

47

**MEMORABILIA
ZOOLOGICA**

Przemysław Trojan

Analiza struktury fauny

**Polska Akademia Nauk
Muzeum i Instytut Zoologii
Warszawa 1992**

POLSKA AKADEMIA NAUK
MUZEUM I INSTYTUT ZOOLOGII

MEMORABILIA ZOOLOGICA

47

Przemysław Trojan

Analiza struktury fauny

WARSZAWA 1992

<http://rcin.org.pl>

MEMORABILIA ZOOLOGICA, 47, 1992

World-list abbreviation: Memorabilia Zool.

EDITORIAL STAFF

Editor-in-chief – **Bohdan Pisarski**
Assistant editor – **Wojciech Czechowski**
Secretary – **Katarzyna Cholewicka-Wiśniewska**

Editor of the volume – **Wojciech Czechowski**

Publisher
Muzeum i Instytut Zoologii PAN
ul. Wilcza 64, 00-679 Warszawa

PL ISSN 0076-6372
ISBN 83-85192-18-2

© Copyright by Muzeum i Instytut Zoologii PAN
Warszawa 1992

Nakład 600 egz. Ark. wyd. 10. Ark. druk. 7,5.
Skład, łamanie i diapozytywy – Dział Wydawnictw MiZ PAN
Druk – Drukarnia Nr 1, Warszawa, ul. Rakowiecka 37. Zam. nr 160/92

Przemysław TROJAN

Analiza struktury fauny

ZADANIA ANALIZY FAUNISTYCZNEJ

Faunistyka należy do najstarszych dyscyplin zoologicznych. U podstaw zainteresowania fauną leżą zarówno przyczyny czysto poznawcze, jak przesłanki praktyczne. Jako nauka, faunistyka ma za zadanie poszukiwanie odpowiedzi na pytanie: ile różnych gatunków zwierząt występuje w danym miejscu i dlaczego? Jest to zarazem pytanie o liczbę i listę gatunków, jak również o przyczyny i mechanizmy decydujące o występowaniu takich, a nie innych struktur faunistycznych w poszczególnych miejscach na Ziemi.

Zwierzęta stanowią zarówno źródło pokarmu, jak licznych surowców poszukiwanych i eksploatowanych od czasów wczesnej starożytności. W rzędzie plag prześladujących ludzkość poczesne miejsca do dziś zajmują liczne gatunki zwierząt. Ekspansja państw Europy w XVIII i XIX w. na obszary Afryki, Azji i Ameryki spowodowała rozwój badań fauny tych obszarów. Ich celem było dostarczenie informacji o zwierzętach, z którymi kolonizatorzy mogli się tam spotkać (TROJAN 1980b).

Na początku bieżącego stulecia faunistyka na obszarze Europy Środkowej zaczęła się nieco przeżywać (RAJSKI 1965). Wynikało to z niewystarczalności starych koncepcji, na których oparte były badania. Nowe podejście do tematyki badania fauny zaprezentował DAHL (1921 - 1923). Przedstawione przez niego zasady wraz z programem badawczym zaproponowanym przez THIENEMANNA (1925) pozwoliły na sprecyzowanie zadań faunistyki w okresie międzywojennym. Dyskusja ta, przeniesiona na nasz grunt przez POLIŃSKIEGO (1929), doprowadziła do stworzenia solidnych podstaw faunistyki w Polsce.

Podstawowe pytanie określające cele badawcze faunistyki sformułowane w formie ogólnej przez HUTCHINSONA (1962) nie znalazło dotychczas odpowiedzi. Pozwoliło jednak na postęp w trzech kwestiach: 1) rozwinięciu dyskusji dotyczącej statusu faunistyki, 2) określeniu szczegółowej tematyki badawczej oraz 3) opracowaniu metod analizy, dostosowanych do charakteru materiałów faunistycznych.

Faunistyka w ujęciu zoogeografów (DE LATIN 1967), stawiających na pierwszym planie chorologiczny aspekt badań, jest rozpatrywana jako dyscyplina służebna wobec zoogeografii. Jej zadaniem jest badanie składu gatunkowego określonych obszarów, możliwie z uwzględnieniem taksonów wewnątrzgatunkowych. Inaczej

widzi zadania faunistyki autor pierwszego podręcznika zoogeografii dynamicznej, UDVARDY (1978). Zwraca on uwagę na zasadniczą różnicę w celach badawczych zoogeografii i faunistyki. Pierwsza z nich zajmuje się badaniem rozmieszczenia zwierząt na kuli ziemskiej, druga badaniem faun lokalnych. Autor ten zwraca również uwagę na to, że w analogicznych badaniach nad roślinami florystyka zestawia spisy gatunków żyjących na danym obszarze i w ten sposób opisuje florę, zaś fitosocjologia zajmuje się zbiorowiskami roślinnymi, jakie na nim występują, czyli roślinnością (vegetatio). W badaniach faunistycznych odpowiednikami obu tych podejść są: 1) lista gatunków, czyli inwentarz fauny danego obszaru oraz 2) stosunki ilościowe zachodzące między gatunkami, obrazujące strukturę taksocenów określoną przez UDVARDYEGO (1978) jako faunacja. Jeśli obraz ten uzupełnić o badanie zjawisk dynamicznych przebiegających w obrębie fauny (TROJAN 1980b), to faunistyka jest nauką badającą skład gatunkowy, strukturę i dynamikę faun lokalnych. Jest to zakres tematyczny, różniący ją zarówno od zoogeografii, jak i zoocenologii.

Współczesna faunistyka podejmuje zadania dotyczące zarówno stanu fauny, przemian w niej zachodzących, jak też mechanizmów, które sterują układami faunistycznymi, generując określone bogactwo lub ubóstwo fauny. Zadania te są następujące:

1. Inwentaryzacja faunistyczna określonych miejsc na Ziemi. Realizacja zadania wiąże się z oceną reprezentatywności materiału faunistycznego, jakim dysponuje badacz, estymacją liczby gatunków i określeniem dla niej przedziałów ufności;

2. Określenie bogactwa fauny badanego obszaru poprzez zastosowanie odpowiednich miar ilościowej oceny różnorodności badanych zgrupowań zwierząt;

3. Poszukiwanie odpowiedzi na pytanie dlaczego w danym miejscu występuje określona liczba gatunków zwierząt;

4. Ustalenie wzoru struktury fauny w danym miejscu poprzez zbadanie relacji ilościowych zachodzących między gatunkami i określenie ich zgodności z właściwym rozkładem teoretycznym;

5. Wyjaśnienie przyczyn, które warunkują ustalanie się określonego składu i struktury fauny w danym siedlisku, miejscu i czasie. Znajomość czynników wpływających na występowanie i liczebność gatunków daje klucz do zrozumienia mechanizmów przyrodniczych, kształtujących fauny lokalne.

Na zasiedlenie faunistyczne wpływają cztery niezależne czynniki (TROJAN 1980b):

1. Wielkość badanego obszaru ma decydujący wpływ na liczbę występujących w jego obrębie gatunków. Badania nad biogeografią wysp wykazały dowodnie, że obszary małe, szczególnie izolowane barierami fizycznymi, mają faunę silnie zubożoną względem obszarów dużych;

2. Zróżnicowanie środowiskowe i florystyczne. Różnorodności szaty roślinnej odpowiada w przybliżeniu również bogactwo fauny badanego obszaru. Tereny o zróżnicowanej fizjografii zasiedlone są przez większą liczbę gatunków niż obszary o monotonnym krajobrazie;

3. Czynniki historyczne istotnie wpływa na różnorodność fauny. Ciągłość rozwoju historycznego świata żywego w danym miejscu prowadzi do większej różnorodności faunistycznej, niż to obserwujemy na obszarach, na których flora i fauna została w pewnym okresie zniszczona przez katastrofy ekologiczne. Odbudowa fauny to proces powolny i trwający długie okresy historyczne;

4. Oddziaływanie człowieka stanowi współcześnie poważny czynnik kształtujący faunę. Odbywa się ono poprzez różnorodne presje wywierane na ekosystemy oraz ich przekształcenie w układy sztuczne, silnie uproszczone i poddane eksploatacji gospodarczej.

Poszukiwanie właściwie udokumentowanej odpowiedzi na postawione pytania z jednej strony zrodziło zapotrzebowanie na zbieranie materiałów charakteryzujących skład i strukturę zgrupowań organizmów, z drugiej zaś potrzebę opracowania precyzyjnych metod analizy. Zarówno materiały, jak techniki obliczeniowe używane do analiz bogactwa i struktury zgrupowań muszą spełniać warunki adekwatności i porównywalności. Rozwój badań faunistycznych i ekologicznych w XX w. ugruntował ten właśnie kierunek poszukiwań.

Przeciwstawienie starej i nowej faunistyki przez DAHLA (1909) spowodowało, że do badań wprowadzono zasadę odnoszenia występujących na badanym obszarze gatunków zwierząt do określonego typu środowiska. Informacja o występowaniu gatunku uzupełniana jest niekiedy również danymi o jego liczebności, podawanymi w sposób opisowy lub liczbowy. Od początku lat trzydziestych naszego stulecia rozwijany jest program, którego celem jest szczegółowa inwentaryzacja zoologiczna podstawowych typów biocenoz. Zbieranie materiałów realizowane jest w większości przypadków narzędziami połowu, dającymi porównywalne serie prób niezależnie od indywidualnych umiejętności badaczy (BALOGH 1958). Metodyka taka pozwala zarówno na charakterystykę statystyczną zebranego materiału, jego porównywalność dla poszczególnych stanowisk, jak też określenie zależności ilościowych między gatunkami wchodzącymi w skład zgrupowania. Zależności te układają się w różnych zgrupowaniach fauny odmiennie, tworząc rozmaite wzorce struktury. Pierwsza monografia poświęcona ich analizie (WILLIAMS 1964) traktuje te obrazy strukturalne jako wyraz równowagi w przyrodzie. Równoległe do badań nad oceną zjawisk strukturalnych rozwinęły się prace poświęcone wskaźnikom, które dają podstawę dla wyrażenia różnorodności obserwowanej w obrębie zgrupowań w postaci jednej liczby. Miarę tę stanowią wskaźniki różnorodności wprowadzone początkowo przez SHANNON i WEAVERA (1949), a następnie rozwinięte w postaci różnych formuł i powszechnie zastosowane do badań nad zgrupowaniami. Ich przegląd i interpretacja stanowiły przedmiot sympozjum Królewskiego Towarzystwa Entomologicznego Londynu (MOND i WALOFF 1978).

Od tego czasu ukazało się wiele opracowań szczegółowych i monograficznych, omawiających metody połowu zwierząt do celów ekologicznych i faunistycznych. Ich omówienie w odniesieniu do fauny gleb dają GÓRNY i GRŪM (1981). Prace te kładą większy nacisk bądź na techniki połowu, bądź na metody opracowania materiału. Ten drugi wątek: metody oceny struktury zgrupowań zwierzęcych, prezentowanie wyników oraz interpretacja uzyskanych obrazów zróżnicowania zgrupowań stanowi przedmiot niniejszej pracy. Celowość podjęcia takiego opracowania wydaje się oczywista. Program inwentaryzacji świata zwierząt, nawet w podstawowych typach ekosystemów, mimo sześćdziesięcioletniego okresu eksploracyjnego, daleki jest od zakończenia.

Przyczyny takiego stanu badań są złożone. Pierwsza z nich to mnogość gatunków zasiedlających ekosystemy. Ich przybliżone oszacowania zamykają się liczbami kilku tysięcy gatunków dla każdego ekosystemu lądowego. Zwierzęta różnią się wymiarami

ciała, miejscem życia, sposobem poruszania, wymaganiami pokarmowymi itp. To z kolei powoduje trudności metodyczne. Stosowane w badaniach zoocenologicznych techniki połowu wybierają jedne gatunki łatwiej, inne trudniej. W związku z tym niektóre, nawet pospolite gatunki mogą być pominięte w próbach przy stosowaniu nieodpowiednich technik odłowu. Zebrany materiał, obejmujący zwykle liczne próby i wielką liczbę osobników, może być opracowany wyłącznie przez kompetentnych systematyków. Ogranicza to możliwości wielu rozpoznań faunistycznych i ekologicznych.

Zarazem zwiększa się zapotrzebowanie na dane o biocenozach, ich organizacji wewnętrznej, zależnościach, elastyczności, odporności na stresy środowiskowe, więc o tych wszystkich ich właściwościach, które stanowią wyraz działających w ich obrębie mechanizmów homeostatycznych. Powiązania strukturalne i funkcjonalne w obrębie ekosystemów tworzą podstawy teorii tych układów (ODUM 1972, TROJAN 1984). Teoria ta z kolei musi dawać punkt wyjścia dla ocen stanu środowiska i ekosystemów. Potrzeba ekologicznej waloryzacji ekosystemów wpływa z rozwoju wydarzeń środowiskowych na świecie. Presja wywierana na przyrodę przez człowieka i jego działalność gospodarczą w sposób widoczny prowadzi do degradacji licznych ekosystemów, zarówno naturalnych, jak i sztucznych. Degradacja ta jest najwyraźniej widoczna wtedy, kiedy zamiera szata roślinna i rozwija się proces określany jako katastrofa ekologiczna. Zjawiska takie są z reguły poprzedzane zmianami zachodzącymi w obrębie ekosystemów. Polegają one na ubożeniu składu gatunkowego zespołów, w których pewne gatunki zostają wyeliminowane w wyniku intoksykacji lub przekształceń środowiska, bądź też w drodze konkurencji. Zmianom podlega również układ stosunków strukturalnych w obrębie zespołów zwierząt. Zarówno liczba gatunków, jak zachodzące między nimi stosunki ilościowe mogą dostarczać informacji, stanowiących sygnały ostrzegawcze, poprzedzające wydarzenia o charakterze katastrofy ekologicznej. Dane faunistyczne mogą więc zawierać wartościowe informacje dla bioindykacyjnego określania stanu zagrożenia układów ekologicznych oraz prognozowania zbliżających się katastrof.

Pierwszym zagadnieniem o charakterze metodycznym, które wylania się przy analizie wielogatunkowych zgrupowań zwierząt, jest określenie liczby gatunków. Badanie zawartości prób faunistycznych prowadzi do ujawnienia pewnej liczby gatunków. Liczba ta jest zależna od wielu czynników, z których zazwyczaj tylko jeden – wielkość próby – może być dokładnie określony przez badacza. Występuje tu zależność, zgodnie z którą wraz ze wzrostem wielkości próby rośnie liczba ujawnianych w niej gatunków. Powstaje pytanie, jaki charakter ma ta zależność. Jeśli układa się ona bowiem w postać funkcji o asymptotycznym przebiegu, jak to podaje np. krzywa Kyлина, istnieje możliwość określenia liczby gatunków bez konieczności zbierania i opracowywania ogromnej liczby danych. Estymowanie liczby gatunków w oparciu o funkcje zakłada, że wartości określone empirycznie nie stanowią ostatecznego miernika liczby gatunków w badanym zgrupowaniu. Dają one jednak podstawę do oceny ich liczby rzeczywistej poprzez wyznaczenie odpowiedniej funkcji, określającej zależność między liczbą gatunków a wielkością próby.

Z poszukiwaniem odpowiedzi na podstawowe pytania, dotyczące zjawisk zachodzących w obrębie wielogatunkowych zgrupowań zwierząt, wiąże się szereg kwestii metodologicznych i metodycznych. Szczególnego znaczenia nabiera ostatnio meto-

dologiczny aspekt sprawy (HARVEY i inni 1983). Postawiono bowiem pytanie, czy określony wzór struktury wielogatunkowego zgrupowania zwierząt dowodzi istnienia zjawisk biologicznych, jakie przyjęto dla jego wyjaśnienia. W wielu przypadkach można udowodnić bowiem, że czysto statystyczne modele, do których budowy nie użyto żadnych założeń biologicznych, są w pełni adekwatne dla wyjaśnienia danych empirycznych, obrazujących zależności w wielogatunkowych zgrupowaniach zwierząt. W związku z tym rośnie nacisk na analizę badanych zjawisk w oparciu o właściwie zbudowane modele zerowe. Ich stosowanie zaczyna stanowić podstawowy rygor w obrębie omawianej dyscypliny. Odnosi się to zarówno do funkcji wykładniczych i innych, przedstawianych jako model zjawiska ujawniania się gatunków zależnie od struktury zgrupowania, jak też rozkładów liczebności gatunków w obrębie zgrupowania.

Przedstawione wyżej rozważania wskazują jednocześnie na podstawowy kierunek poszukiwań metodycznych zawartych w niniejszej pracy. Jest nim stosunek ocen empirycznych, próbkowych do określeń stanów rzeczywistych, jakie istnieją w przyrodzie. Przy tych poszukiwaniach wielkości pochodzące bezpośrednio z próbek nie stanowią jedyne go obiektywnego wyznacznika rzeczywistego układu stosunków w badanym ekosystemie, a jedynie podstawę do takich poszukiwań. Dlatego też dla każdej wartości uzyskanej na podstawie materiału empirycznego może być wyliczona wartość estymowana w oparciu o funkcję matematyczną, obrazującą charakter badanej zależności.

Trudności w określeniu pełnej struktury biocenoz powodują podejmowanie badań wycinkowych, w których obiektem jest wybrana grupa gatunków wchodzących w skład ekosystemu. Stanowi ona swojego rodzaju model reprezentujący układ stosunków w obrębie biocenozy. Na podstawie danych dotyczących takich zgrupowań modelowych budowane są wskaźniki pozwalające na ocenę stosunków wewnętrznych w całym układzie. Wartość opracowanych charakterystyk zależy w znacznej mierze od tego, jaki zestaw gatunków wchodzi w skład grupy modelowej. Kwestia ta będzie rozpatrzona dalej.

Rozpoznanie właściwości struktury wielogatunkowych zgrupowań zwierząt ma podstawowe znaczenie dla analizy organizacji biocenoz. Powstaje tu szereg pytań dotyczących:

1. Pojemności gatunkowej zgrupowania, w którego skład wchodzi określona jednostka ekologiczna, taksonomiczna lub faunistyczna;
2. Normalnego wzoru struktury danego zgrupowania w typowych warunkach jego występowania w przyrodzie;
3. Warunków i czynników wpływających na modyfikację tej struktury.

Odpowiedź na pytanie pierwsze prowadzi do ustalenia liczby gatunków wchodzących w skład zgrupowania. Określa ona również stopień wypełnienia badanego ogniw łańcucha troficznego i tym samym, pośrednio, jego elastyczność. Obie te charakterystyki stoją w związku z pojęciem homeostazy ekosystemów (TROJAN 1984), bowiem układ zawierający pełną strukturę ekologiczną jest najsprawniejszy funkcjonalnie i posiada największe rezerwy, a tym samym jest najbardziej odporny na działanie stresów środowiskowych.

Odpowiedź na pytanie drugie, to jest ustalenie normalnego wzoru struktury zgrupowania, daje podstawy do analiz porównawczych zgrupowań pochodzących

z różnych ekosystemów lub rejonów geograficznych. Odpowiedź na to pytanie ma również zasadnicze znaczenie dla koncepcji bioindykacji opartej na danych zoocenologicznych. Ocena stanu degradacji ekosystemów dokonywana jest często na podstawie analizy struktury zgrupowań roślinnych i zwierzęcych. Przy tym zmniejszenie liczby gatunków, szczególnie tych o małej liczebności, oraz występowanie jednego lub kilku gatunków dominujących, które mają decydujący udział w strukturze zespołu, przyjmowane są niekiedy jako wyraz degradacji układu. Pogląd taki nie został jeszcze uzasadniony z punktu widzenia teorii układów ekologicznych.

Odpowiedź na pytanie trzecie powinna określić, jakie czynniki geograficzne, środowiskowe i ekosystemowe wpływają na zmiany struktury zgrupowań zwierząt i w jaki sposób struktura ta podlega modyfikacjom, zarówno w ekosystemach naturalnych, jak i podlegających ostrym naciskom ze strony gospodarki, przemysłu i populacji ludzkiej. Badania strukturalne wielogatunkowych zgrupowań zwierzęcych mają na celu – poprzez ich charakterystyki liczbowe – poszukiwanie zmian zachodzących w zespołach pod wpływem różnych czynników. Podstawą takich badań jest analiza porównawcza, prowadzona w szeregach czasowych, przestrzennych i w układach o silnie wyrażonym gradiencie środowiskowym. Powiązanie charakterystyk liczbowych zgrupowań z danymi o stanie środowiska pozwala na analizę istniejących między nimi zależności. Szereg przedstawionych tu kwestii ma swe źródło w tezie MACARTHURA (1955) „diversity makes stability”. Zapoczątkowała ona trwające do dziś poszukiwania powiązań charakterystyk liczbowych struktury biocenoz, takich jak liczba gatunków i ich bogactwo, z takimi właściwościami ich organizacji, jak struktura troficzna, elastyczność, stabilność lub produktywność.

Analizie ilościowej wielogatunkowych zgrupowań zwierząt podlegają następujące cechy charakteryzujące ich strukturę:

1. Liczba gatunków wchodzących w skład zgrupowania. Wielkość ta podawana jest jako wartość surowa, określona bezpośrednio z próby, bądź jako wartość wyznaczana. Przyjmuje się ją niekiedy jako miarę bogactwa gatunkowego zgrupowania;

2. Frekwencja liczebności względnych lub zagęszczeń gatunków, określana niekiedy jako rozkład obfitości gatunków (species abundance distribution);

3. Wskaźniki różnorodności gatunkowej. Zależą one od rozkładu obfitości gatunków, szczególnie od skośności i spłaszczenia tych rozkładów, ale również od liczby gatunków wchodzących w skład zespołu i wielkości pobranej próby.

Wymienione wyżej cechy strukturalne zgrupowań wymagają od badacza jedynie umiejętności wyróżniania gatunków, nawet bez określania ich nazwy. Umiejętność identyfikacji organizmów do gatunku jest jednak nieodzowna przy określaniu czwartej cechy strukturalnej zgrupowania, a jest nią:

4. Struktura dominacyjna zgrupowania. Jest to rozkład obfitości gatunków, uporządkowanych zwykle na podstawie kryterium liczebności lub rangi.

Rozwinięcie badań nad wskaźnikami różnorodności i innych aspektów struktury gatunkowej zgrupowań stanowi, szczególnie od połowy lat siedemdziesiątych, ten obszar badań, którego celem jest zbadanie zależności między złożonością a stabilnością (USHER 1976). Do dziś problematyka ta stanowi przedmiot zainteresowania przede wszystkim matematyków, ekologów i biogeografów. W ostatnich latach problem zrozumienia sensu różnorodności biologicznej w kontekście zależności między strukturą a funkcjonowaniem ekosystemów został postawiony (SIMPSON 1989, SOL-

BRIG 1991) jako zasadnicza część programów współpracy międzynarodowej w ramach Międzynarodowej Unii Nauk Biologicznych (IUBS).

W niniejszej pracy zostały przeanalizowane metody matematyczne i statystyczne stosowane przy rozwiązywaniu przedstawionych wyżej problemów. Dla zilustrowania metod analizy i prezentacji omawianych zjawisk w praktyce podane są przykłady obliczeń, dokonane na przykładach konkretnych zgrupowań zwierząt.

Przedstawione tu opracowanie nie byłoby możliwe bez pomocy matematyków, a szczególnie statystyków. W pierwszej fazie opracowania autor uzyskał aktywną pomoc ze strony doc. dr hab. Teresy WIERZBOWSKIEJ; szczególnie opracowała ona wzory nr 69–72 do rozdziału poświęconego wskaźnikom różnorodności. W analizie modeli matematycznych i statystycznych stosowanych do oceny zjawisk strukturalnych w zgrupowaniach udział wzięli: dr Mieczysław KŁOPOTEK i dr Andrzej MATUSZEWSKI. W pracy nad przygotowaniem tekstu oraz dokumentacji graficznej i tabelarycznej pomagała mi mgr Janina ANKIEWICZ. Wszystkim wymienionym osobom składam podziękowania za ich wkład pracy w przygotowanie tego kompendium.

FAUNA JAKO PRZEDMIOT ANALIZY STRUKTURALNEJ

Materiał zebrany w trakcie badań faunistycznych lub ekologicznych obejmuje z reguły liczne gatunki zwierząt, występujące w ekosystemach różnych typów. Zależnie od zastosowanych technik odłowu, materiał taki daje obraz jakościowy lub ilościowy badanego zgrupowania.

Metody jakościowe polegają zwykle na odłowieniu pojedynczych osobników i stosowane są głównie w badaniach faunistycznych. Ich celem jest ustalenie listy gatunków zwierząt, zasiedlających badany obszar. Materiał taki nie daje podstaw do oceny stosunków ilościowych panujących między gatunkami tworzącymi zgrupowania. Przyczyna tego leży w wyłowieniu selektywnym. Zbieracz odławia częściej gatunki rzadsze, pomijając występujące pospolicie (WILLIAMS 1964, TAYLOR 1978). Działanie takie – celowe dla inwentaryzacji gatunków – nie pozwala na analizę struktury zgrupowania, ponieważ gatunki rzadkie, o małej liczebności, reprezentowane są w zebranym materiale proporcjonalnie obficie niż w przyrodzie.

Metody ilościowe pozwalają na uzyskanie materiału niezależnie od zainteresowań i uzdolnień osobistych zbieracza. Usunięcie z metodyki odłowu czynnika subiektywnego nie daje jednak gwarancji na uzyskanie w pełni obiektywnego obrazu składu gatunkowego i struktury zgrupowania zwierząt. Przyczyną jest selektywność wszystkich rozpoznanych pod tym względem technik odłowu ilościowego (BALOGH 1958). Na uzyskane za ich pomocą wyniki wpływa aktywność zwierząt, szczególnie ich ruchliwość, reakcja na narzędzia połowu lub stosowane przynęty. W przypadku prób, w których zwierzęta zbierane są wraz z podłożem, z jakim są związane, znaczny wpływ na uzyskany wynik wywiera metoda ekstrakcji zwierząt z próbki. Stosunki ilościowe między gatunkami zgrupowania, oceniane na podstawie materiału zebranego metodami ilościowymi, nie dają w pełni adekwatnego obrazu struktury. Pozwalają jednak na porównywanie uzyskanych wyników w skali geograficznej, ekologicznej i czasowej. Możliwość takiego porównania, opartego na materiałach zebranych metodami jakościowymi, jest ograniczona, ponieważ nie można ocenić oddziaływania czynnika subiektywnego.

Analiza struktury zgrupowania powinna więc być oparta na materiale uzyskanym przy zastosowaniu ilościowych technik odłowu. Dają one jednak informację nie o wszystkich gatunkach zwierząt zasiedlających badany ekosystem, lecz o ich wybranej grupie. Zazwyczaj są to gatunki współwystępujące, o podobnych wymaganiach ekologicznych oraz zbliżonych wymiarach ciała i typie aktywności. Każda metoda odłowu ilościowego daje więc obraz wycinka fauny zasiedlającej badane miejsce. Takie wycinkowe zgrupowania fauny traktowane są zwykle jako układy modelowe, ilustrujące obraz struktur ilościowych w obrębie całego ekosystemu. Charakterystyki ilościowe zgrupowań zwierząt, zarówno strukturalne jak dynamiczne, stanowią podstawę do szerszych uogólnień. Stosuje się je na przykład do waloryzacji stanu lub stopnia degradacji całych ekosystemów, mają więc poważne znaczenie jako metoda biodykacyjnej oceny środowiska. Z tego też powodu dobór jednostek do badań strukturalnych ma szczególnie duże znaczenie.

W badaniach zoocenologicznych stopień dokładności opracowania materiału bywa tak różny, że uzyskane wyniki można podzielić na dwie odrębne grupy. W pierwszej

analiza materiału jest doprowadzona do poziomu gatunków biologicznych, w drugiej do wyższych jednostek systematycznych, takich jak rodzaje, rodziny lub rzędy.

Przy opracowaniach, w których jako podstawowe jednostki zgrupowania wyróżnione są gatunki, wycinek biocenozy objęty analizą jest zwykle niewielki. Obejmuje on pojedynczą grupę systematyczną, bądź mały wycinek ekosystemu, często określoną roślinę wraz z występującymi na niej gatunkami zwierząt. Dobrego przykładu dostarcza tu praca PIELOU i VERMY (1968), poświęcona faunie hub. Przy ocenie wyników uzyskanych na tej drodze powstaje zawsze pytanie o ich reprezentatywność względem innych zgrupowań w obrębie tego samego ekosystemu. Zarówno bowiem bogactwo wewnętrzne takiej jednostki, jak panujące w jej obrębie stosunki ilościowe, mogą wynikać ze szczególnego miejsca danego zgrupowania w biocenozie. Decyduje ono o jego większej lub mniejszej różnorodności oraz normalnej bądź odkształconej strukturze. Stosunki obserwowane w jednym zgrupowaniu mogą kształtować się odmiennie w innych zgrupowaniach danej biocenozy. Różnice takie uwidoczniły się na przykład przy analizie zgrupowań *Tabanomorpha*, znajdujących się pod wpływem presji urbanizacyjnej (TROJAN 1981).

Opracowania biocenologiczne, w których podział materiału jest doprowadzony do jednostek taksonomicznych wyższych niż gatunek (np. rzędów lub rodzin) łączą ze sobą gatunki należące niejednokrotnie do różnych poziomów troficznych. Tym samym analizy strukturalne takich układów nie przyczyniają do poznania organizacji ekosystemu. Nawet podział na poziomy troficzne jest zbyt ogólny i nie daje obrazu powiązań ekologicznych w obrębie biocenozy (RIGLER 1975). Analiza strukturalna zocenozy wymaga wyodrębniania zgrupowań jednorodnych przynajmniej pod względem relacji troficznych.

Aktualnie w badaniu zgrupowań zwierząt znajduje zastosowanie cały szereg jednostek, które stanowią podstawę do opracowywania charakterystyk ilościowych, zarówno strukturalnych, jak dynamicznych.

System jednostek, w których skład wchodzi zgrupowania zwierząt, jest daleki od zakończenia. Stanowi on przedmiot dyskusji toczącej się szczególnie w obrębie ekologii teoretycznej. Przy próbach tworzenia lub porządkowania tego systemu jako punkt wyjścia są przyjmowane metodologiczne zasady redukcjonizmu bądź holizmu.

Kierunek redukcjonistyczny przy analizie systemu jednostek ekologicznych reprezentują MACMAHON i inni (1981). Przyjęli oni w swych rozważaniach koncepcję niszy ekologicznej w odniesieniu do indywidualnego organizmu, którą następnie przyłożyli do skali biocenozy, ekosystemu i środowiska. Autorzy ci stworzyli, jak podają (str. 303–304), „spójny system pojęć realnych układów biologicznych”, który jednak jest bardzo trudny lub wręcz niemożliwy do praktycznego zastosowania w badaniach nad strukturą i różnorodnością zgrupowań zwierząt.

Holistyczny punkt widzenia w analizie systemu jednostek biocenotycznych reprezentują ALLEN i WYLETO (1984). Cały przedstawiony przez nich system ma charakter hierarchiczny, zaś każda jednostka jego organizacji odznacza się swoistymi właściwościami, których nie można wydedukować na podstawie analizy jej komponentów składowych.

W niniejszym opracowaniu jako podstawę przyjęto nie określony system jednostek, wynikający z rozważań teoretycznych, lecz te jednostki, które znalazły praktyczne zastosowanie w badaniach faunistycznych i ekologicznych. Nie tworzą one

spójnego systemu i mogą być traktowane każda oddzielnie, zależnie od celów prowadzonych badań.

Do najstarszych jednostek obejmujących zgrupowania wielogatunkowe należy asocjacja (association). Pojęcie to zostało po raz pierwszy zdefiniowane w odniesieniu do zbiorowisk roślinnych. W skład asocjacji zaliczane są gatunki roślin, niezależnie od ich przynależności systematycznej, związane z określonym typem siedliska i występujące w obrębie jednego typu ekosystemu. Asocjacje mają określony skład florystyczny oraz strukturę wewnętrzną. Pojęcie asocjacji w zoologii po raz pierwszy zastosowano w analizie zespołów skorupiaków planktonowych (LITYŃSKI 1938). W miarę rozwoju badań w obu dyscyplinach (botanice i zoologii) opracowano odmienią koncepcję próby, różne metody analizy ilościowej oraz inne sposoby prezentowania uzyskanych wyników. Spowodowało to, że badania biocenologiczne na materiale roślinnym i zwierzęcym rozwijały się niezależnie, a pojęcie asocjacji stosowane jest obecnie głównie do określenia podstawowego obiektu analizy fitosocjologicznej.

Badania zoocenologiczne podjęte zostały na gruncie faunistyki, zoogeografii i ekologii. W obrębie faunistyki od czasów DAHLA (1909) prowadzone są próby zdefiniowania i opracowania charakterystyk ilościowych zgrupowań faunistycznych związanych z określonym typem siedliska oraz ekosystemu. Podobne cele stawia sobie zoogeografia w zakresie badań porównawczych, obejmujących znaczne obszary (DE LATTIN 1967). Jednostką, która znajduje najczęściej zastosowanie w ilościowych badaniach faunistycznych jest taksocen (taxocene). HUTCHINSON (1967) definiuje go następująco: taksocen oznacza wszystkich członków jakiejś grupy taksonomicznej wyższej niż gatunek. Skład gatunkowy tej jednostki odpowiada określonej jednostce systematycznej, najczęściej rangi rodziny czy rzędu. Liczba gatunków objętych analizą w obrębie taksocenu wynika najczęściej z zakresu wiedzy systematycznej osoby prowadzącej badania. Taksocen stanowi pod względem ekologicznym zgrupowanie jednorodne wtedy, kiedy obejmuje gatunki o podobnej charakterystyce troficznej. Zwykle jednak takie charakterystyki gatunków wchodzących w skład taksocenów nie są przeprowadzane. Zastosowanie analiz taksocenów do opracowań ekologicznych wymaga więc dodatkowej analizy miejsca poszczególnych gatunków w układzie biocenotycznym.

W zoogeografii biocenologicznej stosowane są różne jednostki dla badań porównawczych składu gatunkowego i struktury zgrupowań. W starszych opracowaniach (SZEWCZENKO 1961) do określenia charakterystycznych zgrupowań gatunków stosowane jest pojęcie grupy faunistycznej. Do grupy faunistycznej należą gatunki bliskie pod względem typu rozmieszczenia geograficznego. Tym samym gatunki takie są jednorodne pod względem faunistycznym i mogą stanowić podstawową jednostkę dla analiz z zakresu zoogeografii biocenotycznej. Jeśli wziąć pod uwagę typologię tych grup faunistycznych, staje się jasne, że do danej grupy zaliczane są gatunki typowe dla określonych obszarów biogeograficznych, np. arktyczne, angarskie, dalekowschodnie, europejskie itp. Dyskusja nad wartością prównawczą wyróżnionych grup faunistycznych ex definitione przenosi się na dyskusję nad zasadnością wyróżniania określonych obszarów biogeograficznych. Koncepcja grup faunistycznych ma dużo wspólnego z pojęciami faun (SUSZKIN 1925) i typów faun (SZTEGMAN 1938). Oba ostatnie pojęcia określają również grupy gatunków o zbliżonym typie arealu i rozkładzie liczebności w jego obrębie. Dla badań fauny określonych regionów VIOLOVICH (1968) proponuje pojęcie kompleksu faunistycznego. Pojęcie to obejmuje różnorodne

elementy faunistyczne występujące w obrębie oddzielnego regionu; mogą one być zróżnicowane zarówno pod względem typu areału, jak i pochodzenia. Ta różnorodność gatunków w obrębie kompleksu faunistycznego pozwala na analizę udziału poszczególnych elementów biogeograficznych, występujących w badanym regionie. Omówione wyżej pojęcia w praktyce nawiązują najbardziej do koncepcji taksocenu, ponieważ obejmują grupy gatunków bliskich pod względem pozycji systematycznej.

W badaniach zoocenologicznych używane są jednostki o różnych nazwach. Należą tu: zgrupowanie wielogatunkowe (community), zoom i guild (JÜRISOO 1964). Ich definicje nie zawsze są precyzyjne, co powoduje, że stosowane są w piśmiennictwie ekologicznym wymiennie. Dla celów analizy biocenologicznej ważne jest wyróżnianie dwóch typów jednostek: 1) zawierających gatunki należące do różnych poziomów troficznych, 2) obejmujących gatunki z jednego tylko poziomu troficznego.

Pierwszy typ obejmuje gatunki powiązane ze sobą zależnościami typu eksploatacyjnego, takimi jak roślina–roślinożerca, gospodarz–pasożyt, ofiara–drapieżca. Pojęcie „community”, często obejmuje obydwie wymienione typy zgrupowań zwierzęcych. Dobrych przykładów dostarczają tu badania nad zgrupowaniami bezkręgowców runa leśnego lub łąk, obejmujące kilka poziomów troficznych i liczne łańcuchy pokarmowe. Trudno jest określić, w jakim stopniu skład jednego z takich zgrupowań jest porównywalny z innym i jak dalece charakterystyki ilościowe takich układów dają obraz stosunków wewnętrznych w obrębie biocenozy. O przydatności takich materiałów decyduje raczej metoda zbierania niż świadomy dobór reprezentatywnych, jednorodnych komponentów ekologicznych.

Większe znaczenie dla celów analiz zoocenologicznych mają zgrupowania gatunków o zbliżonych wymaganiach ekologicznych, żyjących w jednym miejscu i czasie, wykorzystujących te same źródła pokarmu. Próba określenia charakteru takich zgrupowań wielogatunkowych jako jednostki ekologicznej doprowadziła do zdefiniowania pojęcia zespołu konkurencyjnego. Kryteria dla wyróżniania takich zespołów zestawili ŁUCZAK i PROT (1967). Zgodnie z dawniejszymi określeniami (ELTON 1927) zespół konkurencyjny obejmuje grupę gatunków wyróżnianych na podstawie trzech następujących cech:

1. Nisze ekologiczne populacji gatunków wchodzących w skład zespołu konkurencyjnego pokrywają się;
2. W obrębie zespołu występuje regulacja ilościowa, wynikająca z konkurencji między jego komponentami;
3. Między gatunkami ustalają się stosunki ilościowe, które tworzą strukturę dominacyjną.

Badania związane z koncepcją niszy ekologicznej zostały w ostatnim okresie zaawansowane tak dalece, że pojęcie to w małym stopniu jest dziś przydatne dla praktycznego wyróżnienia gatunków wchodzących w skład zespołu. Obecnie w skład zespołu konkurencyjnego zaliczane są takie gatunki, które zajmują to samo miejsce w łańcuchu troficznym (TROJAN 1980a). Oznacza to, że dana grupa gatunków ma zarówno wspólny pokarm, który stanowią zwykle gatunki wchodzące w skład poprzedzającego ogniwa łańcucha troficznego, jak też wspólnych wrogów. W przypadku gatunków o diecie mieszanej taki sposób odżywiania mają na przykład zoofitofagi; jako dodatkowe kryterium można zastosować swoistość reakcji danej grupy gatunków względem czynnika różnicującego środowisko (TROJAN 1989). Swoistość oznacza

w danym przypadku inny typ rozmieszczenia na polach uprawnych zoofagów i fitofagów niż zoofitofagów.

Zespoły konkurencyjne są podstawowym elementem struktur biocenotycznych. Każdy z nich stanowi zawartość jednego ogniwa łańcucha troficznego. Między gatunkami wchodzącymi w skład takich zespołów zachodzi bierna lub czynna konkurencja o zasoby pokarmowe. Wynikiem tej konkurencji jest zjawisko kompensacji ilościowej, zachodzącej w obrębie danego ogniwa łańcucha troficznego (TROJAN 1984). Taki układ stosunków wewnętrznych odgrywa zasadniczą rolę w formowaniu mechanizmów regulujących funkcjonowanie ekosystemów.

Zespół konkurencyjny wśród innych jednostek używanych w analizach zoocenologicznych spełnia warunek jednorodności pod względem funkcji ekologicznych. Jest więc jednostką spełniającą podstawowy warunek wstępny, stawiany wobec wszystkich materiałów poddawanych opracowaniom charakterystyk statystycznych.

Analizy przeprowadzone przykładowo w niniejszym opracowaniu oparto głównie na danych dotyczących zgrupowań ślepaków (*Diptera, Tabanidae*). Stanowią one dobry materiał do badań nad zgrupowaniami zwierząt. Rozprzestrzenione są we wszystkich typach ekosystemów lądowych od tundry arktycznej do deszczowych lasów równikowych i stanowią ich stały komponent. Są one jednorodną grupą zarówno pod względem systematycznym – poprzez przynależność do jednej rodziny, jak też ekologicznym: tworzą zespół owadów pobierających krew dużych ssaków.

DANE EMPIRYCZNE I SPOSÓB ICH PREZENTACJI

Materiały empiryczne obrazujące zjawiska zachodzące w zgrupowaniach zwierząt pochodzą z badań terenowych lub eksperymentalnych. Zwierzęta występujące w wolnej przyrodzie zbiera się, stosując określone techniki połowu. Przykładu technik zbioru automatycznego dostarczają prace WILLIAMS (1964), w których użyto samolówek z przynętą świetlną. Techniki ilościowe z zastosowaniem wyłowu ręcznego prezentują badania DZIECZKOWSKIEGO (1988) nad ślimakami zbiorowisk leśnych. Rzadziej w badaniach wykorzystywana jest metoda rejestracji zwierząt bez ich odławiania, którą stosuje się głównie do ptaków i ssaków o dużych rozmiarach ciała.

Niekiedy analizowane materiały pochodzą z badań eksperymentalnych, prowadzonych w warunkach laboratoryjnych. Ich celem jest stwierdzenie wpływu określonego czynnika na strukturę badanego zgrupowania zwierząt. W ostatnim dziesięcioleciu liczne są prace poświęcone wpływie drapieżnictwa na strukturę zespołu ofiar. Przykładu takich badań, prowadzonych w środowisku wodnym, dostarcza publikacja LUECKE'A i O'BRIENA (1983), w której analizowany jest wpływ drapieżnika na zespół zooplanktonu. W przypadku środowisk lądowych przykładowym tematem jest modyfikacja struktury zgrupowania stawonogów przez modliszki (HURD i EISENBERG 1984).

W wyniku realizacji takich programów otrzymujemy próby zawierające pewną liczbę zwierząt. Ich wstępne opracowanie polega na identyfikacji gatunków i określeniu ich liczebności. Dane empiryczne są zazwyczaj odnoszone do określonych wielkości; stanowią je jednostki powierzchni, objętości, czasu bądź liczby uderzeń czerpakiem – zależnie od zastosowanej metody połowu. Dla serii tak zebranych prób można obliczyć charakterystyki statystyczne. Ich szczegółowy przegląd daje opracowanie metod poświęconych faunie glebowej (GÓRNY i GRÜM 1981). Znajdują się w nim cztery rozdziały poświęcone analizie ilościowej materiału. Podstawy statystyki przedstawił KASPRZAK (1981), rozkłady przestrzenne fauny omówili HUFLEJT i KARWOWSKI (1981). Wskaźniki stosowane w analizie biocenologicznej zestawili KASPRZAK i NIEDBAŁA (1981). Metody analizy zoocenologicznej zawarte są w pracy ŁUCZAK i WIERZBOWSKIEJ (1981). Do prac tych odsyłam zainteresowanych czytelników. Niniejsze opracowanie poświęcone jest jedynie metodom służącym analizie struktury zgrupowań zwierząt. W wymienionych wyżej pozycjach zostały one pominięte bądź omówione w sposób niewystarczający do przeprowadzenia szczegółowych analiz.

Oznaczony materiał przygotowany do opracowań statystycznych może składać się z pojedynczej próby lub serii prób. W trakcie badań faunistycznych uzyskujemy najczęściej próbę pojedynczą poprzez skomasowanie zwierząt z wszystkich przeprowadzonych odłowów. Przy użyciu standardowych narzędzi połowu uzyskuje się zwykle serię prób; metody takie stosuje się zarówno w badaniach faunistycznych, jak zoocenologicznych. Pojedyncza próba skomasowana nadaje się do analiz strukturalnych. Dla serii prób można opracować różne dodatkowe charakterystyki statystyczne w oparciu o źródła cytowane wyżej. Analizę strukturalną takich materiałów przeprowadza się najczęściej po skomasowaniu prób.

Informacje zawarte w próbce przygotowanej do analizy strukturalnej obejmują liczbę gatunków (S) oraz ich liczebność (N). Po ustaleniu liczebności gatunków stwierdzonych w próbach podczas ich oznaczania otrzymujemy szereg kolejnych liczb

naturalnych ($j = 1, 2, 3 \dots S$), którego wyraz końcowy (S) oznacza całkowitą liczbę gatunków stwierdzonych w badanej próbie. Liczebność gatunków tworzy drugi szereg ($i = 1, 2, 3 \dots n$). Dane dotyczące obu wielkości po uporządkowaniu (tab. 1) dają się przedstawić jako zaobserwowane wartości zmiennych losowych (X_{ij}), to jest liczebności (i) poszczególnych gatunków (j) występujących w badanym zbiorze (ŁUCZAK i WIERZBOWSKA 1981).

Tab. 1. Rozkład zmiennych losowych X_{ij} w serii prób (wg Łuczak i Wierzbowskiej 1981, nieco zmienione).
(Opublikowane za zgodą autorek)

(i) liczebność gatunków \ (j) numer gatunku	1	2	3	...	S
1	x_{11}	x_{12}	x_{13}		x_{1S}
2	x_{21}	x_{22}	x_{23}		x_{2S}
3	x_{31}	x_{32}	x_{33}		x_{3S}
⋮					
⋮					
⋮					
n	x_{n1}	x_{n2}	x_{n3}		x_{nS}
$x_j = \sum_{i=1}^{\infty} x_{ij}$	x_1	x_2	x_3	...	x_S

Zestawienie informacji (tab. 2) zawartych w materiale obejmuje: 1) nazwy stwierdzonych w nim gatunków, 2) liczbę gatunków występujących w poszczególnych próbach, 3) liczbę osobników danego gatunku zarówno w poszczególnych próbach, jak w całym materiale, 4) całkowitą liczbę osobników w próbach.

