

METODYKA

KAZIMIERZ TARWID

Zakład Ekologii PAN
Warszawa

Szacowanie zbieżności nisz ekologicznych gatunków drogą oceny prawdopodobieństwa spotkania się ich w połowach

Artykuł niniejszy został napisany w celu podzielenia się doraźnymi wynikami analizy jednej z najciekawszych technicznych metod ekologicznych, jaką jest metoda statystycznej oceny tendencji do zbieżności nisz ekologicznych gatunków. Bliższe wejrzenie w biologiczne konsekwencje uzyskanych tą drogą ocen wskazuje na wartościowe perspektywy metody. Wymaga to jednak jeszcze dalszego opracowania teoretycznego, które dotychczas w nauce nie zostało dokonane.

Mimo niepełności charakterystyki, którą jestem w stanie w tej chwili przedstawić, wyniki te w sposób istotny, jak sądzę, precyzują szereg okoliczności stosowania metody. To uzasadnia opublikowanie ich już w obecnej postaci.

Zarówno w ekologii, jak i w zoogeografii używa się często różnorodnych liczbowych wskaźników nasilenia współwystępowania bądź też współżycia różnych gatunków w przyrodzie. Zoogeografia zajmująca się więcej tym zagadnieniem operuje raczej pojęciem „współwystępowania“. Ekologowie chętnie mówią o „współżyciu“ gatunków. Istnieje spora ilość pomysłów różnych autorów co do sposobu obliczenia takich wskaźników. Niestety, wyniki różnych metod bynajmniej nie są zgodne. Stąd wypływa aktualność zagadnienia obiektywności uzyskiwanych na tej drodze danych. Metoda omawiana w niniejszym artykule, jedna z najciekawszych w ekologii, jest, jak można sądzić, narzędziem obiektywnym. Pod warunkiem oczywiście zachowania pewnych reguł korzystania z niej. Jest to metoda oparta o ocenę różnicy między liczbą zaobserwowanych przypadków spotkania się danych gatunków w próbie terenowej a liczbą spotkań „prawdopodobnych“. To znaczy liczbą, która by powinna wypaść, gdyby rozrzut w terenie bądź też w czasie obu gatunków był losowy i całkowicie od siebie niezależny.

Ocena ta jest oparta o rachunek prawdopodobieństwa. Jest to jedyna ze znanych mi metod obliczania powyższych wskaźników, gdzie ma się do czynienia nie z arbitralnie i w zasadzie bez szczególnego uzasadnienia wprowadzonym przez autora wzorem do obliczenia. Ma się tu ważne dla przyrodników poczucie „naturalności“ w całej procedurze rachunkowej. Pozwala to poddać analizie mechanizm działania tej metody z punktu widzenia biologicznego.

Metoda omawiana dobrze nadaje się do wykorzystania przez biologów m. in. i z tego względu, że operuje stosunkowo elementarnym aparatem matematycznym, nie wymagającym specjalnej wiedzy. Sposób prowadzenia rachunku może być różny. W niniejszej notatce przyjmę taką formę obliczania, jaką zastosowało kilku ekologów, niezależnie od siebie.

Nie umiałbym dziś wskazać, kto pierwszy w ekologii użył tej metody. Przykładowo wymienię, że w 1944 r. E d m o n d s o n stosował ją do obliczania wskaźników współwystępowania wrotków osiadłych w różnych jeziorach Ameryki Północnej. D i c e z powodzeniem analizował przy jej pomocy współzycie (współwystępowanie w siedliskach) różnych gatunków ptaków. Wprowadzono wtedy kontrolę statystycznej wiarygodności otrzymanych wskaźników stosując znane tablice Fishera.

W Zakładzie Ekologii PAN metoda oparta o analogiczną zasadę była wypróbowana na szeregu materiałów począwszy od 1949 r. Podstawy jej zostały opublikowane w artykule A. K a j a k o w e j (1957).

Jednak analiza mechanizmu działania metody dokonana na olbrzymim materiale kilkunastu tysięcy prób ujawniła przekroczenie w wielu wypadkach istniejących, lecz zapoznanych granic swobody korzystania z metody. Okazała się ona narzędziem bardziej skomplikowanym, niżby to wynikało z pierwszych klasycznych prób jej stosowania. Rozwiązanie tych kwestii metodycznych na drodze matematycznej okazało się na razie przy aktualnych możliwościach nie do osiągnięcia i jakkolwiek z niego nie zrezygnowano, skłoniło to autora niniejszego artykułu do szukania doraźnie dróg rozszerzenia swobody korzystania z wartościowej skądinąd metody w oparciu o kryteria ekologiczne, a nie matematyczne. Te ostatnie pozostają w niniejszym artykule w postaci nie dopracowanej, chroniącej jedynie badacza przed pospolitymi błędami.

I. PODSTAWY OBLICZANIA WSKAŹNIKA

Wyobraźmy sobie, że mamy dwa gatunki zwierząt, które chwytny w próbach pobieranych przez nas w terenie. Nazwiemy je odpowiednio: A i B. Oba gatunki mają podobny typ ekologiczny i behaviorystyczny i żyją swobodnie w terenie. Zachodzi możliwość, że są one od siebie uzależnione, np. nawzajem się przyciągając lub unikając. Uzależnienie to może mieć charakter bierny, będąc jedynie wynikiem tego, że ich wymogi środowiskowe zmuszają je albo do spotykania się w określonych okolicznościach w tym samym miejscu i w tym samym czasie, albo też przeciwnie, w mozaikowatym środowisku każdy z nich w taki sposób znaj-

duże zaspokojenie swych potrzeb, że mimo życia pozornie w tym samym środowisku spotykają się mało lub wcale. Inaczej mówiąc: istnieje możliwość, że między występowaniem obu gatunków w próbach zachodzą stosunki nieprzypadkowe, mające swe źródło albo we wzajemnym stosunku tych gatunków do siebie, albo też w sytuacjach narzuconych przez charakter środowiska.

