

MTA Doktori Pályázat

Doktori értekezés tézisei

# **Közösségi mintázatok elemzése: módszerek és értelmezésük**

Schmera Dénes

MTA Ökológiai Kutatóközpont Balatoni Limnológiai Intézet

Tihany

2018

## 1. Bevezetés

Közösségi mintázatok detektálása, illetve a mögöttes mechanizmusok feltárása a közösségi ökológia egyik legrégebben megfogalmazott célja (Mittelbach 2012). Már a korai ökológusok is a közösségi mintázatokból következtettek a mögöttes mechanizmusok meglétére vonatkozóan. Clements (1916) például, akit az észak-amerikai növényökológusok úttörőjének tekintünk, a növényközösségeket koherens egységeknek tekintette, mely egységek egy környezeti változó mentén jól elhatárolódnak (*clements*i mintázat). Gleason (1926) ugyanakkor úgy érvelt, hogy nem maguk a közösségek, hanem csupán a fajok különböznek, ezért a közösségek környezeti gradiens mentén történő rendeződése valójában a közösséget alkotó fajok egyedi válaszát tükrözi (*gleasoni* mintázat). Tilman (1982) erős kompetíciót feltételezve egy gradiens mentén olyan közösségek sorozatát vizionálta, ahol a fajok a véletlenhez képest sokkal inkább "egyenletesen elosztott" mintázatot mutatnak (*egyenletesen elosztott mintázat* - *evenly spaced pattern*), míg Diamond (1975) az ökológiai gradiensek meglététől függetlenül a sakktáblaszerű mintázat meglétét tekintette az erős kompetíció indikátorának (*sakktábla mintázat* - *checkerboard pattern*). Végezetül ne feledkezzünk meg az *egymásbaágyazott mintázatról* (*nested pattern*) sem, ahol a fajszegényebb közösségek a fajgazdagabb közösségek részhalmazát képezik (Patterson és Atmar 1986). Ezen mintázatok napjainkban idealizált közösségi mintázatoknak, vagy amennyiben a több közösség együttes vizsgálatát kívánjuk hangsúlyozni, akkor idealizált metaközösségi mintázatoknak nevezzük (Ulrich és Gotelli 2013, Heino et al. 2015). Mivel az idealizált közösségi mintázatok azonosításával és értelmezésével foglalkozó cikkek komoly elméleti háttérrel rendelkeznek, ezért egyes vélemények szerint a mintázatok azonosítása lehetővé teszi a mögöttes folyamatok indikálását (Leibold és Mikkelsen 2002, Presley et al. 2010)

A közösségi mintázatok elemzésének másik lehetősége az, amikor egy, a közösségi mintázat bizonyos tulajdonságát kifejező függvényt használunk a vizsgált közösségek jellemzésére. Ilyen függvény lehet például az egymásbaágyazottság vagy akár a béta diverzitás. Az egymásbaágyazottsági függvények azt fejezik ki, hogy mennyire tekinthetők a fajszegényebb közösségek a fajgazdagabbak részhalmazának (Wright et al. 1998, Ulrich et al. 2009, Podani és Schmera 2012); míg a béta diverzitási függvények a közösségek fajkészletének variabilitását mérik (Koleff et al. 2003, Tuomisto 2010, Anderson et al. 2011). A közösségszerkezetet leíró függvények alkalmazása nem új keletű, de a béta diverzitás komponensekre történő felbontásának ötlete (Baselga 2010), illetve annak matematikai leírása kétségtelenül komoly lendületet adott a függvényekkel kapcsolatos kutatásoknak. Baselga (2010) javaslata szerint a közösségek béta diverzitása egy fajkicserélődési és egy egymásbaágyazottság eredményeként

létrejött komponensre bontható. A felbontás jelentősége abban áll, hogy a komponensek eltérő mögöttes mechanizmusokat feltételeznek, így a felbontás különböző ökológiai, természetvédelmi és biogeográfiai kérdések megválaszolására használható. A béta diverzitás komponensekre történő felbontásának újszerűsége és jelentősége kritikai megjegyzéseket, intenzív vitát, illetve alternatív felbontások létrejöttét eredményezte (Baselga 2012, Baselga és Leprieur 2015, Legendre 2014, Podani és Schmera 2011, 2016).

Az eddig említett módszerek a közösségi mintázatot önmagukban vizsgálva (típusba sorolás vagy függvény alkalmazás) következtetnek a közösségszerveződésre. Azonban lehetőség van arra is, hogy a közösségeket alkotó fajok tulajdonságait (vagy más szóval jellegeit) is felhasználjuk a közösségszerveződés megértéséhez. A jelleg alapú módszerek előnye az, hogy egymástól távoli területek közösségeinek összehasonlítását teszi lehetővé még akkor is, ha azok fajkészlete különböző (Statzner et al. 2001), illetve az, hogy a mögöttes folyamatok követlenebbül értelmezhetővé válnak (Southwood 1977, Poff 1997). Mindezek alapján nem meglepő, hogy az elmúlt évtizedekben a jelleg alapú kutatások komoly térnyerést mutatnak (Heino et al. 2013). A jelleg alapú vizsgálatok lehetőséget biztosítanak a közösségek összetételének leírására, illetve jellegállapotok sokféleségének értelmezésére. Ez utóbbi témakörbe tartozik egyebek mellett a funkcionális diverzitás, mely alatt a diverzitás ökoszisztéma-funkciókat befolyásoló összetevőit értjük (Tilman et al. 1997).

A közösségi mintázatok elemzésére használt módszerek kiválasztása és értelmezése azonban nem egyszerű feladat még akkor sem, ha maguk a módszerek esetenként rendkívül egyszerű matematikai eljárásokat alkalmaznak. Egy kritikus szemléletű kutató számos példát tud felhozni hibás terminológiára, célkitűzésnek nem megfelelő módszer alkalmazására vagy akár az alkalmazott módszer félreértelmezésére (Podani és Schmera 2006, Carvalho et al. 2013, Chen és Schmera 2015, Schmera et al. 2014, 2015, 2018). Mindezek alapján talán nem meglepő, ha folyamatos igény van a már meglévő numerikus ökológiai módszerek kritikai áttekintésére, illetve új módszerek fejlesztésére, hiszen az ökológiai rendszerekről alkotott ismereteink csupán a vizsgált kérdéskörnek megfelelő, és egyértelműen értelmezhető eszközrendszer használatával válhatnak valós tudássá.

## 2. A dolgozat szerkezete és célkitűzései

A dolgozat általános célkitűzése a közösségi mintázatok elemzésére használt, mások és általunk fejlesztett módszerek ismertetése, valamint alkalmazásuk és értelmezésük kritikai bemutatása. Mivel a közösségi ökológia módszereivel foglalkozó közlemények napjainkra könyvtárnyi mennyiségű irodalmat foglalnak magukba (pl. Podani 1997,

Legendre és Legendre 1998, Tóthmérész 1997, Izsák 2001, Borcard et al. 2011), az ismert módszerek feldolgozása túlmutat mind tudásomon, mind pedig egy ilyen dolgozat adta területi lehetőségeken. Mindezek figyelembevételével csupán az érdeklődési körömhöz legközelebb álló módszerek közleményekben is megfogalmazott feldolgozására kerül sor.