Ocena liczby gatunków należy do zadań analizy faunistycznej. Wielkością poszukiwaną jest rzeczywista liczba gatunków zasiedlających badany obszar (S^*). W trakcie badań uzyskujemy informacje o liczbie gatunków stwierdzonych w poszczególnych próbach (S_i) lub całym materiale powstałym w wyniku skumulowania prób (S). Ponieważ badanie faunistyczne nie zawsze oparte jest na próbie w pełni reprezentatywnej, oszacowania liczby gatunków w oparciu o próby mogą odbiegać od liczby rzeczywistej i w związku z tym powinny być weryfikowane. Uporządkowanie opracowanego materiału można przeprowadzić w oparciu o trzy zasady:

1. Zasada układu systematycznego lub porządku alfabetycznego (W_1).

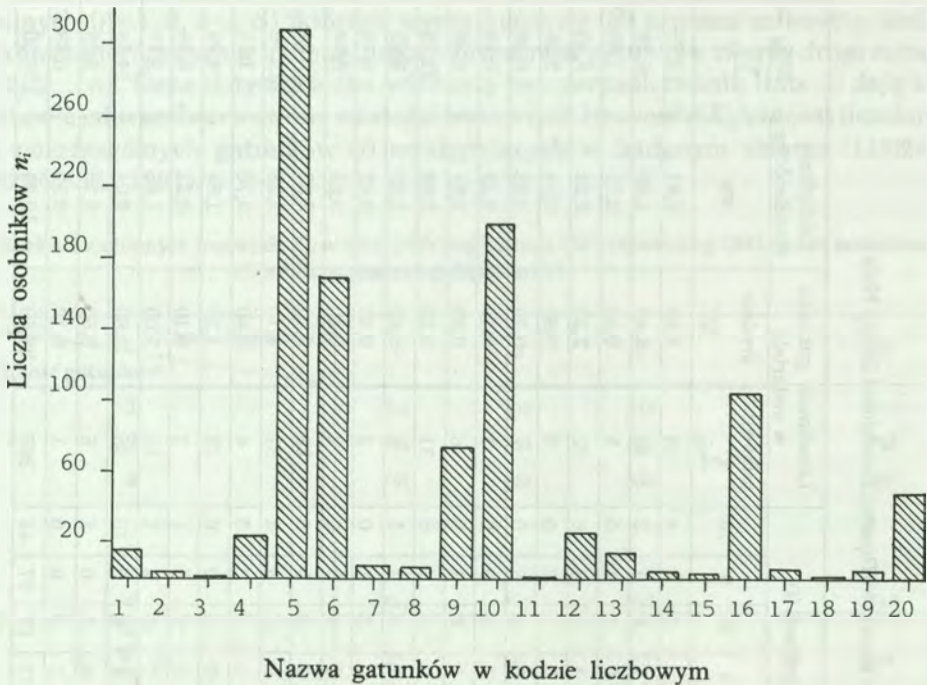
Kolejność gatunków przy zestawianiu danych wynika z ich pozycji w układzie systematycznym badanej grupy. Niekiedy tylko rodzaje porządkowane są według tej zasady, zaś gatunki zachowują porządek alfabetyczny. Zbiór taki ma postać

$$W_1 = x_1, x_2, x_3 \dots x_s.$$

Każdy z gatunków jest w nim reprezentowany przez określoną liczbę osobników (x). Pozycja systematyczna czy też porządek alfabetyczny i liczebność gatunku zazwyczaj nie pozostają ze sobą w żadnym związku. Zbiór taki nie ma więc charakteru uporządkowanego pod względem parametrów ilościowych, w związku z czym jego ilustracja graficzna obfituje w nieregularne skoki (rys. 1).

Tab. 2. Zbiorcze zestawienie danych o zgrupowaniu ślepeków (*Diptera, Tabanidae*) Doliny Nidy

Nr (j)	Gatunki	Liczebność gatunków w próbach (i)										Liczebność gatunku w materiale		Odchylenie standardowe	$\frac{100x_j}{\sum x_j}$
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	całkowita $\sum x_j$	średnia \bar{N}	σ_N	
1	<i>Chrysops caecutiens</i> L.	0	3	5	2	6	8	1	2	3	4	34	3,40	2,41	12,83
2	<i>Chrysops pictus</i> Meig.	2	0	1	3	0	1	1	3	1	2	14	1,40	1,08	5,28
3	<i>Chrysops relictus</i> Meig.	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	5	0,50	0,75	1,89
4	<i>Hybomitra lundbecki</i> Lyn.	2	1	0	3	0	2	4	0	4	6	22	2,20	2,04	8,30
5	<i>Hybomitra bimaculata</i> Mcq.	0	1	0	2	0	0	0	1	2	0	6	0,60	0,84	2,26
6	<i>Hybomitra distiguenda</i> Verr.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0,10	0,32	0,38
7	<i>Hybomitra ciureai</i> Seq.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0,10	0,32	0,38
8	<i>Atylotus fulvus</i> Meig.	0	3	0	0	2	0	0	0	1	0	6	0,60	1,07	2,26
9	<i>Atylotus rusticus</i> L.	5	2	1	0	6	7	0	1	3	6	31	3,10	2,69	11,70
10	<i>Tabanus quatuornotatus</i> Meig.	0	2	0	3	0	0	1	0	1	1	8	0,80	1,03	3,02
11	<i>Tabanus cordiger</i> Meig.	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0,20	0,42	0,76
12	<i>Tabanus miki</i> Br.	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0,20	0,63	0,76
13	<i>Tabanus bromius</i> L.	1	0	2	1	3	4	3	2	5	8	29	2,90	2,33	10,94
14	<i>Tabanus maculicornis</i> Ztt.	4	0	7	2	3	6	0	2	3	4	31	3,10	2,28	11,70
15	<i>Tabanus autumnalis</i> L.	0	2	0	0	0	1	0	1	0	0	4	0,40	0,70	1,51
16	<i>Tabanus bovinus</i> Lw.	2	0	0	1	4	5	0	1	0	0	13	1,30	1,83	4,90
17	<i>Heptatoma pellucens</i> F.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0,10	0,32	0,38
18	<i>Haematopota italica</i> Meig.	0	1	2	0	3	0	1	0	2	1	10	1,00	1,05	3,77
19	<i>Haematopota pluvialis</i> L.	3	0	7	2	3	4	4	5	0	10	38	3,80	3,04	14,34
20	<i>Haematopota subcylindrica</i> Pand.	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	6	0,60	0,70	2,26
21	<i>Haematopota crassicornis</i> Whlb.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0,10	0,32	0,38
	razem (xi)	19	16	29	21	31	42	17	19	27	44	265	26,50	10,09	100,00



Rys. 1. Rozkład liczebności gatunków ślepaków (*Diptera, Tabanidae*) w próbach ze Słowacji wschodniej uszeregowany wg porządku systematycznego (wg danych GUNAROWEJ 1970).

2. Zasada rangi gatunku (W_2).

Zastosowanie liczebności jako kryterium uporządkowania pozwala na uszeregowanie gatunków według udziału ich liczebności w próbie. Pierwszą, a zarazem najwyższą rangę (pozycję) w zbiorze zajmuje gatunek o najwyższej liczebności; gatunki o liczebnościach niższych zajmują kolejne pozycje zgodnie z ich udziałem.

$$W_2 = (X_1, V_1), (X_2, V_2), (X_3, V_3) \dots (X_s, V_s),$$

gdzie X_i oznacza liczebność danego gatunku, zaś V_i numer jego pozycji. Obraz graficzny takiego uporządkowania przedstawia szereg malejący (rys. 2).

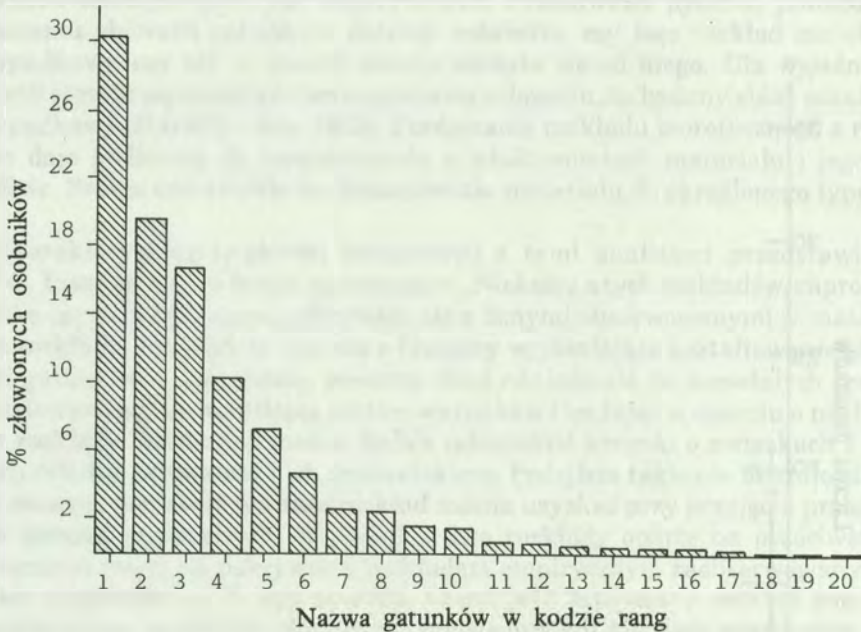
3. Zasada frekwencji gatunków o określonej liczebności (W_3).

Ten drugi system porządkowania układu gatunków według ich liczebności oznacza zbudowanie zbioru, w którym szereg tworzą liczby przedstawiające frekwencję gatunków o określonej liczebności w próbie.

$$W_3 = n_1, n_2, n_3 \dots n_r.$$

n w tym zbiorze oznacza liczbę gatunków o tej samej liczebności (r), przy czym r przybiera wartości 1, 2, 3 ... n_r . Obraz graficzny tak uporządkowanego materiału tworzy również szereg malejący (rys. 3).

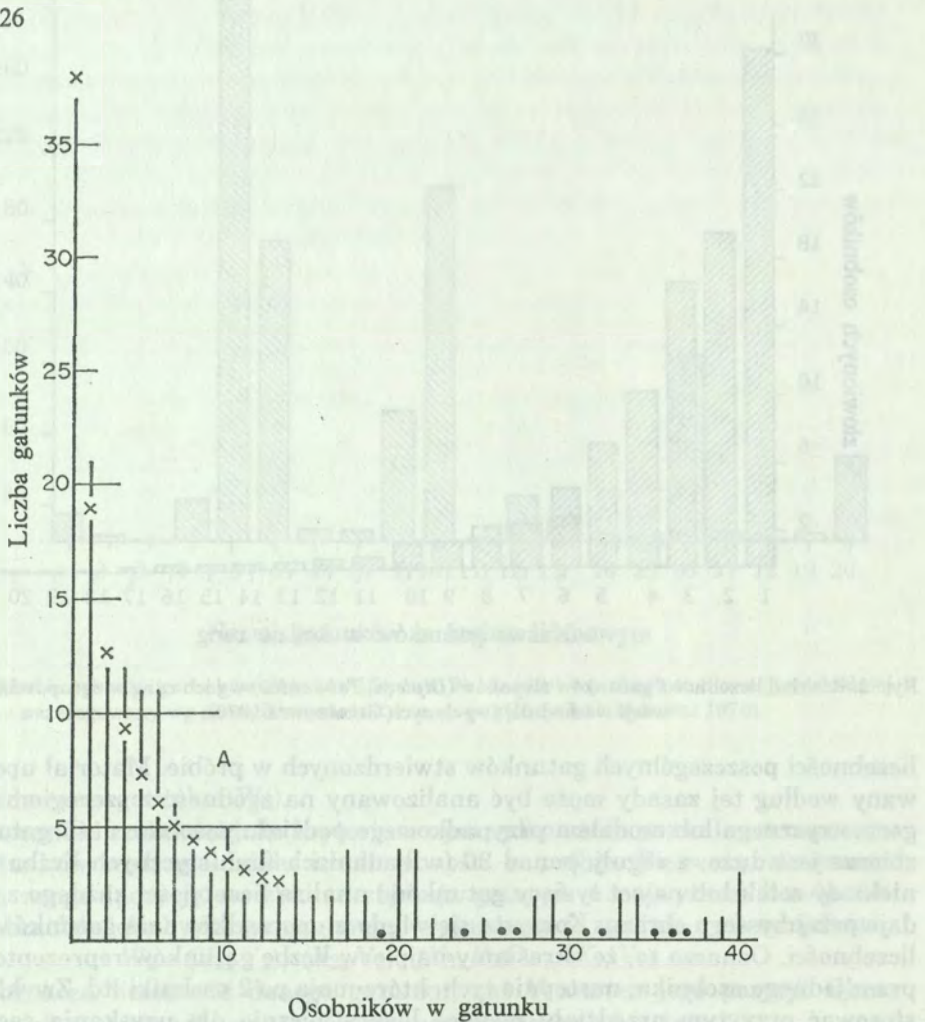
Do analizy strukturalnej stosuje się dwa ostatnie sposoby uporządkowania. Pierwszy z nich (W_2) jest wygodny w przypadku analizy zgrupowań obejmujących niewielkie liczby, zwykle poniżej 30 gatunków. Przedmiotem badania jest wtedy rozkład



Rys. 2. Rozkład liczebności gatunków ślepeków (*Diptera, Tabanidae*) wg ich rang w zgrupowaniu ze Słowacji wschodniej (wg danych GUNAROWEJ 1970).

liczebności poszczególnych gatunków stwierdzonych w próbie. Materiał uporządkowany według tej zasady może być analizowany na zgodność z szeregiem postępu geometrycznego lub modelem przypadkowego podziału zasobów. Jeśli gatunków w zbiorze jest dużo, z reguły ponad 30 (w badaniach faunistycznych liczba ta sięga niekiedy setek lub nawet tysięcy gatunków) analiza liczebności każdego z nich nie daje przejrzystego obrazu. Korzysta się wtedy z uporządkowania gatunków według liczebności. Oznacza to, że określamy najpierw liczbę gatunków reprezentowanych przez jednego osobnika, następnie tych, które mają po 2 osobniki itd. Zwykle trzeba stosować przy tym przedziały rosnące logarytmicznie dla uzyskania racjonalnie uporządkowanego materiału. Takie zbiory można analizować przez poszukiwanie ich zgodności z rozkładem logarytmicznym lognormalnym i dwumianowym ujemnym. Odpowiedzi uzyskane na podstawie analizy obu typów uporządkowania mają inny sens dla ocen struktury fauny.

Obrazy graficzne empirycznych rozkładów liczebności gatunków, które wykazują wyraźne prawidłowości, skłaniają do pogłębienia analiz. Prowadzącą do tego drogą jest podjęcie badań nad rozkładami statystycznymi, które mogą stanowić aproksymację teoretyczną obrazu empirycznego. Analizy takie przyjmują w założeniu istnienie mechanizmów lub czynników wpływających na strukturę zgrupowań zwierząt. Przybliżenie rozkładów empirycznych przez teoretyczne pozwala na uogólnienie i rozszerzenie wniosków wynikających ze zbadania materiału empirycznego. Daje on na przykład podstawy do oszacowania liczby gatunków nie ujawnionych w próbach.



Rys. 3. Rozkład liczby gatunków motyli (*Lepidoptera*) o różnej liczbie osobników, wg danych z pułapek świetlnych Rothamsted Experimental Station (wg WILLIAMS 1964). (Opublikowane za zgodą Academic Press, Harcourt Brace Jovanovich Ltd).

Ich występowanie wynika bądź z charakteru krzywej gatunki–areal, bądź z rozkładu statystycznego, który najlepiej przybliży rozkład empiryczny. Rozkład teoretyczny, jeśli jest dobrze dopasowany do danych, daje też najbardziej prawidłowy i uogólniony obraz struktury zgrupowania zwierząt, który nie jest zniekształcony działaniem lokalnych czynników losowych, wpływających na wartości empiryczne w próbach. Kwestie te są przedmiotem dyskusji, która toczy się głównie w kręgach uczonych zajmujących się metodyką analizy strukturalnej.

Matematyczna analiza układów wielogatunkowych jest oparta zarówno na przesłankach teoretycznych, jak empirycznych. Podstawowe pytanie, jakie zadajemy badanemu zbiorowi gatunków, dotyczy ustalenia, czy jego rozkład ma charakter przypadkowy, czy też w sposób istotny odchyła się od niego. Dla wyjaśnienia tej kwestii stosuje się modele zerowe oparte na założeniu, że badany zbiór ma charakter przypadkowy (HARVEY i inni 1983). Porównanie rozkładu teoretycznego z rzeczywistym daje podstawę do wnioskowania o właściwościach materiału i jego dalszej analizie. Polega ona zwykle na dostosowaniu materiału do określonego typu rozkładu.

Charakterystykę trudności związanych z tymi analizami przedstawił POOLE (1974). Píše on na ten temat następująco: „Niektóre z tych rozkładów, zaproponowane jako czysto empiryczne, pokrywają się z danymi obserwowanymi w materiałach. Inne rozkłady, powstałe w oparciu o hipotezy wyjaśniające kształtowanie się liczebności gatunków w biocenozie, powinny mieć odniesienie do pozostałych rozkładów. Spodziewano się, że określając zestaw warunków i budując w oparciu o nie hipotetyczne rozkłady liczebności można będzie udowodnić wnioski o związkach i zależnościach między gatunkami i ich środowiskiem. Podejście takie nie okazało się jednak zbyt owocne, ponieważ ten sam rozkład można uzyskać przy przyjęciu przeciwstawnych założeń wyjściowych. W dodatku dwa rozkłady oparte na przeciwstawnych założeniach mogą się pokrywać z rozkładem empirycznym zaobserwowanym w badanym materiale [...] Z tego powodu, nawet jeśli hipoteczny rozkład pokrywa się z empirycznym, zgodność taka ani nie udowadnia ani nie obala postulatów modelu. Stosowanie modeli może pomóc, choć w kategoriach czysto subiektywnych, w zreasumowaniu danych empirycznych obejmujących rozkłady typu gatunki–liczebność i doprowadzić do zbudowania hipotez roboczych o zależnościach między gatunkami w obrębie zgrupowania”.

Swe dalsze rozważania na ten temat podsumowuje POOLE (1974) z właściwym sobie krytycyzmem i ironią: „Zależności gatunki–liczebność można z całą pewnością nazwać odpowiedziami na pytania, które dotychczas nie zostały postawione. Jest mało prawdopodobne, aby dopasowywanie danych i rozkładów matematycznych doprowadziło do odpowiedzi na pytania dotyczące podstawowych zależnościach w zgrupowaniu. Należy przyjąć jednak, że rozkłady dostarczają wygodnej metody, stwarzającej możliwości dla porównywania ze sobą dwóch ograniczonych pod względem taksonomicznym grup gatunków”.

Stanowisko takie odpowiada temu etapowi badań faunistycznych, w którym metody analizy ilościowej są dopiero wprowadzane. Zdobycie szerszych doświadczeń z licznymi materiałami może dać podstawy do zbudowania w pełni uzasadnionego i sprawdzonego pakietu metod.

OCENA LICZBY GATUNKÓW METODĄ REGRESJI

Biologiczny i matematyczny aspekt problemu

W rozdziale tym zawarte są rozważania związane z poszukiwaniem odpowiedzi na pierwsze i zarazem najprostsze pytanie, jakie stawia przyrodnik, rozpoczynając badania nad fauną zasiedlającą środowiska w wolnej przyrodzie:

Ile gatunków żyje w danym miejscu?

Przedmiotem rozważań będą metody i uwarunkowania związane z poszukiwaniem odpowiedzi na to pytanie. Zanim to nastąpi, dwie kwestie wymagają uściślenia. Pierwsze uściślenie dotyczy określenia „miejsce”. Jeśli pytanie stawia faunista, ma zazwyczaj na myśli obszar, którego fauna charakteryzuje stosunki jakiegoś regionu biogeograficznego bądź znajdują się tam refugia, dające schronienie rzadkim, unikatowym gatunkom. „Miejsce” w takim przypadku może oznaczać obszar wyodrębniony ostrymi granicami przyrodniczymi, niekiedy typ krajobrazu lub szczególne uroczyska występujące w jego obrębie. Jeśli natomiast pytanie stawia ekolog, pod pojęciem miejsca rozumie on często względnie homogeniczny typ ekosystemu, który stanowi przedmiot jego badań.

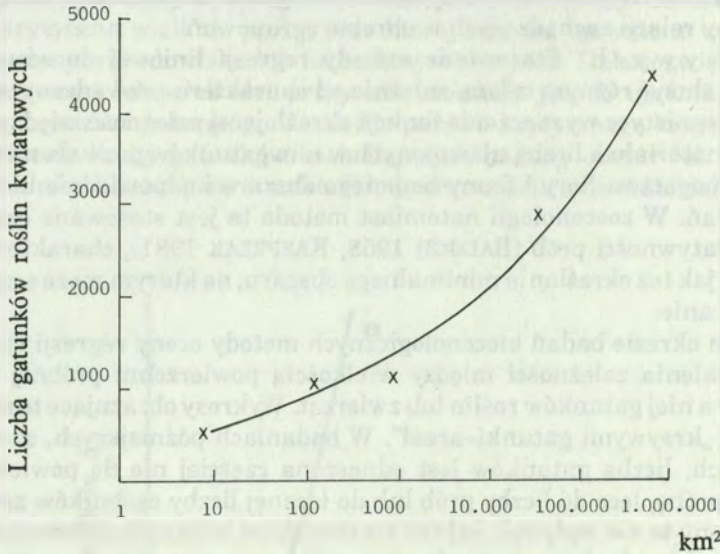
Drugie uściślenie dotyczy pojęcia „żyje”. Odławiając zwierzęta, uzyskujemy informacje o występowaniu w próbie określonych gatunków. Nie oznacza to jednoznacznie, że gatunki te „żyją” na danym obszarze czy w danym środowisku. Pod pojęciem życia kryje się niewątpliwie możliwość odbycia rozrodu i przebycia cyklu rozwojowego. Samo stwierdzenie występowania nie oznacza, że złowione osobniki rzeczywiście żyją w danym miejscu. Mogą to być gatunki imigrujące z innych terenów lub środowisk. Przemieszczenia takie zachodzą w skali masowej między różnymi typami lasów (OLECHOWICZ 1984). W upalne lata niektóre gatunki motyli, rozmnażające się w rejonie śródziemnomorskim, mogą przelatywać aż do Finlandii (DE LATIN 1967).

Liczne gatunki ptaków spotyka się w Europie tylko na przelotach, wiosną i jesienią. Badania ornitofauny podzielone są w związku z tym na dwie grupy. Pierwsza obejmuje występowanie ptaków gniazdujących, druga – wędrownych. Przy masowo prowadzonych odłowach istnieje możliwość zewidencjonowania gatunków obcych dla danego obszaru. Na możliwość taką wskazuje dawna klasyfikacja ekologiczna gatunków (TISCHLER 1955), wyróżniająca gatunki obce.

Kwestią zasadniczą przy organizacji odłowów jest więc ustalenie optymalnej wielkości próby. Zebrany materiał powinien być wystarczający do określenia stanu badanej fauny, której obraz nie powinien być zafałszowany udziałem gatunków obcych. Wiąże się to również z ekonomią pracy badawczej. Opracowanie dużych prób, liczących tysiące, niekiedy nawet miliony osobników, jest zwykle bardzo pracochłonne i wymaga długiego czasu.

Ocena liczby gatunków na badanym obszarze oparta jest zarówno na przesłankach przyrodniczych, jak i matematycznych. Przyrodnicy prowadzący badania florystyczne i faunistyczne wiedzą, że liczba wykrytych gatunków ma bezpośredni związek z wielkością badanego obszaru. Dobrego przykładu dostarczają tu dane CAILLEUX (1952) przytoczone przez POOLE'A (1974). Liczba wykrytych gatunków roślin kwiatowych na obszarze Francji rośnie wykładniczo (rys. 4) wraz z wielkością eksplorowa-

nego obszaru. Charakter tej krzywej zależy jednak od regionu, na którym prowadzone są badania. Na przykład liczba gatunków motyli występujących na jednym tylko półwyspie meksykańskim Yukatan jest większa niż na całym terytorium USA. Odpowiedź na pytanie, ile gatunków występuje w danym miejscu będzie więc miała tyle wersji, ile jest odmiennych obszarów przyrodniczych.



Rys. 4. Przyrost liczby gatunków wraz z wielkością obszaru eksploracji na obszarze Francji (wg POOLE'A, 1974, zmienione).

Z punktu widzenia problematyki sterowania biocenozami pytanie o liczbę gatunków musi ulec dalszemu przeformułowaniu. Gatunków występujących w badanym ekosystemie może być wszak zbyt dużo lub zbyt mało, zależnie od wydarzeń przyrodniczych wpływających na warunki życia. Od strony teorii organizacji układów ekologicznych poprawne sformułowanie postawionego pytania powinno być następujące:

Jaka jest pojemność gatunkowa badanego układu przyrodniczego?

Innymi słowy, ile gatunków powinno znajdować się w układzie, aby mógł on normalnie i w sposób trwały funkcjonować.

Postawienie takiego pytania stoi w ścisłym związku z modelami rozwijanymi przez PRESTONA (1962a, b), a następnie MACARTHURA i WILSONA (1963) oraz SIMBERLOFFA (1978). Zgodnie z nimi liczba gatunków w danym miejscu stanowi wypadkową dwóch przeciwstawnych procesów: emigracji i wymierania gatunków oraz imigracji i osiedlania się ich. Ustalenie się na danym obszarze określonej liczby gatunków uwarunkowane jest przebiegiem obu tych procesów. Punkt ich zrównoważenia określa pojemność gatunkową badanego układu. O tym, ile gatunków może on pomieścić, decydują właściwości danego ekosystemu oraz jego otoczenie, które stanowi dlań układ zasilania. Szersze omówienie tego tematu dają TROJAN (1980b) i UCHMAŃSKI (1988).

Problem stosowalności modeli matematycznych do oceny stosunku gatunki–areal powrócił z całą mocą na przełomie lat siedemdziesiątych i osiemdziesiątych. Głównym tematem dyskusji była wtedy sprawa hipotez zerowych, których stosowanie stanowi warunek poprawności rozumowania, zarówno statystycznego, jak i biologicznego, przy ocenie samych zjawisk, a szczególnie mechanizmów, które je generują (HARVEY i inni 1983). Wyjaśniono wtedy, że krzywe gatunki–areal dają dobry punkt oparcia dla oceny relacji zachodzących w obrębie zgrupowań.

T y p y k r z y w y c h . Stosowanie metody regresji liniowej do oceny liczby gatunków może służyć różnym celom, zależnie od charakteru prowadzonych badań. We florystyce i faunistyce wyznaczenie funkcji określającej zależność między wielkością zebranego materiału a liczbą ujawnionych w nim gatunków pozwala na wstępne przewidywanie bogactwa flory i fauny badanego obszaru i odpowiednie ukierunkowanie poszukiwań. W zoocenologii natomiast metoda ta jest stosowana częściej do oceny reprezentatywności prób (BALOGH 1958, KASPRZAK 1981), charakteru badanych środowisk, jak też określania minimalnego obszaru, na którym może egzystować badane zgrupowanie.

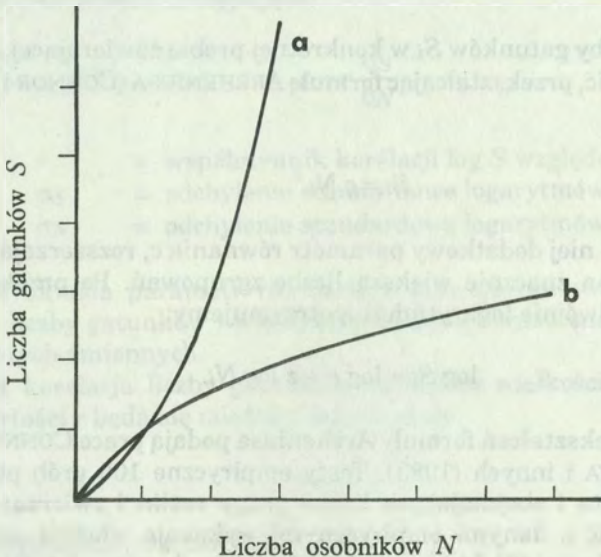
W pierwszym okresie badań biocenologicznych metody oceny regresji stosowano głównie dla ustalenia zależności między wielkością powierzchni próbnej a liczbą występujących na niej gatunków roślin lub zwierząt. Wykresy obrazujące tę zależność nazwano wtedy „krzywymi gatunki–areal”. W badaniach późniejszych, szczególnie zoocenologicznych, liczba gatunków jest odnoszona częściej nie do powierzchni, z której pobrano próbę, lecz do liczby prób lub do łącznej liczby osobników zawartych w próbach. Zmiany te nie wpłynęły jednak na charakter badanych zależności, dzięki czemu graficzny obraz funkcji nie uległ zmianie. Pozostawiono też pierwotną nazwę krzywych „gatunki–areal”. Przebieg tych krzywych jest dwójakiego typu, co odpowiada różnym funkcjom: wykładniczej i logarytmicznej (rys. 5).

Typ pierwszy reprezentuje funkcja wykładnicza. Charakteryzuje ją zależność, zgodnie z którą powiększanie obszaru objętego badaniami powoduje stały przyrost nowo wykrywanych gatunków. Podobny typ zależności dobrze ilustruje wykres sporządzony przez POOLE'A (1974), przedstawiający liczby wykrywanych gatunków w trakcie badań florystycznych prowadzonych we Francji (rys. 4). Zawiera on dane uszeregowane w podziałce półlogarytmicznej. Wielkość powierzchni objętej badaniami wynosi od 10 km² do obszaru całej Francji. Krzywa gatunki–areal roślinie w całym przedziale ustalonej funkcji. Podobny przebieg krzywej gatunki–areal uzyskał KILBURN (1966) dla danych o składzie florystycznym prairii północnoamerykańskich stanu Illinois. Jego powierzchnie badawcze liczyły od 1 cm² do 900 m². Również w tym przedziale zmian wielkości obszaru powierzchni badawczej krzywa wykazuje wzrost wykładniczy.

Nie ma dotychczas opracowań wskazujących na podobny przebieg omawianej zależności dla materiałów faunistycznych. Należy podkreślić, że taki przebieg krzywej gatunki–areal nie daje podstaw do estymacji liczby gatunków zasiedlających badany obszar. Krzywa ta dąży do nieskończoności, zakłada więc, że wraz ze wzrostem wielkości próby będzie rosła nieograniczenie liczba wykrywanych gatunków. Wiadomo jednak, że w przyrodzie wielkość ta jest liczbą skończoną, zaś jej określenie poprzez ekstrapolację funkcji ma sens jedynie wtedy, kiedy krzywa dąży asymptoty-

cznie do określonej wielkości stałej, zaś przewidywana liczba gatunków może być ustalona już we wczesnych etapach badań.

Typ drugi reprezentuje funkcja logarymiczna (rys. 5). Charakteryzuje się ona tym, że po okresie początkowym, w którym ma miejsce szybki przyrost liczby ujawnianych gatunków, następuje przegięcie krzywej; jej dalszy przebieg jest równoległy do osi, na której są odłożone rosnące wielkości próby. Oznacza to, że istnieje pewna krytyczna wielkość próby, przy której zostaną ujawnione wszystkie gatunki żyjące w danym środowisku lub na badanym obszarze. Dalsze zwiększanie powierzchni badawczej lub wielkości próby nie prowadzi już do ujawnienia nowych, nie wykrytych jeszcze gatunków. Ustalenie punktu krytycznego krzywej pozwala więc na określenie liczby gatunków zasiedlających badany obszar lub środowisko przy maksymalnie ekonomicznym nakładzie pracy na zebranie materiału.



Rys. 5. Przebieg krzywych gatunki-areal wg funkcji (a) wykładniczej; (b) logarymicznej.

W badaniach zoologicznych i botanicznych znalazły zastosowanie różne funkcje, stanowiące rozwinięcie formuł wykładniczych lub logarytmicznych. Ważniejsze z nich zostaną omówione poniżej.

Krzywa Arrheniusa

Związek między wielkością próby a liczbą występujących w niej gatunków stał się przedmiotem badań na początku bieżącego stulecia. Zależność tę sformułował po raz pierwszy szwedzki uczonec O. ARRHENIUS w postaci następującego wzoru:

$$(1) \quad \frac{N_1}{N_2} = \left(\frac{S_1}{S_2} \right)^z$$

gdzie	N_1	– wielkość próby pierwszej,
	N_2	– wielkość próby drugiej,
	S_1	– liczba gatunków w próbie pierwszej,
	S_2	– liczba gatunków w próbie drugiej,
	z	– parametr równania.

Zgodnie z powyższym wzorem, ujawnianie się gatunków jest funkcją wielkości prób. ARRHENIUS (1923) stwierdził, że wykres tej funkcji ma kształt paraboli z horyzontalnie położoną osią. Funkcja ta dobrze przybliżyła relacje między liczbą gatunków roślin a wielkością powierzchni próbnej, co w cytowanej pracy zostało obszernie udokumentowane na materiałach pochodzących ze Skandynawii, Szwajcarii i Jawy.

Wyznaczenie liczby gatunków S_i w konkretnej próbie zawierającej, N_i osobników można przeprowadzić, przekształcając formułę ARRHENIUSA (CONNOR i MCCOY 1979) następująco:

$$(2) \quad S_i = c N_i^z .$$

Wprowadzono do niej dodatkowy parametr równania c , rozszerzający możliwości stosowania wzoru na znacznie większą liczbę zgrupowań. Po przekształceniu tej funkcji w postać podwójnie logarytmiczną otrzymujemy:

$$(3) \quad \log S_i = \log c + z \log N_i.$$

Kilka innych przekształceń formuły Arrheniusa podają prace CONNORA i MCCOYA (1979) oraz HARVEYA i innych (1983). Testy empiryczne 100 prób pochodzących z różnych części świata i obejmujących liczne grupy roślin i zwierząt wykazały, że największą zgodność z danymi empirycznymi wykazuje właśnie wzór w postaci podwójnie logarytmicznej (3), który przyjęto do dalszych rozważań. Stosowanie tego wzoru nie nastęrcza większych trudności, ponieważ we współczesnych kalkulatorach kieszonkowych zawarte są programy pozwalające na łatwe obliczanie zarówno funkcji logarytmicznych, jak wykładniczych.

Przy analizie przebiegu funkcji Arrheniusa pierwszym zadaniem jest określenie wartości obu parametrów równania.

W y z n a c z a n i e p a r a m e t r u z. Do oceny wartości tego parametru stosowane są dwie metody. Pierwszą z nich podał ARRHENIUS (1923). Stwierdził on, że obraz graficzny tej funkcji przy zastosowaniu dwóch skal logarytmicznych, dla N i S , reprezentuje linia prosta, ustawiona pod stałym kątem β do osi odciętych. Znajomość tego kąta pozwala na bezpośrednie określenie parametru z w oparciu o wzór:

$$(4) \quad z = \frac{1}{\tan \beta} ,$$

Wartości tego parametru obliczone przez ARRHENIUSA (1923) dla 24 zbiorowisk roślinnych położonych w różnych strefach geograficznych wykazują dość dużą zmienność. Zamykają się one w granicach

$$0,56 \geq z \geq 0,08.$$

W dalszych badaniach prowadzonych w oparciu o krzywą Arrheniusa wykazywano na ogół mniejszą zmienność tego parametru.

Inny sposób określenia parametru z zaproponowali CONNOR i MCCOY (1979). Przyjęli oni jako podstawę wyliczenia współczynnik regresji linii z względem współczynnika korelacji obu zmiennych równania. Przy takim założeniu wartość parametru z może być określona następująco:

$$(5) \quad z = r \frac{\sigma_S}{\sigma_N} ,$$

gdzie r = współczynnik korelacji $\log S$ względem $\log N$
 σ_S = odchylenie standardowe logarytmów liczby gatunków
 σ_N = odchylenie standardowe logarytmów wielkości prób ($\log N$).

Wzór ten określa parametr równania z jako iloczyn współczynnika korelacji logarytmów liczby gatunków i wielkości prób oraz ilorazu odchyleń standardowych logarytmów tych zmiennych.

Ponieważ korelacja liczby gatunków względem wielkości próby ma charakter dodatni, wartości r będą się mieściły w granicach

$$0 \leq r \leq 1,$$

przyjmując najczęściej wartości ułamkowe.

Jednocześnie

$$\sigma_S < \sigma_N,$$

ponieważ wielkość próby może być zwiększana praktycznie w sposób nieograniczony, natomiast liczba gatunków ma przebieg asymptotyczny względem osi odciętych i przy dużych wielkościach prób zmienność wartości S jest niewielka. W związku z tym

$$0 < \frac{\sigma_S}{\sigma_N} < 1.$$

Tym samym wartość parametru z , stanowiąca iloczyn dwóch liczb ułamkowych jest również zawsze ułamkowa. Taka zmienność obu członów równania określającego wartość parametru z pozwoliła CONNOROWI i MCCOYOWI (1979) na zbudowanie tabeli, umożliwiającej bezpośredni odczyt wartości parametru z przy znanych wartościach współczynnika r i ilorazu odchyłeń standardowych (tab. 3).

Tab. 3. Wartość parametru z dla funkcji logarymicznej $S = cN^z$ przy znanej zmienności współczynnika regresji ($0 \leq r \leq 1$) oraz ilorazu odchyłeń standardowych logarytmów liczby gatunków i wielkości próby ($0 \leq \sigma_s/\sigma_N \leq 1$ (wg CONNORA i MCCOYA, 1979)). (Opublikowane za zgodą The University of Chicago Press.)

r	$\frac{\sigma_s}{\sigma_N}$									
	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
0,1	0,01	0,02	0,03	0,04	0,05	0,06	0,07	0,08	0,09	0,10
0,2	0,02	0,04	0,06	0,08	0,10	0,12	0,14	0,16	0,18	0,20
0,3	0,03	0,06	0,09	0,12	0,15	0,18	0,21	0,24	0,27	0,30
0,4	0,04	0,08	0,12	0,16	0,20	0,24	0,28	0,32	0,36	0,40
0,5	0,05	0,10	0,15	0,20	0,25	0,30	0,35	0,40	0,45	0,50
0,6	0,06	0,12	0,18	0,24	0,30	0,36	0,42	0,48	0,54	0,60
0,7	0,07	0,14	0,21	0,28	0,35	0,42	0,49	0,56	0,63	0,70
0,8	0,08	0,16	0,24	0,32	0,40	0,48	0,56	0,64	0,72	0,80
0,9	0,09	0,18	0,27	0,36	0,45	0,54	0,63	0,72	0,81	0,90
1,0	0,10	0,20	0,30	0,40	0,50	0,60	0,70	0,80	0,90	1,00

Wartości parametru z wyznaczone drugą metodą wykazują mniejszą zmienność niż to wynika z ustaleń ARRHENIUSA (1923). Mieszczą się one w granicach

$$0,13 < z < 0,37,$$

przy czym najczęściej spotykana wartość przeciętna tego parametru (MAY 1975) wynosi

$$\bar{z} \approx 0,25.$$

Pozwala ona zazwyczaj na estymację krzywej Arrheniusa, zgodną z danymi empirycznymi.

Wyznaczanie wartości parametru c . Poznanie wartości liczbowej parametru z dla równania funkcji krzywej Arrheniusa pozwala na estymację liczby gatunków dla poszczególnych prób w oparciu o wzór:

$$(6) \quad S_i^* = N_i^z .$$

Porównanie liczby gatunków ustalonej w badanych próbach empirycznie S_i oraz estymowanej S_i^* daje z kolei podstawę do określenia parametru c w oparciu o wzór.

$$(7) \quad c = \frac{\sum_{i=1}^{i=Q} \frac{S_i}{S_i^*}}{Q},$$

gdzie Q – skumulowana (całkowita) liczba prób dla których określono empiryczne i estymowane liczby gatunków,
 S_i – empiryczna, S_i^* – estymowana liczba gatunków w próbie

Parametr c funkcji logarytmicznej jest więc średnim ilorazem empirycznych i estymowanych liczb gatunków (S, S^*). Po wprowadzeniu go do równania funkcja (6) przybiera postać przedstawioną we wzorze (2). Zabieg taki pozwala na dopasowywanie danych estymowanych do wartości empirycznych liczby gatunków.

Tab. 4. Porównanie liczby gatunków ujawnionych w próbach: empirycznej (S_i) i estymowanej (S^*) z funkcji logarytmicznej (krzywej ARRHENIUSA) wg danych BALOGHA (1958) o mezofaunie zespołu *Carici elongatae-Alnetum*

Q	N_i	S_i	$S_{i1}^* = N_i^z$	$c = \frac{S_i}{S_{i1}^*}$	$S_{i2}^* = c N_i^z$	$(S_i - S_{i2}^*)$	$(S_i - S_{i2}^*)^2$	$\frac{(S_i - S_{i2}^*)^2}{S_{i2}^*}$
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	63	16	3,65	4,38	17,78	- 1,78	3,1684	0,1782
1-2	97	22	4,17	5,28	20,31	+ 1,69	2,8561	0,1406
1-3	116	24	4,42	5,42	21,53	+ 2,47	6,1009	0,2834
1-4	187	24	5,13	4,68	24,98	- 0,98	0,9604	0,0384
1-5	214	27	5,35	5,05	26,05	+ 0,95	0,9025	0,0346
1-6	259	27	5,68	4,75	27,66	- 0,66	0,4356	0,0157
1-7	278	28	5,81	4,82	28,29	- 0,29	0,0841	0,0030
1-8	323	30	6,08	4,93	29,61	+ 0,39	0,1521	0,0051
1-9	376	31	6,38	4,86	31,07	- 0,07	0,0049	0,0002
1-10	449	31	6,74	4,60	32,82	- 1,82	3,3124	0,1009
$c = 4,87$						$\chi^2 = 0,8001$		
$\sigma_c = 0,31$						$p > 0,900$		

Q – skumulowana liczba prób,
 N_i – liczba osobników w próbach,
 z – 0,3125 (wg ARRHENIUSA).

P r z y k ł a d.

W badaniach nad mezofauną zasiedlającą warstwę ściółki w zbiorowisku roślinnym *Carici elongatae-Alnetum* pobrano 10 prób, w których wykryto 31 gatunków zwierząt (BALOGH 1958). Do określenia zależności liczby ujawnianych gatunków od wielkości próby zastosowano krzywą Arrheniusa. Zgodność danych empirycznych i estymowanych badano następująco (tab. 4). W rubryce pierwszej tabeli podano

połączone ze sobą liczby prób (Q); tak skumulowany materiał pozwala na precyzyjną analizę badanej zależności. Pozycje 1–4 w tej rubryce oznaczają, że próba ta objęła cztery kolejne próby od 1 do 4, dla których w rubryce drugiej podano łączną liczbę 187 złowionych osobników. Trzecia rubryka zawiera liczbę stwierdzonych w tych próbach gatunków (24). Określenie poszczególnych wartości krzywej Arrheniusa przeprowadzono, potęgując poszczególne wartości wielkości próby (N_i) przez wartość parametru $z = 0,3125$, który przyjęto według wyliczeń ARRHENIUSA. Uzyskane wartości w sposób widoczny odbiegają od wartości empirycznych, są bowiem od nich znacznie niższe. Dla sprawdzenia zgodności obu funkcji należy przyjąć, że funkcja ta ma przynajmniej dwa parametry (z i c), zgodnie z wzorem (2).

Wartość parametru c wyznaczono jako średni iloraz wartości empirycznych S_i i estymowanych ($S_{i1}^* = N_i^z$) następująco:

$$c = \frac{\sum_{i=16}^{i=31} \frac{S_i}{S_{i1}^*}}{Q_{1-10}},$$

oznaczenia: patrz wyżej oraz w tabeli 4.

Parametr c ze względu na małą zmienność jego wartości ($\sigma_c = 0,31$), która stanowi mniej niż 7% wartości średniej, może być przyjęty jako drugi parametr równania funkcji logarytmicznej. Ustalony w powyższy sposób obydwaj parametry (c , z) równania pozwalają na wyliczenie oczekiwanych wartości poszczególnych punktów krzywej Arrheniusa, odpowiadających danym empirycznym. Dane te (tab. 4) znajdują się w rubryce szóstej, oznaczonej symbolem S_{i2} .

Porównanie krzywej empirycznej oraz estymowanej w oparciu o kryterium χ^2 przeprowadzono w rubrykach 7–9 tabeli 4. Duża zgodność funkcji empirycznej i estymowanej spowodowała, że suma kwadratów ilorazów odchyłek dla badanego szeregu obejmującego 10 prób o rosnącej wielkości wyniosła $\chi^2 = 0,8001$. Przy $k = n-1$ stopniach swobody, liczących przy 10 próbach oraz jednej wartości estymowanej (c) $k = 8$ daje bardzo wysokie prawdopodobieństwo zgodności funkcji empirycznej i estymowanej ($p > 0,9$).

Zbadanie przebiegu tej funkcji w przedziale zmienności $1 \leq N \leq 1\,000\,000$ (tab. 5) pozwala na następującą ocenę krzywej Arrheniusa jako metody estymacji liczby gatunków mezofauny glebowej, występujących w zespole roślinnym *Carici elongatae-Alnetum*:

Tab. 5. Analiza funkcji $S_{i2} = cN_i^z$ dla danych o mezofaunie zbiorowiska roślinnego *Carici elongatae-Alnetum*

N_i	1	10	100	1000	10 000	100 000	1 000 000
S_{i2}	1	10,00	20,54	42,17	87,50	177,84	364,20
$\frac{d S_{i2}}{d N_i}$	1	1	0,1171	0,0240	0,0050	0,0010	0,0002

a) Skład gatunkowy zgrupowania mezofauny powinien być znacznie bogatszy, niż ustaliły to badania BALOGHA i przy powiększeniu wielkości próby liczba ujawnionych gatunków powinna się kilkakrotnie zwiększyć;

b) Zwiększanie wielkości próby nie prowadzi do ustalenia się asymptotycznego przebiegu krzywej. Kontynuowanie zbierania materiału powinno prowadzić do ujawniania się dalszych gatunków mezofauny;

c) Koszt uzyskania dokładniejszych informacji o liczbie gatunków wchodzących w skład zgrupowania mezofauny rośnie wraz z wielkością próby. Stosunek S_2/N_2 ma charakter wygasający. Zwiększenie próby ze 100 tys. do 1 mln. osobników daje szansę, że na 10 tys. oznaczonych osobników znajdziemy 2 gatunki uprzednio nie wykryte w zgrupowaniu.

Inne krzywe gatunki-areal

Sformułowania ARRHENIUSA (1923) wywołały ostrą dyskusję zarówno wśród fitosocjologów, jak i zoocenologów; ważniejsze stanowiska zreferował BALOGH (1958). Dalsze prace, szczególnie prowadzone na materiale botanicznym (ROMELL 1925, KYLIN 1926) oraz zoologicznym (BEKLEMISCHEV 1928) doprowadziły do rozwinięcia formuły Arrheniusa.

K r z y w a R o m e l l a . Na stanowiskach jednolitych pod względem środowiskowym i botanicznym, które mają strukturę homogeniczną, zależność gatunki-areal ma nieco inny przebieg niż w przypadku krzywej Arrheniusa. Uzyskana empirycznie krzywa wykazuje szybszy przyrost liczby ujawnianych gatunków, szczególnie w początkowej fazie. Przypadki takie przeanalizował ROMELL (1925) i ustalił, że liczba ujawnionych gatunków jest proporcjonalna do wielkości powierzchni próbnej. Zależność tę ujął on w postaci formuły empirycznej

$$(8) \quad S_1 - S_2 = c (\log N_1 - \log N_2),$$

oznaczenia jak wyżej.

Wartość parametru $c = 0,333$, którą wyznaczył ROMELL (1925), powoduje, że w podziałce półlogarytmicznej funkcja ta ma przebieg prosty. Jak podaje BALOGH (1958), krzywa Romella lepiej oddaje zależność między liczbą ujawnianych gatunków a wielkością próby. Stwierdzenie takie powinno być jednak odniesione do określonej sytuacji środowiskowej, w której prowadzone są badania.