Należy zauważyć, że tendencje te mogą się ujawnić albo w formie wyraźnej stałego współwystępowania lub stałego unikania się i mamy wtedy ostre obrazy uzależnienia: np. gatunkowi A zawsze towarzyszy gatunek B . W innych wypadkach te zależności mogą być realizowane jedynie w pewnym stopniu, ujawniając tylko tendencje o różnym nasileniu. W pierwszym wypadku, gdy obrazy są ostre, wykrycie zjawiska jest stosunkowo łatwe i zazwyczaj nie wymaga uciekania się do wymyślnych metod. W drugim wypadku natomiast zjawisko współwystępowania jest mniej lub więcej niewyraźne i bez specjalnych zabiegów dla jego ujawnienia uchodzi uwadze przyrodnika.

Dla dokonania analizy pobieramy w terenie szereg prób odpowiedniej wielkości, notując wypadki spotkania w tych próbach osobników z gatunku A i wypadki spotkania tam osobników z gatunku B .

Przypuśćmy, że pobraliśmy N takich prób. Z tego gatunek A występował w ilości równej n_A ; odpowiednio w ilości n_B występował gatunek B . Niektóre próby spośród zaliczonych do n_A są jednocześnie próbami należącymi do n_B . Mianowicie te, w których jednocześnie znalazły się osobniki gatunków A i B . Miało tam zatem miejsce spotkanie obu gatunków. Przypuśćmy, że po przeliczeniu takich prób stwierdziliśmy, że było ich n_{AB} . Prawdopodobieństwo spotkania w połowach próby z gatunkiem A

oznaczymy przez: p_A . Wynosi ono jak wiadomo: $\frac{n_A}{N}$. Odpowiednio:

$p_B = \frac{n_B}{N}$. Stąd zgodnie z elementarnymi zasadami rachunku prawdopodobieństwa można znaleźć wielkość prawdopodobieństwa p_{AB} : prawdopodobieństwa spotkania obu gatunków razem w jednej próbie, jeżeli występowanie obu gatunków jest od siebie niezależne.

Obliczmy:

$$p_{AB} = p_A \cdot p_B = \frac{n_A \cdot n_B}{N^2} \quad (1)$$

Jeżeli pobrano w danej serii ogółem N prób, to wśród nich najprawdopodobniej w danych warunkach powinno znaleźć się $N \cdot p_{AB}$ prób zawierających oba gatunki. Nazwijmy tę wielkość: N_p .

Zatem:

$$N_p = N \cdot p_{AB} = \frac{n_A \cdot n_B}{N^2} \cdot N = \frac{n_A \cdot n_B}{N} \quad (2)$$

Poprzednio natomiast znaleźliśmy przeliczając materiał, jak to już było powiedziane wyżej, że w rzeczywistości prób takich było n_{AB} . Porównanie

ze sobą tych wielkości: n_{AB} i N_p jest podstawą do wnioskowania, jaki jest w danym środowisku stosunek tych obu form do siebie.

Mianowicie:

Jeżeli oba gatunki mają tendencję do spotykania się, to $n_{AB} > N_p$, jeżeli mają tendencję do unikania się, to $n_{AB} < N_p$, jeżeli zaś jest brak tych tendencji, to odpowiednio oczekujemy: $N_{AB} = N_p$.

Dla uzyskania liczbowej miary tych tendencji oblicza się w praktyce dotychczasowej zazwyczaj stosunek:

$$S_{AB} = \frac{n_{AB}}{N_p} \quad (3)$$

(przy obliczaniu wskaźnika pamiętać należy, iż liczby: n_{AB} i N_p z założenia są liczbami całkowitymi)¹.

S_{AB} jest wskaźnikiem stopnia zbieżności. Wskaźnik ten ulega zmienności od 0 do ∞ .

Gdy mamy:

$$0 \leq S_{AB} < 1 \quad (4)$$

to nam mówi lub stanowi o tym, że oba gatunki unikają się, lub też ulegają odmiennym ustawieniom rozmieszczającym je w danym środowisku.

Gdy:

$$S = 1 \quad (5)$$

oba gatunki zachowują się w stosunku do siebie obojętnie.

Wreszcie gdy:

$$1 < S_{AB} < \infty \quad (6)$$

mamy do czynienia ze zjawiskiem spotykania się ze sobą obu gatunków w stopniu silniejszym, niżby to wypadło z losowego rozkładu obu gatunków w próbach.

Liczbowo wielkości wskaźnika równe: 2, 3, 4, 5 itd. odpowiadają co do miary odpowiednio następującym wskaźnikom unikania się:

$$\frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{1}{4}, \frac{1}{5} \text{ itd.}$$

(należy o tym pamiętać przy sporządzaniu skali wykresów). Dla nieobytłego z liczbami przyrodnika mogą tu czasami wynikać pewne trudności. Zdarza się dość często, że dla uniknięcia tych trudności następująco mo-

¹ Z rachunku N_p wypadnie zazwyczaj jakaś liczba z ułamkiem. Należy ją odpowiednio zaokrąglić (odrzucając ułamek mniejszy niż 0,5, a traktując jako 1,0 ułamek większy lub równy 0,5). Niewłaściwe jest upraszczanie sobie roboty przez podstawienie do wzoru (3) odpowiedniego wyrazu na N_p z wzoru (2) i od razu obliczanie sobie wskaźnika S_{AB} . Inaczej mówiąc niesłuszny jest wzór obliczeniowy wskaźnika w postaci:

$$S = \frac{n_{AB} \cdot N}{n_A \cdot n_B}$$

dyfikuje się wyrażenie na obliczenie wskaźnika opartego o wzór typu, jak wskazano wyżej:

$$S'_{AB} = \frac{n_{AB} - N_p}{n_{AB} + N_p} \quad (7)$$

otrzymamy wskaźnik zmieniający się od -1 do $+1$.