A dolgozat alapvetően két nagy szerkezeti egységre osztható. Az első szerkezeti egység (3. fejezet) a hely-faj adatmátrixokat vizsgáló módszereket, míg a második szerkezeti egység (4. fejezet) a jelleg alapú módszereket veszi górcső alá. A két módszer csoport között az a különbség, hogy míg a hely-faj adatmátrixokat vizsgáló módszerek csupán egy hely-faj adatmátrixot használnak, addig a jelleg alapú módszerek a hely-faj adatmátrixon túlmenően egy jelleg-faj adatmátrixra is támaszkodnak.

### 3. Hely-faj adatmátrixokat vizsgáló módszerek

#### Az EMS módszer kritikája

A metaközösségi elmélet lehetőséget teremt a közösség-szerveződés mögöttes mechanizmusainak feltárására (niche-alapú fajválogatás, diszperzió, drift, Leibold et al. 2004, Vellend 2010, Shipley et al. 2012). Néhány metaközösségekkel foglalkozó módszer a közösségi mintázatokat használja a mögöttes mechanizmusok azonosítására. Ezen módszerek közül talán a leggyakrabban alkalmazott a Leibold és Mikkelsen (2002) által javasolt, majd Presley et al. (2010) által frissített "metaközösségi struktúra elemei" módszer, amire az angol nyelvű rövidítésének megfelelően EMS módszerként fogunk hivatkozni.

Az EMS módszer a hely-faj adatmátrix átrendezését követően három tesztet tartalmaz. Az első lépésben az adatmátrix sorait és oszlopait egy korrespondencia elemzés első tengelye mentén rendezi. A koherencia mérésére a beágyazott hiányok számát használja, mégpedig úgy, hogy a kapott értéket egy null eloszláshoz hasonlítja. Ha a koherencia negatív, akkor az EMS módszer sakktábla mintázatot detektál. Ha beágyazott hiányok száma nem különbözik a véletlenszerűen várt értékektől, akkor az EMS módszer véletlen mintázatot mutat. Végezetül, ha a koherencia pozitív, akkor az adatmátrixon le kell futtatni a fajkicserélődési tesztet. A fajkicserélődés méréséhez helypáronként megszámláljuk, hogy a véletlenhez képest hányszor cserélődik ki egy faj egy másik fajra. Ha a fajkicserélődés negatív, akkor az EMS módszer egymásbaágyazott mintázatot detektál. Ha a fajkicserélődési teszt véletlen értéket mutat, akkor az EMS módszer egy kvázi mintázatot mutat (Presley et al. 2010). Végezetül, ha a fajkicserélődési teszt pozitív, akkor az EMS módszer clements, gleasoni vagy egyenletesen elosztott mintázatot detektál. A határok halmazódása teszt az EMS módszer harmadik eleme, ami nem más, mint egy Morisita próba. Ha a fajkiterjedések

határai pozitív halmozódást mutatnak, akkor az EMS módszer clementsai mintázatot detektál. Ha a fajkiterjedések határai negatív halmozódást mutatnak, akkor az EMS módszer egyenletesen elosztott mintázatot indikál. Végezetül, ha a határok halmozódása nem tér el a véletlentől, akkor az EMS módszer gleasoni mintázatot indikál.

Első lépésben áttekintjük az EMS módszer által alkalmazott fogalmakat, illetve azok értelmezését, majd pedig megvizsgáljuk az egyes eljárások működési jellemzőit. Kéthelyes adatmátrixok segítségével vizsgáltuk a függvények által kapható eredmények összefüggését úgynevezett véletlen paraméteres módszerekkel (Chao et al. 2012, Baselga és Leprieur 2015). Következő lépésben létrehoztunk minden olyan lehetséges adatmátrixot, amiben 4 hely 4 fajt tartalmaz. Ezeket az adatmátrixokat használjuk a függvények tulajdonságainak megértéséhez. Habár a 4×4-es adatmátrixok lehetővé teszik a mátrix összes lehetséges állapotának vizsgálatát, méretük miatt azonban kevésbé alkalmasak null modell tesztek futtatására. Ezért létrehoztunk 10000 darab véletlenül létrehozott adatmátrixot, melyek 10 helyet és 10 fajt tartalmaznak. Ezeket a 10×10-es mátrixokat null modell tesztekben vizsgáltuk. Zajtesztet (Gotelli 2000, Podani és Schmera 2012) alkalmaztunk annak tisztázására, hogy az EMS módszer mennyire érzékeny az adatmátrixban megjelenő "zaj" növekedésére. 20×20-as tökéletesen strukturált egymásbaágyazott, gleasoni, egyenletesen elosztott és clementsai mintázatból indultunk ki. A vizsgált mintázatokat kiindulási mintázatnak tekintettük (0. lépés, 0% zaj), majd fokozatosan növeltük a mátrixban meglévő zajt.

Kimutattuk, hogy amikor az adatmátrix olyan egyfajos közösségeket tartalmaz, melyek csak egy helyen találhatók (egyedi fajok esete), akkor a helyek, illetve a fajok átfedésének hiánya miatt az adatmátrix sorait és oszlopait nem lehet korrespondencia elemzés felhasználásával egyértelmű módon sorrendbe tenni, így nem tekinthetjük az eljárást egy "standardizált módszernek", mint ahogy azt Presley et al. (2010) állítják. A 4×4-es és a 10×10-es adatmátrixokkal végzett vizsgálataink szerint a koherencia tesztben alkalmazott beágyazott hiányok száma nem használható a sakktábla mintázat elkülönítésére. Véletlen paraméteres módszerek, illetve a 4×4-es és a 10×10-es adatmátrixok felhasználásával bemutattuk, hogy a fajkicserélődési teszt nem szükségszerűen alkalmas az egymásbaágyazott mintázat azonosítására. Felhívtuk a figyelmet arra, hogy a clementsai, a gleasoni és az egyenletesen elosztott mintázat csak valós környezeti gradiens mentén vizsgálható (Clements 1916, Gleason 1926, Tilman 1982, Shipley és Keddy 1987). Nyilvánvaló, hogy a korrespondencia elemzés által definiált "mátrixon belüli adatstruktúra" nem felel meg ennek a követelménynek. Következésképpen az a véleményünk, hogy a határok csoportosulása tesztet nem lehet az EMS módszer által megjelölt módon futtatni. A zajtesztjeink kimutatták, hogy a különböző idealizált mintázatok kimutatásának megbízhatósága jelentősen különbözik. Például az egymásbaágyazott mintázat legalább 50%-os detektálásához a

zajnak 15% alatt kell lennie. Ugyanez az érték az egyenletesen elosztott mintázat esetén 5%, a clements mintázat esetén 25%, míg a gleasoni mintázat esetén 5% alatt van. Ezen eredmények magyarázattal szolgálnak arra, hogy miért találtak az EMS módszer alkalmazói a leggyakrabban clements mintázatot, és mi lehet az oka annak, hogy gleasoni mintázat ritkán fordult elő.