K r z y w a K y l i n a . W przypadku bardzo ubogich pod względem środowiskowym, homogenicznych stanowisk badawczych, otrzymujemy krzywe empiryczne, które w początkowym odcinku wykazują bardzo szybki wzrost. Następnie, po ujawnieniu określonej liczby gatunków, ich przebieg jest równoległy do osi odciętych, co oznacza, że powiększanie, nawet znaczne, wielkości próby nie prowadzi już do ujawniania dalszych gatunków zgrupowania lub też są to gatunki przypadkowe, nie wchodzące w skład zgrupowania, związane z innymi typami siedlisk. Przypadki takiego przebiegu krzywych gatunki-areal przeanalizował KYLIN (1926) i określił dla nich wzór:

$$(9) \quad S_i = S_{\max} (1 - e^{-kN_i})$$

gdzie: S_i – liczba gatunków w próbie o wielkości N_i ,
 S_{\max} – maksymalna liczba gatunków stwierdzonych
 we wszystkich próbach łącznie,
 e – podstawa logarytmów naturalnych,
 k – liczebność gatunków,
 N_i – wielkość próby.

Stałą k określa się jako średnią liczbę osobników na jednostkę powierzchni. Funkcję tę charakteryzuje to, że jeśli wielkość próby się zwiększa, liczba ujawnionych gatunków przybiera wartość stałą, ponieważ jeżeli

$$N \longrightarrow \infty, \quad \text{to} \quad e^{-kN} \longrightarrow 0,$$

zaś cały wyraz objęty nawiasem

$$(1 - e^{-kN}) \longrightarrow 1.$$

Tym samym liczba gatunków ujawnionych w próbach zbliża się do maksymalnej $S_i \longrightarrow S_{\max}$, a krzywa przebiega asymptotycznie do osi odciętych.

Zastosowanie funkcji wykładniczej do badania zgrupowań zwierząt rozpoczęły prace BEKLEMISCHEVA (1928). Zaproponowany przez niego wzór funkcji $S = cN^2$ odpowiada rozwiniętemu wzorowi krzywej Arrheniusa, która została omówiona wcześniej (2). Wykres tej funkcji w swym przebiegu nie odbiega od krzywej Arrheniusa. W piśmiennictwie zoocenologicznym określany bywa również jako krzywa Beklemischeva, nie znajduje to jednak większego uzasadnienia.

Analiza krzywych gatunki-areal

Rozpoznawanie charakteru krzywych gatunki-areal można przeprowadzić na drodze matematycznej i graficznej. BALOGH (1958) w oparciu o pracę FREYA (1928) przedstawił przykłady takich analiz, opartych na założeniach dotyczących zarówno wielkości próby, jak i liczby gatunków.

FREY (1928) przykładowo przyjął, że w 64 próbach ujawniono 40 gatunków. Próby te uszeregował od 2 do 64, stosując wykładniczy wzrost wielkości próby. Dla porównania dodał wartość 100, nie stanowiącą wyrazu badanego szeregu. W tabeli porównawczej (tab. 6) zestawiono estymowane liczby gatunków dla założonych wielkości prób. Podstawą estymacji były wzory przedstawione przez ARRHENIUSA (1923), ROMELLA (1925) i KYLINA (1926). Tabela funkcji wykazuje dla małych wielkości prób przyrosty liczby gatunków najniższe dla funkcji Arrheniusa, najwyższe dla funkcji Kylina. Tylko krzywa Kylina osiąga stałą wartość równą 40 gatunkom – pozostałe wykazują tendencje wzrostowe ponad założoną liczbę gatunków. Metoda matematyczna daje więc dobre podstawy do odróżnienia krzywej Kylina od obu pozostałych.

Tab. 6. Porównanie krzywych gatunki–areal (wg FREYA 1928)

Wzór	ARRHENIUS $S = N^z$		ROMELL $s_1 - s_2 = c (\log N_1 - \log N_2)$		KYLIN $S = S_{\max} (1 - e^{-kN})$	
Parametr	$z = \frac{1}{\lg \beta} = 3,2$		$c = \text{tgy} = 0,33$		$S_{\max} = 40$ $k = 0,5$ $e = 2,718$	
Wielkość próby (N)	S^*	$\log S^*$	S^*	$\log S^*$	S^*	$\log S^*$
2	12,6	1,100	15,0	1,176	25,2	1,401
4	15,9	1,201	20,0	1,301	34,8	1,542
8	20,0	1,301	25,0	1,398	29,2	1,593
16	25,2	1,402	30,0	1,477	39,9	1,601
32	31,8	1,502	35,0	1,544	40,0	1,602
64	40,0	1,602	40,0	1,602	40,0	1,602
100	46,7	1,669	43,3	1,640	40,0	1,602

Metoda graficzna odróżniania krzywych gatunki–areal polega na zastosowaniu przy sporządzaniu wykresów funkcji trzech typów skal: liniowej, logarytmicznej i półlogarytmicznej (rys. 6). W każdej z tych skal trzy omawiane funkcje wykazują odmienny przebieg.

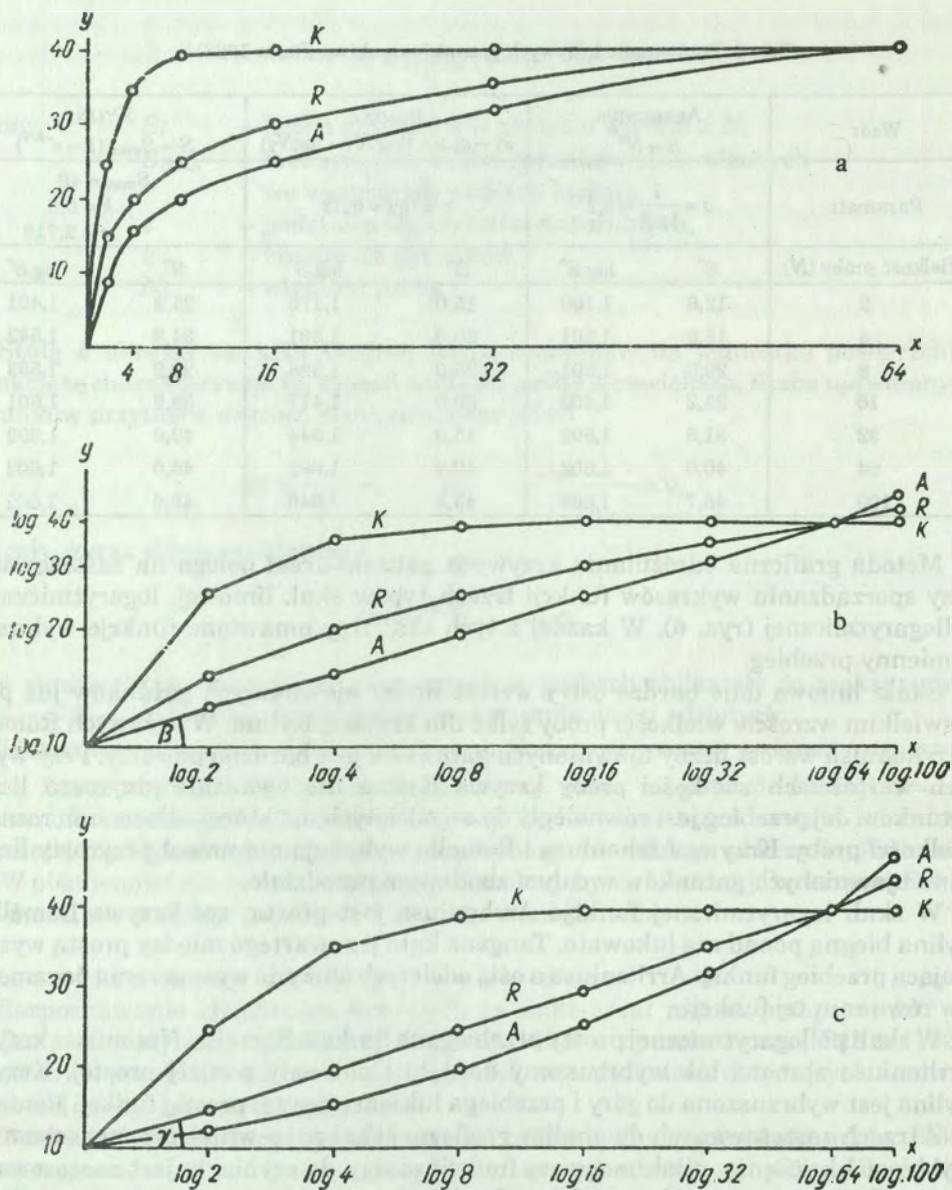
Skala liniowa daje bardzo ostry wzrost liczby ujawnianych gatunków już przy niewielkim wzroście wielkości próby tylko dla krzywej Kylina. W krzywych Romella i Arrheniusa wzrost liczby ujawnianych gatunków jest bardziej powolny. Przy wysokich wartościach wielkości próby krzywa Kylina nie wykazuje przyrostu liczby gatunków. Jej przebieg jest równoległy do osi odciętych, na której odłożone są rosnące wielkości próby. Krzywe Arrheniusa i Romella wykazują natomiast przyrosty liczby nowo ujawnianych gatunków w całym zbadanym przedziale.

W skali logarytmicznej funkcja Arrheniusa jest prostą, zaś krzywe Romella i Kylina biegną ponad nią łukowato. Tangens kąta β zawartego między prostą wyznaczającą przebieg funkcji Arrheniusa a osią odciętych służy do wyznaczenia parametru z w równaniu tej funkcji.

W skali półlogarytmicznej prosty przebieg ma funkcja Romella. Natomiast krzywa Arrheniusa stanowi łuk wybrzuszony do dołu i położony poniżej prostej. Krzywa Kylina jest wybrzuszona do góry i przebiega łukiem powyżej prostej funkcji Romella.

Z trzech zastosowanych do analizy graficznej skal najpewniejszym sposobem dla szybkiego określenia, z jakim typem funkcji mamy do czynienia jest zastosowanie skali półlogarytmicznej. Na osi odciętych odkładamy tu logarytmy rosnącej wielkości próby, zaś na osi rzędnych rosnące w skali dziesiętnej wartości zwiększającej się liczby ujawnianych gatunków.

Nie wszystkie dane empiryczne układają się w szereg zgodny z przebiegiem funkcji logarytmicznych, określających zależność liczby ujawnianych gatunków od wielkości próby. W danych dotyczących zgrupowań ślepeków (*Diptera*, *Tabanidae*) zasiedlających strefę lasów liściastych Europy i Azji (tab. 7) zgodność ta jest minimalna przy estymacji liczby gatunków w oparciu o krzywą Kylina, zaś największa zgodność



Rys. 6. Przebieg krzywych gatunki-areal zależnie od zastosowanej skali: a – liniowej, b – logarytmicznej, c – półlogarytmicznej; krzywe: A – Arrheniusa, K – Kylina, R – Romella; β , γ – kąty między prostymi a osią odciętych stosowane dla wyznaczania stałych równania (wg FREYA, 1928).

danych empirycznych i estymowanych ma miejsce przy zastosowaniu krzywej Arrheniusa. Analiza danych o zgrupowaniach ślepeków stref stepów, tajgi i strefy wysokogórskiej wskazuje jednak na to, że żadna z badanych krzywych nie przybliży prze-

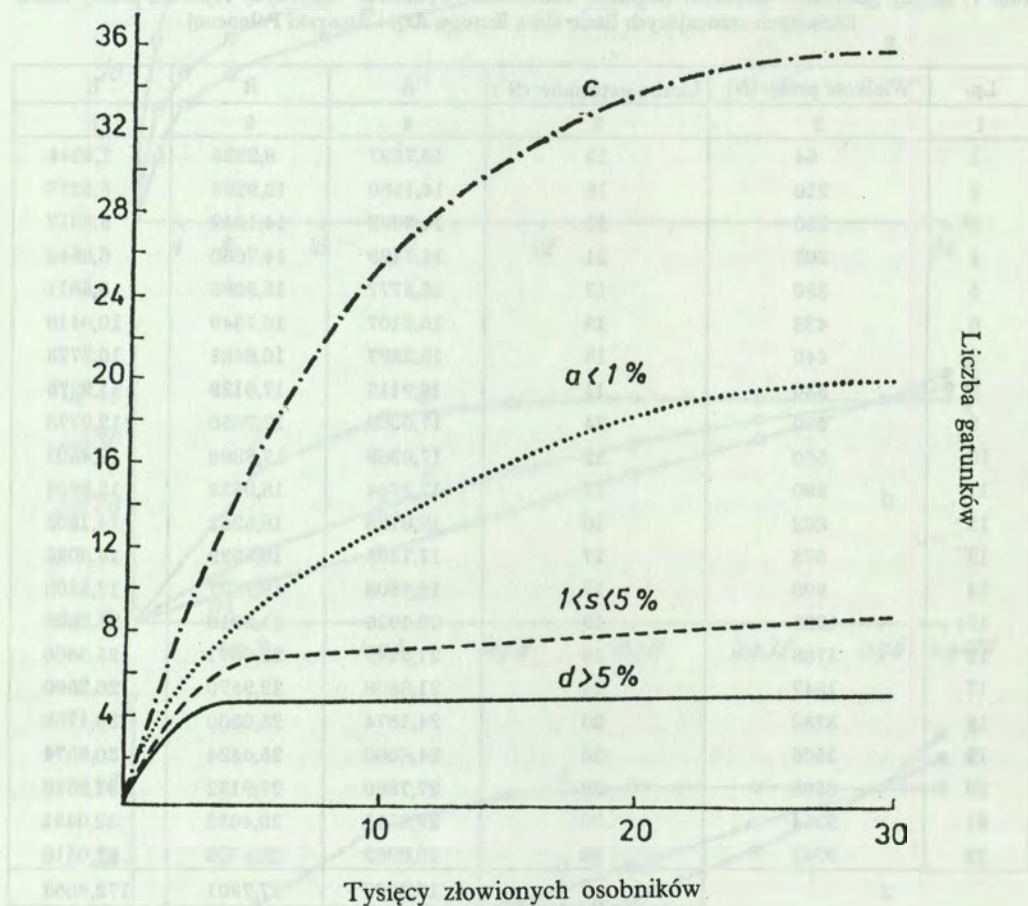
biegu badanej zależności. Zastosowanie analizy funkcji dla estymacji liczby gatunków lub do oceny warunków środowiskowych w badanym regionie nie jest więc możliwe.

Tab. 7. Liczby gatunków ślepeków (*Diptera, Tabanidae*) wykazane w różnych rejonach strefy lasów liściastych zrzucających liście zimą Europy, Azji i Ameryki Północnej

Lp.	Wielkość próby (N)	Liczba gatunków (S*)	A	R	K
1	2	3	4	5	6
1	54	12	10,7597	8,2325	1,4844
2	216	18	14,1580	13,9263	5,5377
3	230	12	14,3352	14,1842	5,8617
4	265	21	14,7429	14,7660	6,6544
5	350	13	15,5777	15,9086	8,4811
6	428	13	16,2107	16,7349	10,0416
7	440	15	16,2997	16,8485	10,2723
8	530	11	16,9115	17,6129	11,9275
9	550	24	17,0360	17,7650	12,2778
10	560	22	17,0969	17,8390	12,4507
11	590	17	17,2744	18,0533	12,9604
12	662	16	17,6728	18,5262	14,1302
13	673	17	17,7305	18,5939	14,3025
14	900	17	18,7808	19,7877	17,5108
15	1298	19	20,1929	21,2916	21,8008
16	1788	16	21,5149	22,6071	25,3868
17	1947	24	21,8808	22,9570	26,2560
18	3230	26	24,1874	25,0360	30,1769
19	3566	26	24,6660	25,4424	30,6574
20	6508	28	27,7860	27,9132	31,9520
21	9354	36	29,8551	29,4032	32,0491
22	9743	30	30,0969	29,5705	32,0516
		χ^2	15,2327	17,7901	172,3863
		$p=$	0,7	0,6	< 0,001

Przebieg krzywych gatunki–areał zależy od struktury zgrupowania. Jeśli wyróżni się grupy gatunków zajmujące odrębną pozycję w strukturze dominacyjnej zgrupowania, ujawnianie się gatunków należących do poszczególnych grup ma przebieg odmienny. Dobrego przykładu dostarczają tu gatunki ślepeków należące do zgrupowania zasiedlającego strefę tajgi (rys. 7). Dla wyróżnienia grup gatunków w tym zgrupowaniu przyjęto następujące kryteria, oparte na procentowym udziale liczby osobników danego gatunku względem całkowitej liczebności zgrupowania:

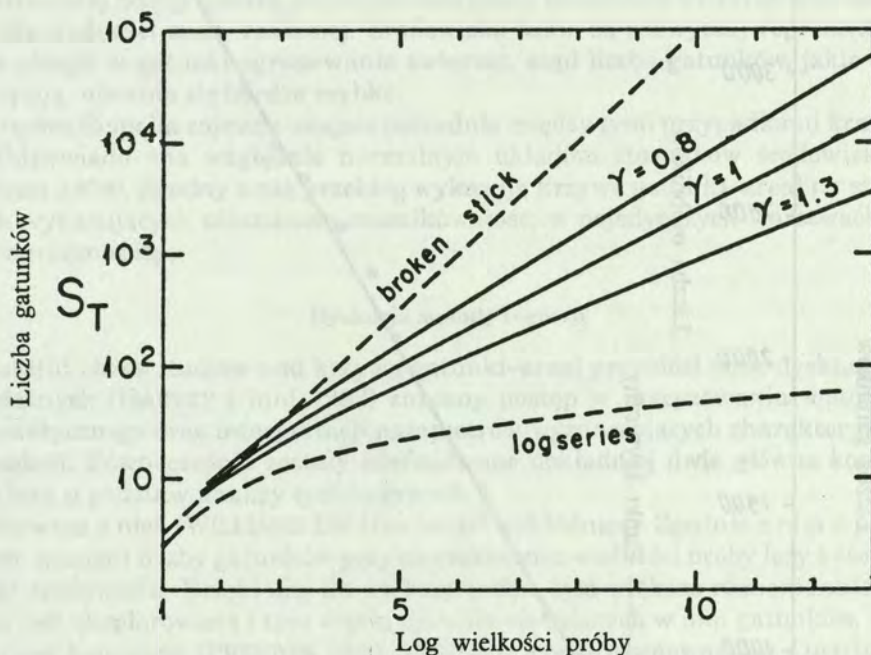
dominanty $d > 5\%$,
 subdominanty $1 < s < 5\%$,
 akcesoryczne $a < 1\%$.



Rys. 7. Ujawnienie się gatunków ślepeków (*Diptera, Tabanidae*) strefy tajgi zależnie od ich miejsca w strukturze dominacyjnej zgrupowania; gatunki: a – akcesoryczne, c – liczba całkowita, d – dominujące, s – subdominanty (wg Trojana 1984).

Gatunki dominujące ujawniają się najszybciej, zgodnie z przebiegiem krzywej Kylina. Dla ujawnienia wszystkich subdominantów potrzebne są większe próby. Liczba takich gatunków rośnie nieznacznie, ale ciągle wraz z wielkością próby. Natomiast gatunki akcesoryczne, reprezentowane przez pojedyncze osobniki nawet w bardzo dużych próbach, ujawniają się bez przerwy. Zjawisko to dobrze przybliża krzywa Arrheniusa.

Wpływ struktury zgrupowania na przebieg funkcji gatunki–areal zbadał również MAY (1975). Wykazał on, że zależnie od tego, jaki rozkład przybliża strukturę zgrupowania, ujawnianie się gatunków ma różny przebieg (rys. 8).

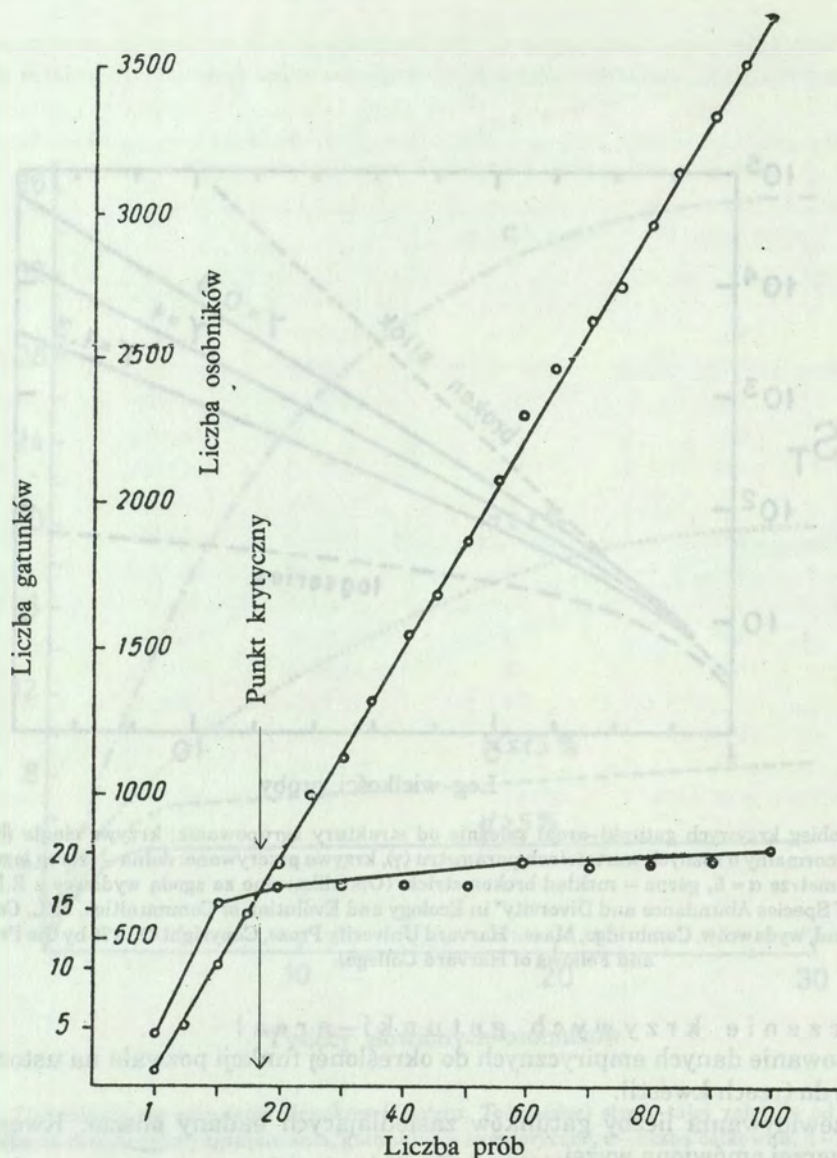


Rys. 8. Przebieg krzywych gatunki-areal zależnie od struktury zgrupowania; krzywe ciągłe ilustrują rozkład log-normalny o różnych wartościach parametru (γ), krzywe przerywane: dolna – szereg logarytmiczny o parametrze $\alpha = 5$, górna – rozkład broken-strick. (Opublikowane za zgodą wydawcy z R.M. May „Patterns of Species Abundance and Diversity” in Ecology and Evolution of Communities, M.L. Cody and J.M. Diamond, wydawców, Cambridge, Mass.: Harvard University Press, Copyright © 1975 by the President and Fellows of Harvard College).

Znaczenie krzywych gatunki-areal

Dopasowanie danych empirycznych do określonej funkcji pozwala na ustosunkowanie się do trzech kwestii:

1. Przewidywania liczby gatunków zasiedlających badany obszar. Kwestia ta została szerzej omówiona wyżej.
2. Określenia minimalnej wielkości próby niezbędnej do ustalenia składu gatunkowego, charakterystycznego dla danego miejsca, siedliska lub ekosystemu. Zadanie to można sprowadzić do wyznaczania punktu krytycznego krzywej gatunki-areal (rys. 9). W sposób najprostszy można go określić jako punkt przecięcia dwóch krzywych: pierwszej ilustrującej wzrost liczby ujawnianych gatunków, drugiej – wzrost liczby osobników w próbach. Układem odniesienia jest liczba pobranych prób. Szersze omówienie związanych z tą kwestią zagadnień podaje BALOGH (1958).
3. Dokonania oceny charakteru stanowiska, na którym przeprowadzono badania, ponieważ każda z krzywych związana jest z odmiennym typem struktury środowiska.



Rys. 9. Wyznaczanie punktu krytycznego krzywej gatunki-areal na przykładzie zgrupowań skoczogonków (*Collembola*) warstwy ściółki zespołu roślinnego *Potentillo albae-Quercetum*. Rzut punktu krytycznego na oś odciętych określa minimalną reprezentatywną liczbę prób (wg LOKSA 1956). (Opublikowane za zgodą Akademii Kiado es Nyomda z *Acta Zoologica*, 1956).

Krzywa Arrheniusa charakteryzuje obszary mieszane, niejednolite pod względem środowiskowym, odznaczające się dużą mozaikowością. Podobne stosunki występują, według BALOGHA (1958), w biocenozach przejściowych, zwanych ekotonami. Reprezentują je brzozy lasów, pasy leśne lub małe enklawy odrębnych środowisk w obrębie jednolitych jednostek krajobrazowych.

Drugi kraniec stosunków środowiskowych reprezentuje krzywa *Kylina*. Charakteryzuje ona stanowiska o bardzo wąskich przedziałach zmienności warunków środowiskowych. Są one zazwyczaj homogeniczne, nie wykazują więc w swej strukturze mozaikowatej rzeźby terenu, zróżnicowania gleby, stosunków wodnych oraz szczególnej różnorodności szaty roślinnej. Środowiska takie są zazwyczaj reprezentowane przez ubogie w gatunki zgrupowania zwierząt, stąd liczba gatunków, jakie w nich występują, ujawnia się bardzo szybko.

Krzywa *Romella* zajmuje miejsce pośrednie między tymi przypadkami krańcowymi. Odpowiada ona względnie normalnym układom stosunków środowiskowych (BALOGH 1958). Zgodny z nią przebieg wykazują krzywe gatunki-areal na stanowiskach wykazujących nieznaczną mozaikowatość, w pojedynczych warstwach labilnych agrocenoz itp.

Dyskusja metody regresji

Ostatni okres studiów nad krzywą gatunki-areal przyniósł obok dyskusji metodologicznych (HARVEY i inni 1983) znaczny postęp w precyzowaniu metod opisu matematycznego oraz interpretacji parametrów wyznaczających charakter przebiegu funkcji. Równocześnie zostały zdefiniowane dokładniej dwie główne koncepcje, jakie leżą u podstaw analizy tych krzywych.

Pierwsza z nich (WILLIAMS 1964) to model wykładniczy. Zgodnie z nim u podstaw stałego wzrostu liczby gatunków przy powiększaniu wielkości próby leży heterogeniczność środowiska. Dzięki niej im większa próba, tym większa różnorodność środowiska jest eksplorowana i tym więcej ujawnia się żyjących w nim gatunków.

Druga koncepcja (PRESTON 1960, 1962b) to model równowagowy. Oparto go na założeniu, że liczba gatunków w danym miejscu jest wynikiem dwóch przeciwstawnych procesów: osiedlania się i ubywania gatunków. Wypadkowa tych procesów, określana jako punkt równowagi dynamicznej, to poszukiwana liczba gatunków żyjących w danym momencie w badanym miejscu. Idea ta znalazła rozwinięcie szczególnie w biogeografii wysp, gdzie czynnik powierzchni ma duże znaczenie.

Próby weryfikacji obu hipotez (CONNOR i MCCOY 1979) okazały się dotychczas bezskuteczne, nie są to bowiem hipotezy przeciwstawne. Tym samym potwierdzenie hipotezy równowagi nie daje podstaw do wykluczenia jednoczesnego oddziaływania mechanizmów alternatywnych (SIMBERLOFF 1978).

Najobszerniejszą analizę problemu przeprowadzili CONNOR i MCCOY (1979). W podsumowaniu swych rozważań precyzują oni odpowiedzi na trzy podstawowe kwestie, związane z krzywymi gatunki-areal.

1. Czy istnieje jedna, wyłączna podstawa teoretyczna dla zależności gatunki-areal? Nie ma możliwości wykluczenia koncepcji alternatywnych. Zarówno hipoteza przyjmująca założenie o stopniu heterogeniczności środowiska, jak równowagowa, w której dominującą rolę odgrywa wielkość środowiska (najczęściej wyspy), są równie poprawne. Co więcej, należy przypuszczać, że wynik działania tych obydwu mechanizmów nie różni się ani pod względem jakości, ani ilości. Większe obszary zawierają w sobie nie tylko więcej heterogeniczności środowiskowej, ale są również mniej dokładnie przebadane niż małe powierzchnie próbne. Duże obszary mogą więc zawsze zawierać gatunki nie wykryte, które uszły uwagi badaczy.

2. Czy istnieje najlepiej dopasowany model zależności gatunki–areal?

Najlepiej dopasowany model można określić jedynie empirycznie. Analiza 100 krzywych gatunki–areal przeprowadzona w oparciu o różne wzory tej funkcji wyjaśniła, że formuła

$$\log S = \log c + z \log N$$

zaś formuła

$$S = c + z A$$

dała dopasowanie w 75 przypadkach,

dała dopasowanie w 47 przypadkach.

Inne rozwinięcia krzywej wykładniczej lub logarytmicznej dają zgodność poniżej 40%. Modele krzywoliniowe nie były dotychczas analizowane.

3. Czy parametry poszczególnych modeli, szczególnie zaś wykładnik potęgowy, mogą być interpretowane?

Żadna z dotychczasowych interpretacji nie jest poparta przekonującymi dowodami, co więcej najczęściej nie nadają się one do weryfikacji. Jest więc bardzo wątpliwe, czy do tych parametrów może być przypisane jakiegokolwiek znaczenie biologiczne. Są to po prostu stałe równań, wyliczone w celu ich dopasowania do danych empirycznych i jako takie są pozbawione specjalnego znaczenia biologicznego.

To ostatnie stwierdzenie cytowanych autorów stało się przedmiotem szczególnie ostrej krytyki. SUGIHARA (1981) wykazał, że wielkość współczynnika korelacji nie może być dowodem dopasowania funkcji do danych, zaś wzór tradycyjny $S = cN^z$ jest w 75% przypadków lepszą alternatywą dla wyjaśnienia badanej zależności niż inne formuły. SUGIHARA (op. cit.) udowadnia również, że wartość parametru z nie jest wynikiem oceny regresji, leży ona u podstaw modelu rozkładu liczebności gatunków, ma więc istotny sens biologiczny. Sprawy te wymagają dalszych badań, szczególnie zaś udokumentowania stopnia powiązania parametrów równania z mechanizmami ekologicznymi mającymi wpływ na zjawiska struktury zgrupowań i ich rozkładu przestrzennego, jako czynników wpływających na ujawnianie się gatunków.

ANALIZA STATYSTYCZNA STRUKTURY ZGRUPOWAŃ ZWIERZĄT

Pojęcie struktury zgrupowania

Badania nad strukturą wielogatunkowych zgrupowań zwierząt rozwinęły się w okresie ostatnich 40 lat w związku z koncepcją organizacji i równowagi układów ekologicznych. Impuls tym badaniom dały prace HUTCHINSONA (1953, 1959), podejmujące temat zróżnicowania świata zwierząt w związku z organizacją biocenoz. Z teorią równowagi ekologicznej powiązali zagadnienie MAC ARTHUR (1957) i ELTON (1958).

Pierwsze obszerne opracowanie tematu wyszło spod pióra angielskiego badacza WILLIAMSA (1964). Postawił on tezę o tym, że równowaga zgrupowania wyraża się poprzez rozkład frekwencji gatunków i, tym samym, ma charakter matematyczny. Zwrócił również uwagę na to, że badania pojedynczych populacji nie mogą z założenia doprowadzić do rozwiązania problemów równowagi ekologicznej. Zdaniem tego badacza „centralnym zagadnieniem jest wzór, według którego zrównoważone są wszystkie gatunki wchodzące w skład zespołu, niezależnie od szczególnej pozycji jednego lub dwóch wybranych gatunków. Z roku na rok bowiem ten wzór może się utrzymywać, podczas gdy poszczególne gatunki bez przerwy zmieniają swoją pozycję w zespole”. Przyczyną takiego stanu rzeczy jest walka o byt, którą toczy każdy gatunek i osobnik względem warunków środowiskowych i pokarmowych, jak też konkurencja w stosunku do innych gatunków i osobników. Sukces lub przegrana w tej grze decydują o wzroście lub spadku liczebności. W wyniku tych zależności każdy gatunek ustala okresowo swoją liczebność zrównoważoną względem liczebności innych gatunków. Tak więc, zdaniem WILLIAMSA, „wzór względnej liczebności wszystkich gatunków w mieszanym zgrupowaniu (a wszystkie zgrupowania naturalne są mieszane) stanowi syntezę całej konkurencji i kooperacji oraz wszystkich trudności i ułatwień, które oddziaływały na każdy gatunek w obrębie zespołów w najbliższej przeszłości, zaś każda minuta przynosi zmianę pozycji gatunku względem innych”. Równowaga obserwowana w przyrodzie ma więc charakter chwilowy, ustalony między wszystkimi gatunkami wchodzącymi w skład zespołu. Zadaniem prowadzonych analiz jest określenie stabilności wzoru struktury zespołu i badanie odchyień obserwowanych w przyrodzie.

Do tych rozważań należy dołączyć wyniki obserwacji nad zmianami w strukturze zespołów pod wpływem przekształceń środowiska, zachodzących w wyniku działalności człowieka (TROJAN 1980a). Mają tu miejsce niekiedy zarówno drastyczne zmniejszenie liczby gatunków, jak i zmiany wzoru struktury zgrupowania (PISARSKI i TROJAN 1976, TROJAN 1978, LUNIAK i PISARSKI 1982, KLAUSNITZER 1987).

Na tle tych rozważań nasuwają się pytania odnośnie charakteru obserwowanych struktur i ich wzorów. Pierwsze z nich dotyczy określenia wzoru struktury normalnej w poszczególnych typach środowisk. Wzór taki powinien być reprezentowany przez zgrupowania zasiedlające ekosystemy naturalne, występujące na dużych obszarach i w niewielkim stopniu zmienione poprzez działalność człowieka. Należy określić nie tylko sam wzór struktury oraz jego charakterystyki ilościowe. Wyjaśnienia wymaga

* tj. złożone z wielu gatunków; określenie takie odnosi się w tym kontekście również do populacji.

również problem uniwersalności takich wzorów strukturalnych oraz ich stosowności wobec różnych pod względem systematycznym i ekologicznym zgrupowań, a także adekwatności wzoru struktury do analizy tego samego zgrupowania w różnych rejonach geograficznych.

Dopiero określenie wzoru normalnej struktury zgrupowania może pozwolić na analizę obserwowanych zmian tej struktury, zarówno dodatnich, polegających na wzbogaceniu struktury zespołu, jak i ujemnych, polegających na uproszczeniu struktur. Degradacja struktury może się wyrażać zarówno w zmniejszeniu liczby gatunków wchodzących w skład zgrupowania, jak też w samych zmianach wzoru struktury. Zadaniem analizy matematycznej i statystycznej jest budowanie i dostosowywanie narzędzi badań ilościowych, które umożliwiają precyzyjne wymierzanie omawianych właściwości zespołów.

W piśmiennictwie biometrycznym dyskutowane są liczne modele rozkładów liczebności gatunków, w oparciu o które można analizować zmienność tych rozkładów w próbach przy uporządkowaniu danych według metody W_1 lub W_2 (patrz: str. 16-18). W pracach publikowanych w języku angielskim znane są one pod nazwą „abundance models”, „species frequency models” i „species abundance models”. W opracowaniach polskich znane są najczęściej jako „teoretyczny rozkład liczby osobników na gatunek”. Modele te, ze względu na ich konstrukcję oraz związane z nimi założenia, można podzielić na dwie grupy.

Do pierwszej, licznej grupy modeli należą te, w których przyjmuje się założenia dotyczące sposobu rozmieszczenia zwierząt w środowisku. Przy tym dla wszystkich modeli przyjmuje się losowy rozkład Poissona o parametrze λ . Postulowany jest również określony rozkład zróżnicowania obfitości lub zagęszczeń gatunków; chodzi tu o estymowaną liczbę gatunków S^* , wchodzących w skład zgrupowania. Obfitości te, które dla kolejnych gatunków tworzących zgrupowanie oznaczone będą symbolami:

$$(\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3, \dots, \lambda_{S^*})$$

traktowane są w modelach jako oczekiwane wartości kolejnych zmiennych Poissona λ , a więc średnie liczby zwierząt, reprezentujące kolejne gatunki występujące w próbie. Zróżnicowanie obfitości gatunków wchodzących w skład zgrupowania charakteryzuje funkcja gęstości $f(\lambda)$ zmiennej losowej λ . Postać funkcji $f(\lambda)$ jest różna dla poszczególnych modeli z tej grupy. Jeśli jako $f(\lambda)$ przyjmiemy rozkład gamma, to w konsekwencji zmienna losowa X , odpowiadająca liczbie zwierząt danego gatunku wylosowanego w doświadczeniu, ma rozkład dwumianowy ujemny. Przyjmując szczególny wariant rozkładu gamma dla funkcji $f(\lambda)$, otrzymujemy dla zmiennej losowej X rozkład logarytmiczny. Jego przykładem jest szereg logarytmiczny (FISHER, CORBET i WILLIAMS 1943) lub rozkład geometryczny. W modelu logarytmiczno-normalnym (PRESTON 1948, BULMER 1974), opartym na rozkładzie Poissona, przyjmuje się, że funkcja ta $[f(\lambda)]$ ma postać rozkładu logarytmiczno-normalnego.

Do drugiej grupy należą modele MACARTHURA (1957) i jego modyfikacja (COHEN 1968). W modelach tych przyjęte jest założenie, że wszystkie gatunki wchodzące w

skład analizowanego zgrupowania dzielą między siebie zasoby proporcjonalnie do swych względnych obfitości (losowe „łamanie kija” o jednostkowej długości).

Wszystkie modele wymienione wyżej omówione są szczegółowo przez PIELOU (1969), ENGENA (1979) i innych.

W modelach tych rozkłady liczb gatunków reprezentowanych w próbie przez r osobników zwierząt otrzymuje się w oparciu o rozkłady zmiennej losowej X . Wielkości

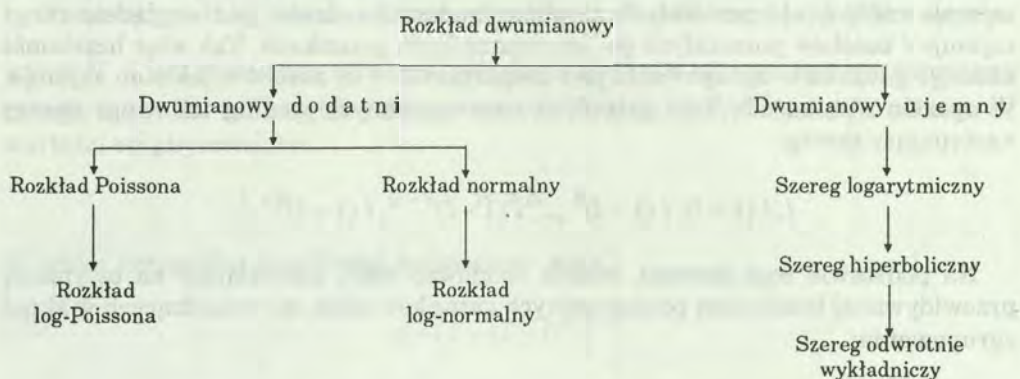
estymowane \hat{n}' przy przyjęciu, że ($r = 1, 2, 3, \dots, r$), wykorzystywane są najczęściej do następujących zadań:

1. Analizy rozkładu zmiennej losowej X za pomocą wskaźników różnorodności gatunkowej;

2. Estymacji liczby gatunków S^* , która przy danej strukturze powinna być reprezentowana w badanym zgrupowaniu;

3. Porównania ze sobą wyników określonych w dwóch poprzednich punktach w różnych środowiskach, miejscach i okresach.

WILLIAMS (1964) podaje następujący obraz zależności między poszczególnymi rozkładami, mającymi znaczenie dla prowadzonych analiz:



Wymienione przez WILLIAMS (1964) rozkłady stanowią pochodną rozkładu dwumianowego. W różnym stopniu znalazły one zastosowanie do analizy frekwencji gatunków w zgrupowaniach wielogatunkowych.

Początkowo wiązano nadzieję z zastosowaniem do analizy szeregu hiperbolicznego, który ma bardzo podobny przebieg do tych rozkładów, w których występuje jeden dominant o przeważającym udziale osobników (CORBET 1942). Rozkład ten dąży jednak do nieskończoności i wobec tego nie znajduje prawidłowego zastosowania przy analizie układów o skończonej liczbie gatunków. Nowe propozycje teoretyczne w oparciu o bogate materiały odłowów na pułapki świetlne Rothampsted Experimental Station przedstawił R. A. FISHER, współpracujący z entomologami brytyjskimi, prowadzącymi analizy rozkładu osobników w materiałach zbieranych ilościowo. Praca ta (FISHER, CORBET i WILLIAMS 1943) zapoczątkowała badania nad rozkładami frekwencji w zgrupowaniach.

Współcześnie szersze zastosowanie w analizie struktury zgrupowań wielogatunkowych znalazło pięć rozkładów liczebności. Tworzą one dwie odrębne grupy. Pierwsza bada rozkład liczebności gatunków uszeregowanych według rang, druga szeregi, w których reprezentowane są liczby gatunków o określonej liczebności. Trzy dalsze modele rozkładów nie znalazły większego zastosowania. Ich omówienie zawierają prace PIELOU (1969, 1974, 1976). Poniżej zostanie omówionych pięć następujących rozkładów: 1) szereg postępu geometrycznego, 2) model przypadkowego podziału zasobów, 3) szereg logarytmiczny, 4) szereg lognormalny, 5) rozkład dwumianowy ujemny.

Szereg postępu geometrycznego
(the niche preemption series, geometric series)

Rozkład liczebności gatunków odpowiadający szeregowi postępu geometrycznego ma miejsce wtedy, kiedy na całe zgrupowanie zwierząt oddziałuje jeden zasadniczy czynnik, wpływający podobnie na wszystkie gatunki. W wyniku tego oddziaływania zajmowanie i wykorzystywanie zasobów środowiska odbywa się w oparciu o następującą regułę. W zgrupowaniu zwierząt składającym się z S gatunków dominant zajmuje część równą l wszystkich zasobów środowiska. Następny gatunek również zajmuje część l , ale pozostałych zasobów środowiska, trzeci pod względem rangi zajmuje l zasobów pozostałych po obu poprzednich gatunkach. Tak więc liczebność każdego gatunku w zgrupowaniu jest proporcjonalna do zasobów, jakie on zajmuje. W oparciu o tę zasadę lista gatunków uszeregowanych według ich rangi tworzy następujący szereg:

$$l, l(1-l), l(1-l)^2, \dots, l(1-l)^{S-2}, l(1-l)^{S-1}.$$

Na podstawie tego szeregu, można zbudować wzór, pozwalający na estymację przewidywanej liczebności poszczególnych gatunków ($Exp. n_i$) wchodzących w skład zgrupowania:

$$(10) \quad EXP. n_i = \eta N l (1-l)^{i-1},$$

gdzie	i	– ranga gatunku określona liczbą kolejną, poczynając od najliczniejszego, a kończąc na najrzadszym,
	l	– stała równania,
	η	– stała równania,
	N	– wielkość próby określona liczbą osobników.

Dla zastosowania tego wzoru niezbędne jest wyliczenie obu parametrów równania (l, η); pozostałe wartości pochodzą bezpośrednio z danych empirycznych.

Parametr l stanowi składową ilorazu postępu geometrycznego, który wyraża się wartością $1-l$. Wielkość l jest określona jako stopień zmniejszania się kolejnych wyrazów w szeregu i jest obliczana względem zasobów pozostających do zajęcia przez dany gatunek. Tym samym wartość l można ocenić następująco:

$$(11) \quad l = \frac{\sum_{i=1}^{S-1} \frac{n_i}{\sum_{j=i}^S n_j}}{S-1}$$

Jest to więc średnia arytmetyczna udziałów kolejnych gatunków wchodzących w skład zgrupowania względem całkowitej liczby osobników, jaka wchodzi w pulę danego n_i i niżej położonych w hierarchii gatunków. Wartość parametru l zamyka się w granicach

$$0 < l < 1,$$

toteż ostatni wyraz szeregu postępu geometrycznego, obejmujący jeden gatunek o najniższej ($n_i = 1$) liczebności wyłamuje się z szeregu. W takim przypadku wartość parametru $l = 1$ wyłamywałaby się ze stałej tendencji ustalonej dla całego szeregu, a więc podczas obliczeń tego parametru wartość tę odrzucamy (PIELOU 1974).

Parametr η służy jedynie wyrównaniu sum liczebności empirycznej N i estymowanej \hat{N} i jest stosowany wówczas, gdy suma wyrazów szeregu postępu geometrycznego w wyniku zaokrągleń zarówno wartości l , $1-l$, $(1-l)^{i-1}$, jak i Nl odbiega od wartości empirycznej, tzn.

$$N \neq \hat{N}$$

W takim przypadku do obliczeń η stosujemy wzór :

$$(12) \quad \eta = [1 - (1-l)^S]^{-1}$$

zaś określona w oparciu o niego wartość η powinna odpowiadać:

$$(13) \quad \eta = \frac{N}{\hat{N}}$$

Dla rozkładu postępu geometrycznego można określić funkcję gęstości rozkładu. Wzory na jej obliczenie podają MAY (1975) i PIELOU (1974). Ta ostatnia zwraca jednak uwagę, że obliczenia takie nie są warte zacho- du, ponieważ omawiany model rozkładu służy normalnie jedynie jako możliwe wyjaśnienie tego, jak zasoby środowiska ograniczające występowanie zwierząt mogą być podzielone między poszczególne gatunki zgrupowania.

Wyrazy szeregu postępu geometrycznego po uszeregowaniu ich według malejących rang i przedstawieniu danych o randze gatunku w logarytmach ich udziału procentowego lub liczebności w zgrupowaniu tworzą linię prostą. Ten przebieg rozkładu szeregu postępu geometrycznego różni go od pozostałych rozkładów liczebności gatunków, które reprezentowane są liniami krzywymi.