Przy tak postawionym wzorze do obliczania wskaźnika, wielkości liczbowe miary nasilenia spotykania się (wskaźniki dodatnie) dają miarę bezpośrednio porównywalną z wielkościami liczbowymi wskaźnika mijania się (wskaźniki ujemne). Obliczanie wskaźników jest proste i łatwe. Natomiast sens „miary“ wskaźnika (np. co znaczy: dwa razy większy wskaźnik?) jest trudno wyobrażalny.

Oba wzory na obliczanie wskaźników mają istotną wadę. Mianowicie: bezpośrednie wielkości liczbowe wskaźników otrzymanych dla różnych serii mogą być bezpośrednio ze sobą porównywalne w zasadzie tylko dla serii o podobnym nasileniu występowania gatunków badanych. Dwie serie mające bardzo różne nasilenie występowania gatunków uzyskują wskaźniki (przy stosowaniu wyżej wymienionych wzorów) źle ze sobą porównywalne.

II. WŁAŚCIWOŚCI RACHUNKOWE WSKAŹNIKA WSPÓLWYSTĘPOWANIA

Można uważać, iż wskaźnik w postaci przedstawionej uzyskał już prawo obywatelstwa jako narzędzie analizy materiałów terenowych. Jednakże zarówno jego właściwości matematyczne, jak i pewne wątpliwości i niejasności, nie rozstrzygnięte dotychczas nasuwają nie tylko może ograniczenia w swobodzie obliczania i interpretowania wyników uzyskiwanych na tej drodze, co wprowadzają konieczności przestrzegania określonych ostrożności. Zorientowanie się w nich jest oczywiście konieczne dla prawidłowego korzystania z metody.

W niniejszym rozdziale zajmiemy się ważnymi dla ekologa podstawowymi ostrożnościami, wynikającymi z właściwości matematycznych. Przytaczam je dla użytku biologów, którym obce są podstawy statystyki. Zawierają one wskazówki zbudowane na najczęściej popełnianych błędach.

a) *Metodę można stosować tylko przy wystarczająco dużych seriach połowów.* Wartość obliczanych wskaźników polega na fakcie wylaniania ich ze zjawiska powtarzania się pojawów określonych gatunków w oczekiwanych okolicznościach. Jeżeli nie zapewni się z góry warunków dla ujawnienia się owego powtarzania się, gdy ono ma miejsce, wyniki i ewentualne obliczenia nie będą miały żadnej wartości. Przy zachowaniu warunków, które są wymienione w dalszych omówieniach, należy zaplanować połowy rozbite na dostatecznie duże serie prób, gdzie odpowiednie spotkania mogłyby się powtarzać. Jak duże mają być te serie? Właściwą ocenę wielkości serii dają odpowiednie metody statystyczne.

pozwalające na szacowanie a priori szeregu cech materiału, do zbierania którego się przystępuje. Osobom nie obeznanym dostatecznie z tymi metodami można ogólnikowo zalecić wskazówkę empiryczną: jeżeli całym wynikiem ma być pojedyncza liczba (jeden wskaźnik), określająca stopień współwystępowania danych form, powinna ona być znaleziona w oparciu o paręset prób. Jeżeli zaś dla analizy budujemy krzywą zmienności wskaźnika, to na wyznaczenie poszczególnych punktów krzywej nie powinno składać się mniej niż 30—50 prób. W każdym razie serie rzędu 15 prób, jeżeli się zdarzają, wymagają szczególnej ostrożności przy wnioskowaniu².

b) *Serie powinny być homogenne pod względem badanej cechy.* Obliczenie wskaźników prawdopodobieństwa spotkania gatunku dla celów opisywanej metody nie ma sensu, gdy w danej serii mamy do czynienia z materiałem niejednorodnym pod względem nasilenia występowania gatunków badanych. Warunek ten powinien tu być przestrzegany jeszcze bardziej rygorystycznie niż np. przy wykorzystywaniu materiałów dla znajdowania średnich ilości zwierząt w terenie itp. Najprostszą formą kontroli materiału pod tym względem, jednocześnie formą dostępną każdemu (bez przygotowania matematycznego), będzie wykreślenie wyników połowu, po uporządkowaniu ich, wzdłuż osi zmienności (czasowej bądź przestrzennej w zależności od charakteru pracy). „Bezładne“ na oko skoki linii wykresu dokoła mniej więcej poziomej osi są wskazówką braku zmian systematycznych w materiale i zarazem pozwalają na łączenie go w jedną serię. Jeżeli na wykresie można przeprowadzić jakąś oś niepoziomą przez cały materiał lub przez jego części, należy to traktować jako wskazówkę, że występują zmiany poziomu występowania w czasie pobierania prób i należy odpowiednio cały materiał podzielić na mniejsze homogenne serie.

c) *Zależność wyniku liczbowego wskaźnika od stopnia wypełnienia serii prób materiałem połowowym narzuca warunek doboru wielkości prób.* Wykres (fig. 1) ilustruje zależność między wielkością prawdopodobieństwa spotkania dwu gatunków a procentem wypełnienia prób (brakiem prób pustych) przez jeden z gatunków (dla uproszczenia przyjmujemy w tym przypadku, że oba gatunki występują tu jednakowo licznie). Jak widać, zależność ta jest ilustrowana charakterystyczną krzywą wskazującą, że stosunek między tymi wielkościami bynajmniej nie jest stały, lecz ulega dużym zmianom. Bez wdawania się w bliższą dyskusję różnorodnych właściwości takiej krzywej, podniesiemy tu od razu kilka konsekwencji jej kształtu, odbijających się na charakterze naszych obliczeń.