### Helypárok vizsgálatán alapuló függvények

Ebben az alfejezetben a helypárok vizsgálatával foglalkozó, jelenlét-hiány adatokat használó függvényeket mutatunk be. Azért foglalkozunk ezekkel a függvényekkel, mert a közösségi mintázatok értelmezésének talán legnagyobb problémája az, hogy az alkalmazott függvények nem felelnek meg a hozzájuk kapcsolt ökológiai koncepciónak. Csupán a jelenlét-hiány adatokat használó függvényeket vesszük górcső alá, mert a bináris (jelenlét/hiány) adatok értelmezése véleményünk szerint jóval egyszerűbb, mint amikor a jelenlétet súlyozzuk a fajok abundanciájával (kvantitatív adatmátrixok). Végezetül, azért tanulmányozzuk csupán helypáronként a közösségi mintázatot, mert két hely mintázatának értelmezése sokkal egyszerűbb, mint 3 vagy több helyen tapasztalt előfordulási mintázat értelmezése. Nem utolsósorban megjegyzendő, hogy a helypárok vizsgálatán alapuló módszerek széles körben elterjedtek és elfogadottak a numerikus ökológiai eszköztárban is (ordinációs módszerek, klasszifikációs módszerek, stb.).

Javaslatot tettünk (Podani és Schmera 2011) a helypárok fajszámának felbontására. Javaslatunk szerint egy helypár teljes fajszámát ( $a + b + c$ ) átfedő ( $a$ ) és kicserélt ( $2\min(b,c)$ ) fajok számára, illetve a fajszámok különbségére ( $|b - c|$ ) lehet osztani. Habár a fenti komponensek önmagukban is értelmezhetők, kombinációjukkal további olyan függvényeket kapunk, amelyek alkalmasak az egymásbaágyazottság ( $a + |b-c|$  ha  $a > 0$ , egyéb esetben 0) a béta diverzitás ( $b+c$ ), vagy akár a fajszámegyezés ( $a+2\min(b,c)$ ) számszerűsítésére. Ha a függvényeket függetleníteni akarjuk a helypár teljes fajszámától, akkor el kell őket osztani a helypár teljes fajszámával. A relativizált átfedő fajok számának (=hasonlóság), a relativizált kicserélt fajok számának és a relativizált fajszámkülönbségnek az összege 1, ezért ábrázolhatók egy háromszög vagy szimplex ábrán. A szimplex ábra számos egyedi mintázat megjelenítésére alkalmas.

Kronológiailag az SDR módszer (Podani és Schmera 2011) előtt született egy olyan eljárás, ami a helypárok béta diverzitását egy fajkicserélődési és egy egymásbaágyazottság által okozott komponensekre bontja (béta diverzitás BAS

felbontása, Baselga 2010, 2012). A két eljárás között az az alapvető különbség, hogy míg az SDR módszer egy helypár teljes fajkészletét osztja fel különböző komponensekre (amin belül megtalálható a béta diverzitás fajkicserélődési és fajsámkülönbségi komponensekre történő bontása, POD felbontás), addig a BAS felbontás csak a béta diverzitás felbontásával foglalkozik. Ebből következik, hogy a POD felbontás kapcsolatba hozható egymásbaágyazottsági függvényekkel, addig a BAS felbontás nem. További fontos különbség, hogy az SDR módszer (és következésképpen a POD felbontás) nyers és relativizált függvényeket is bemutat, addig a BAS felbontás ugyan 0 és 1 közötti értéket felvevő függvényeket használ, azonban azokat mégis nehéz relativizált függvényként értelmezni, ezért ökológiailag nehezen értelmezhetőek (Schmera és Podani 2011, Carvalho et al. 2013). Mindezek alapján a béta diverzitás BAS felbontásának használatát nem tudjuk támogatni.

A biodiverzitás térbeni aspektusának megismerése és megértése napjaink ökológiájának egyik legnagyobb kihívása (Beever et al. 2006, Bevilacqua et al. 2012, Rosenzweig 1995). Vannak olyan esetek, amikor a mintavételi egységek bizonyos hierarchiával jellemezhetők. Az ilyen mintavételezési sémát hierarchikus mintavételezési elrendezésnek nevezzük (Crist et al. 2003). A skála koncepció (Scheiner et al. 2000 és 2001) és a hierarchia elmélet (King 1997) fogalmainak felhasználásával kimutattuk, hogy hierarchikus mintavételi elrendezés esetén a mintaméret és a fókusz különbségei befolyásolhatják az additív diverzitás-felosztás eredményét. A probléma orvoslására javaslatot tettünk egy olyan, helypárok béta diverzitásán alapuló eljárásra, mely hierarchikus mintavételezés esetén képes kifejezni a különböző hierarchikus szintek béta diverzitását (relatív béta diverzitás), illetve képes kifejezni az egyes tájelemek béta diverzitásához való hozzájárulását (hozzájárulási érték). Az új módszer használhatóságának tesztelése érdekében megvizsgáltuk a relatív béta diverzitások eltérését, variációját és hibáját. Eredményeink szerint az új módszer statisztikai értelemben jól működik. Mesterséges és valós adatsorokon mutattuk be az új módszer használhatóságát. Amennyiben összehasonlítjuk az új módszert a diverzitásfelosztással (Lande 1996), akkor azt tapasztaljuk, hogy azok egymás kiegészítői. Meggyőződésünk, hogy a relatív béta diverzitás és a hozzájárulási érték lehetőséget teremt a béta diverzitás alaposabb megismerésére.

### Teljes adatmátrixot vizsgáló függvények

A közösségi mintázatok feltárása hagyományosan helypárok vizsgálatával történik. Egyes vélemények szerint azonban a helypáronként tapasztalt különbözőség átlaga nem képes megfelelő módon jellemezni a teljes adatmátrix tulajdonságait, ezért speciális függvényekre van szükség (Diserud és Ødegaard 2007, Baselga 2013). Sajnálatos módon azonban a teljes adatmátrixot vizsgáló függvények növekvő száma,

a gyakran meglehetősen bonyolult sikerült matematikai formulák elterjedése, valamint nem utolsósorban a hasonlósági (közösségek átfedését vizsgáló) és a különbözőségi (közösségek béta diverzitását vizsgáló) függvények egymástól független fejlesztése nem segíti az alkalmazott ökológus tisztánlátását.