Tab. 8. Analiza zgodności rozkładu gatunków zgrupowania ślepeków (*Diptera, Tabanidae*) Pienin i szeregu postępu geometrycznego [$\hat{n}_i = \eta N \hat{l} (1-l)^{i-1}$].

i	n_i	$\sum_{j=i}^S n_j$	$\frac{n_i}{\sum_{j=i}^S n_j}$	$(1-\hat{l})^{i-1}$	$\hat{n}_i = N \hat{l} (1-l)^{i-1}$	$\hat{n}'_i = \eta \hat{n}_i$	$\frac{(n_i - \hat{n}'_i)^2}{\hat{n}_i}$
1	2	3	4	5	6	7	8
1	60	216	0,2778	1,0000	58,2400	58,4438	0,0414
2	43	156	0,2756	0,7304	42,5385	42,6874	0,0023
3	31	113	0,2743	0,5334	31,0652	31,1739	0,0010
4	19	82	0,2317	0,3896	22,6903	22,7697	0,6241
5	14	63	0,2222	0,2846	16,5751	16,6331	0,4168
6	11	49	0,2750	0,2078	12,1023	12,1447	0,1079
7	8	38	0,2105	0,1518	8,8408	8,8717	0,0856
8	6	30	0,2000	0,1109	6,4588	6,4814	0,0358
9	4	24	0,1667	0,0810	4,7174	4,7339	0,1138
10	4	20	0,2000	0,0591	3,4420	3,4541	0,0863
11	4	16	0,2500	0,0432	2,5160	2,5248	0,8619
12	4	12	0,3333	0,0316	1,8404	1,8468	2,5104
13	2	8	0,2500	0,0230	1,3395	1,3442	0,3199
14	2	6	0,3333	0,0168	0,9784	0,9818	1,0559
15	1	4	0,2500	0,0123	0,7164	0,7189	0,1099
16	1	3	0,3333	0,0090	0,5242	0,5260	0,4271
17	1	2	0,5000	0,0066	0,3844	0,3858	0,9778
18	1	1	-	0,0048	0,2796	0,2806	1,8444
$S = 18$	$\sum n_i = 216$	$\sum = 4,5837$	$\hat{l} = 0,26962941$ $\sigma \hat{l} = 0,07665544$	$\hat{N} = \sum \hat{n}_i = 215,25$	$\sum \hat{n}'_i = 215,79$	$\chi^2 = 9,6423$ $k = 18 - 2 = 16$ $p = 0,9$	

$$1 - \hat{l} = 0,73037059$$

$$N \hat{l} = 56,239953$$

$$\eta = \frac{216}{215,2496} = 1,0035$$

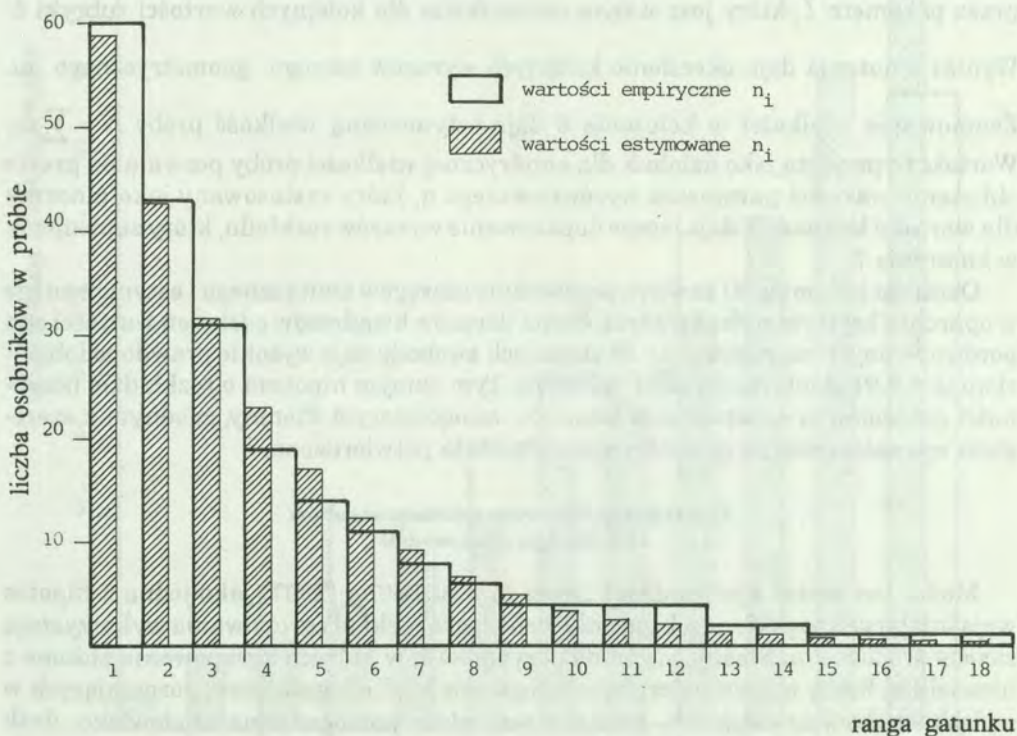
$$\eta = (1 - 0,73037059)^{18-1} = 1,0035$$

Przykład. W trakcie badań nad zgrupowaniem ślepeków (*Diptera, Tabanidae*) zasiedlających Pieniny zebrano materiał (tab. 8) tworzący próbę wielkości $N = 216$ osobników, w której stwierdzono $S = 18$ gatunków. Postawiono hipotezę o zgodności rozkładu empirycznego liczebności gatunków zgrupowania z szeregiem postępu geometrycznego. Dla weryfikacji tej hipotezy przeprowadzono następujące postępowanie. Zbudowano szereg liczebności empirycznych gatunków zgrupowania według ich malejących rang (i) i dla każdego gatunku podano liczbę należących do

niego osobników (n_i), stwierdzonych w próbie (rys. 10). Suma osobników należących do wszystkich gatunków jest równa wielkości próby (N). W następnej, trzeciej kolumnie zestawiono wielkości sumy osobników pomniejszone o liczbę tych osobni-

ków, które należą do gatunków położonych wyżej w hierarchii ($\sum_{j=i}^S n_j$). Pierwszy

wyraz tej kolumny odpowiada całkowitej liczbie osobników w próbie (N), drugi wynosi $N - n_1$, trzeci $N - n_1 + n_2$ itd. Zgodnie z tym sposobem obliczania w badanym szeregu empirycznym wyrazy te wynoszą odpowiednio: pierwszy: 216, drugi: $216 - 60 = 156$, trzeci: $216 - (60 + 43) = 113$ itd. Szereg ten prezentuje każdą liczbą sumę osobników, odpowiadającą puli zasobów zostających do zajęcia przez gatunki równe i niższe rangą od tego, który jest umieszczony przy danej sumie osobników. Na przykład 38 osobników, jakie pozostały po odjęciu liczebności pierwszych sześciu gatunków obejmuje pulę, w której mieszczą się udziały gatunków od 7 do 18. Taki sposób liczenia pozwala na stosowanie zasady określania wartości parametru l



Rys. 10. Histogram szeregu postępu geometrycznego dla zgrupowania ślepaków (*Diptera*, *Tabanidae*) Pienin.

względem wszystkich pozostałych osobników (zasobów). Czwarta kolumna określa stosunek liczebności każdego z gatunków względem liczby jeszcze nie podzielonych osobników (zasobów). Stanowi ona prosty wynik dzielenia wyrazów kolumny drugiej przez odpowiadające im wyrazy kolumny trzeciej. Ostatniego wyrazu kolumny nie obliczamy. Wielkości zestawione w tej kolumnie sumujemy i obliczamy dla niej

średnią arytmetyczną, która odpowiada poszukiwanej wartości parametru $\hat{\lambda}$. Dodatkową wskazówkę o jej reprezentatywności daje obliczenie odchylenia standardowego

(σ). W badanym przypadku zmienność wartości $\hat{\lambda}$ okazała się niska, co wskazuje na możliwość dopasowania szeregów empirycznego i estymowanego. Określenie wartości $\hat{\lambda}$ pozwala na obliczenie wszystkich wyrazów wzoru (10), niezbędnych do obliczenia

całego szeregu. Obliczamy najpierw dla wszystkich i wartość wyrazu $(1 - \hat{\lambda})^{i-1}$

(rubryka 5). Następnie obliczamy wyraz $N \hat{\lambda}$ poprzez przemnożenie wielkości próby przez parametr $\hat{\lambda}$, który jest stałym mnożnikiem dla kolejnych wartości rubryki 5.

Wyniki mnożenia dają określenie kolejnych wyrazów szeregu geometrycznego \hat{n}_i .

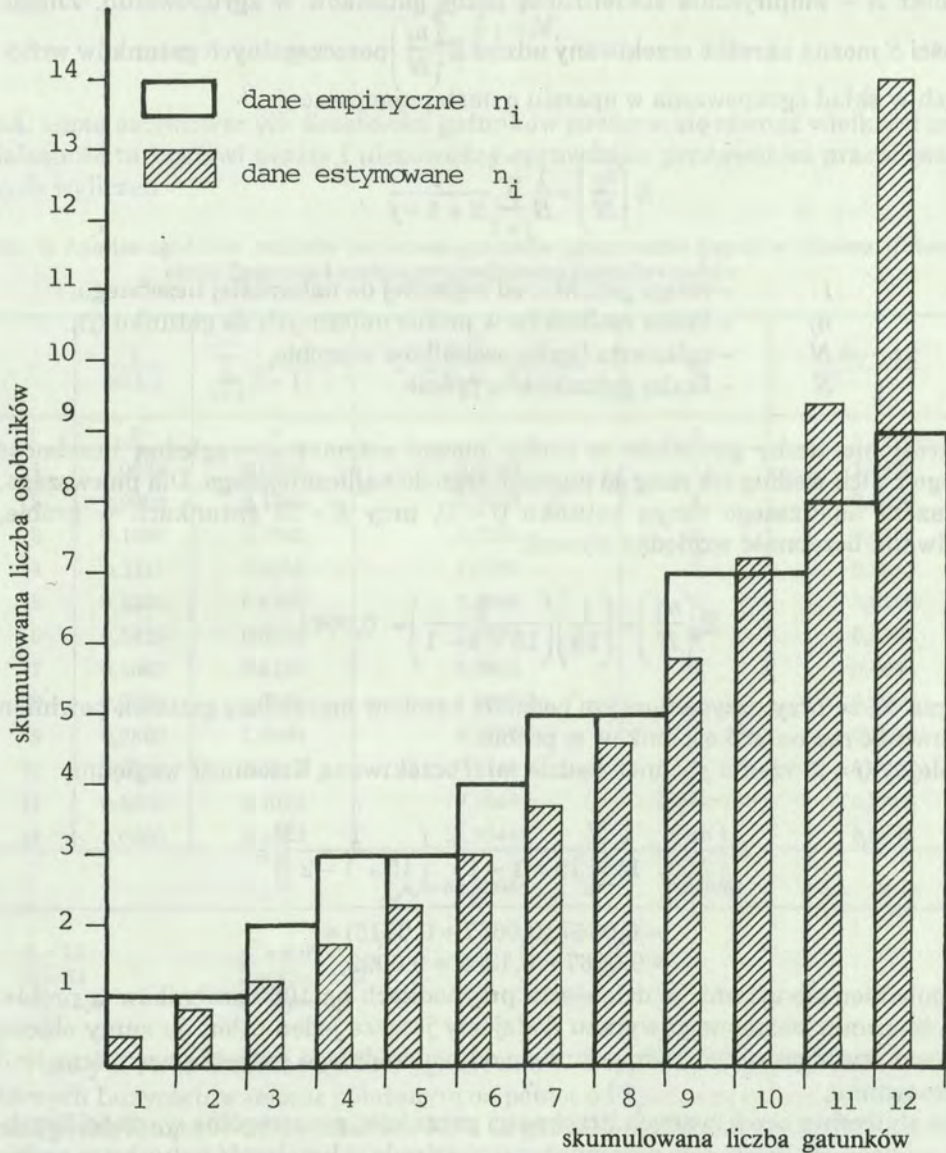
Zsumowanie wielkości w kolumnie 6 daje estymowaną wielkość próby $\hat{N} = \sum \hat{n}_i$. Wartość ta przyjęta jako dzielnik dla empirycznej wielkości próby pozwala na proste obliczenie wartości parametru wyrównawczego η , który zastosowany jako mnożnik dla wartości kolumny 6 daje lepsze dopasowanie wyrazów rozkładu, który zapisujemy w kolumnie 7.

Ostatnia kolumna (8) zawiera porównanie szeregów empirycznego i estymowanego w oparciu o kryterium chi-kwadrat. Suma ilorazów kwadratów odchyień wartości obu porównywanych szeregów przy 16 stopniach swobody daje wysokie prawdopodobieństwo ($p \approx 0.9$) identyczności obu szeregów. Tym samym hipoteza o rozkładzie liczebności gatunków w zgrupowaniu ślepaków zasiedlającym Pieniny, zgodnym z szeregiem wyrazów postępu geometrycznego, została potwierdzona.

Model przypadkowego podziału zasobów (the broken stick model)

Model ten został wprowadzony przez MACARTHURA (1957) jako jedna z hipotez wyjaśniających, w jaki sposób gatunki wchodzące w skład zgrupowania wykorzystują zasoby środowiska. Stosuje się on do przypadków, w których zgrupowanie złożone z niewielkiej liczby taksonomicznie i ekologicznie bliskich gatunków, pozostających w związkach konkurencyjnych, zasiedla względnie homogeniczne środowisko. Jeśli podział zasobów między gatunki zgrupowania jest mniej więcej równy, jego wyrazem statystycznym jest model przypadkowego podziału zasobów. Założeniem dodatkowym jest, że każdy gatunek zajmuje oddzielnie swoją część zasobów, nie zachodzi więc możliwość wspólnego korzystania z tej samej ich części.

W wyniku przyjęcia takiej koncepcji całość zasobów środowiska może być przyrównana do linii prostej lub pręta, które zostały podzielone na tyle odcinków, ile jest gatunków w zgrupowaniu. Wielkości poszczególnych odcinków nie są jednak równe, lecz wykazują zmienność wynikającą z losowego określenia ich wielkości. Stąd obrazowe przedstawienie tego rozkładu przyrównuje go do pręta połamanego w spo-



Rys. 11. Histogram szeregu przypadkowego podziału zasobów dla zgrupowania ślepeków (*Diptera*, *Tabanidae*) okolic Zgorzelca.

sób przypadkowy na tyle części, ile jest gatunków w zgrupowaniu. Każdy fragment tego pręta to ta część zasobów środowiska, która została zajęta przez jeden z gatunków zgrupowania (WHITTAKER 1972). Statystyczne właściwości rozkładu przypadkowego podziału zasobów zostały zbadane przez WEBB (1974).

Rozkład przypadkowego podziału zasobów ma najbardziej równomierny podział względnej liczebności (rys. 11). Rozkład ten jest budowany w oparciu o jeden tylko parametr S – empirycznie stwierdzoną liczbę gatunków w zgrupowaniu. Znając wartości S można określić oczekiwany udział $E\left(\frac{n_j}{N}\right)$ poszczególnych gatunków wchodzących w skład zgrupowania w oparciu o następujący wzór:

$$(14) \quad E\left(\frac{n_j}{N}\right) = \frac{1}{S} \sum_{j=1}^{j=i} \frac{1}{S+1-j},$$

gdzie i – ranga gatunku od najmniej do najbardziej liczebnego,
 n_j – liczba osobników w próbie należących do gatunku (j),
 N – całkowita liczba osobników w próbie,
 S – liczba gatunków w próbie.

Po określeniu liczby gatunków w próbie można estymować względną liczebność każdego z nich według ich rang od najrzadszego do najliczniejszego. Dla pierwszego, a zarazem najniższego rangą gatunku ($j = 1$), przy $S = 15$ gatunkach w próbie, oczekiwana liczebność względna wynosi:

$$E\left(\frac{n_1}{N}\right) = \left(\frac{1}{15}\right) \left(\frac{1}{15+1-1}\right) = 0,0044.$$

Oznacza to, że przy przypadkowym podziale zasobów najrzadszy gatunek powinien się ujawniać raz na 225 osobników w próbie.

Kolejny ($j = 2$) rzadki gatunek będzie miał oczekiwaną liczebność względną

$$\begin{aligned} E\left(\frac{n_2}{N}\right) &= \frac{1}{15} \left[\left(\frac{1}{15+1-1}\right) + \left(\frac{1}{15+1-2}\right) \right] = \\ &= 0,0667 (0,0667 + 0,0715) = \\ &= 0,0667 \times 0,1382 = 0,0092, \end{aligned}$$

czyli powinien się ujawnić w dziewięciu przypadkach na 1000 osobników w próbie. Przy obliczaniu następnego wyrazu dodajemy jeszcze jeden człon do sumy objętej nawiasem kwadratowym, który różni się od poprzedniego zmienną wartością $j = 3$ w mianowniku.

Dla obliczenia oczekiwanych liczebności gatunków, poszczególne wartości liczebności względnych wystarczy przemnożyć przez średnią liczebność gatunku w próbie $\left(\frac{N}{S}\right)$. Tym samym wzór (14) przybiera postać:

$$(15) \quad \hat{n}_j = \frac{N}{S} \sum_{j=1}^{j=i} \frac{1}{S+1-j},$$

przy czym występuje tu zależność, że

$$\sum_{j=1}^S \hat{n}_j = N,$$

tzn. suma estymowanych liczebności gatunków powinna się równać wielkości próby. Zależność ta stanowi prosty i niezawodny sprawdzian poprawności przeprowadzonych wyliczeń.

Tab. 9. Analiza zgodności rozkładu liczebności gatunków zgrupowania ślepaków (*Diptera, Tabanidae*) okolic Zgorzelca i modelu przypadkowego podziału zasobów

j	$\frac{1}{S+1-j}$	$\sum_{j=1}^{j=i} \frac{1}{S+1-j}$	$\hat{n}_j = \frac{N}{S} \sum_{i=1}^S \frac{1}{S+1-j}$	n_j	$\frac{(n_j - \hat{n}_j)^2}{\hat{n}_j}$
1	2	3	4	5	6
1	0,0833	0,0833	0,3749	1	1,0423
2	0,0909	0,1742	0,7839	1	0,0596
3	0,1000	0,2742	1,2339	2	0,4757
4	0,1111	0,3853	1,7339	3	0,9245
5	0,1250	0,5103	2,2964	3	0,2156
6	0,1429	0,6532	2,9394	4	0,3827
7	0,1667	0,8199	3,6896	5	0,4654
8	0,2000	1,0199	4,5896	5	0,0367
9	0,2500	1,2699	5,7146	7	0,2891
10	0,3333	1,6032	7,2144	7	0,0064
11	0,5000	2,1032	9,4644	8	0,2266
12	1,0000	3,1062	13,9644	9	0,5475
			$\sum \hat{n}_j = 53,9994$	$\sum n_j = 54$	

$S = 12$
 $N = 54$
 $N/S = 4,5$

$\chi^2 = 6,6721$
 $k = 12 - 1 = 11$
 $0,8 < p < 0,9$

Przykła d. Podczas badań zgrupowania ślepaków (*Diptera, Tabanidae*) w Górnych Łużycach w rejonie położonym na północ od Zgorzelca pobrał STARKE (1954) małą próbę liczącą $N = 54$ osobników i $S = 12$ gatunków. Badanie rozkładu liczebności poszczególnych gatunków przeprowadzono w oparciu o model przypadkowego podziału zasobów w sposób następujący (tab. 9). W kolumnie 1 uszeregowano gatunki od najmniej do najbardziej liczebnego, nadając im rangę j liczbą kolejną. Następnie,

znając liczbę gatunków, obliczono dla kolejnych j wartości ułamka $1/S + 1 - j$ i zapisano je w następnej (2) kolumnie. Z kolei w kolumnie 3 podano sumy wartości tych ułamków dla $j = 1$ do $j = i$. Na przykład wielkość ta dla $j = 4$ odpowiada sumie ułamków z rubryki 2 od pozycji $j = 1$ do pozycji $j = 4$. W praktyce wielkość uzyskaną dla danego i w kolumnie 2 dodajemy do sumy poprzedzającego wyrazu i . Na przykład, aby uzyskać skumulowaną wartość oczekiwanego udziału liczebności gatunków dla $i = 6$, dodajemy z tej rubryki 0,1429 do poprzedniej w następnej kolumnie 0,5103 i uzyskujemy dla szóstego z kolei gatunku w zgrupowaniu oczekiwany udział $E\left(\frac{n_6}{N}\right) = \frac{1}{S} = 0,6532$. Wartość ta, pomnożona przez średnią liczbę osobników na gatu-

nek (N/S) w badanej próbie, daje estymowaną liczbę osobników (\hat{n}_6) tego gatunku

($\hat{n}_6 = 2,9394$). Te wartości estymowane, zgrupowane w kolumnie 4, stanowią podstawę do oceny szeregu empirycznego n_j zapisanego w kolumnie 5. Porównanie obu szeregów za pomocą kryterium chi-kwadrat daje sumę $\chi^2 = 6,6721$, co przy $k = 12 - 1 = 11$ stopni swobody daje prawdopodobieństwo zgodności obu rozkładów ($0,8 < p < 0,9$) dostatecznie wysokie, aby można było uznać, że zaobserwowany rozkład liczebności gatunków z okolic Zgorzelca jest zgodny z modelem przypadkowego podziału zasobów między gatunki. Podstawowe dane służące do wyliczeń oraz ocenę wyników podano w tabeli 9. Poprawność estymacji poszczególnych n_j określona jest poprzez sumę wyrazów kolumny 4, ponieważ $53,9994 \approx 54,0000$,

więc

$$\sum_{j=1}^S \hat{n}_j = \sum_{i=1}^S n_j \quad .$$

Jeśli obie wielkości nie są równe, należy szukać błędu w wyliczeniu \hat{n}_j . Prosty sprawdzianem jest zsumowanie wartości w kolumnie 3. Przy poprawnym wyliczeniu tego wskaźnika suma wyrazów tej kolumny powinna równać się liczbie gatunków w próbie. W badanym przypadku $S = 12 \approx 12,0028$. Poprawność obliczeń jest więc duża.

Badania modelu przypadkowego podziału zasobów (COHEN 1968, PIELOU 1969) nie potwierdziły bardzo specyficznej formy modelu zaproponowanego przez MAC ARTHURA (1957). Jednak zgodność z nim wskazuje na to, że istnieje jakiś zasadniczy czynnik środowiskowy, który jest równo podzielony między gatunki zgrupowania. HAIRSTON (1969) zwraca jednak uwagę, że liczebności gatunków bardzo zależą od wielkości próby. PIELOU (1974) podkreśla zbieżność wyników uzyskanych za pomocą tego modelu oraz dwumianowego ujemnego. Zwraca ona jednak uwagę na to, że o ile model przypadkowego podziału zasobów ma wyobraźalne, konkretne znaczenie dla przyrodnika, o tyle ten drugi model nie pociąga za sobą żadnych, nawet intuicyjnie wyczuwanych założeń biologicznych.

Wadą omawianego modelu jest to, że oczekiwane liczebności kolejnych gatunków różnią się znacznie. Tymczasem przy dużej liczbie gatunków w próbie występują z reguły gatunki o tej samej liczebności. Podobnej rozbieżności można uniknąć poprzez

łączenie w jednym wierszu kilku gatunków i obliczanie dla nich liczebności estymowanej \hat{n}_j , która stanowi sumę ilości wierszy odpowiadającej liczbie umieszczonych w tym wierszu gatunków.

Szereg logarytmiczny

Zastosowanie szeregu logarytmicznego do analizy rozkładów liczebności gatunków w wielogatunkowych zgrupowaniach zwierząt jest związane z nazwiskami FISHERA, CORBETA i WILLIAMSA (1943). Wprowadzili oni ten szereg na miejsce funkcji hyperbolicznej, która okazała się niewłaściwa dla interpretacji rozkładów tworzących szereg o szybko malejących wartościach w części początkowej funkcji (rys. 3), a następnie biegnący asymptotycznie do osi odciętych. WILLIAMS (1964) rozwinął i udokumentował tę metodę w oparciu o obszerne materiały z badań nad motylami nocnymi.

Szereg logarytmiczny otrzymuje się przez matematyczne rozwinięcie wyrażenia

$$\ln(1+x),$$

przy czym dla uniknięcia liczb ujemnych przedstawia się go w postaci

$$-\ln(1-x) = x, \frac{x^2}{2}, \frac{x^3}{3}, \dots, \frac{x^n}{n},$$

gdzie $x < 1$, ponieważ nie istnieją logarytmy liczb ujemnych.

Jeżeli szereg taki jest zastosowany dla wyrażenia rozkładów frekwencji gatunków reprezentowanych w próbie przez różne liczby osobników, przybiera on postać:

$$(16) \quad n_1, \frac{n_1 v}{2}, \frac{n_1 v^2}{3}, \frac{n_1 v^3}{4}, \dots, \frac{n_1 v^{r-1}}{r},$$

gdzie n_1 – liczba gatunków reprezentowanych przez jednego osobnika w próbie,
 $2, 3, \dots, r$ – liczba osobników należących do i -tego gatunku,
 v – parametr szeregu logarytmicznego, $0 < v < 1$.

Kolejne wyrazy przedstawionego wyżej szeregu oznaczają liczby gatunków w próbie, reprezentowanych przez określoną liczbę osobników (1, 2, 3, ..., r).

Szereg logarytmiczny, w odróżnieniu od funkcji geometrycznych, jest nieciągły, tzn. liczba gatunków o danej liczebności jest wyrażona liczbami całkowitymi. Ma on charakter szeregu malejącego zbieżnego, ponieważ wraz ze wzrostem liczby osobników przypadających na jeden gatunek dąży do zera.

W każdej próbie reprezentującej wielogatunkowe zgrupowanie zwierząt zarówno n_1 , jak v są stałymi równania szeregu logarytmicznego. Wraz ze wzrostem wielkości próby rosną zarówno wartości n_1 , jak v . Przy tym wartość parametru v dąży do

jedności, natomiast wartość n_1 rośnie nieograniczenie, zależnie od bogactwa miejscowej fauny.

Kolejną stałą rozkładu logarytmicznego, nazwaną przez twórców rozkładu wskaźnikiem różnorodności α otrzymano przez podzielenie dwóch poprzednich parametrów:

$$(17) \quad \alpha = \frac{n_1}{v}$$

Wartość tej stałej jest zależna od wielkości próby i liczby zawartej w niej gatunków. W próbach obejmujących duże liczby osobników wartość α zbliża się do wartości n_1 , nie może jednak jej przekroczyć. Parametr α charakteryzuje więc w sposób wskaźnikowy właściwość struktury wielogatunkowego zgrupowania zwierząt. Natomiast wartość stałej v stanowi jedynie właściwość poszczególnych próby.

Podstawiając wartość α do rozkładu logarytmicznego, można przedstawiony wyżej szereg zapisać następująco:

$$(18) \quad \alpha v, \frac{\alpha v^2}{2}, \frac{\alpha v^3}{3}, \frac{\alpha v^4}{4} \dots \frac{\alpha v^r}{r},$$

gdzie poszczególne wyrazy reprezentują wartości estymowane w oparciu o równanie szeregu logarytmicznego:

- αv – liczba gatunków reprezentowanych przez jednego osobnika,
- $\alpha v^2/2$ – liczba gatunków reprezentowanych przez dwa osobniki,
- $\alpha v^r/r$ – liczba gatunków reprezentowanych przez r osobników.

Po dodaniu do siebie wszystkich wyrazów szeregu logarytmicznego od 1 do ∞ otrzymujemy całkowitą liczbę gatunków w analizowanym zgrupowaniu S :

$$(19) \quad S = \alpha [-\ln(1 - v)]$$

lub, w formie pierwotnej, bez użycia parametru α ,

$$(20) \quad S = \frac{n_1}{v} [-\ln(1 - v)].$$

Liczba osobników zawartych w poszczególnych wyrazach szeregu będzie wynosić:

$$(21) \quad n_1, n_1 v, n_1 v^2, n_1 v^3, \dots, n_1 v^r$$

W przedstawionym szeregu, w którym mamy dwie stałe (n_1 , v), a zmienny jedynie wykładnik potęgowy, końcowy odcinek szeregu ma również charakter zbieżny, zaś suma jego wyrazów w badanej próbie równa jest S . Przy tym wielkość próby (N) można określić następująco:

$$(22) \quad N = n_1 (1 - v),$$

zaś liczba gatunków reprezentowanych przez jednego osobnika wynosi:

$$(23) \quad n_1 = \frac{N}{(1 - v)}.$$

Celem określenia oczekiwanej liczby gatunków w każdej klasie liczebności wyznacza się najpierw wartość parametru v poprzez rozwiązanie równania:

$$(24) \quad \frac{S}{N} = \frac{1 - v}{v} = [-\ln(1 - v)].$$

Z równania tego wynika, że dla każdej próby występuje jedna tylko wartość parametru v , która zależy od stosunku liczby osobników do liczby gatunków. Tak więc, jeśli dla badanej próby określone są wielkości N i S , można również określić wartości poszczególnych wyrazów szeregu logarytmicznego.

W próbach zawierających dużą liczbę osobników oraz niewielką liczbę gatunków, w których stosunek

$$\frac{N}{S} > 20,$$

czyli średnia liczba osobników przypadających na jeden gatunek jest większa niż 20, wartość stałej v wynosi

$$v > 0.99.$$

Jeśli badana próba pobrana jest ze zgrupowania, w którym rozkład liczebności gatunków jest zgodny z szeregiem logarytmicznym, mają miejsce następujące zależności. Im mniejsza jest wielkość próby (liczba osobników w próbie), tym mniejsza jest wartość N/S , jak również wartość parametru v . I odwrotnie, wraz ze wzrostem wielkości próby rośnie liczba osobników przypadających na jeden gatunek, zarazem zwiększa się wartość parametru v . Jednocześnie należy podkreślić, że w próbach pobranych ze zgrupowania w sposób losowy stosunek obu parametrów n_1 i v nie ulega zmianie. Oznacza to, że iloraz obu tych parametrów, stała α , nie zależy od wielkości pobranej próby, a jedynie od charakteru struktury badanego zgrupowania. Gdy więc

$$\alpha = \frac{n_1}{v},$$

liczba gatunków w próbie reprezentowanych przez tylko jednego osobnika n_1 przy rozkładzie logarytmicznym wynosi

$$n_1 = \alpha v.$$

Szeregi logarytmiczne można budować, zakładając różne poziomy dokładności przy wyliczeniu parametrów rozkładu. WILLIAMS (1964) zwraca jednak uwagę, że dokładność w wyliczeniu np. stałej v nie podnosi zdecydowanie walorów wyznaczonego za jej pomocą szeregu. Decydujące znaczenie ma tu odchylenie od losowego systemu pobierania prób, które określa możliwości wystąpienia błędów systematycznych w odłowieniu poszczególnych gatunków zgrupowania. Tym samym dane biologiczne nie są niekiedy dostatecznie dokładne, aby można było w oparciu o nie zbudować, a następnie zweryfikować określony rozkład.

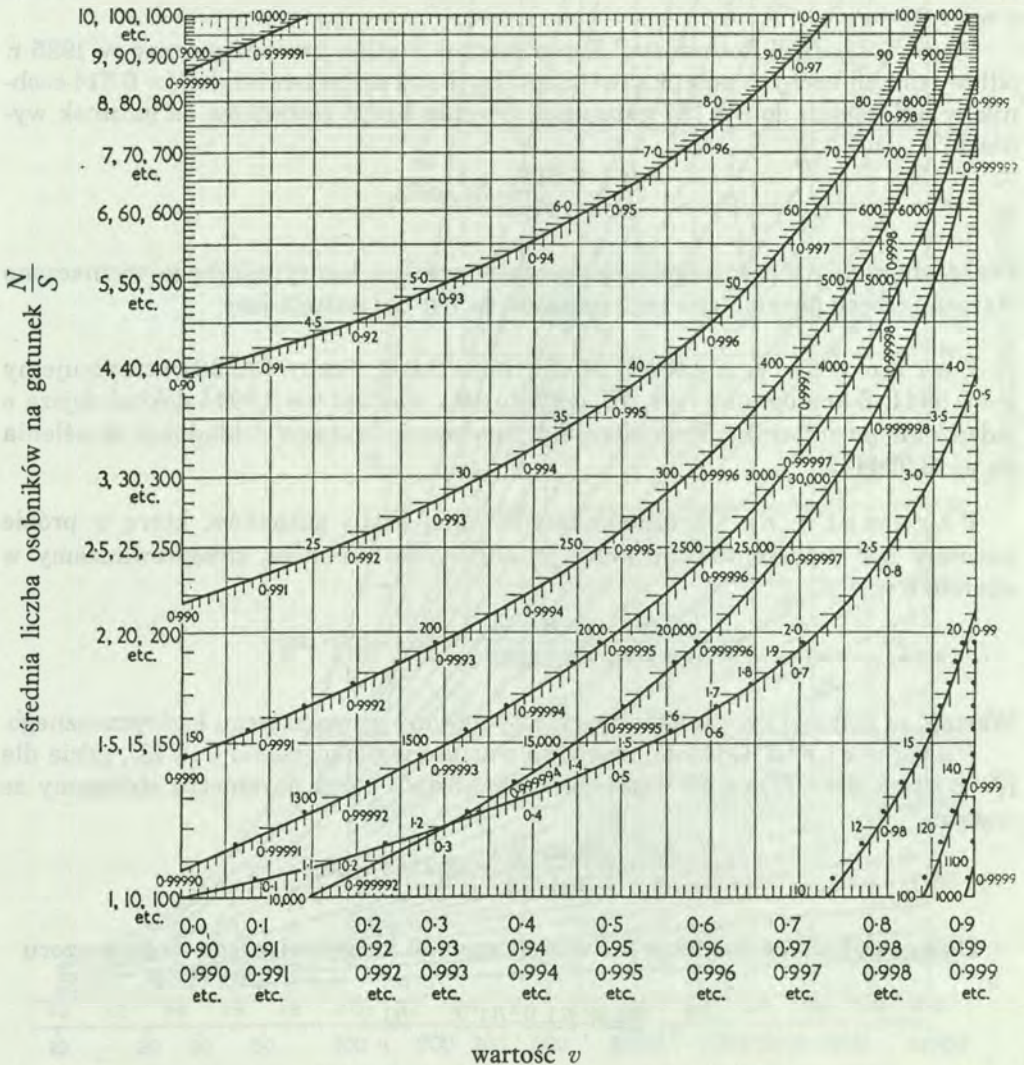
Dla wyznaczenia wartości parametrów rozkładu logarytmicznego posługujemy się tabelami i nomogramami zawartymi w pracy WILLIAMSA (1964). Wielkość parametru v odczytuje się z tabeli (tab. 10) dla prób zawierających się w granicach od 1,4 do 71 430 osobników na gatunek (N/S). Tak więc, znając dla analizowanej próby liczbę osobników i gatunków, odczytujemy bezpośrednio z tej tabeli odpowiadającą jej wartość parametru v . Na przykład przy $N/S = 5,0$, $v = 0,93$; zaś przy $N/S = 80$, $v = 0,998$.

Tab. 10. Wartość parametru v dla średniej liczby osobników na gatunek (N/S) w szeregu logarytmicznym (wg WILLIAMSA, 1964). Opublikowane za zgodą Harcourt Brace Jovanovich Ltd.

v	N/S	v	N/S	v	N/S
0,50	1,443	0,97	9,214	0,9990	144,6
0,60	1,637	0,980	12,53	0,9992	175,1
0,70	1,938	0,985	15,63	0,9994	224,5
0,80	2,483	0,990	21,47	0,9996	319,4
0,85	2,987	0,991	23,38	0,9998	586,9
0,90	3,909	0,992	25,68	0,99990	1086,0
0,91	4,198	0,993	28,58	0,99995	2020,0
0,92	4,551	0,994	32,38	0,999990	8696,0
0,93	4,995	0,995	37,48	0,999995	16 390,0
0,94	5,567	0,996	45,11	0,9999990	71 430,0
0,95	6,340	0,997	57,21	—	—
0,96	7,458	0,998	80,33	—	—

Dokładniejsze wartości parametru v można otrzymać, posługując się nomogramem (rys. 12) w sposób następujący. Na osi pionowej wyszukujemy wartość reprezentującą rząd wielkości dla stwierdzonego stosunku N/S . Następnie, posuwając się wzdłuż linii poziomej w prawo, odnajdujemy krzywą, która odpowiada wartościom stosunku N/S w badanej próbie. Wielkości te zapisane są ponad krzywymi. Po znalezieniu właściwej krzywej wyszukujemy na niej punkt odpowiadający dokładnie poszukiwanemu stosunkowi N/S . Wartości podane poniżej krzywej pozwalają na dokładne określenie wartości parametru v . Na przykład dla wartości $N/S = 360$, której brak jest w tabeli, znajdujemy na osi pionowej wartość 300. Przesuwając się po odpowiadającej jej prostej w prawo stwierdzamy, że poszukiwana krzywa znajduje się jako druga od lewej od osi pionowej. Wartość 360 znajdujemy na tej krzywej, posuwając się wzdłuż niej do góry. Odpowiadająca jej wartość parametru v wynosi po

dotaniu piątego znaku po przecinku 0,99966. Dla stosunku $N/S = 15,2$ wyszukujemy na lewej pionowej osi wielkość 15 i posuwając się po linii poziomej w prawo, znajdujemy odpowiadającą tej wielkości krzywą, jako ostatnią od lewej. Wielkości 15,2 odpowiada wartość $v = 0,9858$.



Rys. 12. Zależność między średnią liczbą osobników na gatunek w próbie i wartością v w rozkładzie logarymicznym (wg WILLIAMSZA 1964). (Opublikowane za zgodą Academic Press, Harcourt Brace Jovanovich Ltd).

Zależność między liczbą osobników w próbie (N), liczbą gatunków (S) i parametrem α podaje następujący nomogram (rys.13). Można z niego odczytać wartości α dla prób zamykających się w przedziałach $10 \leq N \leq 10\,000$ oraz $1 \leq S \leq 335$. Oś pionowa tego nomogramu określa liczby gatunków w próbie (S), oś pozioma liczbę osobników w próbie (N), przy czym wielkości te podane są w skali logarytmicznej dziesiętnej. Odczytanie wartości parametru α odbywa się bezpośrednio z nomogramu. Na przykład dla $N = 1\,000$ i $S = 130$ $\alpha = 40,0$; dla $N = 2\,500$ i $S = 150$ $\alpha = 35,0$. Dla pośrednich wartości N i S wielkość parametru α należy interpolować lub obliczać w oparciu o wzór $\alpha = n_1 v$.

P r z y k ł a d. W Rothamsted Experimental Station przeprowadzono w 1935 r. odłowy motyli nocnych pułapką świetlną. Uzyskana próba zawierała $N = 6\,814$ osobników należących do $S = 197$ gatunków. Średnia liczba osobników na gatunek wyniosła:

$$\frac{N}{S} = \frac{6\,814}{197} = 34,5888.$$

Przed obliczeniem poszczególnych wyrazów szeregu logarytmicznego wyznaczono wartości trzech parametrów tego rozkładu (v , n_1 i α) następująco:

P a r a m e t r v . Z tabeli 10 dla najbliższej liczby (32,38) otrzymujemy $v = 0,9944$. Z nomogramu (rys. 12) odczytujemy wartość $v = 0,9944$ dokładniejszą o jeden znak po przecinku. Przy interpolacji można podwyższyć dokładność określenia do $v = 0,994422$.

P a r a m e t r \hat{n}_1 . Określenie estymowanej liczby gatunków, które w próbie powinny być reprezentowane przez jednego tylko osobnika, przeprowadzamy w oparciu o wzór:

$$\hat{n}_1 = \frac{N}{(1 - v)} = \frac{6\,814}{0,005577} = 38,0017 \approx 38.$$

Wartość ta stanowi zarazem pierwszy, estymowany wyraz szeregu logarytmicznego.

P a r a m e t r α . Odszukujemy jego wartość w nomogramie (rys.13), gdzie dla $N = 6\,814$ i $S = 197$ $\alpha \approx 38$. Dokładniejszą wartość tego parametru obliczamy ze wzoru:

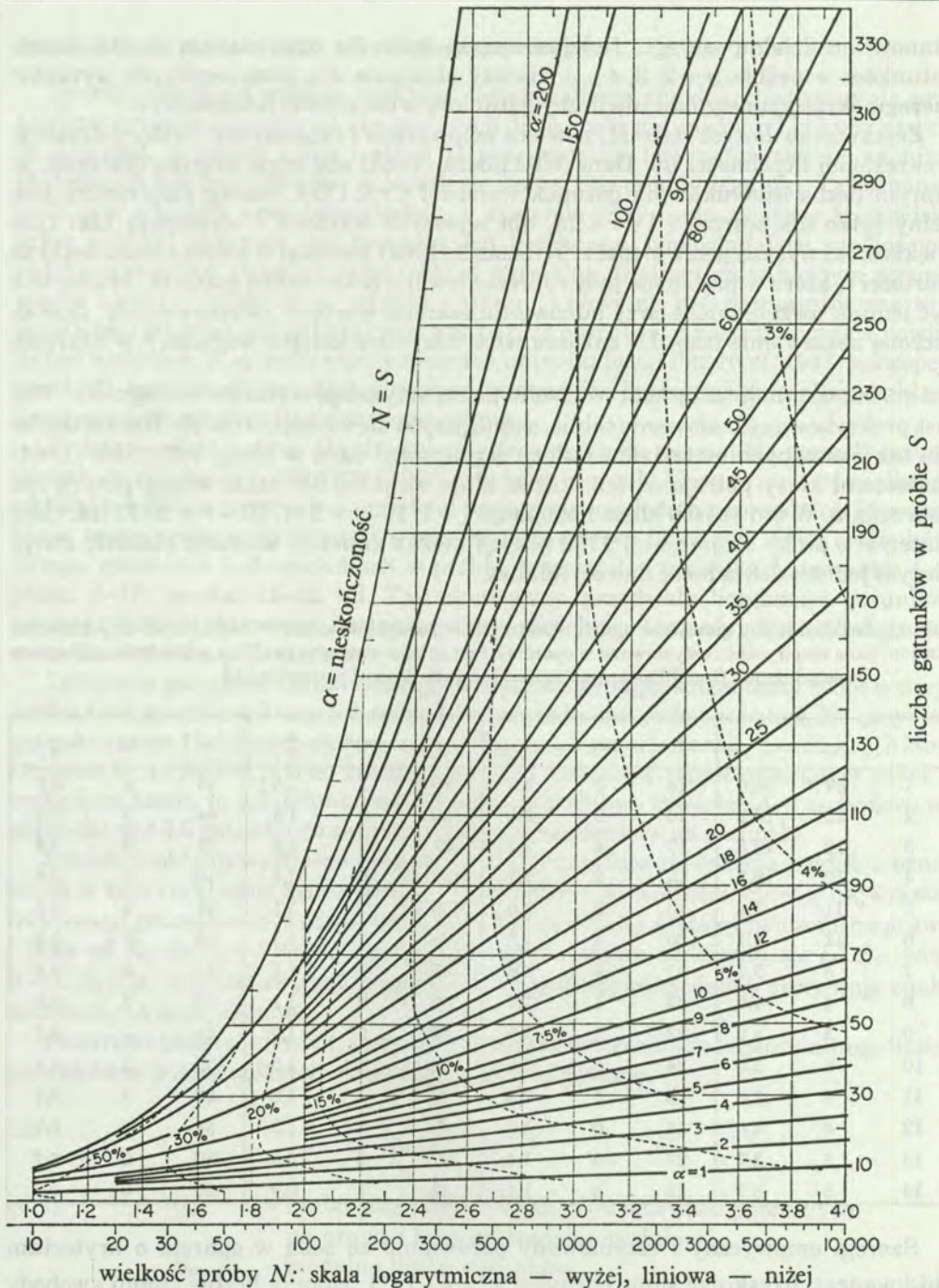
$$\alpha = \frac{n_1}{v} = \frac{38,0017}{0,994422} = 38,2149 \approx 38,2.$$

Dalsze wyliczenie obejmuje już wyrazy szeregu logarytmicznego według wzoru

$$n_1, \frac{n_1 v}{2}, \frac{n_1 v}{3}, \frac{n_1 v}{4}, \dots, \frac{n_1 v}{r}.$$

Iloczyn obu parametrów szeregu $n_1 v$ jest stały i wynosi

$$n_1 v = 38,0017 \times 0,994422 = 37,7897.$$



Rys. 13. Zależność między liczbą gatunków (S) i liczbą osobników w próbie (N) oraz parametrem α w próbach różnej wielkości pobranych ze zbioru uszeregowanego wg rozkładu logarytmicznego (wg WILLIAMS 1964). (Opublikowane za zgodą Academic Press, Harcourt Brace Jovanovich Ltd).

Stanowi on dzielną szeregu. Kolejne wyrazy dzielnika odpowiadają liczebnościom gatunków w próbie ($r = 2, 3, 4, \dots$). Ilorazy obliczone dla poszczególnych wyrazów szeregu określają estymowane liczby gatunków o określonej liczebności r .

Zestawienie danych (tab. 11) zawiera empiryczne i estymowane liczby gatunków o określonej liczebności (r). Dane WILLIAMSA (1964) obejmują szerszy materiał, w którym liczba osobników na gatunek wynosi $1 \leq r \leq 1799$. Szereg empiryczny jest pełny tylko dla wartości $1 \leq r \leq 18$, dla wyższych wartości r występują luki tym większe, im wyższa jest wartość r . WILLIAMS (1964) pominął w swym zestawieniu te wartości r , które w próbie nie były reprezentowane przez żaden gatunek. Muszą one być jednak uwzględnione przy budowaniu szeregu wartości estymowanych. Zamieszczone zestawienie (tab. 11) zawiera więc wszystkie kolejne wartości r w zakresie

$1 \leq r \leq 56$, dla nich też przeprowadzono pełną estymację wyrazów szeregu \hat{n}_r . Nie jest praktykowane budowanie tablic, składających się z tysięcy rubryk. Dla zestawienia tak obszernych materiałów należy pogrupować dane w klasy. WILLIAMS (1964) zastosował klasy potrójne, tzn. każda klasa zawiera 3-krotnie więcej pozycji niż poprzednia. W ten sposób klasa I obejmuje $r = 1$, II – $r = 2-4$, III – $r = 5-13$ itd. Cały materiał z próby obejmującej 1799 pozycji można zmieścić w ośmiu klasach, cierpi na tym jednak dokładność dalszej analizy.

Tab. 11. Rozkład liczby gatunków motyli złowionych w pułapkę świetlną w Rothamsted Experimental Station: dane empiryczne i estymowane w oparciu o szereg logarytmiczny (wg WILLIAMSA 1964, zmienione i uzupełnione). Opublikowane za zgodą Harcourt Brace Jovanovich Ltd.

r	n_r	\hat{n}_r	r	n_r	\hat{n}_r	r	n_r	\hat{n}_r	r	n_r	\hat{n}_r
1	37	38,0	15	2	2,5	29	2	1,3	43	0	0,9
2	22	18,9	16	2	2,4	30	0	1,3	44	0	0,9
3	12	12,5	17	4	2,2	31	0	1,2	45	0	0,8
4	12	9,3	18	2	2,1	32	0	1,2	46	0	0,8
5	11	7,4	19	0	2,0	33	2	1,1	47	0	0,8
6	11	6,1	20	4	1,9	34	2	1,1	48	2	0,8
7	6	5,2	21	4	1,8	35	0	1,1	49	0	0,8
8	4	4,5	22	1	1,7	36	0	1,1	50	0	0,8
9	3	4,0	23	1	1,6	37	0	1,0	51	1	0,7
10	5	3,6	24	0	1,6	38	1	1,0	52	1	0,7
11	2	3,3	25	1	1,5	39	1	1,0	53	1	0,7
12	4	3,0	26	0	1,5	40	3	1,0	54	0	0,7
13	2	2,7	27	0	1,4	41	0	0,9	55	0	0,7
14	3	2,7	28	2	1,4	42	2	0,9	56	0	0,7

Szeregi empiryczny i estymowany porównano ze sobą w oparciu o kryterium chi-kwadrat, uzyskując sumę odchyłeń $\chi^2 = 47,7111$, co przy liczbie stopni swobody $k = 56 - 3 = 53$ daje bardzo wysokie prawdopodobieństwo ($p = 0,73$) zgodności obu szeregów.