Wskaźniki zbieżności oparte o porównanie rzeczywistych ilości spotkań z ilościami najprawdopodobniejszymi nie są między sobą porównywalne w różnych odcinkach krzywej ilustrującej stopień wypełnienia prób. Gdy prawie wszystkie próby są wypełnione (prawa strona wykresu),

² W niniejszym artykule będę używał serii małych jako przykładów dla ilustracji trudności, które się wyłaniają.

wskaźnik dla wyników pozytywnych traci na ostrości: odpowiednie wyrażenie liczbowe zbliża się do 1. Odwrotnie, przy prawie wszystkich próbach pustych (lewa strona wykresu) wskaźniki nabierają wyrazistości czy też „wymowy“ (mają możliwość wyrażać się w wynikach liczbowych wyższych). Można wyliczyć, jaka jest możliwa do uzyskania maksymalna wielkość wskaźnika dla różnych stopni wypełnienia serii prób materiałem. Jest ona niska przy dużych wypełnieniach. Przy małych natomiast występuje inne zjawisko niepożądane: wielkość liczbową wyliczeń staje się wrażliwa na wielkość serii prób. Łatwo zachodzi wtedy zjawie-

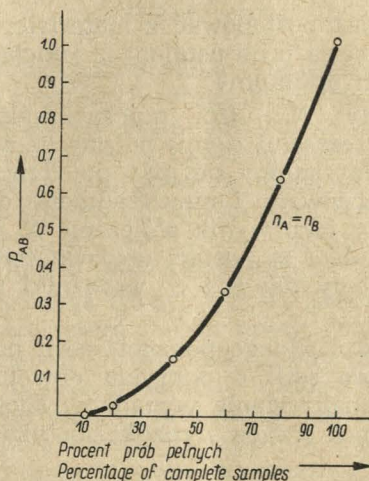


Fig. 1. Związek między prawdopodobieństwem spotkania dwóch gatunków w próbie a stopniem wypełnienia serii próbami pełnymi.

Connection between the probability of concurrence of two species in a sample and the degree of completion of the series by full samples.

sko uzyskiwania wyników pozornych na skutek przypadkowych, pojedynczych spotkań. Z powyższego wynika bezpośrednio, że w praktyce obliczanie wskaźników spotykalności (współwystępowania) zarówno przy bardzo silnie wypełnionych próbach, jak i przy prawie pustych jest mało użyteczne. Jeżeli uznamy, iż w wypadku, gdy górna granica możliwego do uzyskania wskaźnika $S(3)$ wypada poniżej 2, wyniki stają się za mało wyraziste oraz trudno porównywalne z obliczeniami uzyskanymi z innych serii, to serie, w których ilość prób zajętych przez materiał przekracza 60—70%, stają się nieużyteczne dla naszych obliczeń. Jeżeli mamy do czynienia z seriami nie dowolnie dużymi, ale ograniczonymi, tak jak to ma miejsce w rzeczywistości w naszych materiałach, występuje zjawisko (czysto rachunkowe) wrażliwości wyliczanych wskaźników na przypadkowe pojedyncze spotkania się w próbie badanych gatunków. Wrażliwość wyników na wszelkie przypadkowe zjawiska jest okolicznością szczególnie niemiłą i kwalifikującą się do eliminowania z metodyki

badania. Dla serii opartych na około 30 próbach praktycznie nieużyteczne stają się serie prób o pokryciu materiałem mniej niż w 10%. Optimum przypada na serie prób o pokryciu około 30—40%.

Naregulowywanie serii połowów na określone pokrycie materiałem odbywa się na drodze dopasowywania wielkości prób. Próby w miarę zmniejszania swoich wymiarów tracą odpowiednio stopień pokrycia ich przez materiał. Proponowane wyżej optimum pokrycia prób przez materiał przypada mniej więcej wśród prób o tak dobranej wielkości, iż średnia arytmetyczna ilości osobników na 1 próbę zawiera się w granicach 0,3—0,7.

Jak należy natomiast postępować z materiałem w przypadkach, gdy mamy do czynienia z serią prób ustaloną z jakichś powodów poza wyżej podanymi przedziałami optimum?

W wypadkach gdy: $N_p < 0,5$, po zaokrągleniu wypadłoby nam $N_p = 0$ lub też (co się czasami czyni) po użyciu w obliczeniach ułamkowej wielkości na N_p uzyskaliby się przy pojedynczych wypadkach spotkań gatunków niespodziewane i nieuzasadnione duże wskaźniki. W takich wypadkach należy jako wynik obliczenia N_p zamiast: $N_p = 0$ przyjmując $N_p < 1$ i tę wielkość (w postaci nierówności) wprowadzić do obliczeń. Uzyskuje się wtedy dla S i S' wskaźniki poprawne i dające się interpretować.

W wypadkach bardzo silnego pokrycia serii prób materiałem, można ją łatwo sprowadzić do serii o pokryciu dowolnie mniejszym. Można na przykład zamiast analizowania wypadków spotykania osobników danych gatunków, brać pod uwagę wypadki spotykania skupień osobników danego gatunku.

Gwoli jasności przytaczam przykład takiego obliczenia (tab. I). Przykład dotyczy niedużej serii 35 połowów. Przykład oparto o wypadek umiarkowanych tendencji spotkania się gatunków A i B (sprawdzone na innej drodze). Gatunek A występuje w 86% prób całej serii. Na skutek tak dużego pokrycia prób proste obliczenie wskaźnika zbieżności w próbach gatunków A i B jest niezadowolające. Mianowicie wskaźnik wynosi: 1,1. Gdyby wszystkie B spotkały się z A — wskaźnik wypadłby tylko 1,2. Zatem w zakresie możliwych wahań od 1,0 do 1,2 nasz wskaźnik 1,1 stanowi wykorzystanie połowy możliwości. Tym niemniej liczba ta jest całkowicie nieporównywalna ze wskaźnikami obliczonymi z serii o innym stopniu pokrycia oraz jest za mało wyrazista. Obliczamy wskaźnik: $'S$ — wskaźnik zbieżności osobników gatunku B z zagęszczeniami gatunku A . Jako zagęszczenie przyjmujemy liczby osobników większe niż wynosi średnia arytmetyczna dla całej serii (por. tabelę). Zagęszczeń gatunku A znajdziemy 17, co stanowi 49% całej serii prób. Prawie połowa, czyni jednak jeszcze za dużo. Obliczony wskaźnik jest już jednak wyraźniejszy, wynosi on: 1,3 przy $'S_{max} = 2,1$. Zamiast zagęszczeń gatunku A , możemy wziąć „nad-zagęszczenia“: próby, w których liczba osobników gatunku A jest o 1 większa niż średnia. Prób takich mamy 11. Stanowi to 31% całej serii: wielkość pokrycia odpowiednia. Wskaźnik: $''S = 1,5$ przy $''S_{max} = 2,8$ jest najzupełniej zadowolający. W tablicy podano je-