Megvizsgáltuk, hogy egy olyan egyszerűnek tekinthető fogalom, mint a közösségek átfedése hogyan jelenik meg az irodalomban. Arita (2017) például azt állítja, hogy a [közösségek] átfedése "megfelel azon fajok számának, amelyeket a helyek megosztanak", vagyis azon fajok számának, amely fajok több helyen előfordulnak. Ugyanebben a cikkben Arita (2017) azt is állítja, hogy közösségek átfedése "azon helyek száma, amelyek közös fajt tartalmaznak". Ezen definíciók nyilvánvalóan zavarba ejtők még akkor is, ha azok valamilyen módon kapcsolatba hozhatók a közösségek átfedésével. Érdemes rögtön az elején tisztázni, hogy a közösségek átfedése egy jelenség, ami különféleképpen mérhető. Ebből következik, hogy első lépésben el kell különítenünk a jelenséget és az annak mérésére használatos függvényeket. Nyilvánvaló, hogy Arita (2017) nem felel meg ennek a kíváncsiságnak, mert ugyanazt a szót (közösségek átfedése) használja a jelenségre, valamint két függvényre is. Amennyiben két hely fajkészletének átfedését vizsgáljuk, akkor a két hely fajkészlete felosztható *átfedő* és *nem átfedő* fajokra, a két közösség fajkészletének átfedését pedig legegyszerűbben az *átfedő fajok számával* írhatjuk le. Ugyanakkor a helyzet bonyolódik, ha egyszerre több hely fajkészletének átfedését vizsgáljuk. Célszerű megtartani az *átfedő fajok számát*, mint egy függvényt, ugyanakkor egyértelműen megállapítható, hogy az átfedő fajok száma nem írja le teljeskörűen több hely fajkészletének átfedését, ugyanis az átfedő fajok különbözhetnek az átfedés mértékében. Mindezek alapján a többhelyes közösségek fajkészlet-átfedését jellemezhetjük az átfedő fajok átfedés-mértékének összegével. Úgy gondoljuk, hogy a fogalmi struktúra és a hozzá kapcsolódó aritmetikai egyenletek leírásával sikerült tisztázni a közösségek átfedésével kapcsolatos félreértéseket.

A félreértések tisztázása után áttekintettük a teljes adatmátrixot (több helyet) vizsgáló függvényeket. Javaslatot tettünk a függvények osztályozására. A javaslat szerint megkülönböztethetünk különféle formákat (hasonlóság és különbözőség), családokat (Jaccard, Simpson és Sørensen) és eljárásokra (általános, átlagos páronkénti, együttes diverzitás, kevert komponensű módszer). Néhány kevert komponensű különbözőségi függvény első publikálása sajnos túlságosan bonyolult matematikai egyenlettel történt. A használatuk érdekében javaslatot tettünk egyszerűsítésükre. A feltárt 12 hasonlósági módszer összehasonlítását  $4 \times 4$ -es (4 hely  $\times$  4 faj) és  $10 \times 10$ -es (10 hely  $\times$  10 faj) mesterségesen létrehozott, illetve valós adatmátrixokon vizsgáltuk. Amikor nem találtunk hasonlósági formát, akkor az 1-"különbözőség" formát használtuk. A módszerek összehasonlításához Pearson korrelációt használtunk, majd pedig a korrelációt távolsággá alakítottuk (távolság =  $1 - \text{korreláció}$ ). A módszerek így kapott

távolságai, illetve UPGMA algoritmus felhasználásával dendrogramokat hoztunk létre, illetve a távolságokat főkoordináta módszerrel (metrikus többdimenziós skálázás) ábráztuk. Eredményeink szerint a közösségi mintázatról levont következtetések jelentősen függnak az alkalmazott módszertől. Megállapítottuk, hogy a Simpson családhoz tartozó módszerek egy meglehetősen egyedi képet festenek a többhelyes hasonlósági mintázatokról. Mindezek alapján az eredményeink a módszer kiválasztásának fontosságát hangsúlyozzák.

## 4. Jelleg alapú módszerek

### Az SDR módszer kiterjesztése jelleg alapú vizsgálatokhoz

A biodiverzitás változásának térbeli és időbeli megértése napjaink ökológiájának talán legnagyobb kihívása. A taxondiverzitás (TD) kétségtelenül a leggyakrabban alkalmazott diverzitás-konceptió, ugyanakkor az elmúlt évtizedekben komoly érdeklődés mutatkozik a közösségek filogenetikus (PD) illetve funkcionális diverzitása (FD) iránt (Devictor et al. 2010, Meynard et al. 2011, Stegen és Hurlbert 2011). Habár a béta diverzitást leginkább az eredeti javaslattal összhangban (Whittaker 1960, Anderson et al. 2011) a taxondiverzitással hozzák összefüggésbe ( $T\beta$ ), növekvő igény mutatkozik a filogenetikus és funkcionális béta diverzitás kifejezésére is (Swenson 2011). A létezőt funkcionális és filogenetikus béta diverzitások azonban csupán korlátozottan használhatók a béta diverzitást meghatározó folyamatok azonosítására, hiszen maga a béta diverzitás nincs felbontva összetevőkre. Egy kicsit másképp megfogalmazva: nem tudjuk eldönteni, hogy az evolúciós vonalak kicserélődése, vagy pedig azok különbsége tehető felelőssé a tapasztalt filogenetikus béta diverzitásért (Leprieur et al. 2012, Villéger et al. 2013).

Javaslatot tettünk az SDR módszer jelleg (funkcionális) és filogenetikai alapú kiterjesztésére. Javaslatunk szerint a vizsgált közösségek teljes taxonómiai, funkcionális vagy filogenetikai diverzitását értelmezhetjük egy faként, ahol a fa terminális csomópontjai maguk a fajok. Fontos megjegyezni, hogy a taxon diverzitást is lehet fa diagramként értelmezni. Ebben az esetben minden egyes faj egységnyi hosszúsággal közvetlenül kapcsolódik a globális fa gyökeréhez (csillag fa). Következésképpen a fák jó alapot szolgáltatnak a diverzitásmérés egységes módszertanához. Az SDR módszer logikáját követve felbonthatjuk a helypárok ághosszait közös és egyedi ághosszakra, illetve kifejezhetjük a béta diverzitást és annak komponenseit (kicserélődést és különbséget). Következésképpen létrehoztunk egy módszert, ami lehetőséget teremt a taxonómiai, filogenetikai és funkcionális béta diverzitások ( $T\beta$ ,  $P\beta$  és  $F\beta$ ) ugyanazon módszertan szerinti mérésére, illetve azok kicserélődési és különbözőségi komponensekre történő felbontására.

### Jelleg alapú vizsgálatok vízi gerinctelenekkel: néhány probléma és megoldásuk

Egy áttekintő cikkünkben (Heino et al. 2013) makroökológiai szempontból vizsgáltuk a patakokban élő vízi gerinctelen közösségek jelleg alapú mintázatait. Végezetül azt a következtetést vontuk le, hogy a jelenlét/hiány és az abundancia által súlyozott jellegek alapján futtatott elemzéseket körültekintően kell elvégezni, hiszen az eredmények közötti különbségeket módszertani (adatok kezelése) és ökológiai (a vizsgált közösségek közötti valós) különbségek is okozhatják. Cikkünket elolvasva Monaghan és Soares (2014) egyebek mellett azt állította, hogy a log-transzformáció anomáliákat okoz a jelleg alapú elemzésekben.

Áttekintettük az ezzel kapcsolatos szakirodalmat és azt találtuk, hogy a "súlyozás" alatt két különböző dolgot is értenek a kutatók: egyesek a jellegértékeket arányokkal súlyozzák, míg mások abundanciával szorozták. Mindebből azt a következtetést vonhattuk le, hogy a súlyozás különböző értelmezése jelentősen befolyásolhatja a jelleg alapú vizsgálatok értelmezését.