Szereg lognormalny

Szereg oparty na modelu rozkładu lognormalnego znajduje zastosowanie przy analizie zgrupowań zwierząt obejmujących duże liczby gatunków, od kilkudziesięciu do kilkuset, a nawet kilku tysięcy. U jego podstaw leży założenie, że na niszę ekologiczną każdego gatunku składają się liczne, różnorodne czynniki. Ta różnorodność nisz znajduje swój odpowiednik w systemie zużywania zasobów środowiska przez gatunki tworzące zgrupowanie. Ich liczebności, odpowiadające wielkościom zużytych zasobów, powinny mieć rozkład normalny. Dlatego też w każdym zgrupowaniu zwierząt bogatym w gatunki najliczniej powinny być reprezentowane te o liczebności średniej, zaś gatunki zarówno bardzo pospolite, jak bardzo rzadkie powinny być nieliczne. W oparciu o takie rozumowanie zbudował PRESTON (1948) koncepcję rozkładu lognormalnego. Zastosował on mianowicie logarytmicznie rosnące klasy liczebności dla analizy frekwencji gatunków.

Podstawowe znaczenie dla zbudowania tego rozkładu ma metoda porządkowania danych empirycznych. PRESTON (1948) przyjął w tym celu klasy o rosnącej wielkości, z których każda następna ma przedział podwojony względem poprzedniej. Pierwsza klasa szeregu obejmuje gatunki reprezentowane przez jeden lub mniej osobników. Druga, gatunki o 1–2 osobnikach w próbie, trzecia: 2–4 osobnikach, czwarta: 4–8, piąta: 8–16, szósta: 16–32 itd. Tak zbudowane przedziały liczebności gatunków nazwał PRESTON oktawami. Zastosowany sposób ich wyróżniania odpowiada logarytmem liczebności o podstawie 2.

Zaliczenie gatunków do określonego przedziału wymaga komentarza tylko w przypadku tych gatunków, których liczebność odpowiada linii podziału oktaw. Na przykład gatunki liczące 4 lub 8 osobników przypisywane są po połowie do obu sąsiadujących klas. Oznacza to, że jeśli w próbie znajduje się np. 7 gatunków reprezentowanych przez 8 osobników każdy, to 3,5 gatunku należy wpisać do oktawy czwartej (4–8 osobników na gatunek), zaś 3,5 gatunku do oktawy piątej (8–16 osobników na gatunek).

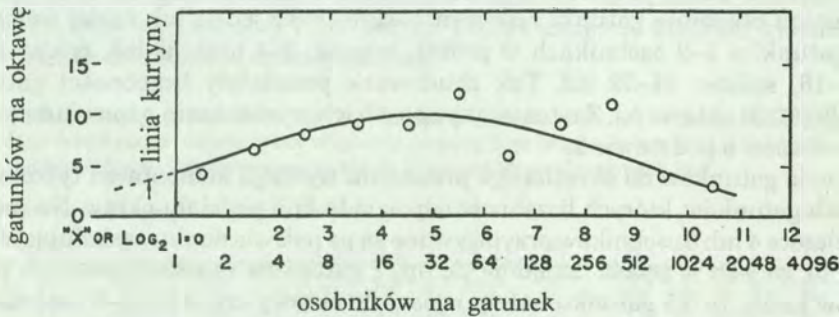
Środek rozkładu wyznacza oktawa, w której znajduje się średnia modalna oznaczona w tym rozkładzie symbolem R_0 . Wyznaczanie jej wartości, bliskiej najwyższej frekwencji gatunków w oktawie, omówione zostanie dalej. Oktawy położone na prawo i lewo od R_0 dostają kolejne numery, rosnące w miarę oddalania się od R_0 , więc $R = 1, 2, 3, 4$ itd. Oktawy położone na prawo od średniej modalnej otrzymują znaki dodatnie, na lewo ujemne.

PRESTON (1948) stwierdził, że zgodnie z równaniem rozkładu lognormalnego liczbę gatunków w poszczególnych oktawach wyznacza funkcja

$$(25) \quad S_R = S_0 e^{-(\varepsilon R)^2},$$

gdzie	S_R	– liczba gatunków w kolejnych oktawach położonych na prawo i lewo od średniej modalnej,
	S_0	– modalna liczba gatunków,
	e	– podstawa logarytmów naturalnych,
	ε	– parametr równania obliczany z rozkładu empirycznego,
	R	– liczba porządkowa klasy liczebności.

Krzywa obrazująca rozkład lognormalny (rys. 14) ma ucięty koniec lewego ramienia. Punkt ucięcia krzywej nazwał PRESTON (1948) linią kurtyny (veil line). Postuluje on przy tym, że gatunki należące do oktawy położonej na lewo od linii kurtyny są tak rzadkie, że badana próba ich nie obejmuje i przez to nie zostaną one wykazane. Występują one jednak w obrębie zgrupowania, z którego próba została pobrana. Tym samym wraz ze wzrostem wielkości próby powinna się ujawniać coraz większa liczba gatunków rzadkich. Podwojenie wielkości próby powoduje bowiem również podwojenie liczebności zawartych w niej gatunków. Tym samym przesuwają się one wszystkie o jedną oktawę w prawo. Dotyczy to również gatunków reprezentowanych poprzednio przez mniej niż jednego osobnika, więc nie stwierdzonych w próbie. Przechodząc do oktawy położonej na prawo, obejmującej 1–2 osobniki, ujawniają się one w tej podwojonej próbie jako najrzadsze. Tym samym linia kurtyny przesuwa się o oktawę w lewo, odsłaniając kolejny odcinek krzywej rozkładu lognormalnego.



Rys. 14. Krzywa rozkładu lognormalnego, jako przybliżenie szeregu obfitości gatunków według liczebności, opracowana na podstawie danych SAUNDERSA (1936) (wg PRESTONA 1948). (Opublikowane za zgodą Ecological Society of America z Ecology, 1948, Vol. 29, No 3, Page 258, Fig. 2).

W oparciu o zasadę symetrii rozkładu normalnego można określić całkowitą liczbę gatunków wchodzących w skład zgrupowania, bez konieczności powiększania wielkości próby. Ta całkowita liczba gatunków (\hat{S}^*) może być estymowana według wzoru:

$$(26) \quad \hat{S}^* = \int_{-\infty}^{+\infty} S_0 dR,$$

lub

$$(27) \quad \hat{S}^* = S_0 \frac{\sqrt{\pi}}{\varepsilon},$$

gdzie S_0 – średnia modalna liczba gatunków,

- π – stała geometryczna ($\pi = 3,1416$, $\sqrt{\pi} = 1,7725$),
 ε – parametr równania szeregu lognormalnego.

Parametr ε rozkładu lognormalnego jest oparty na wariancji (σ^2) tego rozkładu. Wyznacza się go na podstawie następujących wzorów:

$$(28) \quad \varepsilon = \sqrt{\frac{1}{2 \sigma^2}}$$

lub

$$(29) \quad \varepsilon = (2 \sigma^2)^{-0.5},$$

gdzie σ oznacza logarytmiczne odchylenie standardowe rozkładu lognormalnego. Sposób obliczenia tego parametru będzie podany dalej. Wartość parametru ε zmienia się w bardzo wąskich granicach, zaś dopasowanie rozkładu teoretycznego i empirycznego może mieć miejsce, gdy

$$\varepsilon \approx 0,2.$$

Tym samym odchylenie standardowe rozkładu lognormalnego jest bliskie

$$\sigma \approx 3,5.$$

HUTCHINSON (1953) zwrócił uwagę na to, że wielkość $\varepsilon \approx 0,2$ charakteryzuje liczne układy przyrodnicze. Dla materiałów botanicznych potwierdzili tę wielkość WHITHAKER (1972) i COLINVAUX (1973). Dane empiryczne przytaczane przez PRESTON (1962b) wskazują na zmienność wartości tego parametru w niewielkim przedziale $0,227 \geq \varepsilon \geq 0,129$.

Podczas analizy obszernego materiału biologicznego pod kątem jego zgodności z rozkładem lognormalnym PRESTON (1962) zwrócił uwagę na to, że w teorii krzywa gatunków rozciąga się nieskończenie w lewo i w prawo od średniej modalnej. Obszar poniżej tej krzywej lub cała krzywej odpowiada liczbie gatunków, które zawarte są w próbie. Pole to jest na początku lewego ramienia tak małe, że dopiero w punkcie, w którym krzywa zbliża się do dziewiątej oktawy od średniej modalnej powierzchnia objęta lewym ramieniem krzywej osiąga wielkość odpowiadającą jednemu gatunkowi. Punkt ten odpowiada na ogół pierwszemu ujawnionemu gatunkowi i stanowi początek rozkładu empirycznego. Dalej w prawo pole objęte krzywą rośnie szybko aż do średniej modalnej, a wraz z nim ma miejsce znaczny przyrost liczby gatunków. Po przekroczeniu przez krzywą średniej modalnej następuje spadek nowo wykrywanych gatunków, zaś po minięciu przez nią dziewiątej oktawy na prawo od średniej modalnej nie notuje się w praktyce dalszego ujawniania gatunków. Jest to równocześnie koniec rozkładu empirycznego.

O ile liczbowa wartość całki między poszczególnymi granicami może być łatwo określona z tabel, sama całka nie może być prosto przedstawiona w formie analitycznej, dogodnej dla ogólnego rozwiązania badanych problemów. W tym celu należy określić najbardziej prawdopodobne położenie punktu, w którym ramię krzywej

odpowiada połowie liczby gatunków. Uzyskujemy to poprzez ustalenie wartości prawdopodobieństwa takiej sytuacji, w której zmienna losowa o rozkładzie normalnym i o wartości oczekiwanej O oraz wariancji równej 1, nie przekroczy liczby z , czyli wartości dystrybuanty tego rozkładu. Wielkość tego parametru określamy następująco:

$$(30) \quad Q(z) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-x}^{+x} e^{-\frac{t^2}{2}} dt = \frac{1 + \frac{S-1}{S}}{2}$$

Określenie wartości $Q(z)$ pozwala na znalezienie wartości z w tablicach rozkładu normalnego. Znajomość liczby gatunków w próbie oraz z daje podstawy do wyliczenia wszystkich pozostałych parametrów i charakterystyk statystycznych rozkładu lognormalnego.

Między rozkładem logarytmicznym a lognormalnym występuje dość zasadnicza różnica. Jeśli bowiem rozkłady liczby gatunków według ich liczebności są dobrze dopasowane do szeregu logarytmicznego, to po ich nałożeniu na skalę oktaw PRESTONA wartość modalna nie jest usytuowana na prawo od linii kurtyny (PIELOU 1969). Natomiast w tych przypadkach, w których średnia modalna występuje na prawo od linii kurtyny, rozkład lognormalny zwykle dobrze dopasowuje się do danych empirycznych. W próbach homogenicznych, pobranych w jednym miejscu i czasie, linia kurtyny zwykle jest bardzo bliska wartości modalnej.

P r z y k ł a d . SAUNDERS (1936) przeprowadził badania nad liczebnością ptaków gniazdujących w Quaker Run Valley w Stanie Nowy York na obszarze około 7 tysięcy ha. Zarejestrował tam 141 gatunków ptaków, z których 27 pojawiało się tylko jesienią podczas przelotów. Dalszych 13 gatunków gniazdowało poza obszarem badań, lecz w pobliżu, 11 następnych mogło co prawda żyć na badanym obszarze, ich gniazdowanie nie zostało tam jednak nigdy stwierdzone. Ustalona liczba gatunków ptaków gniazdujących wyniosła więc 90, co przy 12-letnim okresie badań można uznać za wartość wiarygodną. Z tych gatunków 79 rozmnaża się co roku, 11 występuje nieregularnie.

Tab. 12. Liczby osobników gatunków ptaków gniazdujących w Quaker Run Valley uporządkowane według malejącej rangi (wg danych SAUNDERSA 1936)

1670	1656	1196	868	723	723	675	506	477
389	367	324	311	310	288	282	280	270
220	188	181	179	161	160	158	152	138
111	109	91	90	88	79	60	57	56
50	46	46	43	43	35	34	33	32
32	30	28	28	26	24	23	22	17
15	14	12	10	10	10	10	10	8
8	7	6	6	5	5	4	4	4
4	3	3	3	3	2	1	1	+
+	+	+	+	+	+	+	+	+

Wyniki tych badań zestawiono w postaci szeregu liczb od największej do najmniejszej (tab. 12). Przedstawiają one stwierdzone liczebności poszczególnych gatunków w próbie, uporządkowane według malejącej rangi. Celem zbadania zgodności rozkładu empirycznego z teoretycznym lognormalnym cały materiał obserwacyjny wpisano w szereg obejmujący 12 oktaw o rosnących logarytmicznie wielkościach. Do oktaw tych wpisano przypadające na nie liczby gatunków (tab. 13). Gatunki o liczbach osobników zgodnych z wielkościami granicznymi oktaw ($r = 1, 2, 4, 8, 16, \dots, 1024$) rozdzielane są równo do obu sąsiadujących oktaw. Stąd w niektórych oktawach znalazły się liczby ułamkowe. Po uporządkowaniu materiału przystąpiono do określania parametrów i charakterystyk statystycznych rozkładu lognormalnego, odpowiadającego liczbie gatunków w badanym zgrupowaniu.

Tab. 13. Estymacja liczby gatunków w różnych klasach liczebności w oparciu o rozkład lognormalny w zgrupowaniu ptaków w dolinie Quaker Run Valley, USA (wg danych SAUNDERSA 1936)

Oktawa	Osobników na gatunek r	Liczba gatunków w oktawie n_r	Oktawy od mody R	$e^{-(0,194R)^2}$	Estymowana liczba gatunków \hat{n}_r	$\frac{(n_r - \hat{n}_r)^2}{\hat{n}_r}$
1	2	3	4	5	6	7
1	< 1	1,0	- 5	0,3803	3,9903	
2	1-2	1,5	- 4	0,5476	5,476	2,8869
3	2-4	6,5	- 3	0,7127	7,127	0,0552
4	4-8	8,0	- 2	0,8602	8,602	0,0421
5	8-16	9,0	- 1	0,9631	9,631	0,0413
6	16-32	9,0	0	1,0000	10,000	0,1000
7	32-64	12,0	+ 1	0,9631	9,631	0,5827
8	64-128	6,0	+ 2	0,8602	8,602	0,7871
9	128-256	9,0	+ 3	0,7127	7,127	0,4922
10	256-512	11,0	+ 4	0,5476	5,476	5,5724
11	512-1024	4,0	+ 5	0,3903	3,903	0,0024
12	1024-2048	3,0	+ 6	0,2580	2,580	0,0684

Charakterystyki statystyczne rozkładu empirycznego (n_r) i lognormalnego (\hat{n}_r):

- 1) parametr ($z = 0,194$),
- 2) odchylenie standardowe ($\sigma = 3,6508$),
- 3) średnia modalna ($S_0 = 9,9518 \approx 10,0$),
- 4) suma chi-kwadrat ($\chi^2 = 10,6308$),
- 5) liczba stopni swobody ($k = 11 - 1 = 10$),
- 6) prawdopodobieństwo zgodności rozkładów teoretycznego i empirycznego ($p = 0,5$),
- 7) estymowana liczba gatunków ($\hat{S}^* = 91,4$).

Tab. 14. Wartość dystrybuanty rozkładu normalnego $Q(z) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-x}^{+x} e^{-\frac{t^2}{2}} dt = \frac{1 + \frac{S-1}{S}}{2}$

z	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0,0	5000	5040	5080	5120	5160	5199	5239	5279	5319	5359
0,1	5398	5438	5478	5517	5557	5596	5636	5675	5714	5753
0,2	5793	5832	5871	5910	5948	5987	6026	6064	6103	6141
0,3	6179	6217	6255	6293	6331	6368	6406	6443	6480	6517
0,4	6554	6591	6628	6664	6700	6736	6772	6808	6844	6879
0,5	6915	6950	6985	7019	7054	7088	7123	7157	7190	7224
0,6	7257	7291	7324	7357	7389	7422	7454	7486	7517	7549
0,7	7580	7611	7642	7673	7704	7734	7764	7794	7823	7852
0,8	7881	7910	7939	7967	7995	8023	8051	8078	8106	8133
0,9	8159	8186	8212	8238	8264	8289	8315	8340	8365	8389
1,0	8413	8438	8461	8485	8508	8531	8554	8577	8599	8621
1,1	8643	8665	8686	8708	8729	8749	8770	8790	8810	8830
1,2	8849	8869	8888	8907	8925	8944	8962	8980	8997	9015
1,3	9032	9049	9066	9082	9099	9115	9131	9147	9162	9177
1,4	9192	9207	9222	9236	9251	9265	9279	9292	9306	9319
1,5	9332	9345	9357	9370	9382	9394	9406	9418	9429	9441
1,6	9452	9463	9474	9484	9495	9505	9515	9525	9535	9545
1,7	9554	9564	9573	9582	9591	9599	9608	9616	9625	9633
1,8	9641	9649	9656	9664	9671	9678	9886	9693	9699	9706
1,9	9713	9719	9726	9732	9738	9744	9750	9756	9761	9767
2,0	9772	9778	9783	9788	9793	9798	9803	9808	9812	9817
2,1	9821	9826	9830	9834	9838	9842	9846	9850	9854	9857
2,2	9861	9864	9868	9871	9874	9878	9881	9884	9887	9890
2,3	9893	9896	9898	9901	9904	9906	9909	9911	9913	9916
2,4	9918	9920	9922	9924	9927	9929	9930	9932	9934	9936
2,5	9938	9940	9941	9943	9945	9946	9948	9949	9951	9952
2,6	9953	9955	9956	9957	9958	9960	9961	9962	9963	9964
2,7	9965	9966	9967	9968	9969	9970	9971	9972	9973	9974
2,8	9974	9975	9976	9977	9977	9978	9979	9979	9980	9981
2,9	9981	9982	9982	9982	9984	9884	9985	9985	9986	9986
3,0	9986	9990	9993	9995	9997	9998	9999	9999	9999	9999

Parametr z wyznacza się następująco. W oparciu o wzór (30) ustala się najpierw wartość $Q_{(z)}$:

$$Q_{(z)} = \frac{1 + \frac{S-1}{S}}{2} = \frac{90 + \frac{90-1}{90}}{2} = \frac{1,9889}{2} = 0,9944,$$

gdzie $S = 90$ określa liczbę gatunków w zgrupowaniu.

Następnie w tablicy rozkładu prawdopodobieństwa zmiennej losowej $Q_{(z)}$ (tab. 14) odszukujemy wartość po przecinku $Q_{(z)}$, tzn. 9944. Najbliższa jej liczba znajduje się w czwartej kolumnie, na pierwszej pozycji szóstego bloku liczb. Odpowiadającą jej wartość z odczytujemy następująco: w lewej brzożnej kolumnie znajdujemy dwie początkowe cyfry (2,5), zaś druga po przecinku znajduje się ponad kolumnami. W badanym przypadku wynosi ona 3, więc

$$z = 2,53,$$

a parametr zostaje określony z dokładnością do dwóch znaków po przecinku. W przypadku wartości $Q_{(z)}$ wypadającej pomiędzy kolumnami, cyfrę przypadającą na drugi znak po przecinku należy interpolować. Tak więc dokładniejsza wartość tego parametru wynosi $z \approx 2,535$. Do dalszych obliczeń użyto jednak wartość 2,53.

Logarytmiczne odchylenie standardowe σ rozkładu lognormalnego określamy następująco:

$$(31) \quad \sigma = 1,443 z,$$

tak więc wartość odchylenia standardowego rozkładu

$$\sigma = 1,443 \times 2,53 = 3,6508.$$

Znajomość odchylenia standardowego daje podstawę do obliczenia następnego parametru.

Parametr ε można określić dla rozkładu lognormalnego w oparciu o uproszczony poniższy wzór:

$$(32) \quad \varepsilon = \frac{0,707}{\sigma},$$

stąd

$$\varepsilon = \frac{0,707}{3,6508} = 0,1937 \approx 0,194.$$

Średnia modalna (S_0) niezbędna dla dopasowania rozkładów dla szeregu teoretycznego określona jest równaniem

$$(33) \quad S_0 = 0,3989 \frac{S}{\sigma},$$

gdzie S – empirycznie stwierdzona liczba gatunków.

A zatem

$$S_0 = 0,3989 \frac{90}{3,6075} = 9,9518 \approx 10,0.$$

W oparciu o tak wyznaczone parametry można przystąpić do wyznaczania teoretycznego rozkładu lognormalnego, odpowiadającego badanej próbie zgrupowania ptaków w Quaker Run Valley (tab. 13). W czwartej kolumnie wpisujemy najpierw wartości średniej modalnej. Z wyrównania średnią ruchomą wynika, że wartość modalna rozkładu przypada na oktawę szóstą, która uzyskuje teraz liczbę porządkową zero, zaś oktawy położone powyżej niej kolejne liczby całkowite ujemne, a położone poniżej – dodatnie. Te liczby określające odległość danej oktawy od zawierającej średnią modalną wchodzi następnie w skład wyrazu wykładnika potęgowego, określającego teoretyczną frekwencję gatunków w danej oktawie. Tak więc kolumna piąta zawiera obliczone wartości mnożnika dla mediany zgodnie ze wzorem (25). Kolumna szósta to iloczyn wyrazu z kolumny piątej i średniej modalnej. Są to liczby gatunków przypadających na daną oktawę zgodnie z rozkładem lognormalnym. Zgodnie z zasadą symetrii rozkładu normalnego liczby określające frekwencję gatunków w oktawach jednakowo oddalonych od średniej modalnej mają tę samą wartość. Obydwa

szeregi: empiryczny (n_r) znajdujący się w kolumnie trzeciej oraz teoretyczny \hat{n}_r , w kolumnie szóstej należy następnie ze sobą porównać. Stosujemy w tym celu kryterium chi-kwadrat. Odrzucamy z porównania wartości oktawy o liczbie osobników przypadającej na gatunek mniejszej od jedności (oktawa -5), ponieważ dane empiryczne są w niej z założenia zaniżone. Przy 11 oktawach oraz jednym parametrze empirycznym (liczbie gatunków) użytym dla zbudowania rozkładu daje to liczbę stopni swobody $k = 11 - 1 = 10$ oraz prawdopodobieństwo zgodności rozkładów równe $p = 0,5$, nie dające podstaw ani do przyjęcia ani do odrzucenia zgodności rozkładów. Zwraca uwagę, że połowa wartości sumy chi-kwadrat pochodzi z przypadkowego odchylenia liczby gatunków w jednej tylko oktawie (+4), w której zamiast oczekiwanych 5–6 gatunków znalazło się ich 11. W przypadku prób o znacznie większej liczbie gatunków zgodność szeregów empirycznego i teoretycznego bywa zwykle znacznie większa.

Rozkład lognormalny daje ponadto możliwość określenia w oparciu o wzory (26, 27)

estymowanej liczby gatunków (\hat{S}^*), jaka powinna występować w badanym zgrupowaniu. Przy zastosowaniu wzoru (27) ocenę tę przeprowadzamy następująco:

$$\hat{S}^* = S_0 \frac{\sqrt{\pi}}{\varepsilon} = 10,0 \frac{1,7725}{0,194} = 91,366.$$

Liczba ta niewiele przewyższa ustaloną przez SAUNDERSA (1936) liczbę gatunków ($S = 90$) i wchodzi w zakres gatunków, których obecność na badanym obszarze została ujawniona, jednak bez potwierdzenia gniazdowania.

Rozkład dwumianowy ujemny

W badaniach nad strukturą zgrupowań zwierząt wyłów zupełny nie bywa stosowany. Zwykle metoda ta nie jest możliwa do zastosowania. W wyniku tego liczebność próby jest z reguły wielokrotnie niższa niż badanego zgrupowania żyjącego w przyrodzie. Przy tym prawdopodobieństwo złowienia określonej liczby osobników należących do konkretnego gatunku jest bardzo niskie. Do opisu podobnych sytuacji znajduje zwykle zastosowanie rozkład Poissona z parametrem λ . Według niego prawdopodobieństwo złowienia dokładnie r osobników jakiegoś gatunku przy ustalonej wartości λ wynosi:

$$(34) \quad P(X=r(\lambda)) = \frac{\lambda^r e^{-\lambda}}{r!} \quad \text{dla } r = 0, 1, 2, \dots$$

Nie można jednak przyjąć, że parametr λ ma jednakową wartość dla wszystkich rozkładów spełniających wymienione wyżej warunki. Przyjmuje się, że wielkość parametru λ może zmieniać się od zera do nieskończoności zgodnie z równaniem:

$$(35) \quad f(\lambda) = \frac{a^{-v} \lambda^{-v-1} \exp(-\lambda \setminus a)}{\Gamma(v)}, \quad 0 < \lambda < \infty,$$

gdzie a i v to parametry rozkładu gęstości parametru λ , zaś $\Gamma(v)$ to funkcja

$$(36) \quad \Gamma(k) = \int_0^{\infty} x^{k-1} e^{-x} dx.$$

Ma ona między innymi następujące cechy:

$$(37) \quad \Gamma(k) = (k-1)! \quad \text{dla } k \text{ będących liczbami naturalnymi}$$

oraz

$$(38) \quad \Gamma(k+1) = k \times \Gamma(k) \quad \text{dla wszystkich } k.$$

Dlatego też w rzeczywistości prawdopodobieństwo $P(X=r)$ schwytania r osobników wynosi:

$$(39) \quad P(X=r) = \int_0^{\infty} \frac{\lambda^r e^{-\lambda}}{r!} f(\lambda) d\lambda = \frac{\Gamma(v+r)}{r! \Gamma(v)} \left[\frac{a}{1+a} \right]^r \left[\frac{a}{1+a} \right]^v \quad \text{dla } r = 0, 1, 2, \dots$$

Jeśli przyjąć notację, że:

$$(40) \quad p = \frac{a}{1+a}$$

oraz

$$q = \frac{1}{1+a}$$

stąd

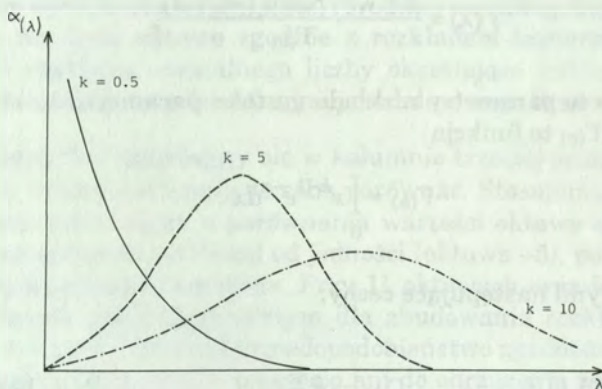
$$(p+q=1).$$

Umożliwia to uproszczenie wzoru (39) do postaci

$$(41) \quad P_{(X=r)} = \frac{\Gamma(v+r)}{r! \Gamma(v)} p^r q^v \quad \text{dla } r = 0, 1, 2, \dots,$$

która wskazuje na to, że rozkład ten ma charakter dwumianowy ujemny.

Graficzny obraz postulowanego wyżej zróżnicowania obfitości zagęszczeń został przedstawiony dla wybranych wartości parametru v . Wpływają one na przesunięcie w lewo lub w prawo średniej modalnej oraz na kształt rozkładu (rys.15).



Rys. 15. Rozkłady teoretyczne obfitości gatunków w zgrupowaniu przy różnych wartościach parametru k , stanowiącego wskaźnik kształtu rozkładu.

Przed podjęciem przybliżenia przedstawionego rozkładu (41) do danych empirycznych konieczne jest rozwiązanie dylematu gatunków nie ujawnionych w próbie. Podczas każdego odłowu zwierząt ze zgrupowania ujawnia się zawsze pewna liczba S gatunków. Z punktu widzenia statystyki zabieg taki odpowiada wielokrotnemu losowaniu osobników do każdego z S ujawnionych gatunków. Takie rozpatrywanie sprawy pozwala na przybliżanie danych empirycznych przez rozkład $P(X=r)$. Na przeszkodzie stoi jednak istotny mankament materiału, mianowicie nie ujawnia on nigdy gatunków, z których nie wylosowano ani jednego osobnika. Stąd liczba gatunków S^* wchodzących w skład szeregu dwumianowego ujemnego jest z założenia zaniżona. Znamy tylko empirycznie ujawnione gatunki S oraz ich liczebność n_r ,

odpowiadającą r osobnikom, przy czym $r = 1, 2, 3, \dots$. Jeśli przez u_r oznaczymy udział gatunków o określonej liczebności:

$$u_r = \frac{n_r}{S}$$

to prawdopodobieństwo występowania gatunków o określonej liczbie osobników nie może być określone w oparciu o wzór $P(X=r)$, ponieważ nie jest ono teoretycznym rozkładem u_r . Aby otrzymać poszukiwany rozkład u_r należy uciąć z tego rozkładu gatunki o wartości zerowej:

$$(42) \quad P(X=r/r > 0) = \frac{P(X=r)}{1 - P(X=0)} \quad \text{dla } r = 1, 2, 3 \dots$$

Ponieważ $P(X=0) = (1+a)^{-v} = q^v$ otrzymujemy po podstawieniu

$$(43) \quad P(X=r/r > 0) = \frac{\Gamma(v+r)}{r! \Gamma(v)} \left(\frac{a}{1+a} \right)^r \frac{1}{(1+a)^v - 1} \quad \text{dla } r = 1, 2, 3 \dots,$$

co po zastosowaniu oznaczeń z wzoru (40) na p i q daje zgodnie z rozkładem dwumianowym uciętym:

$$(44) \quad P(X=r/r > 0) = \frac{\Gamma(v+r)}{r! \Gamma(v)} p^r \frac{q^v}{1-q^v} \quad \text{dla } r = 1, 2, 3 \dots$$

Po tym ustaleniu należy jeszcze określić wartość oczekiwaną $E(X)$ oraz odchylenie standardowe $D^2(X)$ dla $P(X=r/r > 0)$ według wzoru:

$$(45) \quad E(X) = \frac{v \times a}{1 - (1+a)^{-v}} = \frac{v \times p}{q \times (1-q^v)}$$

oraz

$$(46) \quad \begin{aligned} D^2(X) &= (1+a(1+v)) \times E(X) - [E(X)]^2 = \\ &= [(q+p+p^v/q) \times E(X) - [E(X)]^2] = \\ &= E(X) \times (1+p^v/q) - [E(X)]^2 \end{aligned}$$

Wartość oczekiwana X odpowiada w tym rozkładzie średniej liczebności gatunków w próbie (\bar{r}), zaś wariancja stanowi miarę rozrzutu tych liczebności. Odrzucenie zdarzenia $X=0$, pozwala w sposób bezpośredni interpretować teoretyczny rozkład X oraz porównywać go z empirycznym rozkładem liczebności gatunków. Próba empiryczna nie daje bowiem bezpośrednich podstaw do oceny liczebności tych gatunków, których w niej nie wykryto. Zatem rozkład X może być traktowany jako aproksymacja próbki. Powinien on również spełniać sensowne zależności modelowe.

Można łatwo wykazać, że zarówno wartość oczekiwana X jak i wariancja rosną wraz ze wzrostem wartości parametrów v i p . Ich interpretacja jest następująca. Parametr v symbolizuje gęstość osobników rozłożoną na wszystkie gatunki występu-

jące na badanym obszarze. Zaś parametr p przedstawia okres obserwacji tego obszaru. Jest zatem naturalne, że wartość oczekiwana X rośnie wraz ze wzrostem v i p . Większe zagęszczenie osobników na badanym obszarze i powiększenie czasu obserwacji (wielkości próby) znajduje swe odbicie w większych liczebnościach osobników wchodzących w skład próby i poszczególnych gatunków. Podobna zależność dla wariancji wskazuje na racjonalność tego modelu analizy struktury. Zwiększenie zarówno gęstości osobników, jak czasu obserwacji (wielkości próby) daje wzrost prawdopodobieństwa zarejestrowania przede wszystkim gatunków bardzo licznych, a więc silnie odbiegających od wartości średniej.

Nieznana liczba gatunków (S^*), jeśli przyjąć prawdziwość modelu, jest funkcją parametrów rozkładu zmiennej X oraz liczby gatunków (S), które zostały stwierdzone w próbie o wielkości N . Można ją określić w oparciu o formułę

$$(47) \quad S^* = \frac{S}{1 - \hat{q}^v}$$

Wzór ten wymaga dwóch komentarzy. Pierwszy z nich dotyczy parametrów, drugi zaś jego postaci. Przedstawione wyżej prawdopodobieństwa stanowią konsekwencję postulowanego rozkładu $f(\lambda)$. Zawiera on dwa parametry reprezentujące warunki prowadzonych prac badawczych na określonym obszarze. Parametry te (v i a) muszą być więc oszacowane na podstawie danych empirycznych.

Aby przybliżyć rozkład $P(X=r, r > 0)$ do wartości empirycznych można wybrać jedną z trzech metod.

1. Metoda momentów jest drogą iteracyjną. Wiadomo, że przybliżeniem z próby wartości $E(X)$ jest średnia liczba osobników gatunku \bar{r} , przy czym:

$$\bar{r} = \frac{N}{S}$$

gdzie: N – oznacza liczbę osobników w próbie,
 S – liczbę gatunków w próbie.

Natomiast przybliżeniem wielkości $D^2(X) + [E(X)]^2$ jest średnia suma kwadratów liczby osobników gatunku \bar{SS}_r , odpowiadająca drugiemu momentowi rozkładu:

$$(48) \quad \bar{SS}_r = \frac{\sum_{r=1}^{r_{\max}} n_r r^2}{S}$$

W oparciu o ten wzór można zbudować układ równań z dwiema niewiadomymi v, a :

$$(49) \quad \bar{r} = \frac{v \times a}{1 - (1+a)^{-v}}$$

oraz

$$(50) \quad \bar{SS}_r = [1+a(1+v)] \times \bar{r}$$

Powyższy układ równań może być zamieniony na układ z niewiadomymi v, p :

$$(51) \quad \bar{r} = \frac{v \times p}{(1-p) [1-(1-p)^v]}$$

i

$$(52) \quad \bar{SS}_r = \frac{\bar{r} \times (1+pv)}{(1-p)}$$

Każdy z powyższych układów równań trzeba rozwiązywać iteracyjnie. Przyjmijmy, że

$$v_{\min} = \Phi$$

$$v_{\max} = \text{bardzo duże}$$

$$v = \frac{v_{\min} + v_{\max}}{2}$$

$$a = \frac{\frac{SS_r}{r} - 1}{1 + v}$$

$$W = av - \bar{r} \left(1 - \frac{1}{(1+a)^v} \right)$$

$$\begin{cases} W + ? \longrightarrow & v_{\max} = v \\ W - ? \longrightarrow & v_{\min} = v \end{cases}$$

$$W \Phi \longrightarrow \text{OK.}$$

W praktyce iterację przerywa się w momencie, gdy v zostanie obliczone z wystarczającą dokładnością.

Liczbę gatunków nie zaobserwowanych w próbie można oszacować, obliczając wartość oczekiwaną różnicy $S^* - S$. Ponieważ $E(S^* - S) = S^* (1+a)^{-v} = S q^v$, stąd można wyznaczyć całkowitą liczbę gatunków w rozkładzie.

$$S^* = \frac{S}{1 - (1+a)^{-v}} = \frac{S}{1 - q^v}, \quad \text{jak we wzorze (47).}$$

2. Metoda wyznaczania poprzez udział gatunków reprezentowanych w próbie przez jednego osobnika (u_1). Wzór (43) po podstawieniu do niego wartości $r = 1$ przedstawia się następująco:

$$\begin{aligned}
 (53) \quad P(X=1/r > 0) &= \frac{\Gamma(v+1)}{\Gamma(v)} \left(\frac{a}{1+a} \right) \frac{1}{(1+a)^v - 1} = \\
 &= v \left(\frac{a}{1+a} \right) \frac{1}{(1+a)^v - 1} = \\
 &= vp \frac{q^v}{1 - q^v}.
 \end{aligned}$$

Ponieważ wielkość $P(X=1/r > 0)$ jest szacowana poprzez udział gatunków reprezentowanych w próbie przez jednego osobnika

$$\hat{u}_1 = \frac{n_1}{S},$$

więc podstawiając to do wzoru (53) otrzymujemy:

$$(54) \quad u_1 = vp \frac{q^v}{1 - q^v},$$

stąd też

$$u_1 - u_1 q^v = vp q^v$$

$$u_1 = (u_1 + vp) q^v$$

a

$$(55) \quad q^v = \frac{u_1}{u_1 + vp}.$$

Po podstawieniu tej wielkości do wzorów dla obliczeń $E(X)$ (45) oraz $D^2(X)$ (46) otrzymujemy je w postaci:

$$(56) \quad \bar{r} = \frac{vp}{q(1-u_1)/(u_1+vp)}$$

oraz

$$\bar{SS}_r = \frac{\bar{r}(1+pv)}{1-p}$$

stąd

$$(57) \quad \bar{r} = \frac{vp(u_1+vp)}{q(u_1+vp-u_1)}$$

$$\bar{\bar{SS}}_r = \frac{\bar{r}(1+pv)}{1-p}$$

i po kolejnych uproszczeniach przybiorą postać

$$vp = \bar{r}q - u_1$$

$$(58) \quad \bar{\bar{SS}}_r = \frac{\bar{r}(1+pv)}{q}$$

Podstawiając do wzoru na sumę odchyłeń kwadratowych nowe oznaczenie dla vp otrzymujemy po kolei:

$$\bar{\bar{SS}}_r = \frac{\bar{r}(1 + \bar{r}q - u_1)}{q}$$

$$q \bar{\bar{SS}}_r = \bar{r} + \bar{r}^2 q - \bar{r} u_1$$

$$q(\bar{\bar{SS}}_r - \bar{r}^2) = \bar{r}(1 - u_1).$$

Powyższe rozwinięcia dają możliwość sformułowania wzoru, pozwalającego na określenie pierwszego z parametrów równania

$$(59) \quad \hat{q} = \frac{\bar{r}(1 - u_1)}{(SS_r - \bar{r}^2)},$$

gdzie r – średnia liczba osobników na gatunek w próbie,
 $1-u_1$ – udział gatunków reprezentowanych przez jednego osobnika względem całkowitej liczby w próbie,

$\bar{\bar{SS}}_r - \bar{r}^2$ – oszacowane odchylenie standardowe.

Natomiast drugi parametr równania wyprowadzamy w oparciu o wzór (58) następująco:

$$(60) \quad v = \frac{(\bar{r}q - u_1)}{1 - q}$$

oznaczenia jak wyżej.

3. Metoda wyznaczania poprzez średnią liczbę osobników na gatunek i jej wariancję. Wzór na prawdopodobieństwo zdarzenia, którym jest wystąpienie w próbie gatunku o określonej liczbie osobników [$P(X=r)$] (43) przyjmuje postać:

$$(61) \quad P(X=r) = \frac{v(v+1)\dots(v+r-1)}{r!(1-\hat{q}^{\hat{v}})} p^r \hat{q}^{\hat{v}}, \quad r=1, 2, 3, \dots,$$

gdzie $0 < p < 1, \quad q = 1 - p \quad r! = 1, 2, 3 \dots r.$

W równaniu tym q oraz v są nieznanne. Oceniamy je metodą największej wiarygodności. Oznaczmy oceny tych parametrów odpowiednio symbolami \hat{q} oraz \hat{v} (daszek nad symbolem oznaczać będzie dalej estymator wielkości określonej tym symbolem). Do estymacji liczby gatunków S^* niezbędne jest określenie w oparciu o próbę dwóch wielkości. Pierwszą z nich stanowi średnia liczba osobników na gatunek przypadająca w badanej próbie \bar{r} . Można ją określić dwojako:

$$(62) \quad \bar{r} = \frac{\sum_{i=1}^N X_i}{S}$$

lub

$$(63) \quad \bar{r} = \frac{\sum_{r=1}^{\infty} r n_r}{S},$$

gdzie:

- i – liczebność gatunków występujących w próbie,
- N – całkowita wielkość próby,
- X_i – liczba osobników w próbie należących do gatunku i ,
- r – liczebności gatunków występujących w próbie,
- n_r – liczba gatunków o liczebności r .

Dla ocenionej w jeden z powyższych sposobów średniej liczby osobników przypadającej na gatunek określamy następnie wariancję

$$(64) \quad \sigma^2 = \frac{\sum_{i=1}^N (r - \bar{r})^2}{S},$$

oznaczenia jak wyżej.

Poszukiwaną liczbę gatunków (S^*) estymujemy w oparciu o wzór

$$(65) \quad S^* = \frac{S}{1 - \hat{q}^{\hat{v}}} \quad \text{patrz (47).}$$

Zawiera on obok znanej już wielkości empirycznej S , oznaczającej liczbę gatunków stwierdzonych w próbie, dwa parametry równania, \hat{q} i \hat{v} , które należy następnie wyznaczyć w oparciu o poniższe wzory:

$$(66) \quad \hat{q} = \frac{\bar{r}(S - n_1)}{S \sigma^2},$$

gdzie n_1 – liczba gatunków w próbie reprezentowanych przez jednego osobnika.

Pozostałe oznaczenia jak wyżej.

$$(67) \quad \hat{v} = \frac{\hat{q} \bar{r}(S - n_1)}{S(1 - \hat{q})},$$

oznaczenia jak wyżej.

Wartości parametrów \hat{q} , \hat{v} po ich wprowadzeniu do wzoru (47) pozwalają na proste obliczenie nieznannej wielkości S^* , zaś zastosowane do wzoru (61) pozwalają na wyliczenie wszystkich wyrazów rozkładu dwumianowego, ujemnego, uciętego.

Przy dopasowywaniu danych empirycznych do rozkładu najwięcej trudności sprawia określenie parametrów równania \hat{q} i \hat{v} na drodze estymacji z materiałów empirycznych. Tu omówiono trzy metody określania wartości tych parametrów. POOLE (1974) referuje dalsze trzy metody ich oceny (parametr v oznaczony jest tam symbolem k za FISHEREM). Przedstawione tam metody stosowane przy ocenie liczebności złóż jajowych nie sprawdziły się w przypadku liczby osobników w gatunku. Dla uwiarygodnienia trzech przedstawionych tu metod ukazano ich analizę porównawczą (tab. 15), opartą na danych pochodzących ze zgrupowania ślepaków w Puszczy Kampinoskiej. Tabela ta wskazuje zarówno na podobieństwa i różnice między wartościami poszczególnych wyrazów wzorów, jak i parametrów. O ile dane wyjściowe ustalone empirycznie w oparciu o próbę (N , S , n_1) są identyczne, w dalszych wyliczeniach obserwuje się rozbieżności. Te różnice znajdują dalej swoje odbicie w oszacowaniu wartości parametrów q i v . Odpowiednio zmieniają się też wartości wyrazów zbudowanych z zastosowaniem tych parametrów. Zwraca przy tym uwagę, że metoda iteracyjna, opisana jako pierwsza, daje bardzo podobne rezultaty do wyznaczonych poprzez średnią liczbę osobników oraz wariancję (metoda opisana jako trzecia). Te dwie metody mogą być zastosowane jako równorzędne przy badaniu zgodności empirycznych rozkładów liczebności gatunków z rozkładem dwumianowym ujemnym uciętym, przyjętym jako rozkład teoretyczny.

Tab. 15. Dane empiryczne, parametry rozkładu i estymacja liczby gatunków ślepeków w oparciu o rozkład dwumianowy ujemny dla zgrupowania z Kampinoskiego Parku Narodowego

Treść	Wzór symbol	Metoda iteracyjna	Metoda bezpośrednia z zastosowaniem	
			średniej sumy kwadratów	wariancji
Liczba osobników w próbie	N	1947	1947	1947
Liczba gatunków w próbie	S	24	24	24
Liczba gatunków reprezentowanych przez jednego osobnika	n_1	1	1	1
Średnia liczba osobników na gatunek	$\bar{r} = \frac{N}{S}$	81,0	81,0	81,125
Udział gatunków reprezentowanych przez jednego osobnika	$u_1 = \frac{n_1}{S}$	0,0417	0,0417	0,0417
Udział pozostałych gatunków	$1-u_1 = \frac{S-n_1}{S}$	0,9583	0,9583	0,9583
Wariancja średniej	$\sigma_r^2 = \frac{\sum_{r=1}^{r_{\max}} (\bar{r}-r)^2 n_r}{S}$	-	-	8850,5189
Średnia suma kwadratów liczby osobników w gatunku, oszacowanie	$\overline{SS}_r - \bar{r}^2$	15582,7917	15582,7917	-
Parametr \hat{q}	$\frac{\bar{r}(1-u_1)}{\overline{SS}_r - \bar{r}^2}$	0,008732	-	-
	" "	-	0,005	-
	$\frac{\bar{r}(S-n_1)}{S \times \sigma_r^2}$	-	-	0,0088
Parametr \hat{v}	$\frac{\bar{r}_q - u_1}{1-q}$	0,685946	-	-
	" "	-	0,3651	-
	$\frac{\hat{q} \bar{r} (S-n_1)}{S(1-q)}$	-	-	0,6902
Wyrazy	$\hat{q} \hat{v}$	0,0387	0,1445	0,0381
	$1 - \hat{q} \hat{v}$	0,9613	0,8555	0,9619
Estymowana liczba gatunków	$S^* = \frac{S}{1 - \hat{q} \hat{v}}$	24,9662	28,0538	24,9506

Przykład. W trakcie badań nad zgrupowaniem ślepeków w Puszczy Kampinoskiej zebrano w latach 1954-1955 próbę ilościową zawierającą 24 gatunki i 1947 osobników. Przeprowadzono próbę dopasowania rozkładu gatunków do rozkładu dwumianowego ujemnego uciętego. W tym celu skonstruowano dwie tabele pomocnicze. Pierwsza z nich (tab. 15) zawiera dane o próbie, parametry i podstawowe oceny

próby. Druga (tab. 16) zawiera szczegółowe dane o rozkładzie empirycznym, estymowanym oraz ich porównanie. Badanie próby przeprowadzono następująco (tab. 15).