szcze jedno obliczenie: spotykalność maksymalnych w dawnych warunkach zagęszczeń jednego i drugiego gatunku. Liczbowo potwierdza się (w danym wypadku) wielkość z poprzedniego obliczenia. Jej pewność jest jednak dużo mniejsza. Wskaźnik znaleziony z ilorazu: $3/2$, opiera się o zbyt małe liczby. Zależy on tu od pojedynczych wypadków spotkania się.

III. KWESTIE EKOLOGICZNE

Wielkość próby

Dotychczasowe próby zastosowania omawianej metody dość nonszalancko odnoszą się do niektórych szczególnych okoliczności ekologicznych, wiążących się ze sprawą wielkości użytych do analizy jednostek przestrzennych lub czasowych. Przy czytaniu odnośnej literatury nie wyczuwa się zróżnicowania wniosków w zależności od tego, czy mamy do czynienia z porównywaniem spotykalności wrotków na całych jeziorach traktowanych jako stanowiska, czy ze spotykalnością ptaków na stanowiskach obejmujących małe przestrzenie.

Tymczasem różnice mogą tu być bardzo istotne. By to wykazać, rozważmy przykład analizy spotykalności trzech gatunków zwierząt: wydry, płoci i zająca w zależności od wielkości próby użytej dla pobrania próbki. Dla ilustracji wybrałem zwierzęta, o których stosunkowo dużo wiemy, tak że z łatwością umiemy przewidzieć wynik połowu bez dokonywania go w terenie (przynajmniej w zakresie wniosków, które będą wyzyskane w dalszym rozumowaniu). Wyobraźmy sobie teraz kogoś, kto nie wie nic o biologii tych gatunków i chce wyciągnąć wnioski tylko z wyników analizy spotykalności przedstawicieli tych gatunków w próbach. Przykład oczywiście jest fikcyjny, natomiast sytuacja badawcza jak najbardziej prawdziwa. Tak się przecież na ogół często przedstawia sytuacja dla współczesnego ekologa pracującego nad większością znanych gatunków bezkręgowych.

Jasne jest, że wielkość próby ma tu swoje decydujące znaczenie dla charakteru wniosków, które będzie można wyciągnąć. Wyobraźmy sobie, że mamy do czynienia z trzema klasami wielkości prób:

- 1) próba nakłucia: dziobnięcia ziemi strzałą wystrzeloną z zenitu,
- 2) próba powierzchniowa wielkości kilkunastu metrów kwadratowych,
- 3) próba powierzchniowa wielkości kilkunastu kilometrów kwadratowych.

Zakładamy oczywiście, że próby dokonywane są w terenie odpowiednim, wystarczająco zróżnicowanym, zamieszkałym przez wystarczająco gęste populacje tych gatunków oraz że została zapewniona odpowiednio duża liczba prób każdej kategorii, by uczynić zadość wymogom statystyki matematycznej w stosunku do swobody wnioskowania z tych materiałów.

Co uzyskamy w wyniku?

W przypadku prób nakłucia, niewątpliwie nie należy się liczyć z realnymi szansami znalezienia jakiejś spotykalności tych trzech gatunków. W znikomym procencie prób ewentualnie nadzieją się na jedną strzałę i wydra i ryba. Odpowiedni wskaźnik będzie jednak w każdym przypadku znikomy i poza możliwościami oceny dla naszej metody. W świetle tych prób zając, wydra i ryba nie spotykają się.

W przypadku prób kilkunastometrowych, sprawa będzie się przedstawiała już inaczej. Bez wątpienia uzyskamy wysoki wskaźnik spotykalności między wydrą i rybą. Znikomy wskaźnik, jeżeli wogóle się zdarzy, między wydrą i zającem. Nie oczekujemy żadnej spotykalności między zającem i rybą.

W przypadku prób kilkunastokilometrowych powinien wypaść wysoki wskaźnik spotykalności dla wszystkich tych trzech gatunków. W próbach będą się ze sobą spotykać zając, wydra i ryba.

Zauważmy, że dysponując różnej wielkości próbami pośrednimi między wskazanymi w przykładzie badacz może sobie dowolnie „nastawić” materiał na takie czy inne wyniki regulujące odpowiednio tylko wielkości próby.

W konsekwencji wnioskowanie z tego rodzaju materiałów wymaga uwzględnienia informacji ekologicznych o stosunku biologii gatunków badanych od wielkości przestrzenno-czasowych pobranych prób. W zależności od charakteru ekologicznego ustosunkowania się danych zwierząt do środowiska uzyskamy w tym samym terenie i dla tego samego materiału zwierzęcego wyniki bardzo różne. Nie oznacza to bynajmniej jednak dowolności wyniku i stąd konkluzja o nieprzydatności takich prób do wnioskowania byłaby całkowicie mylna. Przeciwnie. Różnorodność i pozorna wielotorowość wyników stoi w przyczynowym związku z istotnymi cechami ekologicznymi i stąd jest ona podstawą do istotnego wzbogacenia wniosków.

Jedynym ograniczeniem, wynikającym z tego stanu rzeczy jest to, że połowy, obliczanie, a nade wszystko wnioskowanie nie mogą być dokonywane mechanicznie.

Znajomość ekologii gatunku i rozumienie terenu przez badacza pozostawia szerokie pole do postawienia za każdym razem sprawy wielkości próby w odpowiednim stosunku przyczynowym do wyciąganych wniosków.

Niezależnie od szczegółowych, dyktowanych specjalną wiedzą, rozstrzygnięć w konkretnych wypadkach badawczych sądzę, że należałoby jednak zawsze uwzględnić nowsze rozróżnienia skali przestrzennej.

Powszechna praktyka charakteryzowania zagęszczenia gatunku w terenie przez obliczenie ilorazu: $\frac{\text{ilość zwierząt}}{\text{powierzchnia}}$ może dawać wyniki niezupełnie jasne pod względem ekologicznym. W zależności od kategorii wielkości prób pobranych z terenu, możemy otrzymać wyniki bardzo różne liczbowo i o różnym znaczeniu ekologicznym. Dla doraźnych celów niniejszego artykułu wymienię następujące kategorie ekologiczne wielkości prób:

1. Próby punktowe, takie w których chodzi właściwie nie o wielkość przestrzeni objętej połowem, ale o obecność zwierzęcia w określonych sytuacjach środowiskowych.

2. Próby powierzchni właściwej zagęszczenia gatunku na stanowisku. Próby te swoim sensem ekologicznym odpowiadają mniej więcej miarze, jakiej się oczekuje normalnie, kiedy się oblicza średnie zagęszczenie występowania oceniając stosunek gatunku do środowiska.

3. Próby pola ruchliwości (osobniczej) lub pola areалу życiowego osobnika. Jest to szczególnie miara przeciętnej „przestrzeni życiowej” indywiduów w danych warunkach środowiska i stanu populacji.

4. Próby elementarnych skupień populacji, pozwalające bezpośrednio ocenić zbieżność występowania skupień w strukturze populacyjnej gatunku.

5. Próby jednostki populacyjnej, obejmujące najmniejsze pola reprezentatywne w stosunku do cech przestrzennych populacji³, pozwalające na bezpośrednie porównywanie ze sobą przestrzennych fragmentów populacji.

6. Próby wielkości siedliska odpowiadające na pytania typu zoogeograficznego, pozwalające ocenić np. współwystępowanie elementów fauny itp.

Podział powyższy nie ma pretensji do zupełności. Wymaga on jeszcze dalszych omówień i opracowań metodologicznych.

Zatrzymamy się jeszcze chwilę nad kryteriami różróżnienia wymienionych kategorii prób:

1. P r ó b y p u n k t o w e

Są to próby o wielkości jedynie rozmiarów ciała badanego organizmu lub najwyżej nieco większej. Dolna granica rozmiarów próby określona jest racjonalnymi potrzebami badania. Przy porównywaniu dwu gatunków różniących się wielkością, próba powinna być w zasadzie dostosowana do wielkości ciała tego gatunku, który w danej sytuacji jest środowiskotwórczym dla drugiego. Jest to typ prób dotychczas w praktyce badawczej właściwie mało stosowany. Tu w pewnych przypadkach zalicza się np. analiza zasiedlenia nor gryzoni. Ten typ prób wymaga bardzo dużych serii. Przy analizach współwystępowania daje obrazy ciasnego stowarzyszenia się zwierząt jednej populacji (gniazda itp.) oraz mógłby dać dobrą informację o stopniu stowarzyszenia się gatunków uzależnionych od siebie fakultatywnym (zewnątrznym) pasorzytnictwem, fakultatywnym komensalizmem itp.

Mimo że ten typ prób nie znalazł dziś jeszcze dotychczas większego zastosowania, wymieniam go nie tylko ze względu na formalną klasyfikację prób, ale również dlatego, iż spodziewam się, że odda on duże usługi pewnym typom badań wymienionym wyżej.

³ Termin „reprezentatywność próby” został tu użyty w znaczeniu, jaki nadawałem mu na sesji metodologicznej Komitetu Hydrobiologicznego PAN w 1956 r.

2. Próby powierzchni właściwej (zagęszczenia gatunku)

Są to próby, które można nazwać „typowymi“ dla zagęszczenia populacji w danym terenie. Próby tej wielkości bezpośrednio ilustrują przeciętne nasilenie występowania danego gatunku w terenie, ujęte nie w postaci średniej ilości zwierząt na jednostkę przestrzeni, lecz odwrotnie — wielkości przeciętnej przestrzeni, przypadającej na jednego osobnika. Rozpoznanie takich prób w materiale jest łatwe. Średnia arytmetyczna zwierząt danego gatunku na próbę będzie w nich równa 1.

Próba ma wszelkie cechy próby standardowej. Różnorakie wskaźniki uzyskane z niej dla jednego zwierzęcia są bezpośrednio porównywalne ze wskaźnikami dla innych zwierząt (oczywiście w ramach odpowiednich interpretacji biologicznych).

Jest ona punktem wyjścia do wszelkich analiz charakteru rozproszenia zwierząt w przestrzeni; jest chyba jedynym typem prób, gdzie niezgodność z rozkładem Poissona mówi w sposób jednoznaczny o rzeczywistym nielosowym rozkładzie, a zgodność o losowym⁴. Ze względu na swój charakter: sprowadzenia jednostki powierzchni do cechy: właściwego rozmieszczenia zwierząt w danym terenie, jest ona wygodną jednostką dla porównywania współczynników spotykalności zwierząt różnych gatunków.

Spotykalność pozytywna w takich próbach pozwala wnioskować o bezpośredniej, na kontaktach opartej zbieżności nisz ekologicznych obu gatunków.

W praktycznym przygotowywaniu terenu do prac przy nastawianiu połowów na tę wielkość próby należy mieć na uwadze właściwe rozwiązanie zagadnienia mozaikowatości terenu, które przy mechanicznym traktowaniu materiału, opartym o proste dzielenie ilości zwierząt przez pole próby, może prowadzić do charakterystycznych nieporozumień.

Zilustruję je następującym przykładem:

Obserwujemy np. karasia w stawach należących do kompleksu kilkunastu rozrzuconych na większej przestrzeni zbiorników wodnych w suchym poza tym terenie. Albo też obserwujemy — w drugim przykładzie — wiewiórki w izolowanych niewielkich lasach wśród dużych przestrzeni pól uprawnych. Konkretną miarę ilości zwierząt na jednostkę powierzchni można (zupełnie poprawnie) obliczyć dwojako: po pierwsze — drogą dzielenia ilości ryb przez powierzchnię konkretnych stawów, w których ryby łapano, i ilości wiewiórek przez wielkość lasków, w których je obserwowano; po drugie — można uzyskać realne (w sensie ekogeograficznym) liczby przez podzielenie ilości ryb bądź też ilości wiewiórek przez powierzchnię całego terenu, na którym są stawy, i całego terenu, którego częścią są owe lasy. W obu przypadkach można znaleźć określone powierzchnie (inne dla każdego sposobu obliczania), dla których $M=1$. Oba obliczenia są stosowane w różnych analizach ilościowej strony występo-

⁴ Oczywiście przy przyjęciu hipotezy Soper, że zwierzęta przy rozmieszczaniu się losowym na powierzchni siedliska realizują rozkład Poissona.

wania zwierząt w terenie⁵. Oba mają swój sens. Ale tylko pierwsze z tych obliczeń jest współmierne z miarą omawianej w tym ustępie próby powierzchni właściwej zagęszczenia.

W codziennej praktyce faunistyczno-ekologicznej nie zawsze ma się możliwość pełnego rozróżnienia obu przeliczeń; szczególnie gdy chodzi o zwierzęta drobne, wrażliwe na mikromozaikowość środowiska. Na przykład w stosunku do *Collembola* powierzchniowych warstw gleby powszechnie obecnie używa się jednostek połowu bardzo dużych, gdzie nie razi badacza włożenie do aparatu Tullgrena zawartości 1 m². Przeliczanie średniej ilości zwierząt na jednostkę powierzchni ma tu najprawdopodobniej ten sam charakter co średnia ilości wiewiórek na całą powierzchnię terenu i nie jest współmierne z powierzchnią właściwego zagęszczenia.

W dwojaki sposób można tu osiągnąć praktyczne rozróżnienie odpowiednich jednostek współmiernych z naszą próbą powierzchni właściwej (współmiernej z tym, co się zazwyczaj zamierza osiągnąć, gdy się oblicza średnie ilości zwierząt na określonej powierzchni).

A. Od strony biologicznej: wystarczy znajomość środowiska specyficznego dla danego gatunku i znajomość biologii gatunku taka, jaką możemy pochwalić się w odniesieniu do wiewiórki.

B. Analiza rachunkowa pól połowowych może dać dobre rozstrzygnięcie bez znajomości szczegółowej biologii gatunku. Mianowicie, przy analizowaniu prób różnej wielkości łatwo ustalić współmierność danej próby z naszą miarą na drodze następującej:

Musimy dysponować próbą: a_1 , o której wiemy, że jest dostatecznie mała, by zapewniała nam warunek, iż musi być częścią powierzchni właściwej zagęszczenia dla danego zwierzęcia. Próbie tej odpowiada ilość b_1 osobników danego gatunku (oczywiście poprawność relacji b_1 do a_1 musi być na drodze statystycznej zapewniona). Przy pomocy takiej próby możemy sprawdzić dowolnie dużą próbę a_n o ilości b_n zwierząt (oczywiście również statystycznie sprawdzonej). Jeżeli próby a_1 i a_n są współmierne dla danego gatunku zwierząt, to powinien być zachowany stosunek:

$$\frac{b_1}{a_1} = \frac{b_n}{a_n}$$

jeżeli dysponujemy szeregiem prób wzrastającej wielkości:

$$a_1, a_2, a_3 \dots a_n$$

z odpowiadającymi im znalezionymi w terenie ilościami zwierząt:

$$b_1, b_2, b_3 \dots b_n$$

to porównując szereg ilorazów:

$$\frac{b_1}{a_1}, \frac{b_2}{a_2}, \frac{b_3}{a_3}, \dots \frac{b_n}{a_n}$$

możemy określić granice wielkości pola, gdzie znika stałość tego stosunku. Wskaże on nam charakterystyczną dla danego terenu wielkość pola za-

⁵ Niczego nie zmienia tu fakt, że często drugi sposób „stosowany“ bywa nieświadomie na skutek złego rozpoznania środowiska bytowego gatunków o mało znanej biologii.

mieszkiwanego przez dany gatunek w sposób jednolity. Próby mniejsze od tego pola i pobrane z jego obrębu będą z nim współmierne.

3. Pole ruchliwości osobnika

Jest to typ miary powierzchni ekologicznej dość szczególnej i dla ekologa specjalnie interesującej. Powierzchnia właściwa zagęszczenia mimo wszystko nie określa ważnej ekologicznie charakterystyki: powierzchni użytkowanej przez pojedynczego osobnika. Ta powierzchnia jest zawsze inna od poprzedniej. Realnie istnieje dla każdego osobnika w terenie jakaś przestrzeń przezeń użytkowana, na której on częściowo przynajmniej dzieli się możliwościami życiowymi z innymi osobnikami swego gatunku i na której rozgrywa wszystkie swoje sprawy zarówno kontaktów populacyjnych jak i biocenotycznych. Połowy sprowadzone do takiej miary mają tę szczególną zaletę, że od razu bez dalszych manipulacji i analiz czy dociękań dają wgląd w realne stosunki i nasilenie towarzyskości osobniczej danej populacji.

Są istotne trudności oceny wielkości pola, które by odpowiadało powyższym wyobrażeniom. Takich pól w niektórych wypadkach może być kilka różnych, w zależności od szczegółów ustawienia analizy. Pojawiają się tu mianowicie trudności z oceną odcinka czasu, w którym chcemy zawrzeć areał ruchliwości danego gatunku. Z tych i z innych jeszcze względów sposób oceny zmienności takiego pola u różnych osobników w różnym czasie i okolicznościach nastęrcza istotne trudności, jakkolwiek nie ulega wątpliwości, że określona powierzchnia ruchliwości dla poszczególnych gatunków jest jak najbardziej realna.

Może być ona rozpoznana w oparciu o kryteria wynikające z wiedzy o biologii gatunku.

Przy dobrze zaznaczonym terytorializmie można jej poszukiwać w oparciu o kryteria formalnorachunkowe, a mianowicie na podstawie oceny prawdopodobieństwa spotkania zwierzęcia w próbie przy stopniowym jej powiększaniu. Jeżeli się rozpoczyna od prób bardzo małych, mniejszych niż powierzchnia terytorium osobnika, to stopniowe zwiększanie powierzchni próby da prawidłowe, równomierne zmiany wskaźnika z zakłóceniami przy przekraczaniu granic terytorium. Większa ilość takich danych pozwala wnioskować o wielkości terytorium, co w danych warunkach byłoby równoznaczne z powierzchnią ruchliwości osobniczej.

Wielkość ta ma wszelkie cechy przeciętnej dla danej populacji i warunków próby średniej ruchliwości osobników.

4. Próba pola elementarnych skupień populacji

Jeżeli zwierzęta w terenie mają tendencję do skupiania się i jeżeli te skupienia mają określone, charakterystyczne dla gatunku i okoliczności wymiary (oczywiście w pewnym określonym przedziale zmienności), to przy proporcjonalnym zwiększaniu wielkości prób (dla $\bar{M} > 1$) maksymalne ilości zwierząt znajdujących w próbach nie będą wzrastały proporcjonalnie do wzrostu powierzchni próby. W granicach krytycznych wielkości prób, przekraczających normalną wielkość skupień, nastąpi charak-

terystyczne załamanie wzrostu lub też przegięcie krzywej proporcjonalności między wielkością próby a maksymalną ilością zwierząt spotykanych w próbach. Uzyskanie prób tego rodzaju stwarza szczególne, nowe linie wnioskowania przy analizie współwystępowania gatunków w próbach. Zbieżność gatunków w próbach obejmujących skupienia (ujęte w jednostkach występowania gromadnego danego gatunku) stwarza nie tylko istotne zaakcentowanie tendencji do zbieżności gatunków w środowisku, ale również dostarcza materiał do dodatkowych interpretacji w związku ze znaczeniem ekologicznym skupień populacji u określonych gatunków.

5. Próby jednostki populacyjnej

Jak wiadomo, przy wyłącznie losowym rozkładzie zwierząt w terenie mamy prawo oczekiwać napotkania najróżnorodniejszych liczb zwierząt na stanowiskach. Liczby zbliżone do średniej są najprawdopodobniejsze. Możliwe są jednak i skrajne wychylenia, które jednakże ze względu na małe prawdopodobieństwo realizują się odpowiednio rzadko. Otóż o ile tego rodzaju sytuacje dają się obserwować czasami na małych przestrzeniach (rzędu ruchliwości osobniczej), to nie spotykamy tego na przestrzeniach większych (w skali zbiorowisk populacyjnych), mimo że teoretycznie byłoby to możliwe. Dzieje się to na skutek zjawiska istnienia wewnątrzpopulacyjnej organizacji o charakterze strukturalnym, na skutek czego w normalnych populacjach przestrzeń jest zamieszkiwana zgodnie z jakimś schematem struktury przestrzennej danej populacji, a nie schematem rozkładu losowego. Tak jak każda struktura musi ona składać się z określonych i uporządkowanych wzajemnie fragmentów. Jeżeli (ewentualnie gdy ...) charakterystyczne układy tych fragmentów, tworzące powtarzające się człony struktury populacji powtarzają się, to najmniejszy taki człon zawierający całość charakterystycznych fragmentów struktury stanowi jednostkę przestrzenną populacji.

Jednostka taka pozwala na bezpośrednie porównywanie ze sobą strukturalnych układów populacji. Jako realny przykład tego rodzaju jednostki można wskazać mrowisko wraz z areałem penetracji. Słaba znajomość istoty struktur populacyjnych większości populacji czyni wyróżnienie tej jednostki przestrzennej w chwili obecnej w ogromnej większości przypadków bardzo trudnym.

6. Próby wielkości siedliska

Duża jednostka przestrzenna o charakterze zoogeograficznym. Używana dość rzadko przy porównaniach faun większych terenów. W warunkach ekologicznym mało używana.

UWAGI KOŃCOWE

Technika „przysposabiania“ materiału do analizy zbieżności kryje duże możliwości wydobycia z materiału dodatkowych informacji o cha-

rakterze okoliczności towarzyszących badanemu zjawisku, na przykład ocenę źródeł zjawiska współwystępowania, ocenę podobieństwa reakcji na pogodę i inne czynniki środowiska itp. Wymaga to odrębnego omówienia.

Metoda jest dość czuła i daje odpowiedź nieraz w sytuacjach, gdy zawodzą „zwykle“ metody korelacji statystycznej.

PIŚMIENNICTWO

1. Edmondson, W. T. 1944 — Ecological studies of sessile *Rotatoria* — Ecol. Monog. 14: 34—66.
2. Kajak, A. 1957 — O zakresie stosowania wskaźnika współwystępowania — Ekol. Pol. B, 3: 131—134.

ASSESSMENT OF THE COINCIDENCE OF ECOLOGICAL NICHES OF SPECIES BY ESTIMATING THE PROBABILITY OF THEIR CONCURRENCE IN SAMPLES

S u m m a r y

The article describes how to make use of the method of estimating the degree of coincidence of two or more species in samples by comparison of the most probable number, in the given series, of cases in which both species concur in the sample, with the actual number of such concurrences (Edmondson, 1944, Kajak A., 1957). The author demonstrates that this method may be applied where each species occurs in about 30—40% of the samples. Where the percentage of complete samples is different, analysis of the concurrence of species in the samples should be preceded by a mathematical manipulation reducing the series examined to the required form. An example of this manipulation is given. The author points out that all estimates of concurrence of species in the field should be related to the corresponding space. Categories of size of the area of samples with differing ecological sense are given as examples.