.
- Harper J. L. 1977 — *Populations biology of plants* — Academic Press, London, New York, San Francisco, ss. 896.
- Harper J. L., Williams J. T., Sagar G. R. 1965 — The behaviour of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed — *J. Ecol.* 53: 273—286.
- Holgate P. 1965a — Tests of randomness based on distance method — *Biometrika*, 52: 345—356.
- Holgate P. 1965b — Some new tests of randomness — *J. Ecol.* 53: 261—266.
- Hopkins B. 1954 — A new method for determining the type of distribution of plant individuals — *Ann. Bot.* 18: 213—227.
- Jones E. W. 1955 — Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. IV. The plateau forest of the Okomu Forest Reserve — *J. Ecol.* 43: 564—594.
- Jones E. W. 1956 — Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. IV. The plateau forest of the Okomu Forest Reserve — *J. Ecol.* 44: 83—117.
- Kershaw K. A. 1958 — An investigation of the structure of a grassland community. I. The pattern of *Agrostis tenuis* — *J. Ecol.* 46: 571—592.
- Kershaw K. A. 1959 — An investigation of the structure of a grassland community. II. The pattern of *Dactylis glomerata*, *Lolium perenne* and *Trifolium repens*. III. Discussion and conclusions — *J. Ecol.* 47: 31—53.
- Kershaw K. A. 1973 — *Quantitative and dynamic plant ecology* — Edward Arnold (Publishers Limited), London, ss. 308.
- Kershaw K. A., Tallis J. H. 1958 — Pattern in the high level *Juncus squarrosus* community — *J. Ecol.* 46: 739—748.
- Kocimowski K., Kwiatek J. 1976 — *Wykresy i mapy statystyczne* — Główny Urząd Statystyczny, Warszawa, ss. 142.
- Kwiatkowska A. J. 1972 — Analiza homogeniczności runa fitocenozy przy zastosowaniu nieparametrycznego testu serii — *Phytocoenosis*, 1: 37—77.
- Kwiatkowska A. J., Symonides E. 1978a — Metody pomiaru zagęszczenia populacji roślin wyższych — *Wiad. ekol.* 24: 127—143.

- Kwiatkowska A. J., Symonides E. 1978b — Some remarks on the methods of assessing the population density of higher plants in cases of aggregated spatial structure — *Acta Soc. Bot. Pol.* 47: 91—106.
- Kwiatkowska A. J., Symonides E. 1979 — Wpływ skupiskowej struktury przestrzennej na ocenę zagęszczenia populacji roślinnych — *Wiad. ekol.* 25: 37—46.
- MacArthur R. H., Connell J. H. 1971 — *Biologia populacji* — PWRiL, Warszawa, ss. 232.
- Moore P. G. 1953 — A test for non-randomness in plant populations — *Ann. Bot.* 17: 57—62.
- Morisita M. 1959 — Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns — *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E (biol.)* 2: 215—235.
- Neyman J. 1939 — On a new class of „contagious” distributions, applicable in entomology and bacteriology — *Ann. math. Statist.* 10: 35—57.
- Numata M. 1949 — The basis of sampling in the statistics of plant communities. Studies on the structure of plant communities. III — *Bot. Mag., Tokyo*, 62: 35—38.
- Numata M. 1954 — Some special aspects of the structural analysis of plant communities — *J. Coll. Arts Sci. Chiba Univ.* 1: 194—202.
- Oktała W. 1966 — *Elementy statystyki matematycznej i metodyki doświadczalnictwa* — PWN, Warszawa, ss. 310.
- Perkal J. 1967 — *Matematyka dla przyrodników i rolników. II* — PWN, Warszawa, ss. 314.
- Phillips M. E. 1954 — Studies in the quantitative morphology and ecology of *Eriophorum angustifolium* Roth. II. Competition and dispersion — *J. Ecol.* 42: 187—210.
- Pielou E. C. 1959 — The use of point-to-plant distances in the study of the pattern of plant populations — *J. Ecol.* 47: 607—613.
- Pielou E. C. 1974 — *Population and community ecology. Principles and methods* — Gordon and Breach Science Publishers, New York, Paris, London, ss. 424.
- Platt C. 1974 — *Problemy rachunku prawdopodobieństwa i statystyki matematycznej* — PWN, Warszawa, ss. 381.
- Quenouille M. H. 1949 — A relation between the logarithmic, Poisson and negative binomial series — *Biometrics*, 5: 162—164.
- Rabotnov T. A. 1964 — *Opredelenie vozrastnogo sostava populacii vidov v soobščestve* — *Polevaja Geobotanika*, 3: 132—167.
- Salisbury E. J. 1942 — *The reproductive capacity of plants* — G. Bell and Sons LTD, London, ss. 244.
- Singh B. N., Das K. 1939 — Percentage frequency and quadrat size in analytical studies of weed flora — *J. Ecol.* 27: 66—77.
- Skellam J. G. 1952 — Studies in statistical ecology. I. Spatial pattern — *Biometrika*, 39: 346—362.
- Steinhaus H. 1936 — O charakterystyce skupienia osiedli — *Czas. geogr.* 14: 288—297.
- Steinhaus H. 1947 — O wskaźniku zagęszczenia i rozproszenia — *Przegl. geogr.* 21: 1—3.
- Stevens W. L. 1937 — Significance of grouping — *Ann. Eugen.* 8: 57—69.
- Svedberg T. 1922 — *Ettbidrag till de statistiska metodernas användning inom växtbiologien* — *Svensk bot. Tidskr.* 16: 1—8.
- Symonides E. 1974 — Populations of *Spergula vernalis* Willd. on dunes in the Toruń Basin — *Ekol. pol.* 22: 379—416.