Monaghan és Soares (2014) a logaritmikus transzformáció "következetlenségét" azzal magyarázta, hogy amennyiben a jellegértékeket az abundancia logaritmusával szorozzuk (értelmezésük szerint log-abundanciával történő súlyozás), akkor a szorzat logaritmikusan visszatranszformált értéke nem egyezik meg a jellegérték és nyers abundancia szorzatával. Mi úgy véljük, hogy ez a "probléma" egyrészt a jellegértékek alkalmazott "súlyozásából", másrészt pedig az logaritmus vissza-transzformációjának szükségtelenségéből adódik. Hogy ne vegyük el a patakökológusok kedvét a jellegek bármiféle súlyozásától, bemutattuk, hogy hogyan lehet a jellegeket a taxonok jelenlét/hiányával, abundanciájával, vagy akár az abundancia log-transzformáltjával súlyozni.

Áttekintő cikkeink másik tanulsága az, hogy egyesek a jellegek állapotát matematikailag elfogadhatatlan módon kezelik, illetve a vízi gerinctelen jellegekkel kapcsolatos terminológia következetlen (Heino et al. 2013, Schmera et al. 2014). Ezért további célkitűzésünk az volt, hogy azonosítjuk ezeket a hiányosságokat, illetve javaslatot tegyünk a jellegek operatív valamint algebrailag megfelelő kezelésére.

Felhívtuk a figyelmet azokra az esetekre, amikor a jellegek állapotát matematikailag elfogadhatatlan módon kezelik. Ilyen esetre példa az, amikor az ordinális mérési skálán mért adatokon kivonást vagy osztást hajtanak végre.

Ha McGill et al. (2006) jelleg definíciójából indulunk ki, ami szerint a jelleg egy jól meghatározott és mérhető tulajdonság, akkor egyértelművé válik, hogy a jellegnek változónak kell lennie, míg más értelmezés (pl. csoportosító jellemző) elvetendő.

Mindezek ellenére irodalmi keresés alapján azt tapasztaltuk, hogy a jelleg bizonyos esetekben egy csoportosító jellemző (amin belül több mérhető tulajdonság is található), míg más esetben a változó. A probléma megoldására javaslatot tettünk egy egységesített terminológiára. Javasoltuk, hogy fogadjuk el Violle et al. (2007) definícióját, ami szerint a jelleg egy változó és nem egy csoportosító jellemző. Javasoltuk továbbá, hogy ha szükséges, akkor a jellegeket egy *jellegcsoport* elnevezésű csoportosítási jellemzővel csoportosítsuk. Összefoglalásképp azonosítottunk néhány vízi gerinctelenek jelleg alapú vizsgálatával kapcsolatos következtetlenséget és javaslatot tettünk egy egységes terminológiára, ami lehetővé teszi a vízi gerinctelenekkel kapcsolatos jellegek operatív használatát.

### Új módszerek a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitás-méréséhez

Napjainkra a közösségeket hagyományos módon jellemző eszköztár kiegészül, vagy talán lecserélődik olyan eljárásokra, melyek a közösségek funkcionális jellemzőiről adnak információkat (Petchey et al. 2004a). Hasonló paradigmaváltás tapasztalható a biodiverzitás-felmérés területén is. Míg a hagyományos biodiverzitási mérőszámok a fajgazdagságra (Jiguet et al. 2005) a fajok ritkaságára (Schmera 2003), vagy a fajok abundancia-eloszlására fókuszáltak (Magurran 1988), az új funkcionális diverzitási függvények a biodiverzitás azon komponenseit mérik, melyek megmutatják, hogy egy közösség hogyan működik (Tilman et al. 1997).

A funkcionális diverzitás számítása jelentősen eltér a hagyományosan alkalmazott diverzitási indexektől, ezért érdemes néhány alapvető kritériumot megvizsgálni a mérőszámokkal kapcsolatban (Ricotta 2005). Az egyik tulajdonság szerint, ha funkcionálisan új fajt adunk a közösséghez, akkor az új közösség funkcionális diverzitásának növekedni kell (vagy legalább nem csökkenhet, Solow et al. 1993). Ezt a kritériumot monotonitási kritériumnak nevezik. Egy másik kritérium szerint a közösség funkcionális diverzitása nem változhat, ha a közösséghez olyan fajt adunk, mellyel funkcionálisan megegyező faj már található a közösségben (Ricotta 2005). Weitzman (1992) ez utóbbi kritériumot ikerkritériumnak nevezi. Jelen dolgozatban ugyan mind a monotonitási, mind az ikerkritériumot matematikai kritériumként kezeljük, ugyanakkor mindkettő a természetvédelmi értékmérés általánosan elfogadott és valós jelentéssel bíró kritériumának tekinthető (Ricotta 2005).

Javaslatot tettünk a funkcionális jellemzők diverzitásának módosítására, majd mesterséges és valós adatokon keresztül mutattuk be, hogy az új funkcionális diverzitási index (MFAD) teljesíti mind az iker-, mind a monotonitási kritériumot, továbbá nem érzékeny a gyűjtött fajok számára. A fejlesztés első lépéseként a fajokat funkcionális egységekké (FU, vagy funkcionális fajokká, Ricotta 2005) alakítjuk oly

módon, hogy azon fajokat tekintjük funkcionális egységként, melyek minden funkcionális jellemző figyelembevételével azonosak. A fejlesztés második lépéseként a funkcionális egységek különbözőségi mátrixát számoljuk ki. Végezetül a különbözőségi mátrix cellaértékeinek összegét a funkcionális egységek számával elosztva megkapjuk az új funkcionális diverzitás-függvényt. Utolsó lépésben mesterséges és valós adatokon keresztül mutattuk be az új függvény (MFAD) használhatóságát.

Nyilvánvaló kihívás egy funkcionális diverzitási mérőszám fejlesztésénél az, hogy a mérőszám matematikai tulajdonságai alapvető kérdések megválaszolását befolyásolják (Mason et al. 2003, Mouillot et al. 2005, Ricotta 2005, Villéger 2008). Ilyen kérdés lehet például az ember által okozott biológiai változások funkcionális hatása (Tilman 1999, Chapin et al. 2000), vagy a fajeltűnések ökoszisztéma funkciókra gyakorolt hatásának felmérése (Petchey és Gaston 2002, 2006). Hasonlóan a funkcionális diverzitás méréséhez, egy egzakt módszerre van szükség a közösség egyes tagjai funkcionális hozzájárulásának megismeréséhez.

Jelen fejezetben javaslatot tettünk arra, hogy hogyan lehet kvantifikálni a közösség egy tagjának hozzájárulását a közösség teljes funkcionális diverzitásához. Mindehhez a MFAD indexből indultunk ki. Megmutattuk, hogy az MFAD lebontható a funkcionális egységek funkcionális értékére (FV) oly módon, hogy a funkcionális egység eltávolítása esetén az egység funkcionális értéke matematikai összefüggésben van az új közösség csökkenő MFAD értékével. Valós adatok felhasználásával demonstráltuk az új módszer működését.

### Vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásának áttekintése

A vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásáról szóló ismereteink meglehetősen felszínesek. Kis térbeli léptékű kísérletes vizsgálatok azt mutatják, hogy a fajgazdagságuk befolyásolja az ökoszisztéma funkciókat (Cardinale et al. 2002, Frainer et al. 2014), ugyanakkor más áttekintő cikkek jóval komplexebb képet sugallnak (Lecerf és Richardson 2010, Vaughn 2010, Dolédec és Bonada 2013). Úgy tűnik, hogy a biodiverzitás és az ökoszisztéma funkciók közötti kapcsolat a fajok milyenségéről, dominanciájától, a fajok közötti interakciók meglététől illetve jellegeiktől is függhet. Fontos megjegyezni, hogy a biodiverzitás-ökoszisztéma funkció összefüggését főként lokális léptéken vizsgálták, ezért az eredmények nem szükségszerűen extrapolálhatók regionális léptékre (Dolédec és Bonada 2013).

Habár a funkcionális diverzitást és azzal kapcsolatos fogalmakat gyakran használják a vízi gerinctelen közösségek tanulmányozása során, terminológiai és matematikai problémák (Schmera et al. 2014, 2015), illetve az élőhelyi minta és az emberi zavarás funkcionális diverzitásra gyakorolt hatásának bonyolultsága hátráltatja a terület

fejlődését. Jelen alfejezetben áttekintjük, hogy (1) a funkcionális diverzitás hogyan értelmezhető, (2) milyen összefüggés van a taxonómiai és a funkcionális diverzitás között, (3) hogyan reagál a funkcionális diverzitás a környezetre és az emberi zavarásra, és vajon (4) a funkcionális diverzitás az ökoszisztéma funkciók motorjának tekinthető-e?

Szakirodalmi adatbázisban megfelelő kulcsszavak felhasználásával keresést indítottunk. A keresés 78 releváns publikációt eredményezett, melyek közül 6 áttekintő cikk. Kimutattuk, hogy a funkcionális diverzitás koncepció és függvény formájában is jelen van a szakirodalomban. Megállapítottuk, hogy a Cummins féle táplálkozási jellegek mellett számos biológiai és ökológiai jelleget használnak a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásának kifejezésére. Tizennégy függvény használatát regisztráltuk, melyek közül Rao kvadratikus entrópiáját használják a leggyakrabban. A legtöbb vizsgált cikk pozitív összefüggést állapított meg a funkcionális és a taxonómiai diverzitás között. Megállapítottuk, hogy a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásról alkotott tudásunk akár torz is lehet, hiszen az főleg európai és észak-amerikai vízfolyások vizsgálatán alapul, ugyanakkor bizonyos élőhelyek (pl. kisebb tavak) vagy kontinensek (pl. Afrika) meglehetősen alulreprezentáltak. Javaslatot tettünk ennek megszüntetésére.

A legtöbb publikált tanulmány szerint az élőhely környezeti változói befolyásolják a vízi gerinctelen közösségek funkcionális diverzitását, ugyanakkor az emberi zavarás hatásának megítélése ellentmondásos. Definíciója szerint a funkcionális diverzitás kapcsolatot teremt a biodiverzitás és az ökoszisztéma funkciók között. Ezen ígéret ellenére nem találtunk olyan közleményt, amelyben bármiféle ökológiai funkciót funkcionális diverzitással korreláltattak volna. Ez azért meglepő, mert kísérletes eredmények szerint a szűrő gerinctelenek diverzitása befolyásolja a vízoszlopból történő szűrés hatékonyságát (Cardinale et al. 2002), illetve a detritivórok diverzitása komoly hatással van a vízbe behulló falevelek lebontására (Jonsson és Malmqvist 2000, 2003, Gessner et al. 2010, Lecerf és Richardson 2010, Frainer et al. 2014, Frainer és McKie 2015). A kapott eredmények legvalószínűbb magyarázata az, hogy a kutatók a funkcionális diverzitás fogalmát nem kapcsolják konkrét ökológiai funkciókhoz, hanem inkább a közösségi diverzitás egy olyan aspektusának tekintik, ami az ökológiai funkciókért általában véve tehető felelősé. Mindez érthető annak tükrében, hogy a vízi gerinctelenek számos ökoszisztéma funkciót látnak el.

## 5. A dolgozat új tudományos eredményeinek összefoglalása

Habár Clements és Gleason vitája az ökológiai közösségek szerveződéséről jó néhány évtizeddel ezelőtt történt, a nézetletérés alapjául szolgáló téma még ma is az ökológia

legégetőbb kérdései közé tartozik: Hogyan szerveződnek az ökológiai közösségek, illetve miről árulkodnak a közösségi mintázatok? Jelen dolgozat a közösségi mintázatok feltárására használt módszerekkel foglalkozik. Kutatási eredményeink az alábbiak szerint összegezhetők:

1. A közösségszerveződést befolyásoló mechanizmusok feltárásának egyik lehetséges módja az, amikor a közösségi mintázatokot használjuk a mögöttes mechanizmusok azonosítására. Ezen módszerek közül talán a leggyakrabban alkalmazott eljárás az EMS módszer. Kimutattuk, hogy az EMS módszer első lépésének számító adatmátrix-átrendezés befolyásolhatja a későbbi tesztek eredményét (felhasználó által definiált helyek és fajok sorrendje), illetve hogy a korrespondencia elemzéssel átrendezett adatmátrix (1) nem használható valós környezeti gradiensek vizsgálata esetén, (2) nem szükségszerűen vizsgálja a közösség teljes varianciáját, illetve (3) nem tekinthetjük egy standardizált módszernek. Eredményeink szerint a koherencia teszt nem alkalmas a sakktábla mintázat kimutatására, a fajkicserélődési teszt pedig nem képes egymásbaágyazott mintázatot egyértelműen kimutatni. Véleményünk szerint a clements, a gleasoni és az egyenletesen elosztott mintázatok csak valós környezeti gradiensek mentén értelmezhetőek. Valós környezeti gradiensek vizsgálata ugyanakkor megkövetelné a fajok adatmátrixon belüli sorrendjének - az EMS módszerben meg nem határozott - definícióját is. Zajtesztek sorozata kimutatta, hogy az idealizált mintázatok kimutatásának megbízhatósága jelentősen különbözik. Mindezen eredmények alapján nem javasoljuk az EMS módszert a közösségi mintázatok azonosítására.
2. Javaslatot tettünk egy, a közösségi mintázatok elemzésére alkalmas eljárásra (SDR módszer). Az eljárás a helypárok fajszerűségét bontja fel (1) átfedő és (2) kicserélt fajokra, illetve a (3) a helypár fajszerűségére. A három komponens, illetve azok különböző kombinációi lehetőséget teremtenek a közösségi ökológia gyakran használt koncepcióinak (pl. béta diverzitás, egymásbaágyazottság) számszerűsítésére. Ha az alkalmazott függvényeket függetleníteni kívánjuk a helypár teljes fajszerűségétől, akkor elosztjuk azokat a helypár teljes fajszerűségével. Az osztás következtében kapott három relativizált komponensünk összege mindig 1, ezért azok ábrázolhatóak egy háromszög- vagy simplex ábrán. A relativizált komponensek értékei, illetve azok háromszögábrán elfoglalt pozíciói lehetőséget teremtenek a közösségi mintázatok ökológiai szempontú értelmezésére.
3. A béta diverzitás komponensekre történő felbontása a numerikus ökológia egyik legdinamikusabban fejlődő területe. A felbontás jelentősége abban áll, hogy a béta diverzitást olyan egyedi komponensekre bontja, melyek eltérő mögöttes