Tab. 16. Empiryczny i estymowany z rozkładu dwumianowego ujemnego udział gatunków w zgrupowaniu ślepeków (*Diptera, Tabanidae*) Puszczy Kampinoskiej

r	n_r	udziały gatunków		$\frac{(u_r - \hat{u}_r)^2}{\hat{u}_r}$
		empiryczny u_r	estymowany \hat{u}_r	
1	2	3	4	5
1	1	0,041667	0,027375	0,0075
2	2	0,083333	0,022875	0,0160
3	3	0,125000	0,020301	0,5400
5	1	0,041667	0,035772	0,0010
8	1	0,041667	0,046098	0,0004
15	1	0,041667	0,087797	0,0242
21	2	0,083333	0,061971	0,0074
23	1	0,041667	0,018735	0,0281
38	1	0,041667	0,118827	0,0501
49	1	0,041667	0,069423	0,0111
74	1	0,041667	0,121679	0,0526
117	1	0,041667	0,136393	0,0658
121	1	0,041667	0,009509	0,1088
125	1	0,041667	0,009087	0,1168
134	1	0,041667	0,019012	0,0270
161	1	0,041667	0,046933	0,0006
188	1	0,041667	0,035130	0,0012
220	1	0,041667	0,030647	0,0040
265	1	0,041667	0,029249	0,0053
348	1	0,041667	0,029158	0,0054
				$\chi^2 = 1,0733$

Zapisano najpierw dane ustalone podczas empirycznego opracowania próby obejmujące liczbę osobników w próbce (N), liczbę stwierdzonych w niej gatunków (S) oraz liczbę gatunków reprezentowanych przez jednego osobnika. Następnie oceniono udział gatunków z jednym osobnikiem (u_1) oraz pozostałych ($1 - u_1$) następująco:

$$u_1 = \frac{1}{24} = 0,0417.$$

$$1 - u_1 = 1 - 0,417 = 0,9583.$$

Średnia liczba osobników na gatunek \bar{r} wynosi:

$$\bar{r} = \frac{N}{S} = \frac{1947}{24} = 81,125 \approx 81.$$

Do obliczenia wariancji średniej średniej (σ_r^2) posłużono się danymi z następnego zestawienia (tab. 16). Dla obu przyjętych metod (pierwszej i trzeciej) wynosi ona:

$$\bar{\bar{SS}}_r = \frac{\sum_{r=1}^{r_{\max}} n_r r^2}{S} = 15582,7917 \quad \text{dla pierwszej}$$

oraz

$$\sigma_r^2 = \frac{\sum_{r=1}^{r_{\max}} (\bar{r} - r)^2 n_r}{S} = 8850,5189 \quad \text{dla trzeciej}$$

Podstawienie obliczonych wartości do wzorów (59) i (66) pozwala następnie na obliczenie wartości parametru \hat{q} .

$$\hat{q} = \frac{r(1 - u_1)}{SS_r - r^2} = \frac{81(0,958333)}{9021,791667} = 0,008732 \quad \text{(według 59)}$$

oraz

$$\hat{q} = \frac{\bar{r}(S - u_1)}{S \sigma_r^2} = \frac{81,125(0,9583)}{24 \times 8850,5189} = 0,0088 \quad \text{(według 66)}$$

Wynika to stąd, że oszacowanie wariancji w oparciu o wzór (59) $\bar{\bar{SS}}_r - r^2$ daje zbliżony wynik jak ocena wariancji (σ_r^2) według wzoru (66), zaś

$$(1 - u_1) = \left(1 - \frac{n_1}{S}\right) = \frac{S - n_1}{S}$$

Parametr \hat{v} obliczamy następnie również dla metody bezpośredniej z zastosowaniem średniej sumy kwadratów

$$\hat{v} = \frac{\bar{r} \hat{q} - u_1}{1 - \hat{q}} = \frac{81 \times 0,008732 - 0,041667}{1 - 0,008732} = \frac{0,6656}{0,991268} = 0,6715$$

według wzoru (60),

zaś metodą iteracyjną wyliczono $\hat{v} = 0,685946$.

Przy zastosowaniu zwykłego wzoru na ocenę wariancji (67) parametr \hat{v} obliczamy następująco:

$$\hat{v} = \frac{\hat{q} \bar{r} (S - n_1)}{1 - q} = \frac{0,0088 \times 81,125 (24 - 1)}{24 (0,9912)} = 0,6902.$$

Wzór ten będzie dawał wyniki zbliżone do metody iteracyjnej pod warunkiem, że $\hat{q} \hat{v} \longrightarrow 0$, tzn. liczba gatunków nie ujawnionych stanowi niski procent stwierdzonej empirycznie, ponieważ:

$$\sigma^2 = \bar{r} (1 + pv) / q - \bar{r}^2 / q^2 \quad (\text{patrz wzór 46})$$

$$\sigma^2 q^2 = \bar{r} q (1 + pv) - \bar{r}^2 q^2$$

$$\bar{r} q = \frac{vp}{1 - q^v},$$

zaś

$$\sigma^2 q^2 = \frac{vp}{1 - q^v} (1 + vp) - \frac{(vp)^2}{(1 - q^v)^2} =$$

$$= vp \left(\frac{1 + vp}{1 - q^v} - \frac{vp}{(1 - q^v)} \right) =$$

$$= vp \left(\frac{1 - q^v + vp - vp q^v - vp}{(1 - q^v)^2} \right) =$$

$$= vp \left(\frac{1 - q^v (1 + vp)}{(1 - q^v)^2} \right)$$

i jeśli $q^v \longrightarrow 0$

$$\sigma^2 q^2 = vp,$$

wobec tego

$$v = \frac{\sigma^2 q^2}{p} = \frac{\sigma^2 q}{p} \times \frac{\bar{r} (1 - u_1)}{\sigma^2} =$$

$$= \frac{q \bar{r} (1 - u_1)}{1 - q} =$$

$$= q \bar{r} \frac{S - n_1}{S (1 - q)}.$$

Po obliczeniu wartości parametrów i wyrazów rozkładu dwumianowego ujemnego uciętego (tab. 15) można przystąpić do obliczania wartości udziału (u_r) poszczególnych wyrazów rozkładu. Punktem wyjścia do tych wyliczeń jest wzór określający udział w próbie gatunków reprezentowanych przez konkretne liczby osobników $P(X=r)$ według wzoru (61).

$$P(X=r) = \frac{v(v+1)(v+2)\dots(v+r-1)}{r!(1-\hat{q})^{\hat{v}}} p^r \hat{q}^{\hat{v}-r}$$

Poszczególne wyrazy rozkładu obliczamy następująco.

Udział gatunków reprezentowanych przez jednego osobnika $P(X=r=1)$, dane z tabeli 15.

$$P(r=1) = \frac{\hat{v}}{r!(1-\hat{q})^{\hat{v}}} p^r \hat{q}^{\hat{v}-r} = \frac{0,685946 \times 0,991268^1 \times 0,0387}{1 \times 0,9613} = 0,0274.$$

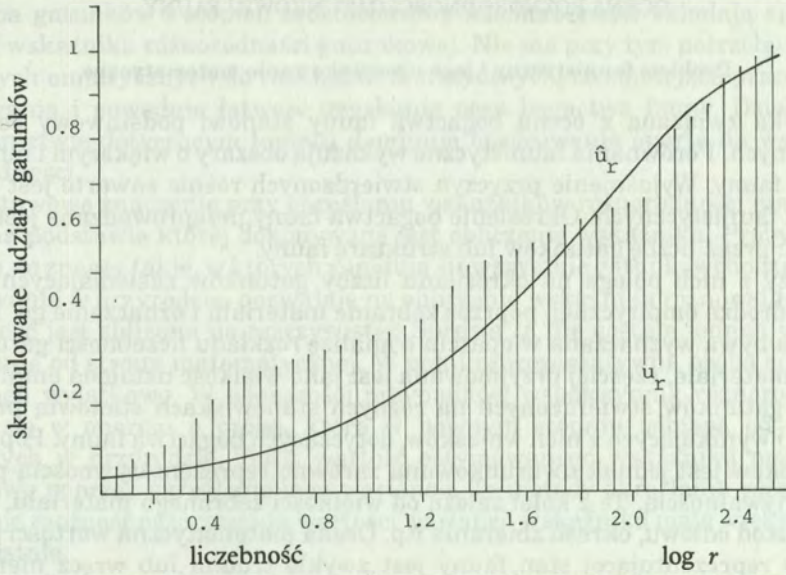
Udział gatunków reprezentowanych przez dwa osobniki wynosi

$$P(r=2) = \frac{\hat{v}(\hat{v}+1)}{r!(1-\hat{q})^{\hat{v}}} p^r \hat{q}^{\hat{v}-r} = \frac{0,685946 \times 1,685946 \times 0,991268^2 \times 0,0387}{2!(0,9613)} = 0,0229.$$

Udział gatunków reprezentowanych przez trzy osobniki można określić, rozwijając wzór do postaci:

$$\begin{aligned} P(r=3) &= \frac{\hat{v}(\hat{v}+1)(\hat{v}+2)}{r!(1-\hat{q})^{\hat{v}}} p^r \hat{q}^{\hat{v}-r} = \\ &= \frac{0,685946 \times 1,685946 \times 2,685946 \times 0,991268^3 \times 0,0387}{6 \times 0,9613} \end{aligned}$$

Podobnie wyznaczamy udziały gatunków o wyższych liczebnościach. W wyniku otrzymujemy szereg liczb (tab. 16) reprezentujących estymowany udział gatunków o określonej liczebności (\hat{u}_r). Porównanie ze sobą szeregu udziałów empirycznego i teoretycznego w oparciu o kryterium chi-kwadrat daje zbieżność obu rozkładów. Przy $k=20-2=18$ stopni swobody prawdopodobieństwo zgodności wynosi $p > 0,99$, co stanowi wynik zadowalający, zaś zgodność obu rozkładów można uznać za udowodnioną. Obraz ich zbieżności (rys. 16) ilustruje rozkład wartości skumulowanych, w którym krzywa dąży do wartości od r_1 do $r_{\max} = 1$.



Rys. 16. Przebieg krzywej kumulacyjnej udziałów gatunków ślepeków w zgrupowaniu z Puszczy Kampi-
noskiej; udziały u_r – zaobserwowane, \hat{u}_r – estymowane z rozkładu dwumianowego ujemnego.

OCENA RÓŻNORODNOŚCI GATUNKOWEJ FAUNY

Problem faunistyczny i jego uwarunkowanie matematyczne

Tematyka związana z oceną bogactwa fauny stanowi podstawowy cel badań faunistycznych. Porównania faunistyczne wykazują obszary o większym i mniejszym bogactwie fauny. Wyjaśnienie przyczyn stwierdzonych różnic zawarte jest w interpretacjach faunistycznych. Określenie bogactwa fauny przeprowadzane jest dwoma sposobami: przez liczbę gatunków lub strukturę fauny.

Pierwszy z nich polega na określeniu liczby gatunków zasiedlających badany obszar na drodze empirycznej, poprzez zebranie materiału i oznaczenie go. Rzadziej wielkość ta bywa wyznaczana w oparciu o analizę rozkładu liczebności gatunków w badanym materiale, częściej przyjmowana jest jako wielkość ustalona empirycznie.

Liczby gatunków stwierdzonych na różnych stanowiskach stanowią przedmiot porównań i wynikających z nich wniosków, dotyczących bogactwa fauny. Poprawność tych wniosków jest jednak uwarunkowana zarówno reprezentatywnością prób, jak ich porównywalnością. Te z kolei zależą od wielkości zebranego materiału, zastosowanych metod odłowu, okresu zbierania itp. Ocena matematyczna wartości pojedynczej liczby reprezentującej stan fauny jest zwykle trudna lub wręcz niemożliwa. Powoduje to niepewność wniosków faunistycznych opartych na danych empirycznych, bez przeprowadzenia analizy statystycznej. Drugi sposób oceny bogactwa fauny polega na zastosowaniu do analizy prób wskaźników matematycznych, których wartości liczbowe określają różnorodność zgrupowań fauny jako:

- minimalną (np. równą zeru), jeśli każdy osobnik w zbadanej próbie należy do tego samego gatunku;
- maksymalną (np. równą 1,0 lub 100), jeśli każdy osobnik w zbadanej próbie należy do innego gatunku lub każdy gatunek reprezentowany jest przez tę samą liczbę osobników.

Pomiędzy tymi wielkościami skrajnymi mieści się cała gama pośrednich wartości bogactwa fauny, które przy przy precyzyjnym ich określeniu powinny dawać dobrą podstawę dla analiz porównawczych. Ta druga droga poszukiwania ocen bogactwa fauny stanowiła punkt wyjścia dla opracowania całej grupy miar. Jej celem było znalezienie uniwersalnego wskaźnika różnorodności, prostego w obliczeniu i interpretacji, a zarazem dającego obraz wewnętrznego bogactwa zgrupowania zwierząt.

Stosowanie miar różnorodności jest uzasadnione szczególnie wtedy, kiedy charakterystyki rozkładu liczebności gatunków zgrupowania nie są znane. Jeśli natomiast empiryczny rozkład liczebności gatunków daje się dopasować do któregoś z rozkładów teoretycznych, wówczas określone parametry rozkładu stanowią wielkości charakteryzujące strukturę zgrupowania i niekiedy również jego bogactwo gatunkowe. Jak to wykazano w rozdziale „Analiza statystyczna ..” dla rozkładów lognormalnego, dwumianowego ujemnego i postępu geometrycznego parametrami tymi są estymowana liczba gatunków i wariancja. Z rozkładem logarytmicznym natomiast związany jest parametr $\alpha = n_1$, określający liczbę gatunków w zgrupowaniu, reprezentowanych przez jednego osobnika. Wielkość ta została zastosowana do oceny różnorodności zgrupowania.

Liczba gatunków i stopień zróżnicowania ich liczebności składają się na jedną wartość wskaźnika różnorodności gatunkowej. Nie ma przy tym potrzeby dopasowania danych empirycznych do rozkładów teoretycznych, co zmniejsza pracochłonność opracowania i powoduje łatwość uzyskania ocen bogactwa fauny. Dzięki temu w piśmiennictwie dotyczącym tematu dominują opracowania oparte na wskaźnikach różnorodności.

Podstawowe znaczenie przy określaniu wskaźników różnorodności ma charakter próby, na podstawie której dokonywane jest obliczenie wskaźnika. Próby reprezentatywne, to znaczy takie, w których znajdują się wszystkie gatunki wchodzące w skład zgrupowania w przyrodzie, pozwalają na obliczenie wskaźnika różnorodności, którego wartość jest zbliżona do rzeczywistej. Sprawa ta nie została jednak wyjaśniona ostatecznie od strony matematycznej. W pełni reprezentatywna próba zdarza się w badaniach wyjątkowo. W większości przypadków współczynnik różnorodności wyznacza się w oparciu o próbę, która w pewnym stopniu odbiega od stosunków panujących w przyrodzie. Toteż wartość estymowanego wskaźnika można ocenić dodatkowo poprzez określenie jego wariancji. Te metody określania różnorodności, które dają możliwość oszacowania wartości wariancji wskaźnika mają większą wartość niż pozostałe.

Matematycznym właściwościom miar różnorodności gatunkowej oraz ich odpowiednikom próbkowym poświęcono wiele miejsca w piśmiennictwie biometrycznym i ekologicznym: HOLGATE (1969), RAO (1971), PIELOU (1969, 1974, 1976), WHITTAKER (1972), KEMPTON (1976), MAY (1975), TAYLOR (1978), KEMPTON, WEDDERBURN (1978), CHRISTINE, GILL, JOENES (1979), ENGEN (1979). Nadal trwają dyskusje i poszukiwania miar i ich estymatorów, które byłyby odporne na założenia modelowe, dotyczące struktury obfitości gatunków analizowanego zgrupowania organizmów. W polskim piśmiennictwie ekologicznym wskaźniki różnorodności wykorzystuje się często do badań nad stopniem zanieczyszczenia środowiska lub oceny stopnia degradacji zgrupowań. Przeglądu i oceny metod analizy różnorodności zgrupowań dokonali WITKOWSKI (1970, 1978), CIEŚLAK (1980), ŁUCZAK, WIERZBOWSKA (1981).

Pierwszy okres badań nad oceną różnorodności w zgrupowaniach zwierząt podsumował EBERHARDT (1969). Zwraca on uwagę na powiązania między rozkładami liczebności gatunków a ocenami różnorodności zgrupowań. Podstawowym kierunkiem badań na przyszłość powinno być jego zdaniem badanie względnych liczebności gatunków, przy czym modele matematyczne służące do opisu rozkładu liczebności zaproponowane w piśmiennictwie są najlepszą pomocą w opisie danych empirycznych.

Do badania różnorodności gatunkowej można podejść z trzech punktów wyjściowych:

1. Używając statystyki opisowej, np. wariancji, która operuje dobrze zbadanymi miarami dla określania takich zjawisk, jak charakter rozkładu, jego równomierność, skośność i spłaszczenie;

2. Poszukując znanych rozkładów statystycznych, które można najlepiej dopasować do danych empirycznych;

3. Budując, w oparciu o założenia przyjęte a priori, modele strukturalne procesów, pozwalające na programowanie i testowanie danych empirycznych.

Do analizy wskaźników różnorodności zastosowano oznaczenia podobne jak przy badaniu rozkładów. Tak więc estymowaną liczbę gatunków w zgrupowania określono symbolem S^* , zaś obfitości gatunków w zgrupowaniu λ oznaczono wzorem

$$(68) \quad \lambda = (\lambda_1, \lambda_2 \dots \lambda_{S^*}),$$

gdzie λ_i obfitość i -tego gatunku w zgrupowaniu,
przy czym $i = 1, 2, 3 \dots S^*$.

Dane dotyczące obfitości gatunków podaje się często w postaci zbioru liczb względnych (p) tworzących szereg:

$$(69) \quad p = (p_1, p_2 \dots p_{S^*}),$$

w którym wartość poszczególnych wyrazów określających względną obfitość gatunków w zgrupowaniu (p_i) zawarta jest we wzorze

$$(70) \quad p_i = \frac{\lambda_i}{S^* \sum_{j=1} \lambda_j}.$$

Liczba osobników w próbie (N) określa równocześnie wielkość próby, zaś symbol S oznacza liczbę gatunków określoną empirycznie podczas oznaczania okazów. Zastosowanie dwóch symboli dla oznaczenia liczby gatunków oznacza odmienny charakter wartości empirycznych i estymowanych.

Najpełniejszy przegląd problematyki dotyczącej miar różnorodności gatunkowej zgrupowań zwierząt od strony matematycznej daje praca PIELOU (1976). Autorka ta wskazuje, że na wartość poszczególnych metod wyliczania wskaźników wpływają dwa czynniki: 1) założenia matematyczne przyjęte przy formułowaniu wzorów, 2) charakter samej próby, w oparciu o którą prowadzone są wyliczenia. Obydwa czynniki wywierają również wpływ na wartości liczbowe ocen różnorodności. Cytowana praca wraz z uzupełnieniami innych autorów stanowi podstawę dla przedstawienia miar różnorodności najlepiej ugruntowanych od strony matematycznej i dających możliwość prostej interpretacji faunistycznej.

Wskaźnik różnorodności gatunkowej Shannona i Weavera

Najczęściej stosowaną w opracowaniach ekologicznych miarą różnorodności gatunkowej jest miara zaczerpnięta z teorii informacji przez SHANNONA i WEAVERA (1949).

$$(71) \quad H' = - \sum_{i=1}^{S^*} p_i \log p_i.$$

Podstawa logarytmu występującego w powyższym wzorze jest dowolna. Do obliczeń stosuje się niekiedy logarytmy o podstawie 10, ale najczęściej o podstawie e .

Wzór ten w istocie określa stopień naszej niewiedzy (niepewności), do jakiego gatunku należy organizm wybrany przez nas losowo ze zgrupowania S^* gatunków o względnych obfitościach określonych przez rozkład p . H' przyjmuje największą wartość równą $\log S^*$ wówczas, gdy względne obfitości gatunków są jednakowe. Zdarzenie takie ma miejsce, gdy $p_1 = p_2 = \dots = p_{S^*} = 1/S^*$, a więc w tej sytuacji, gdy podczas przypadkowego losowania osobników z próby mamy największą niepewność, do jakiego gatunku trafi wybrany osobnik. W sytuacji takiej występuje jednocześnie największa złożoność rozkładu. H' przyjmuje wartość najmniejszą wówczas, gdy rozkład obfitości jest najbardziej skośny. Gdy natomiast w zespole jest tylko jeden gatunek, wówczas $H' = 0$, a więc przy losowaniu mamy pewność, że zawsze trafimy na ten sam gatunek. Tak więc im bardziej skośny jest rozkład obfitości gatunków zespołu, tym mniejsza jest wartość H' , a większa pewność, do jakiego gatunku należy wybrany osobnik. Przy jednakowym udziale obfitości, a więc przy skośności zerowej, mamy największą niepewność odnośnie gatunku wybranego osobnika. Tak więc dla ustalonego S^* , H' przyjmuje wartości przedziału

$$0 \leq H' \leq \log S^*$$

Wskaźnik Shannona i Weavera posiada szczególną właściwość, której nie ma żadna inna miara różnorodności. Pozwala on oceniać różnorodność zespołu, którego organizmy sklasyfikowane są „podwójnie”, tzn. podlegają podwójnej klasyfikacji (wg gatunku i rodzaju), lub gdy przy klasyfikacji pojedynczej (tylko wg gatunku) bada się różnorodność w niejednorodnym środowisku (np. różne warstwy gleby, różne uprawy itd.). Zagadnienie to omawia PIELOU (1976) oraz ROUTLEDGE (1984).

Największy wpływ na wartość wskaźnika Shannona i Weavera mają gatunki pospolite, o dużych zagęszczeniach, dominujące w strukturze zgrupowania. Zmiany w liczebności tej grupy zwierząt odbijają się wyraźnie na wartości wskaźnika. Najliczniejsza zwykle grupa gatunków rzadkich, o niewielkiej liczebności ma mały wpływ na wartość H' . Prawidłowość ta jeszcze silniej zaznacza się w przypadku miary różnorodności Simpsona. Rozważania na ten temat znajdzie czytelnik w pracy KEMPTONA i WEDDERBURNA (1978).

Ocena próbkowa wskaźnika \hat{H} , gdy liczba gatunków S^* w zgrupowaniu jest znana. Parametr p_i występujący we wzorze (69) ocenia się wtedy metodą największej wiarygodności. Oznaczmy tę ocenę symbolem \hat{p}_i . Tak więc estymator wskaźnika H' przyjmuje postać

$$(72) \quad \hat{H} = - \sum_{x=1}^{\infty} \frac{x_i}{N} \log \frac{x_i}{N},$$

gdzie x – liczebność i -tego gatunku
 N – liczba osobników w badanej próbie przy przyjęciu
wartości estymowanej dla liczby gatunków $S = S^*$.

Wzór ten określa wyznaczaną różnorodność zgrupowania jako sumę iloczynów udziału wszystkich gatunków, od reprezentowanych przez jednego tylko osobnika ($x = 1$) do najliczniejszego, i logarytmów tych udziałów.

Wartość oczekiwana H' i jego wariancja, zgodnie ze wzorami podanymi przez POOLE (1974) oraz PIELOU (1976), wynoszą odpowiednio

$$(73) \quad E(\hat{H}) = - \sum_i p_i \log p_i - \frac{s-1}{2N} + \frac{1 - \sum p_i^{-1}}{12N^2} + \frac{\sum p_i^{-1} - p_i^{-2}}{12N^3},$$

$$(74) \quad \sigma_{\hat{H}}^2 = 1/N \left[\sum_i p_i \log^2 p_i - H^2 \right] + 0(1/N^2).$$

Ocena próbkowa tej wariancji zgodnie z przyjętymi oznaczeniami, przyjmuje postać:

$$(75) \quad \sigma_{\hat{H}}^2 = 1/N \left\{ \sum_{r=1}^{\infty} \left[\frac{r}{N} \log^2 e \left(\frac{r}{N} \right) \right] n_r - \hat{H}^2 \right\} + 0 \left(\frac{1}{N^2} \right),$$

przy czym $0(1/N^2)$ jest rzędu mniejszego niż $1/N^2$.

Ocena próbkowa wskaźnika \hat{H} , gdy liczba gatunków S^* w zgrupowaniu nie jest znana. Przyjęcie estymatora $p_i = r_i/N$ przy ocenie wskaźnika \hat{H} daje znaczne zaniżenie „rzeczywistej” wartości miary Shannona i Weavera. Dla parametru p_i zaproponowano więc, następujący estymator

$$(76) \quad \hat{p}_i = \frac{X_i + k}{N + k_s} \quad k = 0,5; 1,0,$$

którego właściwości zostały zbadane. W konsekwencji, estymator wskaźnika Shannona i Weavera i ocena jego wariancji, zgodnie z oznaczeniami wprowadzonymi w niniejszym opracowaniu, wynoszą odpowiednio:

$$(77) \quad \hat{H}_k = - \sum_{r=1}^{\infty} \left[\left(\frac{r+k}{N+k_s} \right) \log e \left(\frac{r+k}{N+k_s} \right) \right] n_r,$$

$$(78) \quad \sigma_{\hat{H}_k}^2 = 1/N \left\{ \sum \left[\left(\frac{r+k}{N_r+1+k_s} \right) \log^2 e \left(\frac{r+k}{N+k_s} \right) \right] n_r - \hat{H}^2 \right\} + 0 \left(\frac{1}{N^2} \right),$$

LLOYD i inni (1968) badając możliwości praktycznego obliczania wskaźnika różnorodności, stwierdzają, że zarówno ocena jego wartości rzeczywistej \hat{H} jak estymowanej z próby może okazać się równie trudna lub równie łatwa. Jeśli przyjąć bowiem, że wartości p_i wyznacza się jako

$$p_i = \frac{n_i}{N},$$

można zastosować wzór na obliczenie wskaźnika Shannona i Weavera (H') bezpośrednio w kategoriach obserwowanych (n_i) po następującym przekształceniu

$$(79) \quad H' = - \sum p_i \log p_i \frac{c}{N} \{ N \log N - \sum n_i \log n_i \},$$

PIELOU (1974) zwraca uwagę na to, że wzór Shannona i Weavera nie jest właściwy dla oceny zbiorów skończonych, jakimi są próby faunistyczne, zawierające określoną liczbę gatunków. Formuła ta została bowiem zbudowana dla analizy zbiorów nieskończonych, takich np. jak zawartość języka, w którym mieści się nieskończona ilość treści.

Dla zbiorów skończonych, stanowiących całość samą w sobie, a taki charakter mają zgrupowania fauny, bardziej stosowny jest wzór zaproponowany przez BRILLOUINA (1962), znany pod symbolem \hat{H} . Przy zastosowaniu tych samych oznaczeń, co w poprzednich wzorach wskaźnik Brillouina ma następującą postać:

$$(80) \quad \hat{H} = \frac{c}{N} \log \left(\frac{N!}{n_1! n_2! \dots n_S!} \right) = \frac{c}{N} \{ \log N! - \sum \log n_i! \}.$$

W równaniach tych występuje symbol c , który stanowi przelicznik podstawy logarytmów z 10 na każdą dowolną podstawę. Wartości c są więc stałe i przy przeliczeniu z logarytmów dziesiętnych na:

naturalne, przy podstawie e , $c = 2.302585$,

dziesiętne $c = 1.0$,

przy podstawie 2 $c = 3.321928$.

Pozostałe oznaczenia jak w poprzednich wzorach.

LLOYD i inni (1968) opracowali tabele dla funkcji $n_i \log n_i$ oraz $\log n_i!$ dla zakresu liczebności gatunku w próbie od $n_i = 1$ do $n_i = 1050$. Pozwala to na szybkie obliczanie wskaźnika różnorodności gatunkowej (tab. 17).

Jeśli $\log n_i!$ ma być określony dla liczb większych niż zawiera je tabela 17, można zastosować do wyliczeń przybliżenie Stirlinga

$$\log n_i! \approx (n_i + 0.5) \log n_i - An + B,$$

Tab. 17. Wartość wyrazów wzorów dla obliczeń wskaźnika różnorodności gatunkowej i jego wariancji. Logarytmy mają podstawę 10 (wg Lloyd'a i innych 1968). Opublikowane za zgodą American Midland Naturalist).

n_i	$\log n_i !$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$	n_i	$\log n_i !$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$
1	,0000	,0000	,0000	50	64,4831	84,9485	144,3250
2	,3010	,6021	,1812	51	66,1906	87,0861	148,7056
3	,7782	1,4314	,6829	52	67,9066	89,2322	153,1227
4	1,3802	2,4082	1,4499	53	69,6309	91,3866	157,5757
5	2,0792	3,4949	2,4428	54	71,3633	93,5493	162,0642
6	2,8573	4,6689	3,6331	55	73,1037	95,7199	166,5874
7	3,7024	5,9157	4,9993	56	74,8519	97,8985	171,1450
8	4,6055	7,2247	6,5246	57	76,6077	100,0849	175,7365
9	5,5598	8,5882	8,1952	58	78,3712	102,2788	180,3613
10	6,5598	10,0000	10,0000	59	80,1420	104,4803	185,0191
11	7,6012	11,4553	11,9295	60	81,9202	108,6891	189,7093
12	8,6803	12,9502	13,9756	61	83,7055	108,9051	194,4316
13	9,7943	14,4813	16,1313	62	85,4979	111,1283	199,1854
14	10,9404	16,0458	18,3905	63	87,2972	113,3585	203,9705
15	12,1165	17,6414	20,7479	64	89,1034	115,5955	208,7863
16	13,3206	19,2659	23,1985	65	90,9163	117,8394	213,6326
17	14,5511	20,9176	25,7381	66	92,7359	120,0899	218,5088
18	15,8063	22,5949	28,3628	67	94,5619	122,3470	223,4148
19	17,0851	24,2963	31,0690	68	96,3945	124,6108	228,3500
20	18,3861	26,0206	33,8536	69	98,2333	126,8806	233,3143
21	19,7083	27,7666	36,7135	70	100,0784	129,1569	238,3071
22	21,0508	29,5333	39,6462	71	101,9297	131,4393	243,3282
23	22,4125	31,3197	42,6490	72	103,7870	133,7279	248,3772
24	23,7927	33,1251	45,7196	73	105,6503	136,0226	253,4540
25	25,1906	34,9485	48,8559	74	107,5196	138,3231	258,5580
26	26,6056	36,7893	52,0559	75	109,3946	140,6296	263,6891
27	28,0370	38,6468	55,3177	76	111,2754	142,9418	268,8469
28	29,4841	40,5204	58,6395	77	113,1619	145,2598	274,0312
29	30,9465	42,4095	62,0196	78	115,0540	147,5834	279,2417
30	32,4237	44,3136	65,4566	79	116,9516	149,9125	284,4781
31	33,9150	46,2322	68,9490	80	118,8547	152,2472	289,7401
32	35,4202	48,1648	72,4952	81	120,7632	154,5873	295,0275
33	36,9387	50,1110	76,0942	82	122,6770	156,9327	300,3400
34	38,4702	52,0703	79,7445	83	124,5961	159,2835	305,6774
35	40,0142	54,0424	83,4451	84	126,5204	161,6395	311,0395
36	41,5705	56,0269	87,1948	85	128,4498	164,0006	316,4259
37	43,1387	58,0235	90,9925	86	130,3843	166,3669	321,8364
38	44,7185	60,0318	94,8372	87	132,3238	168,7382	327,2709
39	46,3096	62,0515	98,7280	88	134,2683	171,1145	332,7291
40	47,9116	64,0824	102,6638	89	136,2177	173,4957	338,2108
41	49,5244	66,1241	106,6439	90	138,1719	175,8818	343,7157
42	51,1477	68,1765	110,6674	91	140,1310	178,2728	349,2437
43	52,7811	70,2391	114,7334	92	142,0948	180,6685	354,7946
44	54,4246	72,3119	118,8412	93	144,0632	183,0689	360,3680
45	56,0778	74,3946	122,9900	94	146,0364	185,4740	365,9640
46	57,7406	76,4869	127,1791	95	148,0141	187,8837	371,5821
47	59,4127	78,5886	131,4078	96	149,9964	190,2980	377,2223
48	61,0939	80,6996	135,6755	97	151,9831	192,7169	382,8844
49	62,7841	82,8196	139,9814	98	153,9744	195,1402	388,5682

n_i	$\log n_i !$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$	n_i	$\log n_i !$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$
99	155,9700	197,5679	394,2734	152	267,1177	331,6402	723,5871
100	157,9700	200,0000	400,0000	153	269,3024	334,2578	730,2501
101	159,9743	202,4365	405,7477	154	271,4899	336,8782	736,9280
102	161,9829	204,8772	411,5164	155	273,6803	339,5014	743,6207
103	163,9958	207,3222	417,3059	156	275,8734	342,1274	750,3281
104	166,0128	209,7715	423,1160	157	278,0693	344,7562	757,0501
105	168,0340	212,2249	428,9466	158	280,2679	347,3878	763,7867
106	170,0593	214,6824	434,7976	159	282,4693	350,0221	770,5377
107	172,0887	217,1441	440,6686	160	284,6735	352,6592	777,3032
108	174,1221	219,6098	446,5597	161	286,8803	355,2990	784,0830
109	176,1595	222,0795	452,4706	162	289,0898	357,9414	790,8770
110	178,2009	224,5532	458,4013	163	291,3020	360,5866	797,6852
111	180,2462	227,0309	464,3514	164	293,5168	363,2344	804,5075
112	182,2955	229,5124	470,3210	165	295,7343	365,8849	811,3498
113	184,3485	231,9979	476,3098	166	297,9544	368,5379	818,1941
114	186,4054	234,4872	482,3178	167	300,1771	371,1936	825,0582
115	188,4661	236,9803	488,3447	168	302,4024	373,8520	831,9362
116	190,5306	239,4771	494,3905	169	304,6303	376,5129	838,8280
117	192,5988	241,9777	500,4550	170	306,8608	379,1763	845,7334
118	194,6707	244,4821	506,5380	171	309,4938	381,8423	852,6524
119	196,7462	246,9901	512,6395	172	311,3293	384,5109	859,5850
120	198,8254	249,5017	518,7594	173	313,5674	387,1820	866,5311
121	200,9082	252,0170	524,8974	174	315,8079	389,8556	873,4906
122	202,9945	254,5359	531,0535	175	318,0509	392,5317	880,4634
123	205,0844	257,0583	537,2275	176	320,2965	395,2102	887,4496
124	207,1779	259,5843	543,4194	177	322,5444	397,8913	894,4489
125	209,2748	262,1138	549,6290	178	324,7948	400,5748	901,4615
126	211,3751	264,6467	555,8561	179	327,0477	403,2607	908,4871
127	213,4790	267,1831	562,1007	180	329,3030	405,9491	915,5257
128	215,5862	269,7229	568,3627	181	331,5606	408,6398	922,5774
129	217,6967	272,2661	574,6420	182	333,8207	411,3330	929,6419
130	219,8107	274,8126	580,9383	183	336,0832	414,0285	936,7193
131	221,9280	277,3625	587,2517	184	338,3480	416,7265	943,8096
132	224,0485	279,9158	593,5821	185	340,6152	419,4268	950,9125
133	226,1724	282,4723	599,9292	186	342,8847	422,1294	958,0282
134	228,2995	285,0320	606,2930	187	345,1565	424,8344	965,1564
135	230,4298	287,5951	612,6735	188	347,4307	427,5417	972,2973
136	232,5634	290,1613	619,0704	189	349,7071	430,2513	979,4506
137	234,7001	292,7307	625,4837	190	351,9859	432,9632	986,6164
138	236,8400	295,3033	631,9134	191	354,2669	435,6774	993,7946
139	238,9830	297,8791	638,3592	192	356,5502	438,3938	1000,9852
140	241,1291	300,4579	644,8212	193	358,8358	441,1126	1008,1880
141	243,2783	303,0399	651,2991	194	361,1236	443,8335	1015,4031
142	245,4306	305,6249	657,7930	195	363,4136	446,5567	1022,6304
143	247,5860	308,2131	664,3027	196	365,7059	449,2822	1029,8698
144	249,7443	310,8042	670,8281	197	368,0003	452,0098	1037,1213
145	251,9057	313,3984	677,3692	198	370,2970	454,7397	1044,3849
146	254,0700	315,9955	683,9258	199	372,5959	457,4718	1051,6604
147	256,2374	318,5956	690,4979	200	374,8969	460,2060	1058,9478
148	258,4076	321,1987	697,0853	201	377,2001	462,9424	1066,2471
149	260,5808	323,8048	703,6880	202	379,5054	465,6810	1073,5583
150	262,7569	326,4137	710,3060	203	381,8129	468,4217	1080,8812
151	264,9359	329,0255	716,9390	204	384,1226	471,1641	1088,2159

n_i	$\log n_i!$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$	n_i	$\log n_i!$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$
205	386,4343	473,9095	1095,5622	258	511,7549	622,1979	1500,5047
206	388,7482	476,6566	1102,9202	259	514,1682	625,0446	1508,4201
207	391,0642	479,4059	1110,2897	260	516,5832	627,8931	1516,8450
208	393,3822	482,1572	1117,6709	261	518,9999	630,7432	1524,2795
209	395,7024	484,9106	1125,0635	262	521,4182	633,5949	1532,2234
210	398,0246	487,6661	1132,4675	263	523,8381	636,4484	1540,1769
211	400,3489	490,4236	1139,8829	264	526,2597	639,3034	1548,1397
212	402,6752	493,1832	1147,3098	265	528,6830	642,1602	1556,1119
213	405,0036	495,9449	1154,7479	266	531,1078	645,0185	1564,0936
214	407,3340	498,7085	1162,1973	267	533,5344	647,8785	1572,0845
215	409,6664	501,4743	1169,6579	268	535,9625	650,7401	1580,0847
216	412,0009	504,2420	1177,1296	269	538,3922	653,6094	1588,0943
217	414,3373	507,0118	1184,6126	270	540,8236	656,4682	1596,1190
218	416,6758	509,7835	1192,1066	271	543,2566	659,3347	1604,1410
219	419,0162	512,5573	1199,6116	272	545,6912	662,2027	1612,1782
220	421,3587	515,3330	1207,1277	273	548,1273	665,0724	1620,2245
221	423,7031	518,1107	1214,6547	274	550,5651	667,9437	1628,2800
222	426,0494	520,8904	1222,1926	275	553,0044	670,8165	1636,3446
223	428,3977	523,6720	1229,7415	276	555,4453	673,6909	1644,4182
224	430,7480	526,4556	1237,3011	277	557,8878	676,5669	1652,5009
225	433,1002	529,2411	1244,8716	278	560,3318	679,4445	1660,5927
226	435,4543	532,0285	1252,4528	279	562,7774	682,3236	1668,6934
227	437,8103	534,8179	1260,0447	280	565,2246	685,2042	1676,8031
228	440,1682	537,6091	1267,6473	281	567,6733	688,0865	1684,9217
229	442,5281	540,4023	1275,2606	282	570,1295	690,9702	1693,0492
230	444,8898	543,1974	1282,8844	283	572,5753	693,8556	1701,1856
231	447,2534	545,9944	1290,5188	284	575,0287	696,7424	1709,3309
232	449,6189	548,7932	1298,1637	285	577,4835	699,6308	1717,4850
233	451,9862	551,5939	1305,8192	286	579,9399	702,5207	1725,6479
234	454,3555	554,3965	1313,4850	287	582,3977	705,4121	1733,8196
235	456,7265	557,2009	1321,1613	288	584,8571	708,3050	1742,0001
236	459,0994	560,0072	1328,8479	289	587,3180	711,1995	1750,1893
237	461,4742	562,8154	1336,5448	290	589,7804	714,0954	1758,3871
238	463,8508	565,6253	1344,2521	291	592,2443	716,9929	1766,5937
239	466,2292	568,4371	1351,9696	292	594,7097	719,8918	1774,8089
240	468,6094	571,2507	1359,6973	293	597,1766	722,7922	1783,0327
241	470,9914	574,0661	1367,4352	294	599,6449	725,6941	1791,2651
242	473,3752	576,8833	1375,1833	295	602,1147	728,5975	1799,5061
243	475,7608	579,7023	1382,9415	296	604,5860	731,5023	1807,7557
244	478,1482	582,5231	1390,7098	297	607,0588	734,4087	1816,0138
245	480,5374	585,3457	1398,4881	298	609,5330	737,3164	1824,2803
246	482,9283	588,1700	1406,2764	299	612,0087	740,2257	1832,5554
247	485,3210	590,9961	1414,0747	300	614,4858	743,1364	1840,8389
248	487,7154	593,8240	1421,8829	301	616,9644	746,0485	1849,1908
249	490,1116	596,6536	1429,7010	302	619,4444	748,9621	1857,4312
250	492,5096	599,4850	1437,5291	303	621,9258	751,8771	1865,7399
251	494,9093	602,3181	1445,3669	304	624,4087	754,7936	1874,0570
252	497,3107	605,1529	1453,2146	305	626,8934	757,7115	1882,3824
253	499,7138	607,9895	1461,0720	306	629,3787	760,6308	1890,7162
254	502,1186	610,8278	1468,9392	307	631,8659	763,5515	1899,0582
255	504,5252	613,6677	1476,8161	308	634,3544	766,4736	1907,4085
256	506,9334	616,5094	1484,7026	309	636,8444	769,3972	1915,7670
257	509,3433	619,3528	1492,5988	310	639,3357	772,3221	1924,1337

n_i	$\log n_i !$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$	n_i	$\log n_i !$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$
311	641,8285	775,2485	1932,5087	364	775,8375	932,2409	2387,5634
312	644,3226	778,1762	1940,8918	365	778,3997	935,2369	2396,3508
313	646,8182	781,1054	1949,2831	366	780,9632	938,2341	2405,1453
314	649,3151	784,0359	1957,6825	367	783,5279	941,2324	2413,9469
315	651,8134	786,9678	1966,0900	368	786,0937	944,2320	2422,7556
316	654,3131	789,9011	1974,5056	369	788,6608	947,2327	2431,5714
317	656,8142	792,8358	1982,9293	370	791,2290	950,2346	2440,3942
318	659,3166	795,7718	1991,3610	371	793,7983	953,2377	2449,2241
319	661,8204	798,7092	1999,8007	372	796,3689	956,2420	2458,0610
320	664,3255	801,6480	2008,2484	373	798,9406	959,2474	2466,9050
321	666,8320	804,5881	2016,7041	374	801,5135	962,2540	2475,7559
322	669,3399	807,5296	2025,1678	375	804,0875	965,2617	2484,6139
323	671,8491	810,4724	2033,6394	376	806,6627	968,2706	2493,4787
324	674,3596	813,4166	2042,1189	377	809,2390	971,2807	2502,3506
325	676,8715	816,3621	2050,6064	378	811,8165	974,2919	2511,2294
326	679,3847	819,3089	2059,1016	379	814,3952	977,3043	2520,1151
327	681,8993	822,2571	2067,6048	380	816,9749	980,3178	2529,0077
328	684,4152	825,2066	2076,1157	381	819,5559	983,3324	2537,9072
329	686,9324	828,1575	2084,6345	382	822,1379	986,3482	2546,8135
330	689,4509	831,1096	2093,1611	383	824,7211	989,3651	2555,7268
331	691,9707	834,0631	2101,6954	384	827,3055	992,3832	2564,6469
332	694,4918	837,0178	2110,2375	385	829,8909	995,4024	2573,5738
333	697,0143	839,9739	2118,7874	386	832,4775	998,4227	2582,5075
334	699,5380	842,9313	2127,3449	387	835,0652	1001,4441	2591,4480
335	702,0631	845,8900	2135,9102	388	837,6540	1004,4667	2600,3953
336	704,5894	848,8500	2144,4831	389	840,2440	1007,4904	2609,3493
337	707,1170	851,8113	2153,0636	390	842,8351	1010,5152	2618,3102
338	709,6460	854,7738	2161,6518	391	845,4272	1013,5411	2627,2777
339	712,1762	857,7377	2170,2477	392	848,0205	1016,5681	2636,2520
340	714,7076	860,7028	2178,8510	393	850,6149	1019,5963	2645,2330
341	717,2404	863,6692	2187,4620	394	853,2104	1022,6255	2654,2206
342	719,7744	866,6369	2196,0806	395	855,8070	1025,6558	2663,2150
343	722,3097	869,6059	2204,7067	396	858,4047	1028,6873	2672,2160
344	724,8463	872,5761	2213,3403	397	861,0035	1031,7198	2681,2237
345	727,3841	875,5476	2221,9814	398	863,6034	1034,7534	2690,2380
346	729,9232	878,5203	2230,6299	399	866,2044	1037,7882	2699,2589
347	732,4635	881,4943	2239,2860	400	868,8064	1040,8240	2708,2865
348	735,0051	884,4696	2247,9495	401	871,4096	1043,8609	2717,3206
349	737,5479	887,4461	2256,6204	402	874,0138	1046,8989	2726,3613
350	740,0920	890,4238	2265,2988	403	876,6191	1049,9379	2735,4086
351	742,6373	893,4028	2273,9845	404	879,2255	1052,9781	2744,4624
352	745,1838	896,3830	2282,6776	405	881,8329	1056,0193	2753,5228
353	747,7316	899,3645	2291,3780	406	884,4415	1059,0616	2762,5897
354	750,2806	902,3472	2300,0858	407	887,0510	1062,1049	2771,6631
355	752,8308	905,3311	2308,8009	408	889,6617	1065,1493	2780,7430
356	755,3823	908,3162	2317,5233	409	892,2734	1068,1948	2789,8293
357	757,9349	911,3026	2326,2531	410	894,8862	1071,2414	2798,9222
358	760,4888	914,2901	2334,9900	411	897,5001	1074,2890	2808,0215
359	763,0439	917,2789	2343,7342	412	900,1150	1077,3376	2817,1272
360	765,6002	920,2689	2352,4857	413	902,7309	1080,3874	2826,2394
361	768,1577	923,2601	2361,2444	414	905,3479	1083,4381	2835,3580
362	770,7164	926,2525	2370,0102	415	907,9660	1086,4900	2844,4830
363	773,2764	929,2461	2378,7832	416	910,5850	1089,5428	2853,6143

n_i	$\log n_i !$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$	n_i	$\log n_i !$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$
417	913,2052	1092,5967	2862,7521	470	1053,5028	1255,8860	3355,8503
418	915,8264	1095,6517	2871,8962	471	1056,1758	1258,9928	3365,3142
419	918,4486	1098,7077	2881,0467	472	1058,8498	1262,1006	3374,7838
420	921,0718	1101,7647	2890,2035	473	1061,5246	1265,2093	3384,2592
421	923,6961	1104,8228	2899,3666	474	1064,2004	1268,3189	3393,7403
422	926,3214	1107,8819	2908,5360	475	1066,8771	1271,4295	3403,2271
423	928,9478	1110,9420	2917,7117	476	1069,5547	1274,5409	3412,7196
424	931,5751	1114,0031	2926,8938	477	1072,2332	1277,6533	3422,2177
425	934,2035	1117,0653	2936,0820	478	1074,9126	1280,7665	3431,7216
426	936,8329	1120,1285	2945,2766	479	1077,5930	1283,8807	3441,2310
427	939,4633	1123,1927	2954,4774	480	1080,2742	1286,9958	3450,7462
428	942,0948	1126,2579	2963,6844	481	1082,9564	1290,1118	3460,2669
429	944,7272	1129,3242	2972,8976	482	1085,6394	1293,2287	3469,7933
430	947,3607	1132,3914	2982,1171	483	1088,3234	1296,3465	3479,3253
431	949,9952	1135,4597	2991,3428	484	1091,0082	1299,4651	3488,8630
432	952,6307	1138,5290	3000,5746	485	1093,6940	1302,5847	3498,4062
433	955,2672	1141,5993	3009,8126	486	1096,3806	1305,7052	3507,9550
434	957,9047	1144,6705	3019,0568	487	1099,0681	1308,8266	3517,5094
435	960,5431	1147,7428	3028,3071	488	1101,7565	1311,9489	3527,0693
436	963,1826	1150,8161	3037,5636	489	1104,4458	1315,0720	3536,6349
437	965,8231	1153,8904	3046,8261	490	1107,1360	1318,1961	3546,2059
438	968,4646	1156,9657	3056,0948	491	1109,8271	1321,3210	3555,7825
439	971,1071	1160,0419	3065,3696	492	1112,5191	1324,4468	3565,3646
440	973,7505	1163,1192	3074,6505	493	1115,2119	1327,5735	3574,9523
441	976,3949	1166,1974	3083,9374	494	1117,9057	1330,7011	3584,5454
442	979,0404	1169,2766	3093,2305	495	1120,6003	1333,8296	3594,1441
443	981,6868	1172,3568	3102,5295	496	1123,2957	1336,9589	3603,7482
444	984,3342	1175,4380	3111,8346	497	1125,9921	1340,0891	3613,3578
445	986,9825	1178,5202	3121,1458	498	1128,6893	1343,2202	3622,9730
446	989,6318	1181,6033	3130,4629	499	1131,3874	1346,3522	3632,5935
447	992,2822	1184,6875	3139,7861	500	1134,0864	1349,4850	3642,2195
448	994,9334	1187,7725	3149,1152	501	1136,7862	1352,6187	3651,8510
449	997,5857	1190,8586	3158,4504	502	1139,4869	1355,7533	3661,4879
450	1000,2389	1193,9456	3167,7915	503	1142,1885	1358,8887	3671,1302
451	1002,8931	1197,0336	3177,1385	504	1144,8909	1362,0250	3680,7779
452	1005,5482	1200,1226	3186,4915	505	1147,5942	1365,1621	3690,4310
453	1008,2043	1203,2125	3195,8505	506	1150,2984	1368,3002	3700,0896
454	1010,8614	1206,3033	3205,2154	507	1153,0034	1371,4390	3709,7535
455	1013,5194	1209,3952	3214,5862	508	1155,7093	1374,5788	3719,4228
456	1016,1783	1212,4880	3223,9629	509	1158,4160	1377,7193	3729,0974
457	1018,8382	1215,5817	3233,3455	510	1161,1235	1380,8608	3738,7775
458	1021,4991	1218,6764	3242,7339	511	1163,8320	1384,0031	3748,4629
459	1024,1609	1221,7720	3252,1283	512	1166,5412	1387,1462	3758,1536
460	1026,8237	1224,8686	3261,5284	513	1169,2514	1390,2902	3767,8496
461	1029,4874	1227,9661	3270,9345	514	1171,9623	1393,4350	3777,5510
462	1032,1520	1231,0646	3280,3464	515	1174,6741	1396,5807	3787,2577
463	1034,8176	1234,1640	3289,7641	516	1177,3868	1399,7272	3796,9697
464	1037,4841	1237,2643	3299,1876	517	1180,1003	1402,8746	3806,6870
465	1040,1516	1240,3656	3308,6169	518	1182,8146	1406,0228	3816,4095
466	1042,8200	1243,4678	3318,0521	519	1185,5298	1409,1718	3826,1374
467	1045,4893	1246,5710	3327,4930	520	1188,2458	1412,3217	3835,8705
468	1048,1595	1249,6750	3336,9396	521	1190,9626	1415,4724	3845,6089
469	1050,8307	1252,7801	3346,3921	522	1193,6803	1418,6240	3855,3526

n_i	$\log n_i !$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$	n_i	$\log n_i !$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$
523	1196,3988	1421,7764	3865,1015	576	1341,6291	1590,0033	4389,0810
524	1199,1181	1424,9296	3874,8556	577	1344,3903	1593,1984	4399,1010
525	1201,8383	1428,0836	3884,6150	578	1347,1522	1596,3943	4409,1258
526	1204,5592	1431,2385	3894,3795	579	1349,9149	1599,5909	4419,1555
527	1207,2811	1434,3942	3904,1493	580	1352,6783	1602,7882	4429,1898
528	1210,0037	1437,5507	3913,9243	581	1355,4425	1605,9863	4439,2291
529	1212,7271	1440,7080	3923,7045	582	1358,2074	1609,1852	4449,2731
530	1215,4514	1443,8662	3933,4899	583	1360,9731	1612,3848	4459,3218
531	1218,1765	1447,0252	3943,2804	584	1363,7395	1615,5851	4469,3754
532	1220,9024	1450,1850	3953,0761	585	1366,5066	1618,7862	4479,4337
533	1223,6292	1453,3456	3962,8770	586	1369,2745	1621,9880	4489,4967
534	1226,3567	1456,5070	3972,6830	587	1372,0432	1625,1906	4499,5645
535	1229,0851	1459,6693	3982,4942	588	1374,8125	1628,3939	4509,6370
536	1231,8142	1462,8323	3992,3105	589	1377,5827	1631,5979	4519,7143
537	1234,5442	1465,9962	4002,1319	590	1380,3535	1634,8027	4529,7963
538	1237,2750	1469,1609	4011,9584	591	1383,1251	1638,0082	4539,8830
539	1240,0066	1472,3263	4021,7901	592	1385,8974	1641,2144	4549,9744
540	1242,7390	1475,4926	4031,6268	593	1388,6705	1644,4214	4560,0706
541	1245,4722	1478,6597	4041,4687	594	1391,4443	1647,6291	4570,1714
542	1248,2061	1481,8276	4051,3156	595	1394,2188	1650,8376	4580,2769
543	1250,9409	1484,9963	4061,1676	596	1396,9940	1654,0468	4590,3871
544	1253,6765	1488,1658	4071,0247	597	1399,7700	1657,2567	4600,5020
545	1256,4129	1491,3361	4080,8868	598	1402,5467	1660,4673	4610,6215
546	1259,1501	1494,5072	4090,7541	599	1405,3241	1663,6787	4620,7457
547	1261,8881	1497,6791	4100,6263	600	1408,1023	1666,8907	4630,8746
548	1264,6269	1500,8517	4110,5035	601	1410,8811	1670,1035	4641,0081
549	1267,3665	1504,0252	4120,3859	602	1413,6608	1673,3171	4651,1463
550	1270,1068	1507,1995	4130,2732	603	1416,4411	1676,5313	4661,2891
551	1272,8480	1510,3745	4140,1655	604	1419,2221	1679,7463	4671,4365
552	1275,5899	1513,5504	4150,0629	605	1422,0039	1682,9620	4681,5886
553	1278,3327	1516,7270	4159,9652	606	1424,7863	1686,1784	4691,7452
554	1281,0762	1519,9044	4169,8726	607	1427,5695	1689,3955	4701,9065
555	1283,8205	1523,0826	4179,7849	608	1430,3534	1692,6134	4712,0724
556	1286,5655	1526,2616	4189,7021	609	1433,1380	1695,8319	4722,2429
557	1289,3114	1529,4413	4199,6245	610	1435,9234	1699,0512	4732,4180
558	1292,0580	1532,6219	4209,5516	611	1438,7094	1702,2712	4742,5977
559	1294,8054	1535,8032	4219,4838	612	1441,4962	1705,4919	4752,7819
560	1297,5536	1538,9853	4229,4210	613	1444,2836	1708,7133	4762,9707
561	1300,3026	1542,1682	4239,3630	614	1447,0718	1711,9354	4773,1641
562	1303,0523	1545,3518	4249,3099	615	1449,8607	1715,1582	4783,3620
563	1305,8028	1548,5362	4259,2618	616	1452,6503	1718,3817	4793,5645
564	1308,5541	1551,7214	4269,2187	617	1455,4405	1721,6059	4803,7715
565	1311,3062	1554,9074	4279,1804	618	1458,2315	1724,8309	4813,9831
566	1314,0590	1558,0941	4289,1470	619	1461,0232	1728,0565	4824,1992
567	1316,8126	1561,2816	4299,1185	620	1463,8156	1731,2828	4834,4198
568	1319,5669	1564,4698	4309,0949	621	1466,6087	1734,5099	4844,6450
569	1322,3220	1567,6589	4319,0762	622	1469,4025	1737,7376	4854,8746
570	1325,0779	1570,8487	4329,0623	623	1472,1970	1740,9660	4865,1088
571	1327,8345	1574,0392	4339,0533	624	1474,9922	1744,1952	4875,3475
572	1330,5919	1577,2305	4349,0492	625	1477,7880	1747,4250	4885,5906
573	1333,3501	1580,4226	4359,0499	626	1480,5846	1750,6555	4895,8383
574	1336,1090	1583,6154	4369,0554	627	1483,3819	1753,8867	4906,0905
575	1338,8687	1586,8090	4379,0658	628	1486,1798	1757,1187	4916,3470

n_i	$\log n_i!$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$	n_i	$\log n_i!$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$
629	1488,9785	1760,3512	4926,6082	682	1638,2681	1932,6409	5476,6877
630	1491,7778	1763,5845	4936,8737	683	1641,1026	1935,9093	5487,1815
631	1494,5779	1766,8185	4947,1437	684	1643,9376	1939,1784	5497,6794
632	1497,3786	1770,0532	4957,4182	685	1646,7733	1942,4480	5508,1816
633	1500,1800	1773,2885	4967,6971	686	1649,6096	1945,7183	5518,6878
634	1502,9821	1776,5246	4977,9804	687	1652,4466	1948,9893	5529,1982
635	1505,7849	1779,7613	4988,2682	688	1655,2842	1952,2608	5539,7128
636	1508,5883	1782,9987	4998,5604	689	1658,1224	1955,5330	5550,2314
637	1511,3924	1786,2368	5008,8571	690	1660,9612	1958,8059	5560,7542
638	1514,1973	1789,4756	5019,1581	691	1663,8007	1962,0793	5571,2811
639	1517,0028	1792,7150	5029,4636	692	1666,6408	1965,3534	5581,8122
640	1519,8089	1795,9552	5039,7734	693	1669,4816	1968,6281	5592,3474
641	1522,6158	1799,1960	5050,0877	694	1672,3229	1971,9035	5602,8866
642	1525,4233	1802,4375	5060,4064	695	1675,1649	1975,1794	5613,4299
643	1528,2316	1805,6796	5070,7294	696	1678,0075	1978,4560	5623,9774
644	1531,0404	1808,9225	5081,0568	697	1680,8507	1981,7332	5634,5289
645	1533,8500	1812,1660	5091,3886	698	1683,6646	1985,0111	5645,0845
646	1536,6602	1815,4102	5101,7248	699	1686,5391	1988,2895	5655,6442
647	1539,4711	1818,6551	5112,0653	700	1689,3842	1991,5686	5666,2079
648	1542,2827	1821,9006	5122,4102	701	1692,2299	1994,8483	5676,7758
649	1545,0950	1825,1468	5132,7594	702	1695,0762	1998,1286	5687,3477
650	1547,9079	1828,3937	5143,1130	703	1697,9232	2001,4096	5697,9236
651	1550,7215	1831,6412	5153,4709	704	1700,7708	2004,6911	5708,5037
652	1553,5357	1834,8894	5163,8331	705	1703,6189	2007,9733	5719,0878
653	1556,3506	1838,1383	5174,1997	706	1706,4678	2011,2561	5729,6758
654	1559,1662	1841,3878	5184,5706	707	1709,3172	2014,5395	5740,2680
655	1561,9824	1844,6380	5194,9459	708	1712,1672	2017,8235	5750,8642
656	1564,7993	1847,8889	5205,3254	709	1715,0179	2021,1082	5761,4644
657	1567,6169	1851,1404	5215,7092	710	1717,8691	2024,3934	5772,0686
658	1570,4351	1854,3926	5226,0973	711	1720,7210	2027,6793	5782,6769
659	1573,2540	1857,6455	5236,4897	712	1723,5735	2030,9657	5793,2892
660	1576,0735	1860,8990	5246,8865	713	1726,4265	2034,2528	5803,9055
661	1578,8938	1864,1532	5257,2875	714	1729,2802	2037,5405	5814,5257
662	1581,7146	1867,4080	5267,6927	715	1732,1346	2040,8288	5825,1500
663	1584,5361	1870,6635	5278,1022	716	1734,9895	2044,1177	5835,7783
664	1587,3583	1873,9196	5288,5161	717	1737,8450	2047,4072	5846,4105
665	1590,1811	1877,1764	5298,9341	718	1740,7011	2050,6973	5857,0468
666	1593,0046	1880,4338	5309,3564	719	1743,5578	2053,9881	5867,6870
667	1595,8287	1883,6919	5319,7830	720	1746,4152	2057,2794	5878,3312
668	1598,6535	1886,9507	5330,2138	721	1749,2731	2060,5713	5888,9794
669	1601,4789	1890,2101	5340,6489	722	1752,1316	2063,8638	5899,6316
670	1604,3050	1893,4701	5351,0881	723	1754,9908	2067,1570	5910,2877
671	1607,1317	1896,7308	5361,5317	724	1757,8505	2070,4507	5920,9478
672	1609,9591	1899,9921	5371,9794	725	1760,7109	2073,7450	5931,6118
673	1612,7871	1903,2541	5382,4313	726	1763,5718	2077,0400	5942,2797
674	1615,6158	1906,5168	5392,8875	727	1766,4333	2080,3355	5952,9517
675	1618,4451	1909,7800	5403,3478	728	1769,2955	2083,6316	5963,6275
676	1621,2750	1913,0440	5413,8124	729	1772,1582	2086,9283	5974,3073
677	1624,1056	1916,3085	5424,2812	730	1775,0215	2090,2257	5984,9910
678	1626,9368	1919,5737	5434,7542	731	1777,8854	2093,5236	5995,6786
679	1629,7687	1922,8396	5445,2313	732	1780,7499	2096,8221	6006,3701
680	1632,6012	1926,1060	5455,7125	733	1783,6150	2100,1212	6017,0656
681	1635,4344	1929,3732	5466,1981	734	1786,4807	2103,4209	6027,7650

n_i	$\log n_i !$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$	n_i	$\log n_i !$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$
735	1789,3470	2106,7212	6038,4683	788	1942,0860	2282,4626	6611,2129
736	1792,2139	2110,0221	6049,1754	789	1944,9831	2285,7937	6622,1205
737	1795,0814	2113,3235	6059,8865	790	1947,8807	2289,1254	6633,0317
738	1797,9494	2116,6256	6070,6015	791	1950,7789	2292,4576	6643,9467
739	1800,8181	2119,9282	6081,3203	792	1953,6776	2295,7903	6654,8652
740	1803,6873	2123,2314	6092,0430	793	1956,5769	2299,1236	6665,7875
741	1806,5571	2126,5353	6102,7697	794	1959,4767	2302,4575	6676,7134
742	1809,4275	2129,8397	6113,5002	795	1962,3771	2305,7918	6687,6429
743	1812,2985	2133,1447	6124,2345	796	1965,2780	2309,1268	6698,5761
744	1815,1701	2136,4503	6134,9727	797	1968,1794	2312,4623	6709,5129
745	1818,0422	2139,7564	6145,7148	798	1971,0814	2315,7983	6720,4534
746	1820,9150	2143,0631	6156,4608	799	1973,9840	2319,1349	6731,3975
747	1823,7883	2146,3705	6167,2105	800	1976,8871	2322,4720	6742,3452
748	1826,6622	2149,6784	6177,9642	801	1979,7907	2325,8096	6753,2965
749	1829,5367	2152,9869	6188,7216	802	1982,6949	2329,1478	6764,2515
750	1832,4117	2156,2959	6199,4829	803	1985,5996	2332,4866	6775,2100
751	1835,2874	2159,6056	6210,2480	804	1988,5049	2335,8258	6786,1722
752	1838,1636	2162,9158	6221,0170	805	1991,4106	2339,1657	6797,1380
753	1841,0404	2166,2266	6231,7898	806	1994,3170	2342,5060	6808,1074
754	1843,9178	2169,5380	6242,5664	807	1997,2239	2345,8469	6819,0804
755	1846,7957	2172,8499	6253,3469	808	2000,1313	2349,1884	6830,0569
756	1849,6742	2176,1625	6264,1311	809	2003,0392	2352,5303	6841,0371
757	1852,5533	2179,4756	6274,9191	810	2005,9477	2355,8729	6852,0209
758	1855,4330	2182,7892	6285,7110	811	2008,8567	2359,2159	6863,0082
759	1858,3132	2186,1035	6296,5066	812	2011,7663	2362,5595	6873,9992
760	1861,1941	2189,4183	6307,3060	813	2014,6764	2365,9036	6884,9937
761	1864,0754	2192,7337	6318,1093	814	2017,5870	2369,2483	6895,9918
762	1866,9574	2196,0497	6328,9163	815	2020,4982	2372,5934	6906,9935
763	1869,8399	2199,3662	6339,7271	816	2023,4099	2375,9391	6917,9987
764	1872,7230	2202,6833	6350,5416	817	2026,3221	2379,2854	6929,0074
765	1875,6067	2206,0010	6361,3600	818	2029,2348	2382,6322	6940,0198
766	1878,4909	2209,3192	6372,1821	819	2032,1481	2385,9795	6951,0357
767	1881,3757	2212,6380	6383,0079	820	2035,0619	2389,3273	6962,0551
768	1884,2611	2215,9574	6393,8376	821	2037,9763	2392,6757	6973,0781
769	1887,1470	2219,2773	6404,6710	822	2040,8911	2396,0246	6984,1047
770	1890,0335	2222,5978	6415,5081	823	2043,8065	2399,3741	6995,1347
771	1892,9205	2225,9189	6426,3489	824	2046,7225	2402,7240	7006,1683
772	1895,8082	2229,2405	6437,1935	825	2049,6389	2406,0745	7017,2054
773	1898,6963	2232,5627	6448,0419	826	2052,5559	2409,4255	7028,2462
774	1901,5851	2235,8855	6458,8940	827	2055,4734	2412,7770	7039,2903
775	1904,4744	2239,2088	6469,7498	828	2058,3914	2416,1291	7050,3380
776	1907,3642	2242,5327	6480,6094	829	2061,3100	2419,4817	7061,3893
777	1910,2547	2245,8571	6491,4727	830	2064,2291	2422,8348	7072,4440
778	1913,1456	2249,1821	6502,3396	831	2067,1487	2426,1884	7083,5023
779	1916,0372	2252,5077	6513,2103	832	2070,0688	2429,5426	7094,5640
780	1918,9293	2255,8338	6524,0847	833	2072,9894	2432,8973	7105,6293
781	1921,8219	2259,1604	6534,9628	834	2075,9106	2436,2525	7116,6980
782	1924,7151	2262,4877	6545,8446	835	2078,8323	2439,6082	7127,7703
783	1927,6089	2265,8154	6556,7301	836	2081,7545	2442,9644	7138,8460
784	1930,5032	2269,1438	6567,6193	837	2084,6772	2446,3212	7149,9252
785	1933,3981	2272,4727	6578,5122	838	2087,6005	2449,6785	7161,1079
786	1936,2935	2275,8021	6589,4088	839	2090,5242	2453,0363	7172,0942
787	1939,1895	2279,1321	6600,3090	840	2093,4485	2456,3946	7183,1838

n_i	$\log n_i !$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$	n_i	$\log n_i !$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$
841	2096,3733	2459,7534	7194,2770	894	2252,1113	2638,4957	7787,0914
842	2099,2986	2463,1128	7205,3736	895	2255,0631	2641,8816	7798,3670
843	2102,2244	2466,4726	7216,4736	896	2258,0154	2645,2680	7809,6458
844	2105,1508	2469,8330	7227,5772	897	2260,9682	2648,6548	7820,9279
845	2108,0776	2473,1939	7238,6842	898	2263,9214	2652,0421	7832,2133
846	2111,0050	2476,5553	7249,7946	899	2266,8752	2655,4300	7843,5020
847	2113,9329	2479,9172	7260,9086	900	2269,8295	2658,8182	7854,7939
848	2116,8613	2483,2797	7272,0259	901	2272,7842	2662,2070	7866,0891
849	2119,7902	2486,6426	7283,1467	902	2275,7394	2665,5963	7877,3876
850	2122,7196	2490,0061	7294,2709	903	2278,6951	2668,9860	7888,6893
851	2125,6495	2493,3700	7305,3986	904	2281,6512	2672,3763	7899,9943
852	2128,5800	2496,7345	7316,5297	905	2284,6079	2675,7669	7911,3026
853	2131,5109	2500,0995	7327,6642	906	2287,5650	2679,1581	7922,6141
854	2134,4424	2503,4650	7338,8022	907	2290,5226	2682,5498	7933,9288
855	2137,3744	2506,8310	7349,9436	908	2293,4807	2685,9419	7945,2468
856	2140,3068	2510,1975	7361,0884	909	2296,4393	2689,3346	7956,5681
857	2143,2398	2513,5645	7372,2366	910	2299,3983	2692,7277	7967,8926
858	2146,1733	2516,9321	7383,3882	911	2302,3578	2696,1212	7979,2203
859	2149,1073	2520,3001	7394,5433	912	2305,3178	2699,5153	7990,5513
860	2152,0418	2523,6686	7405,7018	913	2308,2783	2702,9098	8001,8855
861	2154,9768	2527,0377	7416,8636	914	2311,2393	2706,3048	8013,2230
862	2157,9123	2530,4073	7428,0289	915	2314,2007	2709,7003	8024,5636
863	2160,8483	2533,7773	7439,1975	916	2317,1626	2713,0963	8035,9075
864	2163,7848	2537,1479	7450,3696	917	2320,1249	2716,4927	8047,2546
865	2166,7218	2540,5189	7461,5450	918	2323,0878	2719,8896	8058,6049
866	2169,6594	2543,8905	7472,7238	919	2326,0511	2723,2869	8069,9584
867	2172,5974	2547,2625	7483,9060	920	2329,0149	2726,6848	8081,3152
868	2175,5359	2550,6351	7495,0916	921	2331,9792	2730,0831	8092,6752
869	2178,4749	2554,0082	7506,2805	922	2334,9439	2733,4819	8104,0383
870	2181,4144	2557,3817	7517,4728	923	2337,9091	2736,8812	8115,4047
871	2184,3544	2560,7558	7528,6686	924	2340,8748	2740,2809	8126,7742
872	2187,2950	2564,1304	7539,8676	925	2343,8409	2743,6811	8138,1470
873	2190,2360	2567,5054	7551,0700	926	2346,8075	2747,0818	8149,5229
874	2193,1775	2570,8810	7562,2758	927	2349,7746	2750,4829	8160,9021
875	2196,1195	2574,2570	7573,4849	928	2352,7421	2753,8845	8172,2844
876	2199,0620	2577,6336	7584,6974	929	2355,7101	2757,2866	8183,6699
877	2202,0050	2581,0106	7595,9133	930	2358,6786	2760,6891	8195,0586
878	2204,9485	2584,3882	7607,1324	931	2361,6476	2764,0921	8206,4504
879	2207,8925	2587,7662	7618,3549	932	2364,6170	2767,4956	8217,8455
880	2210,8370	2591,1447	7629,5808	933	2367,5869	2770,8996	8229,2438
881	2213,7820	2594,5238	7640,8100	934	2370,5572	2774,3040	8240,6451
882	2216,7274	2597,9033	7652,0425	935	2373,5280	2777,7088	8252,0497
883	2219,6734	2601,2833	7663,2784	936	2376,4993	2781,1142	8263,4574
884	2222,6198	2604,6638	7674,5175	937	2379,4710	2784,5200	8274,8683
885	2225,5668	2608,0448	7685,7600	938	2382,4433	2787,9262	8286,2823
886	2228,5142	2611,4263	7697,0059	939	2385,4159	2791,3330	8297,6995
887	2231,4621	2614,8082	7708,2549	940	2388,3890	2794,7402	8309,1199
888	2234,4105	2618,1907	7719,5074	941	2391,3626	2798,1478	8320,5433
889	2237,3594	2621,5736	7730,7632	942	2394,3367	2801,5559	8331,9700
890	2240,3088	2624,9571	7742,0222	943	2397,3112	2804,9645	8343,3998
891	2243,2587	2628,3410	7753,2846	944	2400,2862	2808,3735	8354,8326
892	2246,2091	2631,7254	7764,5502	945	2403,2616	2811,7831	8366,2687
893	2249,1599	2635,1104	7775,8192	946	2406,2375	2815,1930	8377,7079

n_i	$\log n_i !$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$	n_i	$\log n_i !$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$
947	2409,2138	2818,6034	8389,1503	999	2564,6046	2996,5659	8988,3956
948	2412,1906	2822,0143	8400,5957	1000	2567,6046	3000,0000	9000,0000
949	2415,1679	2825,4256	8412,0442	1001	2570,6051	3003,4345	9011,6072
950	2418,1456	2828,8374	8423,4960	1002	2573,6059	3006,8694	9023,2174
951	2421,1238	2832,2497	8434,9507	1003	2576,6072	3010,3048	9034,8307
952	2424,1024	2835,6624	8446,4087	1004	2579,6090	3013,7406	9046,4469
953	2427,0815	2839,0755	8457,8698	1005	2582,6111	3017,1769	9058,0660
954	2430,0611	2842,4891	8469,3339	1006	2585,6137	3020,6136	9069,6881
955	2433,0411	2845,9032	8480,8011	1007	2588,6168	3024,0507	9081,3132
956	2436,0216	2849,3177	8492,2715	1008	2591,6202	3027,4882	9092,9413
957	2439,0025	2852,7327	8503,7450	1009	2594,6241	3030,9262	9104,5724
958	2441,9838	2856,1481	8515,2216	1010	2597,6284	3034,3646	9116,2063
959	2444,9657	2859,5640	8526,7012	1011	2600,6332	3037,8034	9127,8433
960	2447,9479	2862,9804	8538,1840	1012	2603,6384	3041,2427	9139,4832
961	2450,9307	2866,3972	8549,6698	1013	2606,6440	3044,6823	9151,1260
962	2453,9138	2869,8144	8561,1588	1014	2609,6500	3048,1225	9162,7719
963	2456,8975	2873,2321	8572,6508	1015	2612,6565	3051,5630	9174,4205
964	2459,8815	2876,6502	8584,1459	1016	2615,6634	3055,0040	9186,0723
965	2462,8661	2880,0688	8595,6442	1017	2618,6707	3058,4454	9197,7269
966	2465,8510	2883,4879	8607,1454	1018	2621,6784	3061,8872	9209,3845
967	2468,8365	2886,9074	8618,6498	1019	2624,6866	3065,3295	9221,0450
968	2471,8223	2890,3273	8630,1571	1020	2627,6952	3068,7722	9232,7084
969	2474,8087	2893,7477	8641,6676	1021	2630,7043	3072,2153	9244,3749
970	2477,7954	2897,1686	8653,1812	1022	2633,7137	3075,6588	9256,0441
971	2480,7827	2900,5898	8664,6978	1023	2636,7236	3079,1028	9267,7163
972	2483,7703	2904,0116	8676,2174	1024	2639,7339	3082,5471	9279,3915
973	2486,7584	2907,4338	8687,7402	1025	2642,7446	3085,9919	9291,0696
974	2489,7470	2910,8564	8699,2660	1026	2645,7557	3089,4372	9302,7506
975	2492,7360	2914,2795	8710,7948	1027	2648,7673	3092,8828	9314,4346
976	2495,7254	2917,7030	8722,3267	1028	2651,7793	3096,3289	9326,1213
977	2498,7153	2921,1270	8733,8617	1029	2654,7917	3099,7754	9337,8110
978	2501,7057	2924,5514	8745,3997	1030	2657,8046	3103,2223	9349,5038
979	2504,6965	2927,9762	8756,9407	1031	2660,8178	3106,6697	9361,1993
980	2507,6877	2931,4016	8768,4847	1032	2663,8315	3110,1174	9372,8977
981	2510,6794	2934,8273	8780,0319	1033	2666,8456	3113,5656	9384,5991
982	2513,6715	2938,2535	8791,5819	1034	2669,8601	3117,0142	9396,3033
983	2516,6640	2941,6801	8803,1351	1035	2672,8751	3120,4633	9408,0105
984	2519,6570	2945,1071	8814,6913	1036	2675,8904	3123,9127	9419,7206
985	2522,6505	2948,5347	8826,2505	1037	2678,9062	3127,3625	9431,4336
986	2525,6443	2951,9626	8837,8127	1038	2681,9224	3130,8128	9443,1494
987	2528,6386	2955,3910	8849,3781	1039	2684,9390	3134,2635	9454,8682
988	2531,6334	2958,8199	8860,9463	1040	2687,9560	3137,7147	9466,5897
989	2534,6286	2962,2491	8872,5176	1041	2690,9735	3141,1662	9478,3142
990	2537,6242	2965,6788	8884,0918	1042	2693,9914	3144,6181	9490,0416
991	2540,6203	2969,1090	8895,6692	1043	2697,0096	3148,0705	9501,7719
992	2543,6168	2972,5396	8907,2495	1044	2700,0284	3151,5233	9513,5050
993	2546,6138	2975,9706	8918,8328	1045	2703,0475	3154,9765	9525,2410
994	2549,6111	2979,4020	8930,4191	1046	2706,0670	3158,4301	9536,9799
995	2552,6090	2982,8340	8942,0084	1047	2709,0869	3161,8842	9548,7216
996	2555,6072	2986,2663	8953,6007	1048	2712,1073	3165,3386	9560,4662
997	2558,6059	2989,6991	8965,1960	1049	2715,1281	3168,7935	9572,2136
998	2561,6051	2993,1323	8976,7944	1050	2718,1493	3172,2487	9583,9640

gdzie $A = \log e = 0,434294482,$
 $B = \log \sqrt{2\pi} = 0,39909.$

Wymienieni autorzy podają również metodę oceny wariancji $\sigma_{\hat{H}}^2$ wskaźnika różnorodności gatunkowej zgodnie z propozycją BASHARINA (1959). Obejmują one sytuacje, w których próby ze zgrupowania zostały pobrane losowo. Założenie takie nie może być najczęściej przyjęte, choćby ze względu na mozaikowatość środowiska (PIELOU 1975). Dla wskaźników różnorodności estymowanych \hat{H} wariancję można obliczyć według następującego wzoru:

$$(81) \quad \sigma_{\hat{H}}^2 = \frac{c}{N} \left[\sum n_i \log^2 n_i - \frac{(\sum n_i \log n_i)^2}{N} \right].$$

P r z y k ł a d. Do obliczenia obu wskaźników różnorodności gatunkowej H' i \hat{H} posłużymy się materiałem przeanalizowanym przez LLOYDA i innych (1968). Pochodzi on z badań SAUNDERSA (1936) nad zgrupowaniem ptaków, zasiedlającym 16-hektarową działkę pokrytą zaroślami wierzby, położoną nad brzegiem strumienia w Quaker Run Valley. Stwierdzono tam występowanie 61 par ptaków należących do sześciu gatunków. W zestawieniu (tab. 18) nazwy amerykańskie gatunków zostały pominięte, zastąpiono je liczbami określającymi rangę gatunków; zawiera je kolumna 1. W drugiej podano liczby osobników (n_i) poszczególnych gatunków. W kolumnach 3–5 podano dla tych liczebności wartości iloczynów odczytane z tablicy 17. Wartości sumaryczne rubryk wraz z symbolami podaje ostatni szereg liczb. Po takim przygotowaniu danych można przystąpić do obliczania zarówno wskaźnika H' , jak \hat{H} .

Tab. 18. Wyliczenie rzeczywistego (H') i estymowanego (\hat{H}) wskaźnika różnorodności gatunkowej dla zgrupowania ptaków w zaroślach wierzbowych (wg. Lloyd a i innych, 1968, rozszerzone). (Opublikowane za zgodą American Midland Naturalist).

Ranga gatunku	Liczba osobników w próbie (n_i)	$\log n_i !$	$n_i \log n_i$	$n_i \log^2 n_i$
1	2	3	4	5
1	48	61,0939	80,6996	135,6755
2	36	41,5705	56,0269	87,1948
3	22	21,0508	29,5333	39,6462
4	10	6,5598	10,0000	10,0000
5	4	1,3802	2,4082	1,4499
6	2	0,3010	0,6021	0,1812
Sumy $S = 6$	$N = 122$	131,9562	179,2701	274,1476

Obliczenie wskaźnika Shannona i Weavera H' na podstawie wzoru (79) przeprowadzamy następująco

$$H' = \frac{c}{N} \{N \log N - \sum n_i \log n_i\}.$$

Jeśli przyjmiemy jako podstawę miary wskaźnika różnorodności logarytmy przy podstawie 2, pierwszy wyraz równania będzie miał wartość następującą:

$$\frac{c}{N} = \frac{3,321928}{122} = 0,0272289.$$

Wartość c przyjmujemy jako przelicznik z logarytmów 10-tych na logarytmy przy podstawie 2, zaś wartość N odczytujemy z tablicy 18 u dołu kolumny 2. Następny wyraz ($N \log N$) odczytujemy z tablicy 17, zaś suma ($\sum n_i \log n_i$) podana jest u dołu kolumny 4. tablicy 18. Tym samym po podstawieniu wartości wyrazów do wzoru (79) można obliczyć H' następująco:

$$\begin{aligned} H' &= 0,0272289 (254,5359 - 179,2701), \\ H' &= 2,049. \end{aligned}$$

Na podstawie tych samych danych możemy określić wartość estymowaną \hat{H} stosując wzór (80)

$$\hat{H} = \frac{c}{N} \{ \log N! - \sum \log n_i! \}.$$

Przelicznik logarytmów w tym wzorze ($\frac{c}{N}$) pozostaje jak w poprzednim, zaś wartości pozostałych wyrazów znajdujemy: $\log N!$ w tabeli 17, a sumę $\log n_i!$ u dołu trzeciej kolumny tabeli 18. Po wpisaniu tych wartości do wzoru (80)

$$\hat{H} = 0,0272289 (202,9945 - 131,9562),$$

$$\hat{H} = 1,934.$$

Wariancję wskaźnika estymowanego różnorodności gatunkowej σ_H^2 można obliczyć na podstawie wzoru (81)

$$\sigma_H^2 = \frac{c}{N} \left[\sum n_i \log^2 n_i - \frac{(\sum n_i \log n_i)^2}{N} \right].$$

Wartość pierwszego wyrazu wzoru (c/N), którym jest przelicznik logarytmów, została określona poprzednio ($c/N = 0,0272289$). Wartość drugiego wyrazu

($\sum n_i \log^2 n_i = 274.1476$) znajdujemy na dole kolumny 5 tabeli 18, tu też znajdujemy na dole kolumny 4 licznik ostatniego wyrazu [$\{\sum n_i \log n_i = 179,2701\}^2 = 32137,7688$]. Po podzieleniu tej wartości przez liczbę osobników w próbie ($N = 122$) otrzymujemy końcową wartość tego wyrazu

$$\frac{(\sum n_i \log n_i)^2}{N} = 263,4243 .$$

Po podstawieniu wartości wszystkich obliczonych wyrazów do wzoru (81) otrzymujemy poszukiwaną wartość wariancji dla estymowanego współczynnika różnorodności gatunkowej ($\sigma_{\hat{H}}^2$)

$$\sigma_{\hat{H}}^2 = 0,0272289 (274,1476 - 263,4243) = 0,2920.$$

Wariancja ta, wynosząca niewiele ponad 15% estymowanej wartości \hat{H} może być uznana za niewielką.

Wskaźnik różnorodności gatunkowej Simpsona (I)

Do często stosowanych miar należy wskaźnik różnorodności gatunkowej zaproponowany przez SIMPSONA (1949). Przedstawia go wzór

$$(82) \quad I = \sum_{i=1}^{S^*} p_i^2 ,$$

gdzie p_i – udział ułamkowy gatunku w zgrupowaniu.

Zgodnie z koncepcją SIMPSONA różnorodność gatunkowa zgrupowania jest wyrażona sumą potęg kwadratowych względnych obfitości gatunków wchodzących w jego skład.

Wskaźnik ten według HULBERTA (1971) stanowi jeden z przypadków całej klasy miar różnorodności gatunkowej. Należą one do grupy wskaźników nieobciążonych, obliczanych w oparciu o próby. Ich wariancja jest niska, co podnosi ich przydatność dla prowadzenia analiz różnorodności.

Do wyliczenia wskaźnika Simpsona stosuje się często próbkowy wskaźnik różnorodności gatunkowej (\hat{I}) w następującej postaci:

$$(83) \quad \hat{I} = \frac{\sum_{i=1}^{i=S} n_i (n_i - 1)}{N(N-1)},$$

gdzie n_i – liczebność i -tego gatunku w próbie,
 N – całkowita liczba osobników w próbie.

Ta forma wskaźnika Simpsona jest szczególnie wygodna do oceny różnorodności gatunkowej w próbach obejmujących niewielkie liczby osobników. Jego podstawowym ograniczeniem jest to, że opiera się na założeniu, że próba jest w pełni reprezentatywna ($S = S^*$), więc zawiera wszystkie gatunki zgrupowania, występujące na badanym obszarze. Ponieważ rozkład liczebności gatunków w próbie przy analizie wskaźnikowej rzadko bywa badany, poprawność tego założenia nie może być zwykle sprawdzona.

Kierunek zmian we wskaźniku Simpsona jest odwrotny niż we wskaźniku Shannona i Weavera. Jeśli w zgrupowaniu (lub w próbie) znajduje się tylko jeden gatunek, wtedy $I = 1$. Natomiast w przypadku kiedy wszystkie gatunki badanego zgrupowania mają tę samą liczebność, wtedy $I = 1/S^*$. Ta ostatnia wartość ($I = 1/S^*$) nie jest stała, zależy ona wyłącznie od liczby gatunków i dąży do zera wraz z powiększeniem się ich liczby w próbie.

Wartości wskaźnika różnorodności gatunkowej Simpsona zawarte są więc w przedziale $1 \geq I \geq 1/S^*$. Wartość punktu krańcowego, określającego najwyższą różnorodność ($1/S^*$), nie jest w nim stała, zależy ona od liczby gatunków stwierdzonych w próbie. Ze względu na to, że wielkość $I = 1/S^*$ określa maksymalną możliwą różnorodność badanego zgrupowania fauny, może być przydatna w porównaniach faunistycznych. Wymaga to jednak dostosowania wskaźnika do potrzeb takiej analizy.

Podstawową niedogodność przy stosowaniu wskaźnika Simpsona stanowi to, że jego malejące wartości oznaczają rosnącą różnorodność. Wynika to z założenia probabilistycznego, przyjętego przy konstrukcji tego wskaźnika różnorodności. Zgodnie z nim, im większa różnorodność zgrupowania, tym mniejsze prawdopodobieństwo wylosowania osobnika określonego gatunku. Do określenia różnorodności gatunkowej należy, zgodnie z propozycją PIELOU (1976), używać wskaźnika

$I' = 1 - I$ lub $I' = 1 - \hat{I}$. W związku z tym wzór próbkowy oceny różnorodności gatunkowej zgrupowania (83) należy przekształcić następująco:

$$(84) \quad I' = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{i=S} n_i (n_i - 1)}{N(N-1)},$$

oznaczenia jak we wzorze (83).

Zbliżone miary zaproponowali również PATTEN (1962) i KOHN (1968). Przy takim sformułowaniu wzoru jego wartości najniższe odpowiadają najmniejszej różnorodności gatunkowej zgrupowania, zaś najwyższe – największej.

Szczególne znaczenie ma ocena punktu krańcowego różnorodności gatunkowej

$$I = \frac{1}{S^*} .$$

Wielkość ta odpowiada maksymalnej różnorodności gatunkowej, możliwej w danym zgrupowaniu. Można ją więc określić jako różnorodność potencjalną, tym bardziej, że pod pojęciem różnorodności gatunkowej maksymalnej rozumiane są niekiedy (MACARTHUR i WILSON 1968) takie rozkłady złowien w próbie, w których każdy złowiony osobnik należy do innego gatunku. Sytuacje takie w badaniach faunistycznych nie mają jednak miejsca.

Różnorodność gatunkowa potencjalna (I'_p) występuje wówczas, kiedy liczebności wszystkich gatunków w próbie są równe ($n_1 = n_2 = n_3 \dots = n_S$).

Po przekształceniu

$$(85) \quad I_p = 1 - \frac{S \{ \bar{n}_i (\bar{n}_i - 1) \}}{N(N-1)} \approx 1 - \frac{1}{S^*} ,$$

oznaczenia jak we wzorze (83).

I_p można więc w przybliżeniu określić również jako odwrotność rzeczywistej liczby gatunków zgrupowania, występujących na badanym obszarze. W piśmiennictwie poświęconym tej tematyce, potencjalna różnorodność gatunkowa określana jest również jako równomierność gatunkowa (species evenness). Tak pojęcie to definiują MARGALEF (1958), PATTEN (1962) i PIELOU (1966). Szerszy przegląd tematyki związanej z równomiernością gatunkową daje HULBERT (1971). Tu rozważana jest jedynie możliwość zastosowania miary potencjalnej różnorodności gatunkowej zgrupowania dla oceny stanu fauny. Pojęcie I_p odpowiada bowiem w przybliżeniu największej różnorodności gatunków, jaka może zaistnieć w danym środowisku lub ekosystemie przy założeniu, że próba jest w pełni reprezentatywna ($S = S^*$).

Wartość I_p nie stanowi uniwersalnej stałej – dla każdej sytuacji przyrodniczej musi być określona w oparciu o pobraną próbę. Natomiast po jej ustaleniu I_p może być przyjęta jako wielkość podstawowa, do której odnoszone są dane empiryczne wyrażające różnorodność gatunkową zaobserwowaną (I'), czyli taką, jaka w konkretnych warunkach występuje w przyrodzie. Tym samym określenie stosunku

$$(86) \quad \frac{I'}{I_p}$$

różnorodności zaobserwowanej do potencjalnej daje ilościową miarę sytuacji ekologicznej badanego zgrupowania. Celem określenia stopnia odchylenia rzeczywistego

stanu zgrupowania od potencjalnego, różnicę tę należy przedstawić w postaci liczby względnej następująco:

$$(87) \quad dI = \frac{I'}{I_p} 100.$$

W ten sposób stopień odchylenia różnorodności gatunkowej zaobserwowanej od potencjalnej wyrażony jest w procentach.

P r z y k ł a d. Zgrupowanie ślepaków w górach departamentu Engadine w Szwajcarii liczy według BOUVIERA (1945) 14 gatunków. Analizę różnorodności tego zgrupowania przeprowadzono w oparciu o oryginalny wzór Simpsona oraz metodę oceny próbkowej HULBERTA (1971). Przebieg i wyniki analizy zestawiono osobno (tab. 19). Kolumna pierwsza określa uszeregowanie gatunków według rang, których podstawę stanowi malejąca liczebność gatunków w próbie; dane te zawiera kolumna

3. Dla obliczenia wskaźnika próbkowego \hat{I} obliczono iloczyny gatunków $[n_i (n_i - 1)]$ (kolumna 4) – ich suma u dołu tej kolumny daje wartość wyrazu licznika wzoru (83). Liczba osobników w próbie (N), pochodząca z podsumowania kolumny 3 po jej przemnożeniu przez $N - 1$ daje wyraz mianownika tego wzoru. Po podstawieniu otrzymujemy wartość \hat{I} następująco:

$$\hat{I} = \frac{\sum_{i=1}^{i=S} n_i (n_i - 1)}{N(N - 1)} = \frac{638794}{1578792} = 0,4046.$$

Ocenę różnorodności gatunkowej zgrupowania poprzez kwadrat udziału gatunków I przeprowadzono w kolumnie 5. Po określeniu ułamkowej wartości udziału p_i poszczególnych gatunków ($p_i = n_i/N$) i obliczeniu kwadratów ich wartości suma kolumny 5 daje końcowy wynik oceny różnorodności I

$$I = \sum_{i=1}^{i=S} p_i^2 = 0,4032.$$

Obie metody wyliczania wskaźnika Simpsona dają wynik zbliżony. Różnice ujawniają się dopiero w trzeciej i dalszych liczbach po przecinku i wynoszą zaledwie 0,35%, co pozwala uznać je za nieistotne. Można więc przyjąć, że rachunkowo prostsza metoda oceny poprzez wskaźnik próbkowy \hat{I} z powodzeniem może być stosowana w badaniach faunistycznych.

Potencjalna różnorodność gatunkowa (I_p) oceniona w oparciu o wzór (85) jest następująca dla wartości przybliżonej:

$$I_p = \frac{1}{S} = \frac{1}{14} = 0,0714.$$

Tab. 20. Obliczanie dwiema metodami wskaźnika różnorodności gatunkowej Simpsona (I) dla zgrupowania ślepeków (*Diptera, Tabanidae*) gór departamentu Engadine w Szwajcarii (wg danych Bouvier, 1945).

Ranga gatunku	Gatunek	Liczba osobników	$n_i (n_i - 1)$	p_i^2
1	2	3	4	5
1	<i>Tabanus bromius</i> L.	787	618582	0,3920
2	<i>Tabanus glaucopsis</i> Mg.	68	4556	0,0029
3	<i>Hybomitra montana</i> Mg.	59	3422	0,0022
4	<i>Hybomitra aterrima</i> Mg.	56	3080	0,0020
5	<i>Philipomyia aprica</i> Mg.	52	2652	0,0017
6	<i>Tabanus maculicornis</i> Ztt.	46	2070	0,0013
7	<i>Haematopota pluvialis</i> (L.)	38	1406	0,0009
8	<i>Hybomitra lundbecki</i> Lyn.	34	1122	0,0007
9	<i>Hybomitra nigricornis</i> Ztt.	30	870	0,0006
10	<i>Hybomitra auripila</i> Mg.	26	650	0,0004
11	<i>Tabanus quatuornotatus</i> Mg.	19	343	0,0002
12	<i>Haematopota crassicornis</i> Ztt.	5	20	0,000016
13	<i>Atylotus rusticus</i> (L.)	5	20	0,000016
14	<i>Tabanus rupium</i> Br.	2	2	0,000003
$S = 14$		$N = 1257$ $N(N - 1) = 1578792$	$\sum n_i (n_i - 1) = 638794$ $\hat{I} = 0,4046$	$I = \sum_{i=1} p_i^2 = 0,4032$

Dla oceny opartej o wzór próbkowy wynosi ona

$$I_p = \frac{S \{\bar{n}_i (\bar{n}_i - 1)\}}{N(N - 1)} = \frac{14 (89,7857 \times 88,7857)}{1257 \times 1256} = 0,0707.$$

Różnica między przybliżoną a próbkową wartością oceny wynosi około 1%, może więc być uznana za nieistotną.

Tym samym można uznać, że:

$$\frac{[S \bar{n}_i (\bar{n}_i - 1)]}{N(N - 1)} = \frac{1}{S},$$

więc odwrotność liczby gatunków stanowi dobrą miarę potencjalnej różnorodności gatunkowej I_p . Wielkość ta może być z powodzeniem stosowana jako podstawa porównań różnorodności gatunkowej.

Wartość przekształcona I_p , zgodnie z wzorem (85) wynosi

$$I_p = 1 - I_p = 1 - 0,0714 = 0,9286,$$

zaś próbkowa różnorodność gatunkowa rzeczywista

$$I' = 1 - \hat{I} = 1 - 0,4046 = 0,5954.$$

Stopień odchylenia różnorodności gatunkowej rzeczywistej od potencjalnej zgodnie z wzorem (87) wynosi:

$$dI = \frac{100 I'}{I_p} = \frac{59,54}{0,9286} = 64,34\%.$$

Oznacza to, że zaobserwowana różnorodność gatunkowa zgrupowania ślepaków w górach departamentu Engadine w Szwajcarii jest około 36% niższa od potencjalnej.

Inne wskaźniki różnorodności gatunkowej i struktury zgrupowania

Piśmiennictwo poświęcone różnym, prostym miarom oceny różnorodności wewnętrznej i struktury zgrupowań jest bardzo bogate (WITKOWSKI 1970). Niektóre z nich są względnie łatwe do zastosowania, ponieważ do ich obliczenia wystarczają proste procedury rachunkowe. Do oceny różnorodności gatunkowej stosowane są również wskaźniki tzw. bogactwa gatunkowego, zaś do ocen struktury zgrupowań wskaźniki dominacji. W przeciwieństwie do omówionych poprzednio wskaźników Shannona i Weavera oraz Simpsona miary bogactwa mają charakter próbkowy. Oceniają one różnorodność fauny jako iloraz liczby gatunków (S) i wielkości próby (N).

Wskaźniki bogactwa gatunkowego (d) zaproponowano w czterech różnych odmianach. Dwie pierwsze przedstawił MARGALEF (1957) następująco:

$$(88) \quad d_1 = \frac{S}{N},$$

$$(89) \quad d_2 = \frac{S-1}{\log N}.$$

W analizach stosowane są ponadto:

$$(90) \quad d_3 = \frac{S}{\log N},$$

$$(91) \quad d_4 = \frac{S}{\sqrt{N}},$$

gdzie S – liczba gatunków w próbie,
 N – liczba osobników w próbie.

Do tej grupy należy cała rodzina wskaźników (WITKOWSKI 1970), oddających w sposób mało precyzyjny różnorodność zgrupowania zwierząt.

We wzorach tych uwarunkowanie wyniku przez wielkość próby jest założone ze względu na ich konstrukcję. W liczniku znajdują się wartości skończone, ograniczone pojemnością gatunkową badanych stanowisk, natomiast mianownik może przyjmować wartości nieskończone. Zależność tę można przedstawić na przykładzie (tab. 20). Obrazuje on zgrupowanie fauny analizowane na podstawie prób o rosnącej wielko-

ści N . Rosną również wartości pierwiastków przedstawiających liczby osobników w próbie. Liczba gatunków natomiast, zgodnie z krzywą gatunki–areał, po przekroczeniu punktu krytycznego wielkości próby, który zostaje osiągnięty przy $N = 100$ nie powiększa się dalej bez względu na przyrost materiału. Wartość wskaźnika bogactwa gatunkowego po krótkim okresie wzrostu, który ma miejsce na odcinku poprzedzającym punkt krytyczny, spada wraz z powiększaniem się próby. Wartość maksymalna tego wskaźnika jest uzyskiwana przy spełnieniu dwóch warunków:

1. Liczba gatunków wykazanych w próbie jest bliska lub równa ich liczbie rzeczywistej;

2. Wielkość próby jest najniższa przy spełnieniu warunku pierwszego.

O obu tych warunkach obserwator nie ma zwykle wystarczającej informacji.

Tab. 20. Zmiany wartości wskaźnika zróżnicowania wraz ze wzrostem wielkości próby (N – liczba osobników, S – liczba gatunków w próbie).

N	\sqrt{N}	S	S/\sqrt{N}
1	2	3	4
5	2,2361	2	0,8944
10^1	3,1623	5	1,5811
10^2	10,0000	20	2,0000
10^3	31,6228	20	0,5461
10^4	100,0000	20	0,2000
10^5	316,2278	20	0,0623

Podobne oceny uzyskuje się przy analizie pozostałych wskaźników bogactwa gatunkowego. Wobec znacznego obciążenia obu omawianych wyżej wskaźników wielkością próby nie nadają się one do ocen struktury wewnętrznej zgrupowań.

Inny ze wskaźników używanych do oceny struktur zgrupowania, wskaźnik dominacji D , nie wykazuje zależności od wielkości próby i przy dużych próbach wykazuje znaczną stabilność ocen. Informacja o strukturze zgrupowania, jaką uzyskujemy za pomocą tego wskaźnika ma jednak charakter ograniczony. Wartość D oceniana według wzoru:

$$(92) \quad D = \frac{n_{\max}}{N} 100$$

podaje jedynie udział w zgrupowaniu gatunku o największej liczebności (n_{\max}). Udział ten wskazuje w ogólnych zarysach na charakter struktury, nie daje jednak informacji o wzorze wewnętrznym, według którego jest ukształtowana frekwencja poszczególnych gatunków. Należy więc przyjąć, że wskaźnik dominacji, znany też pod nazwą wskaźnika Bergera-Parkera, nie nadaje się do oceny struktury wewnętrznej zgrupowań zwierzęcych.

Do wskaźników nie wykazujących zależności od wielkości próby należy między innymi wskaźnik średniego zróżnicowania (mid range diversity index) Q , którego wartość określana jest według wzoru

$$Q = 0,371S/\sigma.$$

Wskaźnik ten wykazuje znaczne zróżnicowanie wartości zależnie od struktury wewnętrznej zgrupowania, ponieważ w jego skład wchodzi odchylenie standardowe (σ), którego wartość jest z kolei uzależniona od różnic we frekwencji poszczególnych gatunków. Odchylenie standardowe stanowi tę charakterystykę rozkładu, która pozwala na ocenę rozmiaru stref zmienności wokół wartości średniej i tym samym charakteru samego rozkładu, na przykład stopnia jego spłaszczenia i rozciągnięcia. Relacja odchylenia względem wartości średniej stanowi podstawową informację statystyczną o badanym szeregu rozdzielczym. Mówi ona np. o tym, w jakich granicach znajduje się rzeczywista wartość średnia w porównaniu do określonej na podstawie próby. Odchylenie standardowe pozwala również na określenie prawdopodobieństwa wylosowania próby o określonym udziale danego gatunku. Trudno jest jednak ocenić, jaką wartość może mieć odwrotność tego wskaźnika, tym bowiem jest w istocie wskaźnik średniego zróżnicowania. Stanowi on wszak iloraz liczby gatunków podzielony przez strefę zmienności ich udziału. Sens biologiczny tego wskaźnika pozostaje niejasny.

Nową metodę oceny różnorodności gatunkowej przedstawił CIEŚLAK (1980). Zaproponował on wskaźnik D_c , będący iloczynem liczby gatunków (S) i zrównoważenia dominacji w zgrupowaniu (E_c)

$$(93) \quad D_c = S E_c .$$

Wskaźnik zrównoważenia dominacji E_c określony został jako stosunek rozkładu równomiernego do obserwowanego, określonego przez udział gatunków wchodzących w skład zgrupowania:

$$E_c = \frac{(d_1 + 2d_2 + 2d_3 \dots + nd_n) - 50}{N 50} ,$$

gdzie $d_1 \dots d_n$ – udział procentowy gatunków w zgrupowaniu,
2, 3 ... n – ranga gatunku w zgrupowaniu.

Wskaźnik ten zmienia się w zakresie $0 \leq E_c \leq 1,0$, przy czym wartość najwyższą uzyskuje wtedy, kiedy udziały wszystkich gatunków w zgrupowaniu są równe. Wtedy też

$$D_c = S,$$

czyli różnorodność jest określona liczbą gatunków. Przy rozkładach odbiegających od równomiernego wskaźnik $D_c < S$ będzie reprezentował pewną część liczby gatunków. To uzależnienie wartości wskaźnika od struktury zgrupowania z jednej, i liczby gatunków z drugiej strony, ma wpływ na uzyskane oceny. Wskaźnik ten nie doczekał się dotychczas szerszych analiz.

PORÓWNANIE SZEREGÓW EMPIRYCZNYCH I TEORETYCZNYCH

W wyniku uporządkowania według rang gatunków stwierdzonych w badanym materiale otrzymujemy szereg liczb malejących. Określają one liczebność lub udział gatunków w próbie. Szereg taki nazywamy empirycznym. W oparciu o charakterystyki statystyczne takich szeregów można budować rozkłady odpowiadające określonym założeniom biologicznym i matematycznym. Szeregi takie nazywamy teoretycznymi. Ich przeglądu dokonano w rozdziale „Analiza statystyczna ...”.

Mimo podobieństwa rozkładów empirycznych i zbudowanych na ich podstawie szeregów teoretycznych, ich zgodność wymaga udowodnienia. W tym celu formułuje się hipotezę statystyczną. Stanowi ją twierdzenie, zgodnie z którym struktura badanego zgrupowania, jaka występuje w przyrodzie (populacja generalna), odpowiada ustalonym rozkładowi teoretycznemu. Rozkład empiryczny określony na podstawie losowo pobranej próby odzwierciedla układ stosunków w badanym zgrupowaniu. Tym samym różnica między szeregiem empirycznym i teoretycznym jest nieistotna. Tak sformułowany pogląd stanowi statystyczną hipotezę zerową, którą weryfikujemy w ten sposób, że usiłujemy ją obalić.

Hipotezy statystyczne dzieli się na dwie grupy (HELLWIG 1965). Pierwsza z nich obejmuje pojedyncze wskaźniki lub charakterystyki ilościowe. Takie hipotezy nazywa się parametrycznymi. Druga grupa hipotez dotyczy rozkładów liczebności. Takie hipotezy nazywamy nieparametrycznymi. Wyróżnienie to ma podstawowe znaczenie przy poszukiwaniu metod weryfikacji hipotez. Podstawą takiej weryfikacji jest porównanie szeregów empirycznego i teoretycznego w oparciu o test zgodności. Przy dużym podobieństwie porównywanych szeregów również prawdopodobieństwo ich zgodności jest duże, nie ma wtedy podstaw do odrzucenia hipotezy zerowej, którą tym samym przyjmuje się za udowodnioną. Należy jednak pamiętać, że w oparciu o jeden rozkład empiryczny można niekiedy zbudować więcej niż jeden szereg teoretyczny, który będzie zgodny z danymi empirycznymi (POOLE 1974), ponieważ ich założenia matematyczne i biologiczne nie zawsze się wykluczają.

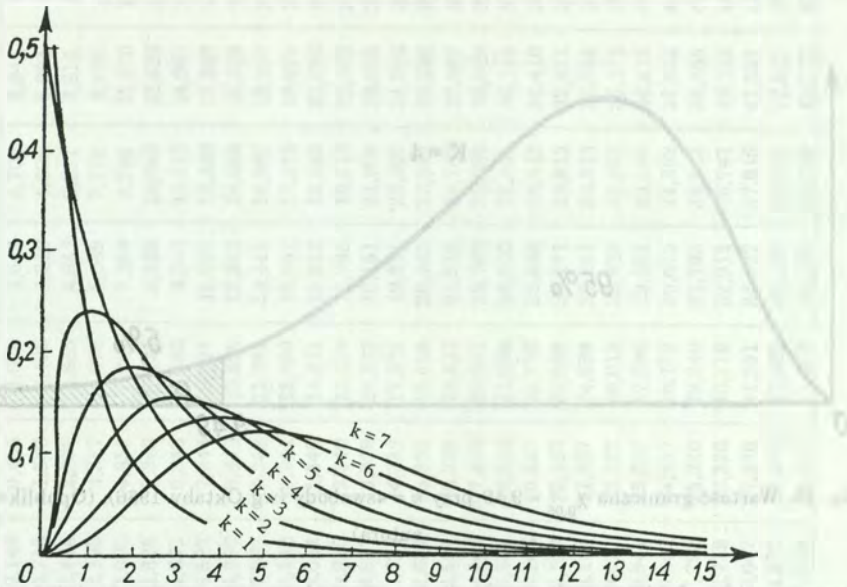
Test zgodności jest miarą służącą do porównywania szeregów empirycznych i teoretycznych. Stanowi go zmienna losowa, która może przybierać różne wartości. Rodzaj testu musi być dostosowany do charakteru badanych rozkładów. W przypadku szeregów obrazujących rozkład liczebności dane wyjściowe stanowią liczby całkowite osobników należących do określonych gatunków. Rozkłady takich liczb mają charakter nieciągły, ponieważ zmieniają się skokowo i nie mogą przybierać ułamkowych wartości pośrednich. Do porównywania takich rozkładów stosuje się test zgodności Pearsona znany pod nazwą chi-kwadrat. Przedstawia go następujący wzór:

$$(94) \quad \chi^2 = \sum_{i=1}^{i-S} \frac{(n_i - n'_i)^2}{n'_i},$$

gdzie n_i – liczebność (udział) i -tego gatunku w próbie,
 n'_i – estymowana z szeregu teoretycznego liczebność (udział) i -tego gatunku w próbie.

Chi-kwadrat jest zmienną losową; stanowi ją suma kwadratów standaryzowanych różnic między wartościami empirycznymi a teoretycznymi (OKTABA 1966). Znajomość rozkładu tej zmiennej losowej pozwala na badanie istotności różnic między porównywanymi szeregami.

Rozkład zmiennej losowej chi-kwadrat ma charakter ciągły; zależy on od liczby stopni swobody (k) badanego rozkładu empirycznego (rys. 17). Przy małej liczbie stopni swobody ($k = 1$ lub 2) rozkład ten jest zbliżony do krzywej hiperbolicznej. Przy dużej liczbie stopni swobody jest podobny do krzywej rozkładu normalnego.



Rys. 17. Krzywe gęstości rozkładu chi-kwadrat dla $k = 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7$ stopni swobody (wg Oktaby, 1966).
(Opublikowane za zgodą autora).

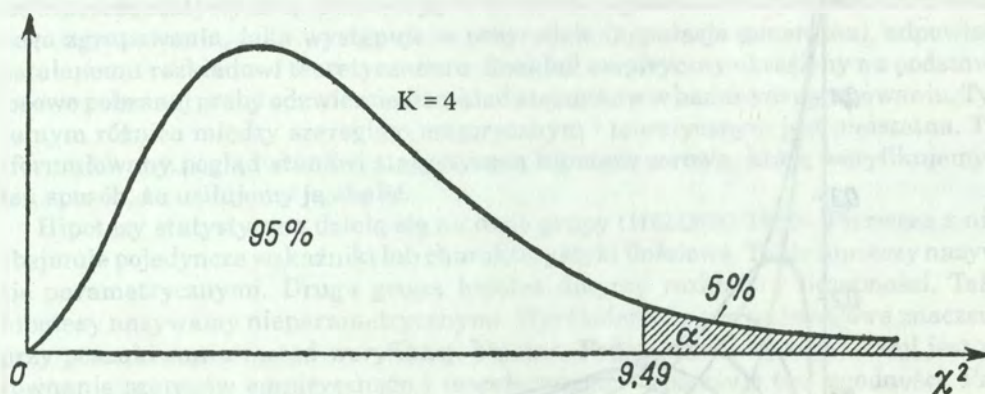
Liczba stopni swobody (k) jest określona liczbą wyrazów badanego rozkładu (r), przy czym $k = r - 1$. W przypadku szeregów teoretycznych, do budowy których zastosowano dodatkowo parametry otrzymane w oparciu o rozkład, liczba stopni swobody ulega dalszemu zmniejszeniu o liczbę tych parametrów. Liczba stopni swobody wynosi dla:

- | | |
|------------------------------------------|-------------|
| 1. szeregu postępu geometrycznego | $k = r - 2$ |
| 2. modelu przypadkowego podziału zasobów | $k = r - 1$ |
| 3. szeregu logarytmicznego | $k = r - 3$ |
| 4. szeregu lognormalnego | $k = r - 1$ |
| 5. rozkładu dwumianowego ujemnego | $k = r - 2$ |

Poziom istotności różnicy (α) jest następną wartością, którą należy wyznaczyć przy analizie wyniku testu zgodności. Poziom ten ustala badacz zależnie od tego, jaką pewność chce wiązać z oceną wyniku. Istotność różnicy jest określona poprzez prawdopodobieństwo wystąpienia większej wartości chi-kwadrat od uzyskanej. Przy założonym prawdopodobieństwie $\alpha = 0.05$ wyższa wartość różnicy może wystąpić

w pięciu przypadkach na 100, jest to więc poziom istotności 5-procentowy. Przy $\alpha = 0.01$ prawdopodobieństwo to wynosi jeden na 100, zaś przy $\alpha = 0.001$, jeden na 1000. Wybór stopnia istotności należy do badacza. Przy znanej liczbie stopni swobody i poziomie istotności można przeprowadzić dalszą analizę wyniku testu zgodności. Polega ona na poszukiwaniu odpowiedzi na pytanie, jakie jest prawdopodobieństwo znalezienia wyższej wartości chi-kwadrat od uzyskanej.

Tok związanego z tym postępowania przedstawił OKTABA (1966) na przykładzie



Rys. 18. Wartość graniczna $\chi_{0,05} = 9,49$ przy $k = 4$ swobody (wg Oktaby 1966). (Opublikowane za zgodą autora).

szeregu o $k = 4$ stopniach swobody i przy założonym poziomie istotności $\alpha = 0.05$. Rozkład prawdopodobieństwa dla określonych wartości chi-kwadrat przy $k = 4$ jest znany (rys. 18). Szczegółowe dane na ten temat zawierają dwie tabele. Pierwsza z nich (tab. 21) podaje wartości chi-kwadrat przy 1–30 stopniach swobody i szczegółowym określeniu prawdopodobieństwa z dokładnością do dwóch znaków po przecinku. Korzystamy z niej przy rozkładach o $k \leq 30$. W przypadku większych szeregów ($30 < k \leq 100$) wartości chi-kwadrat można odczytać z następnego zestawienia (tab. 22) przy mniejszych dokładnościach prawdopodobieństwa (α). W oparciu o te tabele należy wyznaczyć punkt krytyczny chi-kwadrat. W tym celu w tabeli 21 wyszukujemy w kolumnie odpowiadającej $\alpha = 0,05$ i w wierszu czwartym dla $k = 4$ wartość chi-kwadrat $\chi^2 = 9.488$. Wartość ta wprowadzona na wykres (rys. 18) określa punkt krytyczny rozkładu prawdopodobieństwa. Jest to wartość graniczna, odcinająca zbiór krytyczny chi-kwadrat; na wykresie reprezentuje go pole zakreskowane. Badaną hipotezę zerową odrzucamy wtedy, kiedy otrzymana z porównania szeregów wartość chi-kwadrat trafi do zbioru krytycznego, co można zapisać w postaci:

$$P(\chi^2 > 9,488) = 0,05.$$

Tab. 21. Rozkład chi-kwadrat

k	chi-kwadrat jako funkcja k i α													
	$\alpha = 0,99$	0,98	0,95	0,90	0,80	0,70	0,50	0,30	0,20	0,10	0,05	0,02	0,01	0,001
1	0,0 ³ 157	0,0 ³ 628	0,00393	0,0158	0,064	0,148	0,455	1,074	1,642	2,706	3,841	5,412	6,635	10,827
2	0,0201	0,0404	0,103	0,211	0,446	0,713	1,386	2,408	3,219	4,605	5,991	7,824	9,210	13,815
3	0,115	0,185	0,352	0,584	1,005	1,424	2,366	3,665	4,642	6,251	7,815	9,837	11,341	16,268
4	0,297	0,429	0,711	1,064	1,649	2,195	3,357	4,878	5,989	7,779	9,488	11,668	13,277	18,465
5	0,554	0,752	1,145	1,610	2,343	3,000	4,351	6,064	7,289	9,236	11,070	13,388	15,086	20,517
6	0,872	1,134	1,635	2,204	3,070	3,828	5,348	7,231	8,558	10,645	12,592	15,033	16,812	22,457
7	1,239	1,564	2,167	2,833	3,822	4,671	6,346	8,383	9,803	12,017	14,067	16,622	18,475	24,322
8	1,646	2,032	2,733	3,490	4,594	5,527	7,344	9,524	11,030	13,362	15,507	18,168	20,090	26,125
9	2,088	2,532	3,325	4,168	5,380	6,393	8,343	10,656	12,242	14,684	16,919	19,679	21,666	27,877
10	2,558	3,059	3,940	4,865	6,179	7,267	9,342	11,781	13,442	15,987	18,307	21,161	23,209	29,588
11	3,053	3,609	4,576	5,578	6,989	8,148	10,341	12,899	14,631	17,275	19,675	22,618	24,725	31,264
12	3,571	4,178	5,226	6,304	7,807	9,034	11,340	14,011	15,812	18,549	21,026	24,054	26,217	32,909
13	4,107	4,765	5,892	7,042	8,634	9,926	12,340	15,119	16,985	19,812	22,362	25,472	27,688	34,528
14	4,660	5,368	6,571	7,790	9,467	10,821	13,339	16,222	18,151	21,064	23,685	26,873	29,141	36,123
15	5,229	5,985	7,261	8,547	10,307	11,721	14,339	17,322	19,311	22,307	24,996	28,259	30,578	37,697
16	5,812	6,614	7,962	9,312	11,152	12,624	15,338	18,418	20,465	23,542	26,296	29,633	32,000	39,252
17	6,408	7,255	8,672	10,085	12,002	13,531	16,338	19,511	21,615	24,769	27,587	30,995	33,409	40,790
18	7,015	7,906	9,390	10,865	12,857	14,440	17,338	20,601	22,760	25,989	28,869	32,346	34,805	42,312
19	7,633	8,567	10,117	11,651	13,716	15,352	18,338	21,689	23,900	27,204	30,144	33,687	36,191	43,820
20	8,260	9,237	10,851	12,443	14,578	16,266	19,337	22,775	25,038	28,412	31,410	35,020	37,566	45,315
21	8,897	9,915	11,591	13,240	15,445	17,182	20,337	23,858	26,171	29,615	32,671	36,343	38,932	46,797
22	9,542	10,600	12,338	14,041	16,314	18,101	21,337	24,939	27,301	30,813	33,924	37,659	40,289	48,268
23	10,196	11,293	13,091	14,848	17,187	19,021	22,337	26,018	28,429	32,007	35,172	38,968	41,638	49,728
24	10,856	11,992	13,848	15,659	18,062	19,943	23,337	27,096	29,553	33,196	36,415	40,270	42,980	51,179
25	11,524	12,697	14,611	16,473	18,940	20,867	24,337	28,172	30,675	34,382	37,652	41,566	44,314	52,620
26	12,198	13,409	15,379	17,292	19,820	21,792	25,336	29,246	31,795	35,563	38,885	42,856	45,642	54,052
27	12,879	14,125	16,151	18,114	20,703	22,719	26,336	30,319	32,912	36,741	40,113	44,140	46,963	55,476
28	13,565	14,847	16,928	18,939	21,588	23,647	27,336	31,391	34,027	37,916	41,337	45,419	48,278	56,893
29	14,256	15,574	17,708	19,768	22,475	24,577	28,336	32,461	35,139	39,087	42,557	46,693	49,588	58,302
30	14,953	16,306	18,493	20,599	23,364	25,508	29,336	33,530	36,250	40,256	43,773	47,962	50,892	59,703

Tab. 22. Rozkład chi-kwadrat

k	chi-kwadrat jako funkcja k i α					
	$p = 0,900$	0,500	0,100	0,050	0,010	0,001
1	0,016	0,455	2,71	3,84	6,63	10,83
2	0,211	1,39	4,61	5,99	9,21	13,82
3	0,584	2,37	6,25	7,81	11,34	16,27
4	1,06	3,36	7,78	9,49	13,28	18,47
5	1,61	4,35	9,24	11,07	15,09	20,52
6	2,20	5,35	10,64	12,59	16,81	22,46
7	2,83	6,35	12,02	14,07	18,48	24,32
8	3,49	7,34	13,36	15,51	20,09	26,13
9	4,17	8,34	14,68	16,92	21,67	27,88
10	4,87	9,34	15,99	18,31	23,21	29,59
11	5,58	10,34	17,28	19,68	24,73	31,26
12	6,30	11,34	18,55	21,03	26,22	32,91
13	7,04	12,34	19,81	22,36	27,69	34,53
14	7,79	13,34	21,06	23,68	29,14	36,12
15	8,55	14,34	22,31	25,00	30,58	37,70
16	9,31	15,34	23,54	26,30	32,00	39,25
17	10,09	16,34	24,77	27,59	33,41	40,79
18	10,86	17,34	25,99	28,87	34,81	42,31
19	11,65	18,34	27,20	30,14	36,19	43,82
20	12,44	19,34	28,41	31,41	37,57	45,32
21	13,24	20,34	29,62	32,67	38,93	46,80
22	14,04	21,34	30,81	33,92	40,29	48,27
23	14,85	22,34	32,01	35,17	41,64	49,73
24	15,66	23,34	33,20	36,42	42,98	51,18
25	16,47	24,34	34,38	37,65	44,31	52,62
26	17,29	25,34	35,56	38,89	45,64	54,05
27	18,11	26,34	36,74	40,11	46,96	55,48
28	18,94	27,34	37,92	41,34	48,28	56,89
29	19,77	28,34	39,09	42,56	49,59	58,30
30	20,60	29,34	40,26	43,77	50,89	59,70
40	29,05	39,34	51,81	55,76	63,69	73,40
50	37,69	49,33	63,17	67,50	76,15	86,66
60	46,46	59,33	74,40	79,08	88,38	99,61
70	55,33	69,33	85,53	90,53	100,43	112,32
80	64,28	79,33	96,58	101,88	112,33	124,84
90	73,29	89,33	107,57	113,15	124,12	137,21
100	82,36	99,33	118,50	123,34	135,81	149,45

Gdy wartość zmiennej losowej trafi do strefy położonej poza zbiorem krytycznym, więc do zbioru zgodnego, reprezentowanego na wykresie przez pole białe, nie ma podstaw do odrzucenia hipotezy zerowej, zakładającej zgodność porównywanych rozkładów.

P r z y k ł a d . HELLOWIG (1965) przedstawia analizę dwóch szeregów rozdzielczych, obrazujących częstotliwość pewnego wydarzenia: empirycznego (n_i) i teoretycznego (n'_i). Ten drugi zbudowano w oparciu o model rozkładu normalnego. Tym samym przedmiotem weryfikacji jest hipoteza zerowa określająca rozkład częstości badanej cechy jako normalny. Po obliczeniu częstości teoretycznych w oparciu o wzór krzywej normalnej zbudowano zestawienie (tab. 23). Zawiera ona w kolejnych kolumnach wyrazy szeregu empirycznego (n_i), teoretycznego (n'_i), następnie różnice między nimi, ich kwadraty i w ostatniej kolumnie kwadraty zestandaryzowane przez podzielenie ich przez częstotliwość estymowaną z rozkładu teoretycznego. Suma wyrazów ostatniej kolumny daje poszukiwaną wartość chi-kwadrat.

Tab. 23. Porównanie szeregu empirycznego i teoretycznego testem zgodności chi-kwadrat (wg Hellwiga, 1965 nieco zmienione). (Opublikowane za zgodą autora).

Częstotliwość wydarzeń		$n_i - n'_i$	$(n_i - n'_i)^2$	$\frac{(n_i - n'_i)^2}{n'_i}$
zaobserwowana n_i	obliczona z rozkładu n'_i			
1	2	3	4	5
10	10,5	-0,5	0,25	0,02
22	23,6	-1,6	2,56	0,11
47	52,4	-5,4	29,16	1,56
101	83,9	17,1	292,41	3,49
110	104,8	5,2	27,04	0,26
96	97,0	-1,0	1,00	0,01
55	68,1	-13,1	171,61	2,52
29	36,7	-7,7	59,29	1,62
15	15,7	-0,7	0,49	0,03
15	5,2	9,8	96,04	18,47
$r = 500$	$r' = 497,9$			$\chi^2 = 27,09$

Dalsza weryfikacja hipotezy zerowej wymaga ustalenia poziomu istotności różnicy. Jako jej wartość przyjęto $\alpha = 0,05$. Liczba stopni swobody przy połączeniu dwóch wyrazów na obu krańcach rozkładu (patrz tabela) wynosi $k = 10 - 1 = 9$. Dla takich warunków punkt krytyczny rozkładu chi-kwadrat odczytamy z tabeli 21 wynosi

$$\chi_0^2 = 16,919.$$

Jeśli stwierdzona empirycznie wartość chi-kwadrat spełnia nierówność

$$\chi^2 > \chi_0^2,$$

to badaną hipotezę zerową należy odrzucić.

W badanym przypadku

$$27,09 > 16,92,$$

tym samym postawioną hipotezę musimy odrzucić, ponieważ badane rozkłady nie są ze sobą zgodne.

Prostym sposobem oceny wartości chi-kwadrat, uzyskanej przy porównaniu rozkładów jest określenie prawdopodobieństwa, z jakim może wystąpić stwierdzona różnica. Dla omawianego przykładu wyszukujemy w wierszu odpowiadającemu $k = 9$ wielkość najbliższą badanej chi-kwadrat (27,09). Występuje ona w kolumnie ostatniej, co oznacza, że wartość taka może wystąpić z prawdopodobieństwem bliskim $\alpha = 0,001$, czyli taki przypadek może się zdarzyć jeden raz na 1000 zbadanych prób.

Zgodność rozkładów przyjmuje się zwykle przy prawdopodobieństwie $\alpha > 0,5$, przy czym im wartość chi-kwadrat ma prawdopodobieństwo wystąpienia bliższe $\alpha = 0,99$, tym większa jest pewność zgodności rozkładów.

0,99	0,95	0,90	0,85	0,80	0,75	0,70	0,65	0,60	0,55	0,50	0,45	0,40	0,35	0,30	0,25	0,20	0,15	0,10	0,05	0,01	0,001	
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	6,523
1,645	1,960	2,330	2,576	2,878	3,090	3,291	3,493	3,695	3,897	4,099	4,301	4,503	4,705	4,907	5,109	5,311	5,513	5,715	5,917	6,119	6,321	

PIŚMIENNICTWO

- ALLEN T. H., WYLETO E. P. 1984. A hierarchical model for the complexity of plant communities. *J. theor. Biol.*, **101**, 4: 603–661.
- ARRHENIUS O. 1923. Statistical investigations in the constitution of plant associations. *Ecology*, **4**: 68–73.
- BALOGH J. 1958. *Lebensgemeinschaften der Landtiere*. Verlag der Ungarischen Akademie der Wissenschaften, Budapest; Akademie Verlag, Berlin.
- BASHARIN G. P. 1959. On a statistical estimate for the entropy of a sequence of independent random variables. *W: Theory of probability and its applications* (red. N. ARTIN). **4**, Society for Industrial and applied Mathematics, Philadelphia: 333–336.
- BEKLEMISHEV W. 1928. Der Organismus und die Biocoenose (zum Problem der Individualität in der Biozoenologie). *Trav. Inst. rech. biol. Stat. Biol. Inst. Univ. Perm, Perm*, **1**: 145–149.
- BOUVIER G. 1945. Les Tabanides de la Suisse. *Mitt. schweiz. entom. Ges.*, **19**, 10: 409–466.
- BRILLOUIN L. 1962. *Science and information theory*. Academic Press, New York.
- BULMER M. G. 1974. On fitting the Poisson lognormal distribution to species-abundance data. *Biometrics*, **30**: 101–110.
- CAILLEUX A. 1952. *Richesse des flores; physiologie et evolution* (manuskrypt).
- CHRISTINE A., GILL D. N., JOENES D. N. 1979. Bayesian estimation of Shannon's index of diversity. *Biometrika*, **66**, 1: 81–85.
- CIESLAK M. 1980. Propozycja określenia struktury dominacji i różnorodności gatunkowej zespołów. *Wiad. ekol.*, **26**, 2: 141–150.
- COHEN J. E. 1968. Alternative derivations of a species-abundance relation. *Amer. Natur.*, **102**: 165–172.
- COLINVAUX P. A. 1973. *Introduction to ecology*. John Wiley and Sons Inc., New York, USA, London, England.
- CONNOR E. F., MCCOY E. D. 1979. The statistics and biology of species-area relationship. *Am. Nat.*, **113**: 791–833.
- CORBET A. S. 1942. The distribution of butterflies in the Malay Peninsula. *Proc. roy. ent. Soc. Lond.*, **A**, **16**: 101–116.
- DAHL F. 1909. Die alte und die neue faunistische Forschung. *Zool. Anz.*, Berlin, **35**: 97–101.
- DAHL F. 1921–1923. *Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie*. VEB G. Fischer, Jena.
- DZIECZKOWSKI A. 1988. Zespoły ślimaków (*Gastropoda*) zbiorowisk leśnych Polski, studium ekologiczne. *Prace Komisji Biologicznej PTPN*, **68**, 117 pp., 14 ff, 45 tt.
- EBERHARDT L. L. 1969. Some aspects of species diversity models. *Ecology*, **50**, 3: 503–505.
- ELTON C. H. 1927. *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, Ltd., London.
- ELTON C. S. 1958. *The ecology of invasions by plants and animals*. Methuen and Co Ltd., London.
- ENGEN S. 1979. Stochastic abundance models in ecology. *Biometrics*, **35**: 331–338.
- FISHER R. A., CORBET A. S., WILLIAMS C. B. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. anim. Ecol.*, **12**: 42–58.
- FREY A. 1928. Anwendung graphischer Methoden in der Pflanzensoziologie. In *Abderhalden Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, **11**, 5: 203–232, Urban und Schwarzenberg, Berlin.
- GÓRNY M., GRŪM L. (ed.) 1981. *Metody stosowane w zoologii gleby*. PWN, Warszawa.
- GUNAROVA V. 1970. Sezonna dynamika ovodov (*Tabanidae*, *Diptera*) na hovädzom dobytku vo Vychodoslovenskom Kraji. *Acta Rer. Natur. Mus. Nat. Slov.*, Bratislava, **16**, 2: 45–110.
- HAIRSTON N. 1969. On relative abundance of species. *Ecology*, **50**: 1091–1094.
- HARVEY P. H., COLWELL R. K., SILVERTOWN J. W., MAY R. M. 1983. Null models in ecology. *Annual Rev. Ecol. Syst.*, **14**: 189–211.
- HELLWIG Z. 1965. *Elementy rachunku prawdopodobieństwa i statystyki matematycznej*. PWN, Warszawa.
- HOLGATE P. 1969. Species frequency distributions. *Biometrika*, **56**: 651–660.
- HUFLEJT T., KARWOWSKI A. T. 1981. *Metody badania przestrzennego rozmieszczenia fauny glebowej*. *W: Metody stosowane w zoologii gleby* (red. M. GÓRNY, L. GRŪM). PWN, Warszawa: 89–133, 8 tt., 15 ff.
- HULBERT S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology*, **52**: 577–586.
- HURD L. E., EISENBERG R. M. 1984. Experimental density manipulations of the predator *Tenodera sinensis* (*Orthoptera: Mantidae*) in an old-field community. II. The influence of mantids on arthropod community structure. *J. Anim. Ecol.*, **53**, 3: 955–967.
- HUTCHINSON G. E. 1953. The concept of pattern in ecology. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* **105**: 1–12.
- HUTCHINSON G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.*, **93**: 145–159.

- HUTCHINSON G. E. 1967. A Treatise on Limnology. Wiley, New York.
- JURISOO V. 1964. Agroecological studies on leafhoppers (*Auchenorhyncha*, *Homoptera*) and bugs (*Heteroptera*) at Ekensgard Farm in the province of Helsingland. Nat. Inst. Plant. Prot. Contr., **13**, 101, 147 pp.
- KASPRZAK K. 1981. Wybrane zagadnienia podstaw statystyki matematycznej. W: Metody stosowane w zoologii gleby (red. M. GÓRNY i L. GRÜM). PWN, Warszawa: 31–88, 16 ff., 8 tt.
- KASPRZAK K., NIEDBALA W. 1981. Wskaźniki biocenotyczne stosowane przy porządkowaniu i analizie danych w badaniach ilościowych. W: Metody stosowane w zoologii gleby (red. M. GÓRNY i L. GRÜM). PWN, Warszawa: 397–416, 1 tab., 5 ff.
- KEMPTON R. A. 1976. Models and statistics for species diversity. *Nature*, **262**: 818–820.
- KEMPTON R. A., WEDDEBURN W. M. 1978. A comparison of three measures of species diversity. *Biometrics*, **34**: 25–37.
- KILBURN P. D. 1966. Analysis of the Species-Area Relation, *Ecology*, **47**: 831–843.
- KLAUSNITZER B. 1987. Ökologie der Grosstadtfauna. VEB G. Fischer Verlag, Jena.
- KOHN A. J. 1968. Microhabitats, abundance and food of *Conus* on atoll reefs in the Maldives and Chagos Islands. *Ecology*, **49**: 1046–1062.
- KYLIN H. 1926. Über Begriffsbildung und Statistik in der Pflanzensoziologie. *Bot. Not.*, 1926: 81–180.
- LATTIN DES G. 1967. Grundriss der Zoogeographie. VEB G. Fischer, Jena.
- LITYŃSKI A. 1938. Biocenoza i biosocjacja, przyczynek do ekologii zespołów fauny wodnej. *Arch. Hydrob. Ryb.*, **9**: 167–208.
- LLOYD M., ZARR H., KARR J.R. 1968. On the calculation of Information-theoretical Measures of Diversity. *Amer. midl. Nat.*, **79**, 2: 257–272.
- LOKSA I. 1956. Die zöologische Untersuchung von Kollembolen in einer ungarischen *Querceto-Potentilletum albae* – Assoziation. *Acta Zool.*, **2**: 199–242.
- LUECKE C., O'BRIEN W. J. 1983. The effect of Heterocope predation on zooplankton communities in arctic ponds. *Limnology and Oceanography*, **28**, 2: 367–377., 6 ff., 3 tt.
- ŁUCZAK J., PROT E. 1967. Zagadnienia ekologii zwierząt. PWN, Warszawa.
- ŁUCZAK J., WIERZBOWSKA T. 1981. Metody analizy zoocenologicznej. W: Metody stosowane w zoologii gleby (red. M. GÓRNY i L. GRÜM). PWN, Warszawa: 417–436, 4 tt., 3 ff.
- MACARTHUR R. H. 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology*, **36**: 533–536.
- MACARTHUR R. H. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci., USA*, **43**: 293–295.
- MACARTHUR R. H., WILSON E. O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, **17**: 373–387.
- MACMAHON J. A., SCHIMPF D. J., ANDERSEN D. C., SMITH K. G., BAYN R. L., jr 1981. An Organism – centered Approach to some Community and Ecosystem Concepts. *J. Theor. Biol.*, **88**: 287–307.
- MARGALEF R. 1957. La teoria de la informacion en ecologia. *Mem. Real. Acad. Ciencias y Artes de Barcelona*, **32**: 373–449.
- MARGALEF R. 1958. Information theory in ecology. *General Systems*, **3**: 36–71.
- MAY R. M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. In: *Ecology and evolution of communities* (red. M.L. CODY, J.M. DIAMOND). The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., London: 81–120.
- MOUND L. A., WALOFF N. (ed.) 1978. Diversity of Insect Faunas. *Symp. Roy. Ent. Soc. London*, London, **9**: 204 pp.
- ODUM E. P. 1972. Ecosystem Theory in relation to man. W: *Ecosystem Structure and function*. Oregon State University Press, Corvallis: 11–23.
- OKTABA W. 1966. Elementy statystyki matematycznej i metodyka doświadczalnictwa. PWN, Warszawa.
- OLECHOWICZ E. 1984. Herb layer entomofauna of different forest ecosystems in the Kampinos Forest and its participation in cycling of elements. *Ekol. pol.*, **32**: 43–60.
- PATTEN C. B. 1962. Species diversity in net phytoplankton of Ravitan Bay. *J. mar. Res.*, **20**: 57–75.
- PIELOU D. P., VERMA A. N. 1968. The arthropod fauna associated with the birch bracket fungus, *Polyphorus betulinus*, in eastern Canada. *Canad. Entomol.*, **100**: 1179–1199.
- PIELOU E. C. 1966. Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and misuse. *Amer. Natur.*, **100**: 463–465.
- PIELOU E. C. 1969. An introduction to mathematical ecology. Wiley-Interscience, New York.
- PIELOU E. C. 1974. Population and community ecology. Gordon and Breach Science Publishers, New York.
- PIELOU E. C. 1976. Ecological diversity. New York.

- PISARSKI B., TROJAN P. 1976. Wpływ urbanizacji na entomofaunę. W: Entomologia a ochrona środowiska Wisła 1974. PWN, Warszawa.
- POOLE R. W. 1974. An Introduction to quantitative ecology. McGraw-Hill Series in Population Biology, New York.
- POLIŃSKI W. red. 1921–1929. Podręcznik do zbierania i konserwowania zwierząt. Warszawa.
- PRESTON F. W. 1948. The commonness and rarity of species. Ecology, **29**: 254–283.
- PRESTON F. W. 1962 a. The canonical distribution of commonness and rarity. Part I. Ecology, **43**: 185–215.
- PRESTON F. W. 1962 b. The canonical distribution of commonness and rarity. Part II. Ecology, **43**: 410–432.
- RAJSKI A. 1965. Faunistyka a ekologia. Prz. zool., **3**: 247–250.
- RAO C. R. 1971. Some comments on the logarithmic distribution in the analysis of insect trap data. W: Statistical Ecology. McGraw-Hill, New York.
- RIGLER F. H. 1975. The concept of energy flow and nutrient flow between trophic levels. W: Unifying concepts in ecology (red. W. H. van DOBBEN, R. H. LOWE-McCONNELL). Dr W. Junk B. V. Publishers The Hague: 15–26., 4 ff.
- ROBERTS R. H. 1972. The effectiveness of several types of Malaise traps for the collection of *Tabanidae* and *Culicidae*. Mosq. News **32**, 4: 542–547.
- ROMELL L. G. 1925. Om inverkan av växtsamhällenas struktur på växtsamhällsstatistikens resultat. Bot. Not., 1925: 253–298.
- ROUTLEDGE R. D. 1984. Estimating ecological components of diversity. Oikos, **42**: 23–29.
- SAUNDERS A. A. 1936. Ecology of the birds of Quaker Run Valley, Allegany State Park, New York. N.Y. State Mus. Handbook, **16**: 1–174.
- SHANNON C. E. WEAVER W. 1949. The mathematical theory of communication. Urbana, University of Illinois Press, 117 pp.
- SIMBERLOFF D. S. 1978. Colonisation of islands by insects: immigration, extinction and diversity. Symp. roy. ent. Soc., London, **9**: 139–153., 6 ff.
- SIMPSON B. B. 1989. Biological diversity in the context of ecosystem structure and function. (Manuskrypt).
- SIMPSON E. H. 1949. Measurement of diversity. Nature, **163**: 688.
- STARKE H. 1954. Beitrag zur Dipteren-fauna der Oberlausitz, Familien: *Syrphidae*, *Tabanidae* und *Asilidae*. Abh. Naturk. Mus., Görlitz, **34**: 85–100.
- SUGIHARA G. 1981. $S = CA^z$, $z \approx 1/4$: a reply to CONNOR and McCoy. Am. Nat. **117**: 790–793.
- SUŠKIN P. P. 1925. Zoologičeskije oblasti Sredniej Sibiri i bližajščich častej nagornoj Azii i opyt istorii sovremennoj fauny Palearktičeskoj Azii. Bjułl. Mosk. Obšč. Ispyt. Prir., **34**: 7–86.
- ŠEVČENKO V. V. 1961. Slepni Kazachstana (*Diptera*, *Tabanidae*). Izd. A. N. Kazachskoj SSR, Alma-Ata.
- ŠTEGMAN B. K. 1938. Osnovy ornitogeografičeskogo delenijsja Palearktiki. Izd. A. N. SSSR, Fauna SSSR, **1**, 2.
- TAYLOR L. R. 1978. Bates, Williams, Hutchinson – a variety of diversities. Symp. roy. ent. Soc. London, **9**: 1–18, 16 ff., 1 tab.
- THIENEMANN A. 1925. Grundsätze für die faunistische Erforschung der Heimat. Beitr. Heimatforsch. Schl.-Holstein, Nordelbingen, **4**: 210–224.
- TISCHLER W. 1955. Synökologie der Landtiere. G. Fischer Verlag. Stuttgart.
- TROJAN P. 1958. The ecological niches of certain species of horseflies (*Diptera*, *Tabanidae*) in the Kampinos forest near Warsaw. Ekol. pol. A, **6**, 2: 53–128.
- TROJAN P. 1980a. Association structure as indicator of the ecosystem homeostasis. Kongr. Tagungsber. Martin-Luther Univ., Halle, **5**: 50–56.
- TROJAN P. 1980b. Współczesne problemy faunistyki. Wiad. entomol., **1**, 1: 3–14.
- TROJAN P. 1981. Diptera Tabanomorpha of Warsaw and Masovia. Memorabilia zool., **35**: 3–31, 5 ff., 12 tt.
- TROJAN P. 1984. Ecosystem homeostasis. PWN, Warszawa; Dr W. Junk Publishers, The Hague.
- TROJAN P. 1989. Bug (*Heteroptera*) associations in the agricultural landscape of Great Poland. Ekol. Pol., **37**, 1–2: 135–155, 1 fig., 11 tt.
- UCHMAŃSKI J. 1988. Modele wielogatunkowych układów ekologicznych. Wiad. ekol., **34**, 3: 255–281.
- UDVARDY M. D. F. 1978. Zoogeografia dynamiczna ze szczególnym uwzględnieniem zwierząt lądowych. PWN, Warszawa.
- USHER M. B. 1976. Review: Ecological diversity by E. C. Pielou. Wiley-International: New York and London, 1976. Nature, **264**: 298.
- VIOLOVICH N. A. 1968. Slepni Sibirii. Izd. Nauka, Novosibirsk.
- WEBB D. J. 1974. The statistics of relative abundance and diversity. J. theor. Biol., **43**: 277–292.
- WHITTAKER R. H. 1972. Evolution and measurements of species diversity. Taxon, **21**: 213–251.

WILLIAMS C. B. 1964. Patterns in the Balance of Nature. Acad. Press, London and New York.

WITKOWSKI Z. 1970. Zagadnienia różnorodności gatunkowej w badaniach biocenotycznych. Wiad. ekol., 16: 118-131.

WITKOWSKI Z. 1978. Wpływ wyboru kryterium oceny pozycji gatunku w zespole na wartość wskaźnika różnorodności gatunkowej. Wiad. ekol., 24, 4: 391-398.

SPIS TREŚCI

ZADANIA ANALIZY FAUNISTYCZNEJ	3
FAUNA JAKO PRZEDMIOT ANALIZY STRUKTURALNEJ	10
DANE EMPIRYCZNE I SPOSÓB ICH PREZENTACJI	15
OCENA LICZBY GATUNKÓW METODĄ REGRESJI	22
Biologiczny i matematyczny aspekt problemu	22
Krzywa Arrheniusa	25
Inne krzywe gatunki-areal	31
Dyskusja metody regresji	39
ANALIZA STATYSTYCZNA STRUKTURY ZGRUPOWAŃ ZWIERZĄT	41
Pojęcie struktury zgrupowania	41
Szereg postępu geometrycznego	44
Model przypadkowego podziału zasobów	48
Szereg logarytmiczny	53
Szereg lognormalny	61
Rozkład dwumianowy ujemny	69
OCENA RÓŻNORODNOŚCI GATUNKOWEJ FAUNY	84
Problem fanistyczny i jego uwarunkowanie matematyczne	84
Wskaźnik różnorodności gatunkowej Shannona i Weavera	86
Wskaźnik różnorodności gatunkowej Simpsona	102
Inne wskaźniki bogactwa gatunkowego i struktury zgrupowania	107
PORÓWNANIE SZEREGÓW EMPIRYCZNYCH I TEORETYCZNYCH	110
PIŚMIENICTWO	117

PL ISSN 0076-6372
ISBN 83-85192-18-2