- Symonides E. 1979a — The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. I. Populations of initial stages — *Ekol. pol.* 27: 3—37.
- Symonides E. 1979b — The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. II. Loose-sod populations — *Ekol. pol.* 27: 191—234.
- Symonides E. 1979c — The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. III. Populations of compact psammophyte communities — *Ekol. pol.* 27: 235—257.
- Thomas M. 1949 — A generalization of Poisson's binomial limit for use in ecology — *Biometrika*, 36: 258—284.
- Vasilevič V. I. 1969 — *Statističeskie metody v geobotanike* — Akad. Nauk SSSR, Leningrad, ss. 230.
- Walter H. 1962 — *Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung. I. Die tropischen and subtropischen Zonen* — VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, ss. 162.
- Watt A. S. 1955 — Bracken versus heather, a study in plant sociology — *J. Ecol.* 43: 490—506.
- Wilkoń-Michalska J. 1976 — Struktura i dynamika populacji *Salicornia patula* Duval-Jouve — *Rozpr. Uniw. Mikołaja Kopernika, Toruń*, ss. 156.
- Wilkoń-Michalska J., Symonides E. 1974 — The influence of vegetation on the dynamics of soil humidity in the patch of *Spergulo-Corynephorretum* Tx. (1928) Libb. (1933) — *Fragm. flor. geobot.* 20: 497—528.
- Weber E. 1972 — *Grundriss der biologischen Statistik* — Gustav Fischer Verl., Jena, ss. 706.
- Whitford P. B. 1949 — Distribution of woodland plants in relation to succession and clonal growth — *Ecology*, 30: 199—208.
- Zieliński R. 1972 — *Tablice statystyczne* — PWN, Warszawa, ss. 386.
- Zinke P. J. 1962 — The pattern of individual forest trees on soil properties — *Ecology*, 43: 130—133.

Summary

Methods for determining the type of population spatial structure belong to two main categories: methods of statistical analyses and methods of cartographic analysis. The former are an attempt to reduce empirical distribution density to the theoretical model of random distribution. Theoretical distributions have in common the assumption about independent occurrence of individuals (models of Bernoullie, Poisson and normal model) or their agglomerations (models of Cole, Thomas, Neyman and negatively binomial) in space.

If in empirical studies it is only ascertained whether the species is absent or present in a determined length of series of sample areas or sectors (in point centered quarter method, Cottam and Curtis 1956) then Bernoullie's model is used as a theoretical distribution. The probability P_i that the random variable will assume values 0, 1, 2, ... x is calculated according to equation (2), and expected theoretical numbers — as products of probability values and totals of empirical frequencies n_i for the variable equal 0, 1, 2, ... x .

As opposed to Bernoullie's distribution — Poisson's distribution is the most frequently used theoretical model of distribution of the individual number per unit area. Probabilities with which the random variable may assume particular values x is described by the density function of Poisson's distribution (5), where λ is equal to mean value calculated from empirical distribution. Theoretical numbers are determined as in Bernoullie's distribution. Several tests have been elab-

borated for concordance verification of empirical distribution and Poisson's distribution, e.g. Blackman's (1942) index $\frac{S^2}{\bar{x}}$, dispersion index I (9) (David and Moore 1954), index φ (10) (Moore 1953), index I_δ of Morisita (1959) — (11), etc.

Models of Bernoullie and Poisson are for step variable, whereas the theoretical model for continuous variable is normal distribution. Analysis of the type of distribution is connected in this case either with measurement of cover (Vasilevič 1969) or with measurement of density by means of non-surface methods (Kwiatkowska and Symonides 1978b). Empirical frequencies are compared with theoretical numbers according to generally accepted rules (Oktaaba 1966).

Cole's distribution (1946) is of limited use in studies of the type of distribution of natural plant populations. Elaboration of data using this method is especially troublesome if agglomerations consist of large, varying numbers of individuals.

Thomas's model (1949) assumes that agglomerations of individuals are distributed at random and the number of agglomerations per unit area is consistent with numbers in Poisson's distribution. Thus in the situation described, around paternal plants distributed at random their progeny colonize forming with each paternal plant spatially separate agglomerations. Probability $P(x)$ of finding x individuals on the surface area is illustrated by equation (35).

Neyman's model (1939) in relation to population spatial structure assumes that: (a) individuals occur in groups distributed at random on the surface area and (b) random numbers of individuals in particular agglomerations; thus it is a form of complex Poisson's distribution. Probability P of finding sample surface with x individuals is calculated using equation (45).

It can be expected that the empirical distribution will be consistent with negatively binomial theoretical distribution if the assumptions of Bernoullie's scheme (Platt 1974) are fulfilled except the one about constant conditions under which the experiment is being carried out. Probability $P(x)$ of finding x individuals on sample surface in the distribution discussed is illustrated by equation (49).

In all theoretical models the consistence of empirical distribution with corresponding model of theoretical distribution is checked using test χ^2 (3). This consistency proves about random distribution of individuals or their agglomerations only in the scale of sample surface area. In order to obtain a true spatial differentiation of population structure it is indispensable to use sample surface of different size when analysing the same object.

In studies of spatial sequence of density values good results are obtained using a nonparametric series test for samples taken by means of transect method (Kwiatkowska 1972, Weber 1972).

As opposed to statistical methods, for which the most correct is the random sampling scheme, cartographical methods are based on systematical arrangement of samples. Depending on the size of investigated area either the „lattice” method is used, where each basic unit is characterized by a determined character value, or the „grid” method (Kwiatkowska and Symonides 1978b). In the first case the place of occurrence of individuals can be shown according to the principle of topographical distribution obtaining the so-called one weight or multi-weight pointed map (Figs. 1, 2), or according to the principle of cartogramic distribution obtaining the so-called cartogram (Fig. 3). In the grid method only chosen „points” of space forming a system of regular sexpartites, or more frequently shifted squares, are taken into consideration (Fig. 4a) and the final effect

of cartographic elaboration is the so-called interpolation map (Fig. 4b). The extent to what this map is detailed depends on the density of measurement points and also on the number of intervals into which the range of variable is divided.

Cartographical methods illustrate spatial relations between individuals and their agglomerations and frequently allow to estimate the type of spatial structure of population. In doubtful cases the nonparametric series test should be additionally applied.