mechanizmusok meglétét feltételezik. Kutatásaink során összehasonlítottuk az SDR módszerben megfogalmazott béta diverzitás-felbontást (POD felbontást) egy másik javaslattal (BAS felbontás). Megállapítottuk, hogy a két rendszer nehezen összehasonlítható, hiszen a POD felbontás egy komplex rendszer része (SDR módszer), míg a BAS felbontást nehéz egyéb ökológiai koncepciókkal kapcsolatban hozni (pl. egymásbaágyazottság). Kimutattuk, hogy a BAS felosztás komponensei nem egységesen relativizáltak, illetve egymásbaágyazottság hiányában a fajszámkülönbség meglététől függetlenül csupán fajszám-kicserélődést jeleznek. Mindezek alapján a béta diverzitás BAS felbontásának használatát nem tudjuk támogatni.

4. A diverzitásfelosztás a leggyakrabban alkalmazott eljárás a béta diverzitás számszerűsítésére hierarchikus mintavételezés esetén. Kimutattuk, hogy az így kapott béta diverzitási értékek összehasonlítását korlátozza a mintaméretetek esetleges különbözősége, illetve a mintavételi egységek diverzitás-felosztásban alkalmazott aggregációja. Javaslatot tettünk egy olyan eljárásra, aminek segítségével hierarchikus mintavételezés esetén is torzítatlanul kiszámítható a különböző szintek béta diverzitását (relatív béta diverzitás), illetve a tájelemek hozzájárulása (hozzájárulási érték) úgy, hogy ezen értékeket nem befolyásolja a minta és a fókusz mérete sem. A módszert egy null modell tesztel egészítettük ki. Az új módszer használhatóságának alátámasztására különféle statisztikai teszteket alkalmaztunk. Az új módszer lehetőséget teremt a béta diverzitás alaposabb megismerésére.
5. A közösségi mintázatok feltárása hagyományosan helypárok vizsgálatával történik. Egyes vélemények szerint azonban a helypárokkal végzett vizsgálatok aggregációja (pl. átlaga) nem képes megfelelő módon jellemezni az adatmátrix tulajdonságait, ezért speciális függvényekre van szükség. Az ilyen - teljes adatmátrixokat vizsgáló - függvényekre komoly figyelem irányult az utóbbi években. Sajnos azonban a helypárokról a teljes adatmátrix vizsgálatára történő áttérés nem egyszerű feladat. Tisztáztuk az átfedő fajok fogalmát, javaslatot tettünk a teljes adatmátrixot vizsgáló módszerek osztályozására, illetve összehasonlítottuk a már létező módszereket. Mesterséges és valós adatokon végzett vizsgálataink azt mutatják, hogy a közösségi mintázatról levont következtetések jelentősen függenek az alkalmazott módszertől. Következésképpen, eredményeink a módszer kiválasztásának fontosságát hangsúlyozzák.
6. Javaslatot tettünk az SDR módszer jelleg és filogenetikai alapú kiterjesztésére. Javaslatunk szerint a vizsgált közösségek teljes taxonómiai, funkcionális vagy filogenetikai diverzitását értelmezhetjük egy faként, ahol a fa terminális

csomópontjai maguk a fajok. Az SDR módszer logikáját követve felbonthatjuk a helypárok ághosszait közös és egyedi ághosszokra, illetve kifejezhetjük a béta diverzitást és annak komponenseit (kicserélődést és különbséget). Következésképpen létrehoztunk egy módszert, ami lehetőséget teremt a taxonómiai, filogenetikai és funkcionális béta diverzitások ( $T\beta$ ,  $P\beta$  és  $F\beta$ ) ugyanazon módszertan szerinti mérésére, illetve azok kicserélődési és különbözőségi komponensekre történő felbontására.

7. A jelleg alapú vizsgálatoknak kiemelt szerepük van a vízi gerinctelenekkel kapcsolatos kutatásokban, hiszen egymástól távoli területek közösségeinek összehasonlítását teszik lehetővé még akkor is, ha azok fajkészlete különböző. Kimutattuk, hogy vízi gerinctelenekkel foglalkozó kutatók a súlyozás alatt kétféle matematikai eljárást is használnak, illetve nem minden esetben tudják a faj-jelleg és hely-faj adattáblákat megfelelően összekötni és értelmezni. Bemutattuk, hogy egyes véleményekkel ellentétben a jellegértékek jelenlét/hiány, abundancia, illetve log-transzformált abundancia adatokkal is súlyozhatók és értelmezhetők. Azonosítottunk néhány, vízi gerinctelenek jelleg alapú vizsgálatával kapcsolatos következtetlenséget és javaslatot tettünk egy egységes terminológiára, ami lehetővé teszi a vízi gerinctelenekkel kapcsolatos jellegek operatív használatát.
8. Javaslatot tettünk egy új funkcionális diverzitási függvényre (MFAD). Mesterséges és valós adatok felhasználásával bemutattuk, hogy az új függvény teljesíti mind az iker-, mind a monotonitási kritériumot, továbbá nem érzékeny a gyűjtött fajok számára. Javaslatot tettünk továbbá arra, hogyan lehet kvantifikálni a közösség egy tagjának hozzájárulását a közösség teljes funkcionális diverzitásához. Mindehhez az általunk javasolt MFAD indexből indultunk ki. Megmutattuk, hogy az MFAD lebontható a funkcionális egységek funkcionális értékére (FV) oly módon, hogy a funkcionális egység eltávolítása esetén az egység funkcionális értéke matematikai összefüggésben van az új közösség csökkenő MFAD értékével. Valós adatok felhasználásával demonstráltuk az új módszer működését.
9. Áttekintettük a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásával kapcsolatos kutatásokat. Megállapítottuk, hogy a Cummins féle táplálkozási jellegek mellett számos biológiai és ökológiai jelleget használnak a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásának kifejezésére. Tizennégy függvény használatát regisztráltuk, melyek közül Rao kvadratikus entrópiáját használják a leggyakrabban. Megállapítottuk, hogy a vízi gerinctelenek funkcionális diverzitásról alkotott tudásunk akár torz is lehet, hiszen az főleg európai és észak-amerikai vízfolyások vizsgálatán alapul. A legtöbb publikált tanulmány

szerint az élőhely környezeti változói befolyásolják a vízi gerinctelen közösségek funkcionális diverzitását, ugyanakkor az emberi zavarás hatásának megítélése ellentmondásos. A tudományterület fejlődése érdekében javaslatokat is megfogalmaztunk.

## 6. Az értekezés alapját képező tudományos közlemények

Schmera D, Podani J, Botta-Dukát Z, Erős T (2018) On the reliability of the Elements of Metacommunity Structure framework for separating idealized metacommunity patterns. **Ecological Indicators** 85: 853-860.

Podani J, Schmera D (2011) A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. **Oikos** 120: 1625-1638.

Schmera D, Podani J (2011) Comments on separating components of beta diversity. **Community Ecology** 12: 153-160.

Podani J, Schmera D (2012) A comparative evaluation of pairwise nestedness measures. **Ecography** 35: 889-900.

Carvalho JC, Cardoso P, Borges PAV, Schmera D, Podani J (2013) Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. **Oikos** 122: 825-834.

Schmera D, Podani J (2013) Components of beta diversity in hierarchical sampling designs: a new approach. **Ecological Indicators** 26: 126-136.

Chen Y, Schmera D (2015) Additive partitioning of a beta diversity index is controversial. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 112: E7161.

Podani J, Schmera D (2016) Once again on the components of pairwise beta diversity. **Ecological Informatics** 32: 63-68.

Schmera D (2017) On the operative use of community overlap in analyzing incidence data. **Community Ecology** 18: 117-119.

Schmera D, Podani J (2018) Through the jungle of methods quantifying multiple-site resemblance. **Ecological Informatics** 44: 1-6.

Cardoso P, Rigal F, Carvalho JC, Fortelius M, Borges PAV, Podani J, Schmera D (2014) Partitioning taxon, phylogenetic, and functional beta diversity into replacement and richness difference components. **Journal of Biogeography** 41: 749-761.

Schmera D, Podani J, Erős T, Heino J (2014) Combining taxon-by-trait and taxon-by-site matrices for analysing trait patterns of macroinvertebrate communities: a rejoinder to Monaghan & Soares (2014). **Freshwater Biology** 59: 1551-1557.

Schmera D, Podani J, Heino J, Erős T, Poff NL (2015) A proposed unified terminology of species traits in stream ecology. **Freshwater Science** 34: 823-830.

Schmera D, Erős T, Podani J 2009 A measure for assessing functional diversity in ecological communities. **Aquatic Ecology** 43: 157-167.

Schmera D, Podani J, Erős T 2009 Measuring the contribution of community members to functional diversity. **Oikos** 118: 961-971.

Schmera D, Heino J, Podani J, Erős T, Dolédec S 2017 Functional diversity: a review of methodology and current knowledge in freshwater macroinvertebrate research. **Hydrobiologia** 787: 27-44.

## 7. Felhasznált irodalom

Anderson MJ, Crist TO, Chase JM, Vellen M, Inouye BD, Freestone AL, Sanders NJ, Cornell HV, Comita LS, Davis KF, Harrison SP, Kraft NJB, Stegen JC és Swenson NG (2011) Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14: 19-28.

Arita HT (2017) Multisite and multispecies measures of overlap, co-occurrence, and co-diversity. *Ecography* 40: 709-718.

Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134-143.

Baselga A (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness and nestedness. *Global Ecology and Biogeography* 21: 1223-1232.

Baselga A (2013) Multiple site dissimilarity quantifies compositional heterogeneity among several sites, while average pairwise dissimilarity might be misleading. *Ecography* 36: 124-128.

Baselga A és Leprieur F (2015) Comparing methods to separate components of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 1069-1079.

Beever EA, Swihart RK és Bestelmeyer BT (2006) Linking the concept of scale to studies of biological diversity: evolving approaches and tools. *Diversity and Distributions* 12: 229-235.

Bevilacqua S, Plicanti A, Sandulli R és Terlizzi A (2012) Measuring more of  $\beta$ -diversity: Quantifying patterns of variation in assemblage heterogeneity. An insight from marine benthic assemblages. *Ecological Indicators* 18: 140-148.

Borcard D, Gillet F és Legendre P (2011) *Numerical Ecology with R*. Springer, New York

Cardinale BJ, Palmer MA és Collins SL (2002) Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature* 415: 426-429.

Carvalho JC, Cardoso P, Borges PAV, Schmera D és Podani J (2013) Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos* 122: 825-834.

Chao A, Chiu CH és Hsieh TC (2012) Proposing resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology* 93: 2037-2051.

Chapin III FS, Zavelata ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC és Diaz S (2000) Consequence of changing biodiversity. *Nature* 405:

- Chen Y és Schmera D (2015) Additive partitioning of a beta diversity index is controversial. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112: E7161.
- Clements FE (1916) *Plant succession, an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution, Washington.
- Crist TO, Veech JA, Gering JC és Summerville KS (2003) Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  diversity. *The American Naturalist* 162: 734-743.
- Devictor V, Mouillot D, Meynard C, Jiguet F, Thuiller W és Mouquet N (2010) Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters* 13: 1030-1040.
- Diamond JM (1975) Assembly of species communities. In: Cody ML és Diamond JD (eds) *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Boston. pp. 342-444.
- Diserud OH és Ødegaard F (2007) A multiple-site similarity measure. *Biology Letters* 3: 20-22.
- Dolédec S és Bonada N (2013) So What? Implications of loss of biodiversity for ecosystem functioning. In: *River Conservation Challenges and Opportunities* (Eds S. Sabater & A. Eloegi). pp. 169-192, Fundacion BBVA, Madrid
- Frainer A és McKie BG (2015) Shifts in the diversity and composition of consumer traits constrain the effects of land use on stream ecosystem functioning. *Advances in Ecological Research* 52: 169-200.
- Gessner MO, Swan CM, Dang CK, McKie B, Bargett RD, Wall DH és Hattenschwiler S (2010) Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology and Evolution* 25 372-380.
- Gleason HA (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- Gotelli NJ (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606-2621.
- Heino J, Nokela T, Soininen J, Tolkinen M, Virtanen L és Virtanen (2015) Elements of metacommunity structure and community-environment relationships in stream organisms. *Freshwater Biology* 60: 973-988.
- Heino J, Schmera D és Erős T (2013) A macroecological perspective of trait patterns in stream communities. *Freshwater Biology* 58: 1539-1555.
- Izsák J (2001) *Bevezetés a biológiai diverzitás mérésének módszertanába*. Scientia Kiadó, Budapest.
- Jiguet F, Julliard R, Couvet D és Petiau A (2005) Modelling spatial trends in estimated species richness in breeding bird survey data: a valuable tool in biodiversity assessment. *Biodiversity and Conservation* 14: 3305-4424.
- Jonsson M és Malmqvist B (2000) Ecosystem process rate increases with animal species richness: evidence from leaf-eating, aquatic insects. *Oikos* 89: 519-523.
- Jonsson M és Malmqvist B (2003) Mechanisms behind positive diversity effects on ecosystem functioning: testing the facilitation and interference hypotheses. *Oecologia* 134: 554-559.
- King AW (1997) Hierarchy theory: a guide to system structure for wildlife biologists. In Bissonette JA (ed) *Wildlife and landscape ecology*. Springer, Berlin, pp. 185-212.
- Koleff P, Gaston KJ és Lennon JJ (2003) Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367-382.
- Lande R (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13.
- Lecerf A és Richardson JS (2010) Biodiversity-ecosystem function research: insight gained from streams. *River Research and Applications* 26: 45-54.
- Legendre P (2014) