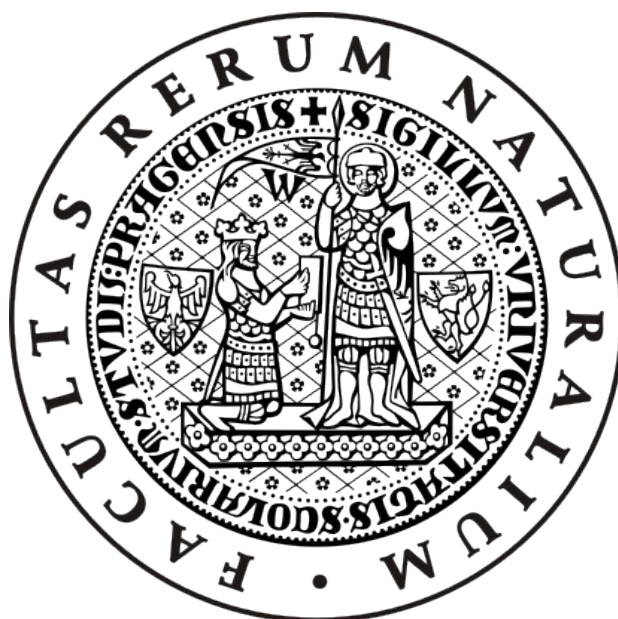


**Univerzita Karlova v Praze  
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie

**BAKALÁŘSKÁ PRÁCE**

**Ekologické významy makroekologických patrností (patterns) a indexů**



**Robert Pacák**

**Vedoucí závěrečné práce: Mgr. Arnošt Leoš Šizling, Ph.D.**

**Praha 2014**

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně za použití zdrojů uvedených v seznamu literatury.

V Praze dne 13.5. 2014

Robert Pacák

## **Poděkování**

Rád bych poděkoval především svému školiteli, Mgr. Arnoštu Leoši Šizlingovi, Ph.D. za jeho trpělivost a ochotu při četných konzultacích. Dále bych rád poděkoval všem zúčastněným na makroekologických seminářích, kteří mi pomáhali při orientaci v ekologických otázkách. V neposlední řadě děkuji své rodině a přátelům.

## **Abstrakt**

Ekologické patterns a indexy jsou často užívaným a silně informativním nástrojem, kterým se dají vyjádřit jinak těžko představitelná ekologická fakta. Takovým zjednodušením komplexní biologické skutečnosti se ovšem vystavujeme nebezpečí, že pouhé číslo-výsledek nebude mít dostatečnou výpovědní hodnotu o reálné situaci. Proto je naprosto nezbytné do hloubky rozumět matematicko ekologickému základu všech indexů a vztahů, které se při výzkumu rozhodneme použít. Tato práce se bude zabývat především indexy a vztahy pro vyjádření biodiverzity a jejich možnými ekologickými interpretacemi v makroekologii.

**Klíčová slova:** Ekologické patterns, indexy, matematická ekologie, biodiverzita, makroekologie

## **Abstract**

Ecological patterns and indices are often used and highly informative tool, which could express otherwise hardly conceivable ecological facts by poor numerical figures. When using simplification of the complex biological reality, however, we take a risk that the mere number-result will not have sufficient predictive value. Therefore, it is imperative to deeply understand to the mathematical ecological basis of all indices and equations that we decide to apply in our research. This paper will deal primarily with indices and equations for expression biodiversity and their potential environmental meanings in macroecology.

**Key words:** Ecological patterns, similarity indices, mathematical ecology, biodiversity, macroecology

# Obsah

Úvod.....	6
1. První kapitola: Biodiverzita.....	7
1.1. Teorie biodiverzity v současnosti.....	7
1.2. Měření diverzity.....	8
1.3. Gama diverzita .....	10
1.4. Alfa diverzita .....	10
1.4.1. Alfa t.....	11
1.4.2. Alfa d.....	12
1.4.3. Alfa R.....	12
1.4.4. Spojitost mezi $\alpha t$ a $\alpha R$ .....	13
1.5. Beta diverzita.....	13
1.5.1. Beta aditivní.....	14
1.5.2. Beta multiplikativní.....	15
1.5.2.1. Beta t.....	15
1.5.2.2. Beta d.....	16
1.5.2.3. Beta R.....	16
1.6. Nezávislost a „The true diversity“ .....	17
1.7. Ekologické aplikace.....	18
1.8. Spojitost s indexy diverzity.....	19
2. Druhá kapitola: Indexy diverzity.....	20
2.1. Beta diverzita pro presence-absence data.....	20
2.2. Kritéria indexů.....	21
2.2.1. Symetrie.....	21
2.2.2. Homogenita.....	21
2.2.3. Nezávislost na nestedness.....	21
2.2.4. Tranzitivita.....	22
2.3. Vybrané Indexy diverzity.....	23
2.3.1. Whittakerův index $\beta_w$ .....	23
2.3.2. Codyho index $\beta_c$ .....	23
2.3.3. Index diverzity Wilson & Shmida $\beta_t$ .....	24
2.3.4. Jaccardův index $\beta_J$ .....	24
2.3.5. Sorensenův index $\beta_{sor}$ .....	25
2.3.6. Simpsonův index $\beta_s$ .....	25
2.4. Používanost indexů.....	26
2.5. Limitace užívání indexů.....	27
2.6. Indexy diverzity a indexy nestedness.....	28
Závěr.....	32
Seznam použité literatury.....	34

## Úvod

Diverzita je pojem, který je široce využíván v mnoha vědních oborech, málokde je ovšem přesně definován. Přestože biologie je silná exaktní věda, mnoho biologů tento pojem interpretuje spíše intuitivně. Pokud bychom ovšem chtěli diverzitu čistě a správně nadefinovat, museli bychom opustit biologickou sféru a nahlédnout do samotného matematického základu (Patil & Taillie 1982).

Možná právě proto biologové zformulovali koncepty tří různých druhů biodiverzity. Tento fakt vyvolává hned několik otázek: **i)** Je „matematická diverzita“ nějak spjata alespoň s jedním druhem biologické diverzity? **ii)** Je pro biologa možné diverzitu měřit? **iii)** Je při dnešních znalostech pro biologa možné výsledky takových měření správně interpretovat? Je zřejmé, že tato problematika vyžaduje nejen četnou komunikaci mezi matematiky a biology, ale v dnešní době podobné otázky nutí vědeckou obec vychovávat interdisciplinární odborníky, kteří se na tuto problematiku zaměřují.

V této práci jsem se snažil výše uvedené otázky zodpovědět, ukázat na chyby, kterých se biologové při určování diverzity mohou dopouštět a především představit pojem biodiverzita matematicky správně, a zároveň biologicky srozumitelně.

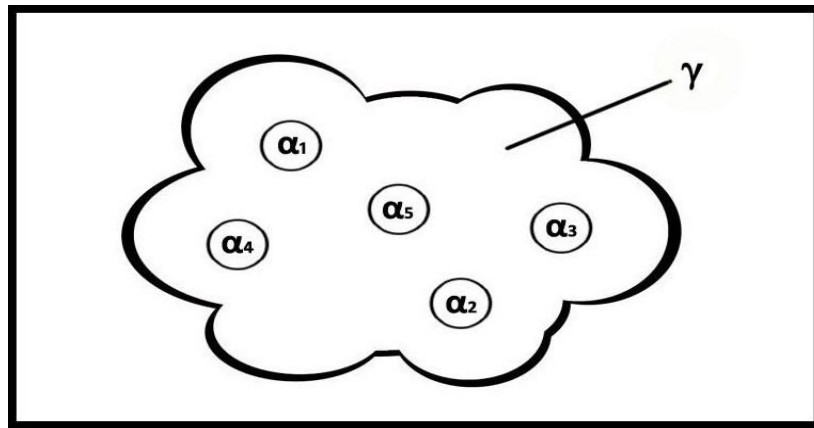
Přestože je biomatematický background biodiverzity známý více než čtyřicet let (Hill 1973), biologové po více než devadesát let používali pro určování biologické rozmanitosti tzv. indexy biodiverzity (první nalezená práce je z roku 1912). Teprve Jost (2006, 2007) a Tuomisto (2010b) spojili tyto dva fenomény dohromady.

V první kapitole se budu věnovat biodiverzitě obecně, v druhé kapitole se budu zabývat indexy diverzity, vyložím je z matematického pohledu (Koleff *et al.* 2003b), budu diskutovat jejich vztah k diverzitě a poukážu na jejich výhody i nevýhody.

Součástí druhé kapitoly bude i jednoduchý model, kterým se pokusím ověřit správnost jedné indexové interpretace biologického fenoménu, kterým je tzv. nestedness.

# 1. První kapitola: Biodiverzita

Pojem diverzita (česky rozmanitost) se používá v mnoha přírodních vědách, například ve fyzice či matematice, ale i například v informačních teoriích (Jost 2006, 2007). V biologii je však tento pojem určen poněkud nejasně (Jost 2006). Whittaker (1960) definoval tři druhy biologické diverzity tj. alfa ( $\alpha$ ), beta ( $\beta$ ) a gama ( $\gamma$ ) diverzitu. Můžeme uvádět, že gama diverzitu lze rozdělit do svých dvou částí, kterými jsou alfa a beta diverzita (Jost 2006). Gama diverzita určuje celkovou rozmanitost nějaké oblasti, alfa diverzita pak měří průměrnou rozmanitost území, ze kterých se tato oblast skládá (**obr. 1**) - záměrně neuvádím, jde-li o průměr vážený či aritmetický, této problematice se budu věnovat v dalších kapitolách. Beta diverzita potom ukazuje změnu alfa diverzit mezi jednotlivými územími (Whittaker 1960).



**Obr. 1:** Schématické znázornění oblasti  $\gamma$  diverzity a území  $\alpha$  diverzit

## 1.1. Teorie biodiverzity v současnosti

Po dekadách klidu se v posledních, dnes již sedmi letech znovu otevírá otázka biodiverzity, především jejího teoretického backgroundu (Moreno & Rodríguez 2011). Nejasně definovaná beta diverzita uvažovaná poprvé Whittakerem (1960) se v poslední době rozdělila na dvě hlavní větve, a to beta diverzita aditivní a multiplikatívni. Přestože Chao *et al.* (2012) ve zkratce shrnuje ekologické významy obou variant, rozsáhlé teoretické práce Tuomisto (2010b) a Josta (2006, 2007) jsou tím pravým základem pro porozumění pojmu moderní biodiverzita.

**Poznámka:** Vzhledem ke snaze vytvořit snadno čitelný a srozumitelný text, budu v celém rozsahu bakalářské práce lokalitu, kde je zájmem určit gama diverzitu nazývat **oblast**. Lokality, kde bude předmětem zájmu alfa diverzita, budu označovat jako **území**, popřípadě jako **alfa části**.

## 1.2. Měření diverzity

Jost (2006, 2007) ukázal, že většina diverzit, které se užívají v přírodních vědách (včetně biologie) jsou založeny na stejném matematickém principu. Srdcem všech indexů diverzit je stejný výraz, tj.  $\sum_{i=1}^S p_i^q$  s nezáporným exponentem  $q$ . Tento „základní součet“ budu dále podle Josta (2006, 2007) a Tuomisto (2010b) značit  ${}^q\lambda$  ( $q$  je uváděno jako levý horní index, neboť se nejedná o exponent, ale pouze o matematické značení). Celý vztah tudíž dává

$${}^q\lambda = \left( \sum_{i=1}^S p_i^q \right) \quad (1)$$

(Jost 2006).

Při měření biodiverzity budeme hodnoty  $p_i$  nazývat proporcionální abundance druhu v daném území (tj. počet jedinců  $i$ -tého druhu ku počtu všech jedinců všech druhů),  $S$  označím počet druhů (suma potom značí součet přes všechny druhy) a hodnotu  $q$  označím podle Josta (2006) jako řád.

Řád  $q$  při měření biodiverzity určuje, jaká váha je dána vzácným, či hojným druhům. Pro  $q < 0$  platí, že vzácné druhy by měly vyšší váhu než druhy hojné, proto se i v biologii omezíme na hodnoty  $q > 0$  (Hill 1973, Jost 2006, Tuomisto 2010b). To je podpořeno úvahou, že vzácné druhy k biodiverzitě takřka nepřispívají (Šizling *in verb*).

Uvažme nyní  $q$  mezi nulou a jednou (v otevřeném intervalu  $J(0,1)$ ). U těchto hodnot platí, že jak se  $q$  pohybuje od nuly k jedné, tak se váha vzácných druhů snižuje (je nižší než váha hojných druhů), je však stále vyšší, než jak by odpovídalo skutečnému zastoupení druhů (tedy jejich proporcionální abundanci) (Hill 1973).

Pro  $q = 0$  je váha všech druhů stejná, nezávisle na jejich početnosti, vztah tedy měří „species richness“ dané oblasti (Hill 1973, Jost 2006, Tuomisto 2010b). Pro celočíselné kladné hodnoty  $q$  (mimo hodnotu jedna, té se budu věnovat níže) mají hojnější druhy váhu vyšší, než odpovídá jejich skutečné proporcionální abundanci.



Všechny diverzity  $V$  (jako značení diverzity se užívá spíše písmeno  $H$ , které ovšem budu uvádět v jiném kontextu), užívané v různých odvětvích mají své číselné ekvivalenty, často značené  ${}^qD$ ,  ${}^qD(V)$  nebo  $D({}^q\lambda)$ . Jost (2006) a Hill (1973) ukázali, že pojem diverzita, který se užívá v ekologii, neodpovídá  ${}^q\lambda$ , nicméně jejímu číselnému ekvivalentu  ${}^qD$ . Přepočtení na číselné ekvivalenty je metoda, jak vztah pro výpočet diverzity transformovat na škálu druhové bohatosti (Patil & Taillie 1982). Právě tímto přepočtem se výsledky vztahu (1) stávají biologicky srozumitelné.

Demonstruji to příkladem, který použil Jost (2007). Představme si čtyři území ze dvou různých podnebných pásem, tj. dvě sousedící území v antarktidě a dva naprosto geograficky nesousedící deštné pralesy. Jost (2007) předpokládá, že diverzita by měla být mnohem vyšší u dvou nesousedících deštných pralesů (než u stejně rozlehlých antarktických území), nicméně diverzita měřená Gini-simpson (G-S) indexem vychází u pralesů o třetinu nižší, než u antarktických území. Než tuto nesrovnalost dořeším, vrátím se nejprve k teorii číselných ekvivalentů.

Číselné ekvivalenty se často užívají ve fyzice, informačních technologiích či ekonomii (Adelman 1969). Všechny číselné ekvivalenty se dají určit přepočítáním základní sumy (1) vztahem

$${}^qD = ({}^q\lambda)^{1/(1-q)} = \left( \sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)} \quad (2)$$

(Jost 2006).

Nyní uveďme pro daný výraz pro  $q=1$ . V tomto případě by druhy měly mít váhu, která přesně odpovídá jejich abundanci v oblasti (Jost 2007, Hill 1973). Přestože (2) není pro hodnotu  $q=1$  definován, limita existuje a dává

$${}^1D = \exp\left(-\sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i)\right) = \exp(H) \quad (3)$$

(Hill 1973).

Písmeno  $H$  ve vztahu značí míru Shannonovy entropie (důkaz a odvození viz Hill 1973). Shannonova entropie v informační teorii vypočítává množství informace, která je nutná k odstranění neurčitosti stavu systému. Dá se tedy říci, že Shannonova entropie je kvantitativně vyjádřená obecná entropie. Pro hodnoty  $q=2$  přechází v ekologii  ${}^qD$  na často používaný G-S index (Jost 2006, 2007), který ukazuje pravděpodobnost, že dva náhodně

vybrané organismy ze stejného území nejsou stejného biologického druhu a je definován jako  $1 - 1/2D$  (Tuomisto 2010a). Dalším známým indexem je i Berger-Parker index pro  $q=\infty$ , kde je v diverzitě uvažován pouze druh s nejvyšší abundancí (Skácelová & Lepš 2014).

Nyní se vraťme k dřívějšímu příkladu s deštným pralesem a polární antarktidou. Jost (2007) ve svém článku na konci použil číselné ekvivalenty G-S indexu. Výsledky vyšly podle jeho očekávání, diverzita antarktických území vyšla o 0.7 nižší, než u deštného pralesa.

### 1.3. Gama diverzita

Ačkoli je abecedně gama diverzita na posledním místě, teoreticky předchází jak alfa, tak beta diverzitě. Pro logickou návaznost začnu s výkladem právě gama diverzitou.

Výraz **(2)** je chápán jako generalizovaná  $\gamma$  diverzita řádu  $q$ , **(3)** potom ukazuje  $\gamma$  diverzitu, kde má každý druh váhu, která mu ve společenstvu náleží (Jost 2007, Tuomisto 2010b). Pro vysvětlení uvažujme teoretickou oblast obývanou dvěma druhy strakapouda. Druh A je třikrát častěji zastoupen než druh B, tj. v oblasti se vyskytuje třikrát tolik jedinců strakapouda A, než strakapouda B. Výraz **(2)** potom umožní spočítat  $\gamma$  diverzitu dané oblasti, kde řádem  $q$  určím, jak velkou váhu dám kterému druhu (viz vysvětlení řádu  $q$ ). Výraz **(3)** naproti tomu umožní vyjádřit  $\gamma$  diverzitu tak, že uvážím nejen, že v oblasti se vyskytují pouze dva druhy, ale zároveň i přesný poměr jejich četností. V dalších pasážích budu  $\gamma$  diverzitu označovat  ${}^qD(\lambda\gamma)$ , resp  ${}^1D(\lambda\gamma)$ , a její jednotky, bude-li to nutné budu označovat „efektivní druhy  $sp_E$ “, kde  $sp_E$  bude počet druhů se stejnou abundancí (Tuomisto 2010b). Například, vyjde-li tedy  $\gamma$  diverzita dva, ukazuje to, že daný dataset se dá efektivně reprezentovat dvěma stejně abundantními druhy.

### 1.4. Alfa diverzita

Alfa diverzita označuje průměrnou druhovou rozmanitost dílčích území, ze kterých se skládá oblast gama diverzity. K získávání  $\alpha$  i  $\gamma$  diverzity by se podle Whittakera (1960) měly užívat stejné způsoby měření, a zároveň musí být splněna podmínka, že  $\alpha \leq \gamma$  (**Box 1**) (Jost 2007).

Protože alfa diverzita je diverzita jednotlivých území, které se mohou lišit například velikostí nebo produktivitou, musíme se rozhodnout, jestli při měření alfa diverzity

vezmeme v úvahu i váhy daných území. Uvažme například průměrnou alfa diverzitu lesa a k němu přilehlé holé, strmé skály (les a skála jsou tedy území alfa diverzity, oblastí gama diverzity jsou oba útvary zároveň). Protože může být dramatický rozdíl ve velikosti (či druhové bohatosti) obou dílčích ekosystémů, bude výsledná gama diverzita vycházet odlišně, vezmu-li v úvahu i velikost (váhu zastoupení) daných území, či uvážím pouze jejich počet  $n=2$ . V obou případech je splněna Whittakerova podmínka, neboť váha oblasti gama diverzity je jedna, proto se vzorce (2) a (3) nemění.

Alfa diverzitu lze v současnosti změřit minimálně třemi způsoby (Tuomisto 2010a,b). V této práci převezmu značení podle Tuomisto (2010b), a budu jednotlivé indexy značit  $\alpha_t$ ,  $\alpha_d$  a  $\alpha_R$ . Diverzita  $\alpha_t$  bude ukazovat alfa diverzitu v překrývajících se územích,  $\alpha_d$  v nepřekrývajících se územích, obě odvozené Tuomisto (2010b) a diverzita  $\alpha_R$  bude ukazovat alfa diverzitu vyvinutou Jostem (2007), za účelem, aby  $\alpha$  diverzita byla vzájemně nezávislá s  $\beta$  diverzitou (viz níže).

#### 1.4.1. Alfa t

Alfa diverzita  $\alpha_t$  je měřena u překrývajících se území, ze kterých se skládá celková oblast gama diverzity. Předpokládejme, že máme  $S$  druhů  $i$  v  $N$  územích  $j$ , potom se  $\alpha_t$  dá značit také  $\bar{\gamma}_j$ , neboť se jedná o průměrnou gama diverzitu jednotlivých území  $j$  (Tuomisto 2010b). Výpočet se tudíž nijak neliší od opakovaných výpočtů gama diverzity jednotlivých území a dává vztah

$$\alpha_t = \left( \sum_{j=1}^N \sum_{i=1}^S p_{ij} p_{(i|j)}^{q-1} \right)^{1/(1-q)} \quad (4a)$$

(Tuomisto 2010b).

Znak  $p_{ij}$  označuje váhu  $i$ -tého druhu v  $j$ -tém území (váha závisí na exponentu  $q$ ),  $p_{i|j}$  potom značí jejich skutečnou abundanci. Váha je ve vztahu (4a) vyčleněna, aby bylo zdůrazněno, že je s ní ve vztahu počítáno, nicméně můžeme psát že  $p_{ij}=p_{i|j}$ . V tom případě vztah (4a) odpovídá

$$\alpha_t = \left( \sum_i^S \sum_j^N (p_{ij})^q \right)^{1/(1-q)} \quad (4b)$$

(Tuomisto 2010b).

Oba tyto vztahy odpovídají průměrné gama diverzitě v  $N$  územích. Jednotky alfa

diverzity jsou podle Tuomisto (2010b) pro shodný výpočet stejné jako u gama diverzity, čili  $\alpha_t$  vyjadřuje průměrný počet efektivních druhů  $sp_E$ . Za povšimnutí stojí, že jsem v obou vztazích záměrně zaměnil pořadí sčítacích sum. V daném případě nezáleží na tom, zdali nejprve sčítám přes druhy, či přes jednotlivá území.

### Box 1

V oddíle alfa diverzita jsem porovnával velikost diverzity alfa a gama, neboť pro smysluplnost a ekologický význam musí platit, že  $\alpha \leq \gamma$ . Pro vyjádření jakékoliv velikostní nerovnosti je nezbytné, aby obě veličiny byly vyjádřeny ve stejných jednotkách (Šizling *in verb*). Jost (2007) ve své práci jednotky diverzity neuvažuje, Tuomisto (2010b) naproti tomu pro diverzity jednotky uvádí.

V případě diverzity  $\alpha_t$  jsou jednotky shodné s gama diverzitou ( $sp_E$ ), proto nerovnost uvádět můžeme. Jednotky  $\alpha_d$  jsou  $sp_E/CU$ , což by mohlo vyvolávat určitý konflikt. Podle mojí úvahy je však celá oblast gama diverzity sama sobě kompoziční jednotkou (viz oddíl alfa diverzita  $\alpha_d$ ), tak můžeme opět danou nerovnost uvádět.

Tuomisto (2010b) také uvedla, že Jostova alfa diverzita výsledně dává bezrozměrný vektor, což by mohlo vyvolávat určitý konflikt. Vezmeme-li však všechny alfa a gama diverzity (včetně jejich jednotek) z jejich původních prací, je možné danou nerovnost uvádět.

#### 1.4.2. Alfa d

Alfa diverzita  $\alpha_d$  má stejné číselné hodnoty jako  $\alpha_t$  (výpočet odpovídá vzorcům (4a) i (4b)), nicméně její teoretické chápání je jiné. Tuomisto (2010b) ji určila jako diverzitu  $\alpha_t$  na danou kompoziční jednotku ( $CU$ ), kterou získáme, určíme-li gama diverzitu jako explicitní funkci alfa a beta diverzity. V teorii tedy musíme reálné překrývající se území rozdělit do kompozičních jednotek. Kompoziční jednotky získáme rovnoměrným rozmístěním  $S_E$  efektivních druhů do  $N_{CU}$  virtuálních (kompozičních) jednotek. Ty získáme tak, že každá kompoziční jednotka dostane  $\alpha_t$  efektivních druhů, které nejsou sdílené žádnou jinou kompoziční jednotkou (Tuomisto 2010b). Jednotky  $\alpha_d$  jsou tedy logicky  $sp_E/CU$ .

#### 1.4.3. Alfa R

Uvažme znovu problematiku vah druhů. Stejnou úvahu Jost (2007) aplikoval i na váhy samotných dílčích území alfa diverzity pomocí symbolu  $w_j$ . Jost (2007) potom

definoval alfa diverzitu  $\alpha_R$  jako

$$\alpha_R = \left( \frac{\sum_{j=1}^N \sum_{i=1}^S w_j^q p_{i|j}^q}{\sum_{j=1}^N w_j^q} \right)^{1/(1-q)} \quad (5)$$

(Jost 2007).

Znak  $w_j$  zde znamená váhu  $j$ -tého území (spočteno jako počet jedinců v  $j$ -tém území ku počtu všech jedinců v oblasti gama). Jednotky Jostovy alfa diverzity dávají podle Tuomisto (2010b) bezrozměrný vektor (**Box 1**).

#### 1.4.4. Spojitost mezi $\alpha_t$ a $\alpha_R$

Tuomisto (2010b) ukázala patrnou souvislost mezi diverzitami  $\alpha_t$  a  $\alpha_R$ . Ukázala, že číselník ve vztahu (5) odpovídá vztahům (4a) a (4b) (viz také appendix Tuomisto (2010b)). Jost (2007) také uvádí určité limitace  $\alpha_R$ . Jost si totiž položil otázku ohledně hodnot alfa a gama diverzity. Ukazuje, že má-li logicky platit  $\alpha \leq \gamma$ , v tom případě buď musí být váhy všech dílčích území stejné (tj.  $w_k = w_l$  pro všechna  $k, l$ ), nebo hodnoty  $q$  musí být rovny právě nule nebo právě jedné (**Box 2**).

#### Box 2

Uvažme nyní diverzitu spočtenou pomocí Shannonovy entropie  $H$  ( $H = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$ ). Lande (1996) ukázal, že pro takto vyjádřené diverzity platí že, že  $H_\alpha < H_\gamma$ . Nyní definujme, že  $D$  je funkce, která  $H$  transformuje na  $D(H)$ . Pokud je  $D$  monotónní a rostoucí, potom platí, že  $D(H_\alpha) < D(H_\gamma)$ . Neboť v případě vztahu (3) je  $D$  exponenciální funkce, což je monotónní a rostoucí funkce, tak pro  $q=1$  platí, že gama diverzita je vždy vyšší než alfa diverzita.

### 1.5. Beta diverzita

Koncept  $\beta$  diverzity byl poprvé navrhnout Whittakerem (1960). Prvotní idea, že beta diverzita měří změnu ve druhovém složení dvou (původně sousedních) společenstev byla v mnoha následujících letech vylepšována a přeformulována (Tuomisto 2010b). Přes

mnoho návrhů, jak vypočítat beta diverzitu (Tuomisto 2010b) se do současné doby používají nejvíce dvě formy výpočtu (aditivní a multiplikační forma), přestože možných výpočtů bylo vyvinuto přes třicet (Tuomisto 2010b). Nejednoznačnost beta diverzity plyne z nedokonalé definice, kterou by tento fenomén měl pokrývat. Whittaker (1960) ve svém článku definoval beta diverzitu pomocí součinu, nicméně jeho návrh byl v dalších letech upravován a vylepšován.

### 1.5.1. Beta aditivní

Aditivní formu výpočtu budu značit níže  $\beta_A$  (A jako aditivní). S její definicí přišel Lande (1996), a můžeme jí psát jako:

$$\beta_A = \gamma - \alpha_i \quad (6)$$

(Tuomisto 2010b).

Při měření beta diverzity aditivní formou může být podle Tuomisto (2010b) použita pouze forma výpočtu alfa diverzity zavedená jako  $\alpha_i$ , protože při odčítání dvou komponent musí být definovány stejné jednotky (ale **Box 1**). Tuomisto (2010a) přiblížila tuto problematiku na jednoduchém fyzikálním příkladu. Mějme kvádr o pevně daných rozměrech a čtvercové podstavě (nechť  $a$  je délka hrany podstavy a  $b$  výška kvádru). Chceme-li daný objem kvádru ( $V=a^2b$ ) aditivně rozdělit na dvě části, potom je zřejmé, že oba díly budou mít stejné jednotky jako objem (uvažme litry). Zpětnou úvahou tedy Tuomisto dochází k tomu, že všechny komponenty vztahu (6) musí mít stejné jednotky. Ze zápisu vztahu (6) vyplývá, že  $\beta_A$  ukazuje *množství druhů, o které se celá oblast  $\gamma$  liší od průměrného množství druhů v jednotlivých územích  $\alpha_i$* , nebo jaký je celkový „species turnover“ v kompozičních jednotkách (Tuomisto 2010b). Nadále Tuomisto (2010b) ukázala, že  $\beta_A$  lze matematicky spojit s Eukleidovskou vzdáleností, nebo Manhattanskou metrikou (**Box 3**).

Podle Josta (2006, 2007) však není aditivně určená beta diverzita příliš vhodná, protože takto určený výpočet je přímo závislý na alfa diverzitě. Sám svou myšlenku nezávislosti indexů diverzity široce rozvinul, a této problematice se budu věnovat na konci kapitoly.

### 1.5.2. Beta multiplikativní

Beta diverzita byla definována také multiplikativně, jako poměr gama a alfa diverzity. Zde nebude platit žádné omezení na alfa diverzitu, proto pro tři různé alfa diverzity a jednu diverzitu gama existují tři různé způsoby výpočtu, čili tři odlišné beta indexy.

#### 1.5.2.1. Beta t

Uvažujme nejprve výpočet pomocí alfa diverzity  $\alpha_t$ . Takto vypočtenou diverzitu budu značit  ${}^q\beta_{Mt}$ , písmeno  $M$  odkazuje na výpočet beta diverzity multiplikativní cestou, index  $t$  potom referuje, že byla použita alfa diverzita  $\alpha_t$ . Tato beta diverzita je dána vztahem

$$\beta_{Mt} = \gamma / \alpha_t \quad (7)$$

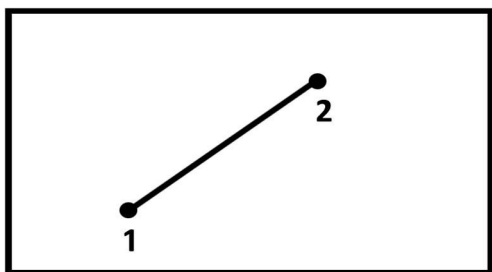
Tuomisto (2010b).

Diverzita  $\beta_{Mt}$  ukazuje, *kolikrát více efektivních druhů má celá oblast gama ku její průměrné alfa území* (Tuomisto 2010b). Tento index by se dal také nazývat „poměr regionální a lokální diverzity“.

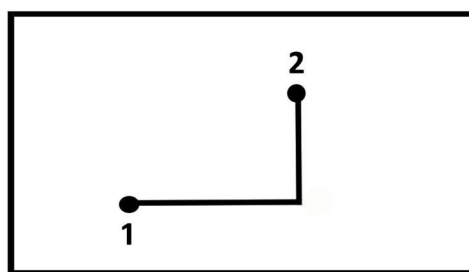
#### Box 3

Eukleidovská vzdálenost (obr. 1) značí nejkratší možnou vzdálenost mezi dvěma body zatímco městská vzdálenost (často nazývaná Manhattanská podle New Yorkské části Manhattan) značí nejkratší vzdálenost mezi body, směme-li se po cestě otáčet pouze o 90° (obr. 2).

**Obrázek 1**  
Eukleidovská metrika



**Obrázek 2**  
Manhattanská metrika



### 1.5.2.2. Beta d

Jiný druh výpočtu, beta diverzitu  $\beta_{Md}$ , neboli poměr gama diverzity ku diverzitě  $\alpha_d$ , tedy

$$\beta_{Md} = \gamma / \alpha_d \quad (8)$$

nazvala Tuomisto (2010b) termínem „true beta diverzity“. Tomuto označení se budu podrobněji věnovat na konci kapitoly.

Jednotkou takto zavedené beta diverzity **(8)** je podle Tuomisto (2010b) počet *kompozičních jednotek* (viz kapitola alfa diverzita) v celém datasetu. V jejím pojetí je totiž jednotkou gama diverzity  $sp_E$  a jednotkou  $\alpha_d$  jsou  $sp_E/CU$ , z čehož plyne:

$$sp_E / (sp_E/CU) = sp_E * (CU/sp_E) = CU \quad (9)$$

Tuomisto (2010b).

### 1.5.2.3. Beta R

Tím se dostávám k poslednímu druhu výpočtu, který budu nadále značit  $\beta_R$ . Byl poprvé zformován Jostem (2007), který považuje za zásadní, aby na sobě byly alfa i gama diverzity „nezávislé“. Uvažuje na názorných příkladech, že patrná „závislost“ mezi indexy alfa a gama diverzity může vést k zavádějícím a nesmyslným výsledkům. Tento vztah byl zaveden jako

$$\beta_R = \gamma / \alpha_R \quad (10)$$

Jost (2007).

Jostova beta diverzita byla vyvinuta na základě úvahy, která vyjadřuje vztah mezi diverzity alfa a gama. Jost (2007) postavil své úvahy na pěti základních tvrzeních. Postupně požadoval, **i)** aby alfa a gama diverzity byly na sobě nezávislé, **ii)** aby byly měřeny ve stejném měřítku, **iii)** aby alfa diverzita vyjadřovala průměrnou diverzitu jednotek, ze kterých se skládá region gama diverzity, **iv)** aby gama diverzita šla kompletně vyjádřit vztahem alfa a beta diverzity, a konečně **v)** aby alfa diverzita měla vždy nižší číselné hodnoty, než diverzita gama. Vztah **(10)** splňuje první čtyři podmínky, pátá byla zmíněna u vztahu **(5)**. Tuomisto (2010b) ve svých diverzitách  $\alpha_t$  a  $\alpha_d$  tyto podmínky neuváděla.



## 1.6. Nezávislost a „The true diversity“

Pojem nezávislost ve spojení s biologickou diverzitou použil v moderní literatuře poprvé Jost (2007), za což byl ovšem posléze kritizován (Veech & Crist 2010) neboť nejasně vysvětlil, co přesně pojem nezávislost vyjadřuje. Neboť je nezávislost dvou veličin známý pojem ve statistice (např. Zvára 2008), někteří autoři se domnívali, že Jost myslel právě statistickou nezávislost. Jost (2010) však uvádí na pravou míru, že v jeho pojetí nejde o nezávislost statistickou, ale o nezávislost „matematickou“. Chao *et al.* (2012) tuto nezávislost nahrazuje pojmem „unrelatedness“ (česky nespojenost). Uvádí, že při aditivním výpočtu diverzity (6) jsou komponenty diverzity ( $\alpha$  a  $\beta$ ) na sobě závislé tak, že například vysoká alfa diverzita vždy vyústí v nízkou beta diverzitu, přestože tyto komponenty diverzity mají jiné ekologické významy, a měly by proto být na sobě nezávislé (Jost 2007).

Svou „matematickou“ nezávislost podtrhuje příkladem, že uvážíme-li trojrozměrný vektorový prostor, ve kterém známe pouze  $x$ -komponentu nějakého vektoru, je nemožné odhadnout, o který vektor se jedná, nemůžeme z  $x$ -komponenty jakkoliv vypočítat komponenty  $y$  a  $z$  (Jost 2010). Přes zjevné výhody nezávislosti diverzit by se však nemělo zapomínat, že pro nejasně definovaný pojem jako je beta diverzita najdou uplatnění všechny zmíněné způsoby výpočtu, každý s mírně odlišným ekologickým významem (Tuomisto 2011, Ricotta 2010, Chao *et al.* 2012).

V kapitolách výše jsem zmínil dvojí použití pojmu „*true diversity*“. Jost (2006, 2007) tímto termínem označoval přepočtení standartních vztahů alfa, beta či gama diverzity na jejich číselné ekvivalenty. Tuomisto (2010b) naproti tomu označila svůj beta index  $\beta_{Md}$ . K tomuto označení se však již později nevracela, a aktivně se účastnila debaty rozvířené kolem Jostovy „*true diversity*“.

Toto odvážné, původně Jostovo označení, se nemohlo obejít ve světě vědecké komunity bez odezvy, a rozpoutalo bouři reakcí. V diskuzi k tomuto tématu, která probíhala skrze vědecké články a komentáře, se v roli obhájců pojmu „*true diversity*“ objevovali právě především Jost a Tuomisto. Tento odvážný způsob označení byl napadán především proto, že by se dal chápat jako „ta nejsprávnější“ nebo „jediná správná“ cesta k měření diverzity (Hoffmann & Hoffmann 2008, Gorelick 2011). Jost odpověděl, že pojmem „*true diversity*“ nemyslel „nejsprávnější“ nebo „nejlepší“ cestu k nalezení diverzity, nicméně volil jméno v tomto kontextu nevinně (Jost 2009). Sám říká, že řečnické otázky jsou pro něj

podružné, a že se jeho diverzita může nazývat „neutrální“ či „matematickou“. Návrh na nazývání tohoto druhu výpočtu pojmem „*true diversity*“ je podpořen nejen Moreno & Rodríguezem (2011), ale především Tuomisto (2010b, 2011) která ukazuje, kolik existuje možných způsobů měření diverzity, a proto souhlasí s použitím pojmu „*true diversity*“.

## 1.7. Ekologické aplikace

Přes takřka nepřátelskou atmosféru v teoretickém základu moderní biodiverzity se výše zmíněné vztahy těší časté používanosti. Někteří autoři na příkladech ověřují ekologické významy na matematickém backgourndu a ve svých výzkumných činnostech používají eko-matematický aparát, který byl vysvětlen výše. Například Finn *et al.* (2013) ve své práci zabývající se změnou diverzity s ubývajícím zaledněním na Pyrenejích uplatil pro výpočet diverzity Jostův index pro hodnotu  $q$  blížíící se jedné, čímž podle Josta (2007) dospěl k „*true diversity*“ na jakékoliv úrovni (alfa, beta i gama).

Rovnou pro tři řády ( $q=0, 1$  a  $2$ ) byly Jostovy vztahy použity v práci zabývající se vlivem odlesňování na biologickou diverzitu v deštném pralese v Mexiku (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2013). Přestože autoři při rozdělování oblasti do  $\alpha$ -částí dbali na stejnou rozlohu dílčích  $\alpha$ -částí, váhy daných území (viz výše) nemusely být nutně stejné. Proto je možné, že Jostův aparát nebyl použit zcela správně.

Právě možnost určení váhy dělá z výše popsaných vztahů silný nástroj. Toho naplno využili Skácelová & Lepš (2014) při výzkumu, který měl odhalit změnu produkce biomasy s biodiverzitou vodních řas. Hillova čísla zde poskytla možnost porovnat biomasu nejen pro „*true diversity*“ ( $q=1$ ) ale i pro tzv. Berger-Parker index ( $q=\infty$ ).

Důležitým aspektem Jostovy diverzity (v tomto případě přímo diverzity založené na Shannonově entropii) je právě výše diskutovaná nezávislost (Jost 2007). Vysoká gama diverzita totiž nutně neznamená vysokou alfa diverzitu, proto je nezbytně nutné zjišťovat oba stupně nezávisle. Ve studii zabývající se změnou diverzity Švédských jezer byly proto gama i alfa diverzity zkoumány nezávisle (Angeler & Drakare 2013). Přestože zde zkoumané aspekty diverzity vykazovaly například u bezobratlých stejný, stoupající trend, Jost (2009) tento jev nikdy nevyloučil. Důležitá je podle něj především ona nezávislost, a tím pádem možnost přímé i nepřímé korelace alfa a gama diverzity.

Moderní literatura se však začíná zaplňovat i články, které sice využívají

matematického základu především Jostových vztahů, nicméně ne ve své surové podobě, ale pro vyjádření jiných, specifických indexů. S jakousi 3D analogií Jostovy beta diverzity přišli Legendre & De Cáceres (2013) pro vyjádření biodiverzity ve vodním sloupci. Jiný index, který se zakládá na G-S indexu a jeho číselných hodnotách byl vyvinut pro měření prostorových komponent biodiverzity, a mohl by být prospěšný pro charakteristiku měřítek, na kterých je biodiverzita zjišťována (Bennie *et al.* 2010).

## 1.8. Spojitost s indexy diverzity

Uvažme nyní speciální případ užití  ${}^0\beta_{Mt}$ . Bud'te dvě území, ve kterých písmenem *a* označím druhy, které obě území sdílí, a písmeny *b* a *c* druhy, které jsou pro jedno každé území specifické (Koleff *et al.* 2003b). V tomto případě se dá vztah (7) upravit následujícími způsoby

$${}^0\beta_{Mt} = \frac{\mathcal{Y}}{\bar{\alpha}_t} = \frac{a+b+c}{[(a+b)+(a+c)]/2} = 2I\left(\frac{2a+b+c}{a+b+c}\right) = 2I\left(1 + \frac{a}{a+b+c}\right) = \frac{2}{1+\beta_J} \quad (11)$$

$${}^0\beta_{Mt} = \frac{\mathcal{Y}}{\bar{\alpha}_t} = \frac{a+b+c}{[(a+b)+(a+c)]/2} = \frac{2(2a+b+c)}{2a+b+c} - \frac{2a}{2a+b+c} = 2 - \beta_{sor} \quad (12)$$

Tuomisto (2010b).

Symbol  $\beta_J$  značí často používaný Jaccardův a  $\beta_{sor}$  Sørensenův index beta diverzity. Tyto a jiné indexy jsou využívány pro zjišťování beta diverzity pro tzv. „presence-absence data“, což vyjadřuje, že oblastí zájmu je pouze výskyt (ANO/NE) daného druhu, nikoliv jeho četnost (Koleff *et al.* 2003b).

## 2. Druhá kapitola: Indexy diverzity

### 2.1. Beta diverzita pro presence-absence data

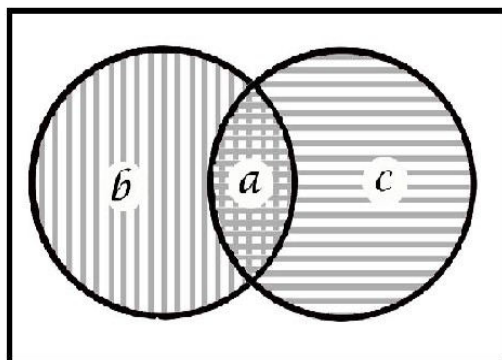
Určování beta diverzity pro  $q=0$ , označované taktéž „spatial turnover“ (Koleff *et al.* 2003b) je v popředí zájmu moderní ekologie. Jiným, často užívaným synonymem v tomto smyslu bývá „species turnover“. Toto synonymum by se ovšem nemělo používat, protože Vellend (2001) ukázal, že existuje rozdíl mezi tím, co si ekolog představí pod pojmy beta diverzita a „species turnover“.

Indexy diverzity jsou často užívány pro svou jednoduchost. Například výzkumy zaměřené na určení změny druhové bohatosti a identity společenstev napříč gradientem zeměpisné šířky, kde se tyto indexy užívají mohou mít silnou výpovědní hodnotu o chování ekosystémů (Qian & Ricklefs 2007).

Neboť se studie často opírají pouze o výskyt/nevýskyt daného druhu a neuvažují jeho četnost, je výpočet změny diverzity v mnohém zjednodušen. Pokud se navíc omezíme pouze na změnu druhového společenstva mezi dvěma územími (**obr. 2**), stává se zjišťování beta diverzity pomocí vztahů z první kapitoly časově příliš nákladné. Biologové se proto často uchylují ke snazším výpočtům, které nabízejí indexy biodiverzity (Lennon *et al.* 2001).

Pro globální analýzu dat o změně společenstev napříč různými gradienty je nutné porovnávat a správně interpretovat výsledky jednotlivých studií (Koleff *et al.* 2003a). Pro četnost indexů a jejich různé interpretace se tato práce může jevit nesnadná. Je proto nezbytné do hloubky pochopit teoretický a matematický background, který se skrývá za každým jednotlivým indexem.

V této části se matematika přímo překrývá s potřebami biologů. Určíme-li explicitně podmínky, které by měla beta diverzita splňovat, můžeme je matematicky popsat a následně ověřit, která kritéria daný index splňuje.



**Obr. 2: Schématické znázornění dvou území (jedné oblasti), u nichž zkoumáme beta diverzitu.**

## 2.2. Kritéria indexů

### 2.2.1. Symetrie

Mějme dvě území  $k$  a  $l$  ( $k = b + a$ ;  $l = c + a$ ). Kritérium symetrie znamená, že beta diverzita je shodná, měřím-li ji v přechodu z území  $k$  do území  $l$ , či naopak (Koleff *et al.* 2003b). V praktickém užití to znamená, že zaměním-li v indexu  $c$  za  $b$  a naopak, výsledná číselná hodnota se nezmění.

### 2.2.2. Homogenita

Beta diverzita by měla být nezávislá na alfa diverzitě (Jost 2007, Wilson & Shmida 1984). Toto kritérium určuje, že vynásobím-li komponenty  $a$ ,  $b$  i  $c$  konstantou  $\lambda$ , beta diverzita zůstane stejná (Koleff *et al.* 2003b).

Pro názornost si představme různorodé oblasti. První zvolme bohatý deštný prales, kde uvažme sto druhů hmyzu, jako druhý poslouží mnohem chudší severská tajga, kde se bude vyskytovat pouhých deset druhů. Pokud budou zvolené parametry  $a$ ,  $b$  a  $c$  ve stejném poměru v obou uvažovaných oblastech, potom se hodnota indexu nezmění, nezávisle na species richness.

### 2.2.3. Nezávislost na nestedness

Určeme nyní  $b = c = 0$ . V tom případě jsou všechny druhy sdílené oběma územími stejné, a beta diverzita je tudíž nulová. Ta stejná situace platí, je-li alespoň jedno z území kompletně „nested“ (**Box 4**) ve druhém území, neboli nemá-li jedno z území ani jeden specifický druh (Koleff *et al.* 2003b).

## 2.2.4. Tranzitivita

Uvažme nyní tři území  $x$ ,  $y$  a  $z$ . Tranzitivita, v biologických textech někdy označovaná jako aditivita (Wilson & Shmida 1984) určuje, že  $\beta(x,z) = \beta(x,y) + \beta(y,z)$  (Koleff *et al.* 2003b). Bez tohoto kritéria by beta diverzita závisela pouze na konkrétních územích a neodrážela by beta diverzitu napříč daným gradientem (Wilson & Shmida 1984). Tranzitivita se ověřuje na experimentálních datech.

### Box 4

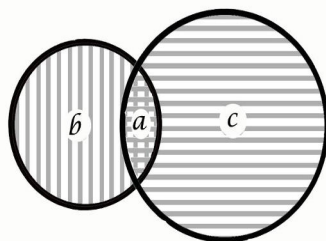
V matematice uvádíme, že množina **A** je nested v množině **B** právě tehdy, když **A** je podmnožinou **B** (Šizling *in verb*). V ekologii má tento pojem přenesený význam.

Hypotéza biologické nestedness uvádí, že druhy, které žijí samostatně v nějaké relativně chudé fauně, tvoří svébytné ostrůvky, nalézají-li se v nějaké fauně relativně bohatší (Patterson & Atmar 1986). Jedná se tedy o jakousi míru „vnořenosti“ chudšího společenstva do bohatšího (obr. 1 a 2). Hlavním ukazatelem je tedy množství druhů z chudšího společenstva, které obsahuje společenstvo bohatší (Baselga 2010). Tato hypotéza byla původně vytvořena, aby zachytila disturbance v komunitách pevninských ostrůvků, neboť Patterson & Atmar (1986) zjistili, že druhové složení na hřebenech hor se mění tak, že druhy, které žijí na chudších místech, jsou takřka vždy nalezeny na místech bohatších.

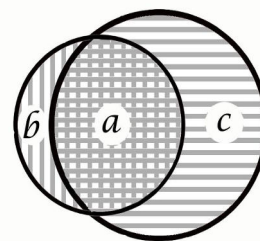
Patterson & Atmarova (1986) hypotéza navíc udává, že ideálně nekonečně dlouho odříznuté společenstvo, prosté všech stresů a disturbancí bude perfektně nested (Šizling *et al. in prep.*).

Dále je nutné zmínit, že nestedness je často vysvětlována mechanismy jako selektivní extinkce či selektivní kolonizace (Cook & Quinn 1995), a proto může být využívána i jako prediktor úhynu některých druhů (Wethered & Lawes 2005).

Obr. 1: Slabá nestedness



Obr 2: Silná nestedness



## 2.3. Vybrané Indexy diverzity

### 2.3.1. Whittakerův index $\beta_w$

Jak lze nejlépe vyjádřit „species turnover“ mezi dvěma překrývajícími se územími? Tato otázka je středem zájmu biologů již od počátku dvacátého století (Jaccard 1912). Za prvního opravdového průkopníka pojmů alfa, beta či gama diverzita je však dnes považován Whittaker svou průkopnickou prací z roku 1960 (viz např. Tuomisto 2010b). Z tohoto důvodu zrekapitulujeme, jak Whittaker (1960) svou beta diverzitu nadefinoval.

První idea pojmu beta diverzita byla její multiplikativní forma  $\beta_w = \gamma / \alpha$ , nebo  $\beta_w = (\gamma / \alpha) - 1$  (Whittaker 1960), kde spodní index  $w$  značí Whittakerovu beta.

Rozepišme tento vztah pro situaci  $q=0$ . Když neuvažujeme váhy druhů ani oblastí, alfa diverzitu lze napsat jako obyčejný aritmetický průměr, a vztah dává

$$\beta_w = \gamma / \alpha = \frac{a + b + c}{(2a + b + c) / 2} \quad (13)$$

(Koleff *et al.* 2003b).

Whittakerova beta diverzita obsahuje ve svém předpisu v čitateli i jmenovateli součet  $b$  a  $c$ , tudíž musí splňovat kritérium symetrie (Koleff *et al.* 2003b). Z předpisu nadále vyplývá, že konstantu  $\lambda$  lze případně v čitateli i jmenovateli vytknout a následně zkrátit, je splněna i podmínka homogenity (Wilson & Shmida 1984).

Určeme nyní  $b = c = 0$ . V takovém případě můžeme použít alternativní formu vztahu (13) a hodnota  $\beta_w$  je nula. Určíme-li však pouze jedno z území s jedinečnými druhy nulové a druhému přiřadíme libovolné celé číslo, index nulový není. Kritérium nezávislosti na nestedness tudíž splněno není a index nesplňuje ani podmínku tranzitivity (Koleff *et al.* 2003b).

### 2.3.2. Codyho index $\beta_c$

Cody (1975) definoval „species turnover“ jako poměr, ve kterém mohou být druhy nahrazovány na součtu jejich habitatů napříč gradientem. Dá se také nadefinovat jako míra množství biotické změny (Wilson & Shmida 1984), což je

$$\beta_c = \frac{[g(H) + l(H)]}{2} \quad (14)$$

(Wilson & Shmida 1984).

V tomto vztahu  $g(H)$  značí počet druhů, které nově přišly přes gradient  $H$  a  $l(H)$

počet druhů, které byly ztraceny přes  $H$ . Pro situaci podle **(obr. 2)** jde tento vztah přeformulovat na

$$\beta_c = \frac{b+c}{2} \quad (15)$$

(Koleff *et al.* 2003b).

Codyho index je triviálně symetrický, ale zároveň není homogenní, protože zřejmě platí, že  $\lambda\beta_c = (\lambda b + \lambda c)/2$ . Tento vztah je také závislý na nestedness a nesplňuje ani kritérium aditivity (Koleff *et al.* 2003b).

### 2.3.3. Index diverzity Wilson & Shmida $\beta_t$

Na základě Codyho indexu byl v roce 1984 vyvinut index se subskriptem  $t$ , což má značit „turnover“. Tento index reflektuje, stejně jako Codyho index, přírůstek a úbytek druhů napříč gradientem, zároveň je však vyvážen alfa diverzitou  $\alpha$  (Wilson & Shmida 1984).

Původní podoba indexu

$$\beta_t = \frac{g(H) + l(H)}{2\bar{\alpha}} \quad (16)$$

se dá upravit jako

$$\beta_t = \frac{b+c}{2a+b+c} \quad (17)$$

(Koleff *et al.* 2003b).

Vztah **(17)** je zřejmě symetrický a zároveň homogenní, čímž se odlišuje od vztahu **(15)**, a nesplňuje kritérium nezávislosti na nestedness (Koleff *et al.* 2003b). Podle Wilson & Shmida (1984) tento index splňuje kritérium tranzitivity, pokud platí, že  $\alpha_j = \bar{\alpha}$  pro všechny území  $j$ , podle Koleff *et al.* (2003b) není tranzitivita obecně splněna.

### 2.3.4. Jaccardův index $\beta_J$

V předchozí kapitole jsem uváděl, jak Tuomisto (2010b) převedla svou beta diverzitu  $\beta_{Mt}$  na Jaccardův index **(11)**. Tento matematický fakt by mohl napovídat, že Jaccardův index by mohl být nejlepším způsobem měření beta diverzity pro presence-absence data. Je proto překvapivé, že ani tento index nesplňuje všechna předepsaná kritéria.



Poupravená forma indexu je formulována jako

$$\beta_J = \frac{a}{a + b + c} \quad (18)$$

(Koleff *et al.* 2003b dle originálu z Jaccard 1912).

Tento index splňuje kritéria symetrie a homogenity, je však závislý na nestedness a není tranzitivní (Koleff *et al.* 2003b).

### 2.3.5. Sorensenův index $\beta_{sor}$

Stejně jako Jaccardův index byl v předchozí kapitole odvozen Sorensenův index z  $\beta_{Mi}$  (Tuomisto 2010b). Tento index se od Jaccardova liší jen mírně a je definován jako

$$\beta_{sor} = \frac{2a}{2a + b + c} \quad (19a)$$

(Koleff *et al.* 2003b).

Vztah (19a) je v úváděných kritériích shodný s Jaccardovým indexem (Koleff *et al.* 2003b). V literatuře se setkáme i s alternativní podobou Sorensenova indexu, která dává

$${}^A\beta_{sor} = (1 - \beta_{sor}) = \frac{b + c}{2a + b + c} \quad (19b)$$

(Baselga 2010).

### 2.3.6. Simpsonův index $\beta_s$

Následující vztah se od přechozích vztahů liší především svou jednostranností. Simpsonův index, vyvinutý v roce 1943 byl v moderní literatuře znovuobjeven J. J. Lennonem (Lennon *et al.* 2001). Na rozdíl od vztahů (13-19b) není zaměřen na poměru mezi druhy, které území sdílí a druhy, které mají v součtu obě území specifické, nicméně nezapočítává druhy, které jsou specifické pro bohatší území. Originální definici

$$\beta_s = 1 - \frac{a}{\min(b, c) + a} \quad (20)$$

(Lennon *et al.* 2001)

je možné přeformulovat na

$$\beta_s = \frac{\min(b, c)}{\min(b, c) + a} \quad (21)$$

(Koleff *et al.* 2003b).

Tyto vztahy jsou homogenní (Koleff & Gaston 2002; Lennon *et al.* 2001) i tranzitivní, a na rozdíl od předchozích je i nezávislý na nestedness (Koleff *et al.* 2003b).

## 2.4. Používanost indexů

Zjišťování diverzity pro presence-absence data je v současné ekologii dosud často používaný způsob. Indexy diverzity jsou totiž na rozdíl od výpočtů závisících na abundanci druhů méně náchylné na disturbance (Nekola & White 1999). Tato vlastnost je proto dělá ceněným nástrojem v moderní ekologii.

Jak jsem evidoval dříve, takřka „tradičně“ užívaným indexem diverzity pro presence-absence data bývá Whittakerův index. Například Diaz-Cabrera *et al.* (2012) použil mimo jiné i  $\beta_w$  k posouzení vztahu beta diverzity a geografické vzdálenosti u larev korýšů v Jižní Americe.

Pro širší spektrum úvah je možné aplikovat více indexů na jeden výzkum. Lennon *et al.* (2001) zkoumal pomocí hned tří indexů diverzitu britské ptačí fauny (z uvedených byly použity  $\beta_{sor}$ ,  $\beta_s$  a  $\beta_w$ ). Zajímavým výsledkem je, že všechny indexy ve výsledcích vykazovali silnou negativní korelaci s alfa diverzitou, s výjimkou simpsonova indexu.

Pro rozdílnost právě Whittakerova a Simpsonova indexu jsou v literatuře i případy, kdy jsou použity oba, každý pro jiný fenomén. Například Chou *et al.* (2011) použili  $\beta_s$  k srovnání druhové diverzity několika území,  $\beta_w$  byl pak použit pro měření „beta diverzity přes environmentální gradient“.

Dalším velmi používaným indexem je  $\beta_j$  a to jak v České Republice, tak v zahraničí. Například Reif *et al.* (2013) pomocí Jaccardova indexu měřil beta diverzitu u českých ptačích druhů. Tento výzkum měl odhalit vztah naší avifauny ke globálnímu oteplování a určit, zdali se u nás nemění poměr ptačích generalistů a specialistů.

V literatuře jsem se setkal i s netradičním interpretováním výsledků. Například Nekola & White (1999) při užití Jaccardova indexu ve výsledcích vůbec nezohledňovali nulové hodnoty. Zdůvodňují to úvahou, že při jejich výzkumu, měření vztahu beta diverzity a vzdálenosti, určují pouze sklon korelační přímky, a proto nejsou nulové hodnoty podstatné.

Biologové často a zcela účelně podrobují výsledky svých měření logaritmické transformaci. Tento postup však může být v některých příkladech použit nesprávně. Qian & Ricklefs (2007) použili  $\beta_j$  k měření vztahu beta diverzity a zeměpisné šířky v Severní Americe. Výsledky byly zlogaritmovány, v článku však není uvedeno, jak bylo naloženo s nulovými hodnotami.

Ani formule pro presence-absence data se však nevyhnou inovacím a tvorbě dalších indexů, a to i přes jejich ohromující počet (Koleff *et al.* 2003a). Jennings *et al.* (2008) vymyslel nový index, který měří „representativitu“ nějakého území (resp. jeho druhového složení), nebo naopak jeho „odlišnost“ od jiných území. Tento index je silně asymetrický a nenašel jsem způsob, jak ho vyjádřit pomocí jiných, známých indexů.

## 2.5. Limitace užívání indexů

V zájmu biologie není pouze měření beta diverzity na oddělených oblastech, ale pokročilejším cílem je i porovnávání naměřených výsledků a testování evolučních a ekologických hypotéz. Tento cíl je ovšem negativně ovlivněný faktem, že použití odlišných metod rozdělování oblasti do území (Koleff & Gaston 2002) a odlišné analytické přístupy k problematice mohou vést k odlišným výsledkům, i když byl použit stejný index diverzity (Koleff *et al.* 2003a).

Další nesnáze ve vyvozování důsledků z číselných údajů, které lze získat z indexů diverzity tkví v grafické nepřehlednosti výsledků. Tento problém byl například řešen užitím logaritmické transformace os, která „narovná“ různě zakřivené křivky grafů do přímky (Qian & Ricklefs 2007). Přes oblíbenost logaritmické transformace v biologických kruzích (Šizling *in verb*) bych u indexů doporučoval zvýšenou opatrnost. Všechny uvedené indexy (s výjimkou jedné možné interpretace  $\beta_w$ ) mají nulové minimální hodnoty, pro které není logaritmus definován.

Indexy diverzity, jakkoliv jsou postaveny na odlišném teoretickém přístupu, jsou na sebe často přepočitatelné (Koleff *et al.* 2003a,b; Šizling *et al. in prep.*). Přepočitatelnost uvedených indexů uvádí **tab. 1**.

**Tabulka 1.**  
**Přepočitatelnost indexů**

Indexy	Vztah mezi indexy	Poznámka	Zdroj
$\{\beta_j; \beta_{sor}\}$	$2(1 + \beta_j)^{-1} = 2 - \beta_{sor}$		Tuomisto (2010a)
$\{\beta_w; \beta_{sor}\}$	$\beta_w = 2 - \beta_{sor}$		Vellend (2001)
$\{\beta_w; \beta_t\}$	$\beta_w = 1 + \beta_t$	Platí pouze pro formuli $\beta_w = (\gamma / \alpha)$ pro dva subploty	Tento fakt jsem v literatuře Nenalezl
$\{\beta_j; \beta_s\}$	$\beta_j(1 + \beta_j)^{-1} = (1 - \beta_s)R(1+R)^{-1}$	R značí speciess richness gradient vyjádřený jako $R=[a+\min(b,c)]/[a+\max(b,c)]$	Šizling <i>et al in prep.</i>

Z tabulky 1 je patrné, že všechny uvedené indexy, které jsem v tomto přehledu uvedl, vyjma Codyho indexu  $\beta_c$  je možno převést na jakýkoliv jiný index. Tento fakt naznačuje, že výsledky uvedené v odborné literatuře je snadnější porovnávat, než by se na první pohled mohlo zdát. Vzhledem k uvedeným vztahům v **tab 1.** bych však doporučil i zvýšenou opatrnost při vyvozování závěrů z jednotlivých studií.

## 2.6. Indexy diverzity a indexy nestedness

Nestedness, česky nejlépe parafrázovaná jako „vnořenost“, odkazuje ke dvěma společenstvům, z nichž jedno je součástí druhého (pro podrobnosti viz **Box 4**) je v dnešní moderní ekologické literatuře často užívaný pojem. Nestedness by se proto dala nazvat soudobým fenoménem (Moore & Swihart 2007). Pro vyjadřování hodnoty nestedness se často užívají matice (Wright *et al.* 1998), které se pro biologa mohou zdát příliš složité a neohrabané.

Navzdory tomu, je získávání informace pomocí matic častým nástrojem (Moore & Swihart 2007). Jako příklad mohu uvést studii z jihovýchodní Austrálie, kde Fischer & Lindenmayer (2005) zkoumali nestedness společenstev ptáků, vačnatců a ještěřů. Dalším příkladem může být nestedness určována u larev mořských bezobratlých na jihu Jižní Ameriky (Diaz-Cabrera *et al.* 2012).

Není divu, že je dnes v ekologické literatuře patrná snaha co nejvíce zjednodušit výpočet nestedness. Neboť u tohoto fenoménu hraje roli pouze výskyt-nevýskyt daného druhu, cesta k jednoduchosti by mohla vést přes indexy diverzity. Šizling *et al.* (*in prep.*) uvádí například, že jako index nestedness by se dal použít Simpsonův index  $\beta_s$ . Konkrétněji je Simpsonův index opačný k nestedness, a pravá míra nestedness by se dala získat jako  $(1-\beta_s)$ . Tento výpočet má zajisté svůj význam, protože ze vztahů **(20)** a **(21)** je patrné, že výsledná veličina je „jednostranná“. Tím konkrétně myslím, že index je zcela necitlivý k množství druhů v bohatším území. Simpsonův index bych formuloval jako poměr počtu druhů specifických pro druhově chudší oblast ku počtu všech druhů druhově chudší lokality. To samo o sobě už přímo koreluje s definicí nestedness (**Box 4**).

V moderní literatuře se ovšem objevil i nový index, který si dělá ambice na míru

nestedness (Baselga 2010). Nazvěme ho  $\beta_{nes}$  a definujme jako

$$\beta_{nes} = {}^A\beta_{sor} - \beta_s \quad (22)$$

(Baselga 2010).

Baselga (2010) k vysvětlení tohoto vztahu vyšel z tvrzení, že beta diverzita se skládá právě ze dvou komponent: species turnover a nestedness. Logicky potom, odečteme-li od beta diverzity species turnover, získáme nestedness. Tuomisto (2010b) ukázala, že Sorensenův index měří beta diverzitu. Baselga (2010) také určil jako nejvhodnější index beta diverzity právě  ${}^A\beta_{sor}$ .

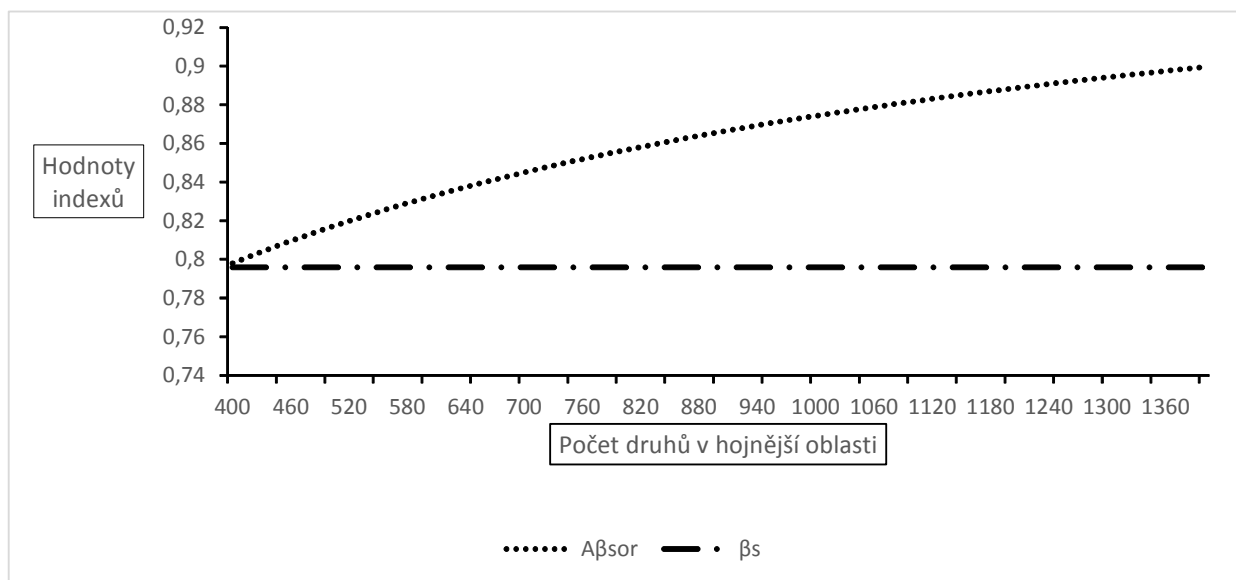
Nejvhodnějším indexem pro „species turnover“ zvolil  $\beta_s$ , protože  $\min(b,c)$  ve vztahu by mohlo vyjadřovat „maximální množství druhů, které mohou migrovat z jednoho území do druhého (Baselga 2010).

Nyní se pokusím tento vztah intuitivně biologicky popsat. Sorensenův index (19b) je alternativní podobou beta diverzity definované v Tuomisto (2010b). Dal by se přeformulovat jako poměr součtu specifických druhů pro každé území ku součtu všech druhů v obou územích (odtud  $2a$  ve jmenovateli vztahu). Ve vztahu (22) Baselga (2010) využil oboustrannosti tohoto indexu jako „základní matrice“ pro následující úvahu. Nyní obraťme pozornost k  $\beta_s$ . Zjevná jednostrannost tohoto indexu by mohla vést k domněnce, že odečteme-li  $\beta_s$  od  ${}^A\beta_{sor}$ , získáme jakousi „jednostrannou beta diverzitu“ což spolu s úvahou, že Simpsonův index je spjatý s nestedness (Šizling *et al. in prep.*) vede k závěru, že  $\beta_{nes}$  je tím pravým indexem nestedness.

Tento index vypadá tedy intuitivně správně a biologicky srozumitelně. Ponořme se nyní do matematické formulace problému. Baselga (2010) si všiml, že oba použité indexy nabývají hodnot v rozpětí od nuly do jedné a zároveň, že pro všechna celá kladná čísla  $a$ ,  $b$  a  $c$  je  ${}^A\beta_{sor} > \beta_s$ , tudíž i samotná Baselgova nestedness bude vždy kladná. Baselga (2010) nadále přesně vystihnul, že je-li koeficient  $a$  nulový, tak je dle vztahu (22)  $\beta_{nes}$  rovna nule. Jako další zjevný fakt bych uvedl, že pokud není možno určit chudší a bohatší území, tudíž  $b = c$ , tak je opět nestedness nulová (určíme-li, že v tomto případě je  $\min(b,c) = b = c$ ).

Následující odstavec bych rád věnoval teoretickému cvičení. Položme si následující otázku: „Měří  $\beta_{nes}$  opravdu nestedness?“ Pokud bych měl odpovědět kladně, musí vztah (22) splnit následující kritéria: **i)** je-li nestedness nulová, bude nulový i index, **ii)** s klesající (rostoucí) nestedness klesá (roste) i  $\beta_{nes}$  a konečně **iii)** s nezměněnou nestedness se nemění

ani hodnota indexu (Almeida-Neto *et al.* 2012). Zaměříme se na bod **iii** a uvažme následující situaci: Mějme konstantní hodnoty  $a$  a  $c$ , a navíc necht' platí, že  $b > c$ . Jinak řečeno, mějme nějakou oblast s územími, které mají různý počet druhů. Máme tedy nějakou kladnou Baselgovu nestedness. Nyní uvažme, co se stane, poroste-li hodnota  $b$ . To ve skutečnosti může například znamenat, že do bohatšího území migrují druhy, které však nemohou žít v žádné části chudšího území. Neboť nestedness by se dala reinterpretovat jako „míra vnoření“ chudšího společenstva do bohatšího, neměla by se se zvyšující hodnotou  $b$  měnit. V maticovém vyjádření bychom tímto krokem zvětšovali matici tak, že by se v nových částech matice objevovaly pouze samé nuly. Tento teoretický krok jsem nasimuloval v programu MS Excel 2013, kde jsem vyjádřil zároveň alternativní Sorensenův index a Simpsonův index (data k nahlédnutí u autora). Své výsledky jsem znázornil v **grafu 1**.



**Graf 1**

**Znárodnění křivek dvou indexů za situace, že se zvyšuje počet druhů v hojnějším území**

Na horizontální ose je znázornění rostoucí počet druhů v bohatším území  $b$ . Na svislé ose je potom výsledná číselná hodnota indexů.

Z grafu je patrné, že neboť  $A\beta_{sor}$  roste a zároveň  $\beta_s$  zůstává konstantní, musí se zákonitě měnit i  $\beta_{nes}$ , čímž neuspokojuje poslední kritérium. Můj model koreluje s tvrzením, že s nestedness je spjatý Simpsonův index (Šizling *et al. in prep.*), neboť jsem ukázal, že bohatší území je při měření nestedness indexem rušivým elementem.

Almeida-Neto *et al.* (2012) navíc pomocí maticového software ukázali, že  $\beta_{nes}$  ukazuje různé hodnoty pro různé matice, které však vykazují stejnou míru nestedness. Celkově lze říci, že Baselgova nestedness neměří fenomén, pro který byla určena (Carvalho *et al.* 2013). Carvalho *et al.* (2012) navíc ukázal, že neboť  $^A\beta_{sor}$  nemá stejné měřítko jako  $\beta_s$ , Baselgova nestedness nejen že neodpovídá skutečné nestedness, ale zároveň nemá takřka žádný ekologický význam. Oba zmínění oponenti  $\beta_{nes}$  se věnovali i Baselgovu multiple-sites modelu  $\beta_{NES}$  (Baselga 2010), ani ten však v analýze neuspěl, a jako zobecněná forma  $\beta_{nes}$  by se opět neměla ve výzkumech používat (Almeida-Neto *et al.* 2012, Carvalho *et al.* 2012, 2013).

V ekologické sféře se v posledních několika letech objevily studie, které však Baselgův index využívají. Sám Baselga svůj index uplatňuje, kupříkladu na testování svých hypotéz o ovlivnění soudobé obojživelné světové fauny předešlými změnami klimatu (Baselga *et al.* 2012). Dalším příkladem by mohl být Hortal *et al.* (2011), který prozkoumával vliv poslední doby ledové na populace chorbákovitých v Evropě.

Baselgův index se ovšem těší užívanosti i letos. Dauby *et al.* (2014) ve svém článku, kde zkoumá několik možných hypotéz vývoje ekosystému tropického deštného lesa v centrální Africe, použil k vyhodnocení mimo jiné i Baselgovu nestedness.

Vzhledem k uvedeným faktům z vědeckých zdrojů, o kterých jsem pojednával výše, nepovažuji Baselgovu nestedness za adekvátní vědecký nástroj. Doporučuji nové přezkoumání výsledků všech uvedených prací, které mohly být nesprávností indexu znehodnoceny.

## Závěr

V úvodu této bakalářské práce jsem stanovil tři základní otázky, které jsem se snažil zodpovědět a hrubě jsem nastínil kontext, který jsem v práci rešeršně popisoval a zkoumal.

První dotaz, zdali je „matematická diverzita“ spjata s biodiverzitou se táhne celou prací. Z uvedených faktů je zřejmé, že jak pojem diverzita, tak entropie jsou v biologii známými a často užívanými fenomény. Především díky pracím Hilla (1973), Josta (2006, 2007), Tuomisto (2010b) a samozřejmě také Koleff *et al.* (2003b) a Wilsona & Shmidy (1984) jsem mohl matematický podtext biodiverzity popsat a zdiskutovat. Bohužel jsem nenašel více současných teoretických prací, které by se zaměřovaly na analýzu pojmu biodiverzita. Tento fakt je však poměrně snadno obhajitelný. Neboť jde v uvedených zdrojích často o pouhou interpretaci matematického faktu, není zde prostor pro další biologické úvahy. Proto je biologická literatura tak chudá na podobné analytické články, které však tvoří pouze holou kostru mé práce.

Druhá otázka, zda-li je možné diverzitu měřit dostupnými prostředky má v práci dva zásadní body. Prvním je odhalení pojmu „číselný ekvivalent“, kterým diverzitě dávám jasné měřítko a škálu. Druhým důležitým faktem je potom odhalení, že indexy diverzity jsou pouze zjednodušené deriváty obecné biodiverzity (Tuomisto 2010b, Jost 2007), což podrhuje fakt, že jsou na sebe často přepočitatelné (**tab 1**). Celkově z práce vyplývá, že biodiverzitu můžeme zjišťovat na jakékoliv úrovni.

Třetí dotaz se týkal o správnosti interpretaci dat. Gama diverzita je exaktně definovaná, není proto problém ani s vyvozováním důsledků z měření. Alfa diverzita, přestože k ní existuje několik různých teoretických přístupů, je opět velmi přesně zformulovaný pojem a není problém ani při jeho interpretaci. Beta diverzitu bych však po prozkoumání vědecké literatury označil spíše za souhrné označení mnoha fenoménů, které spolu často nemusí přesně korespondovat (např. Tuomisto 2010a,b; Vellend 2001).

V práci je několik odkazů na chyby a nesrovnalosti, kterých se biologové mohou dopouštět při zjišťování diverzity. Za přínos mé práce považuji, že tyto drobné přehmaty spojí s teoreticko-matematickým základem biodiverzity. Je zjevné, že se při měření diverzity setkáváme pouze s velmi drobnými neduhy, což mě utvrzuje ve velikém respektu k celé biologii jako takové.

Součástí práce je i jednoduchý model, který jsem spojil se jménem Andrés Baselga a



jeho nestedness. Domnívám se na základě vlastních vyřčených úvah i citované literatury, že jsem pouze potvrdil, že index  $\beta_{nes}$  není správně formulovaný a jeho užívání je pro ekologickou literaturu velkou hrozbou. Úvahy založené na měření nestedness pomocí  $\beta_{nes}$  tudíž mohou být tragicky chybné a doporučuji zvýšenou opatrnost při jejich interpretování.

Andrés Baselga je však mimo tento index velmi známým ekologem, který často napíše osvěžující a důležité články pro celou biologickou literaturu. Chovám k tomuto jménu respekt a věřím, že v budoucnu ještě v mnohém prospěje celé biologické komunitě.

Na úplný závěr bych rád podotknul, že pro zjišťování biodiverzity může být cenným nástrojem i vyšší matematika (viz Azaele *et al.* 2009), a modelům, který tento aparát využívají bych se rád věnoval ve své diplomové práci.

## Seznam použité literatury

- Adelman, M. A. 1969. Comment on the "H" Concentration Measure as a Numbers-Equivalent. *The Review of Economics and Statistics*, 51:99-101. DOI: 10.2307/1926955.
- Almeida-Neto M., D. M. B. Frensel and W. Ulrich. 2012. Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga (2010). *Global Ecology and Biogeography*, 21:772-777. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00709.x.
- Angeler, D. G. and S. Drakare. 2013. Tracing alpha, beta, and gamma diversity responses to environmental change in boreal lakes. *Oecologia*, 172:1191-1202. DOI: 10.1007/s00442-012-2554-y.
- Arroyo-Rodríguez, V., Matthias Rös, F. Escobar, F. P. L. Melo, B. A. Santos, M. Tabarelli, R. Chazdon and T. Kitzberger. 2013. Plant  $\beta$ -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology*, 101:1449-1458. DOI: 10.1111/1365-2745.12153.
- Azaele, S., R. Munepeerakul, A. Maritan, A. Rinaldo and I. Rodriguez-iturbe. 2009. Predicting spatial similarity of freshwater fish biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106:7058-7062. DOI: 10.1073/pnas.0805845106.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19:134-143. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x.
- Baselga, A., C. Gómez-Rodríguez, J. M. Lobo and N. G. Swenson. 2012. Historical Legacies in World Amphibian Diversity Revealed by the Turnover and Nestedness Components of Beta Diversity. *PLoS ONE*, 7:e32341. DOI: 10.1371/journal.pone.0032341.
- Bennie, J., K. Anderson and A. Wetherelt. 2010. Measuring biodiversity across spatial scales in a raised bog using a novel paired-sample diversity index. *Journal of Ecology*, 99:482-490. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2010.01762.x.
- Carvalho, M., D. M. B. Frensel and W. Ulrich. 2012. Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga (2010). *Global Ecology and Biogeography*, 21:772-777. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2011.00709.x.
- Carvalho, J. C., P. Cardoso, P. A. V. Borges, D. Schmera and J. Podani. 2013. Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos*, 122:825-834. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2012.20980.x.
- Chao, A., C. Chiu and T. C. Hsieh. 2012. Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology*, 93:2037-2051. DOI: 10.1890/11-1817.1.
- Chou, C., T. Huang, Y. Lee, C. Chen, T. Hsu and C. Chen. 2011. Diversity of the alpine vegetation in central Taiwan is affected by climate change based on a century of floristic inventories. *Botanical Studies*, 52:503-516.

- Cody, M. L. 1975. Towards a theory of continental species diversities. In M. L. Cody and J. M. Diamond (eds.) *Ecology and evolution of communities*, 214-257. Belknap press, Harvard. ISBN 06-742-2444-2.
- Dauby, G., O. J. Hardy, M. Leal, F. Breteler and T. Stévant. 2014. Drivers of tree diversity in tropical rain forests: new insights from a comparison between littoral and hilly landscapes of Central Africa. *Journal of Biogeography*, 41:574-586. DOI: 10.1111/jbi.12233.
- Diaz-Cabrera, E., E. Hernandez-Miranda, C. E. Hernandez and R. A. Quinones. 2012. Mesoscale  $\beta$  diversity and spatial nestedness of crustacean larvae in the coastal zone off central southern Chile: population and community implications. *ICES Journal of Marine Science*, 69:429-438. DOI: 10.1093/icesjms/fsr177.
- Finn, D. S., K. Khamis and A. M. Milner. 2013. Loss of small glaciers will diminish beta diversity in Pyrenean streams at two levels of biological organization. *Global Ecology and Biogeography*, 22:40-51. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2012.00766.x.
- Fischer, J. and D. B. Lindenmayer. 2005. Nestedness in fragmented landscapes: a case study on birds, arboreal marsupials and lizards. *Journal of Biogeography*, 32:1737-1750. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2005.01319.x.
- Gorelick, R. 2011. Commentary: Do we have a consistent terminology for species diversity? The fallacy of true diversity. *Oecologia*, 167:885-888. DOI: 10.1007/s00442-011-2124-8.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology*, 54:427-432. DOI: 10.2307/1934352.
- Hoffmann, S. and A. Hoffmann. 2008. Is there a “true” diversity?. *Ecological Economics*, 65:213-215. DOI: 10.1016/j.ecolecon.2008.01.009.
- Hortal, J., J. A. F. Diniz-Filho, L. M. Bini, M. Á. Rodríguez, A. Baselga, D. Nogués-Bravo, T. F. Rangel, B. A. Hawkins and J. M. Lobo. 2011. Ice age climate, evolutionary constraints and diversity patterns of European dung beetles. *Ecology Letters*, 14:741-748. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01634.x.
- Jaccard, P. 1912. The distribution of the flora in the alpine zone 1. *New Phytologist*, 11:37-50. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1912.tb05611.x.
- Jennings, M. D., J. Hoekstra, J. Higgins and T. Boucher. 2008. A comparative measure of biodiversity based on species composition. *Biodiversity and Conservation*, 17:833-840. DOI: 10.1007/s10531-008-9322-7.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113:363-375. DOI: 10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x.
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88:2427-2439. DOI: 10.1890/06-1736.1.
- Jost, L. 2009. Mismeasuring biological diversity: Response to Hoffmann and Hoffmann (2008). *Ecological Economics*, 68:925-928. DOI: 10.1016/j.ecolecon.2008.10.015.

- Jost, L. 2010. Independence of alpha and beta diversities. *Ecology*, 91:1969-1974. DOI: 10.1890/09-0368.1.
- Koleff, P. and K. J. Gaston. 2002. The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology and Biogeography*, 11:363-375. DOI: 10.1046/j.1466-822x.2002.00302.x.
- Koleff, P., J. J. Lennon and K. J. Gaston. 2003a. Are there latitudinal gradients in species turnover?. *Global Ecology and Biogeography*, 12:483-498. DOI: 10.1046/j.1466-822X.2003.00056.x
- Koleff, P., K. J. Gaston and J. J. Lennon. 2003b. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72:367-382. DOI: 10.1046/j.1365-2656.2003.00710.x.
- Lande, R. 1996. Statistics and Partitioning of Species Diversity, and Similarity among Multiple Communities. *Oikos*, 76:5-13. DOI: 10.2307/3545743.
- Legendre, P. and M. De Cáceres. 2013. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology Letters*, 16:951-963. DOI: 10.1111/ele.12141.
- Lennon, J. J., P. Koleff, J. J. D. Greenwood and K. J. Gaston. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, 70:966-979. DOI: 10.1046/j.0021-8790.2001.00563.x.
- Moreno, C. E. and P. Rodríguez. 2011. Commentary: Do we have a consistent terminology for species diversity? Back to basics and toward a unifying framework. *Oecologia*, 167:889-892. DOI: 10.1007/s00442-011-2125-7.
- Moore, J. E. and R. K. Swihart. 2007. Toward ecologically explicit null models of nestedness. *Oecologia*, 152:763-777. DOI: 10.1007/s00442-007-0696-0.
- Nekola, J. C. and P. S. White. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26:867-878. DOI: 10.1046/j.1365-2699.1999.00305.x.
- Patterson B. D. and W. Atmar. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28:65-82. DOI: 10.1111/j.1095-8312.1986.tb01749.x
- Patil, G. P. and C. Taillie. 1982. Diversity as a Concept and its Measurement. *Journal of the American Statistical Association*, 77:548-561. DOI: 10.1080/01621459.1982.10477845.
- Qian, H. and R. E. Ricklefs. 2007. A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters*, 10:737-744. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01066.x.
- Reif, J., K. Prylová, A. L. Šizling, Z. Vermouzek, K. Šťastný and V. Bejček. 2013. Changes in bird community composition in the Czech Republic from 1982 to 2004: increasing biotic homogenization, impacts of warming climate, but no trend in species richness. *Journal of Ornithology*, 154:359-370. DOI: 10.1007/s10336-012-0900-9.
- Ricotta, C. 2010. On beta diversity decomposition: Trouble shared is not trouble halved. *Ecology*, 91:1981-1983. DOI: 10.1890/09-0126.1.

- Skácelová, O. and J. Lepš. 2014. The relationship of diversity and biomass in phytoplankton communities weakens when accounting for species proportions. *Hydrobiologia*, 724:67-77. DOI: 10.1007/s10750-013-1723-2.
- Tuomisto, H. 2010a. A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia*, 164:853-860. DOI: 10.1007/s00442-010-1812-0.
- Tuomisto, H. 2010b. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33:2-22. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2009.05880.x.
- Tuomisto, H. 2011. Commentary: do we have a consistent terminology for species diversity? Yes, if we choose to use it. *Oecologia*, 167:903-911. DOI: 10.1007/s00442-011-2128-4.
- Veech, J. A. and T. O. Crist. 2010. Diversity partitioning without statistical independence of alpha and beta. *Ecology*, 91:1964-1969. DOI: 10.1890/08-1727.1.
- Vellend, M. 2001. Do commonly used indices of  $\beta$ -diversity measure species turnover?. *Journal of Vegetation Science*, 12:545-552. DOI: 10.2307/3237006.
- Wethered, R. and M. J. Lawes. 2005. Nestedness of bird assemblages in fragmented Afrotropical forest: the effect of plantation forestry in the matrix. *Biological Conservation*, 123:125-137. DOI: 10.1016/j.biocon.2004.10.013.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30:279-338. DOI: 10.2307/1943563.
- Wilson, M. V. and A. Shmida. 1984. Measuring Beta Diversity with Presence-Absence Data. *The Journal of Ecology*, 72:1055-1064. DOI: 10.2307/2259551.
- Wright, D. H., B. D. Patterson, G. M. Mikkelsen, A. Cutler and W. Atmar. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*, 113:1-20. DOI: 10.1007/s004420050348.
- Zvára, K. 2008. *Biostatistika*. 209 s. Praha: Karolinum. ISBN 80-718-4773-9.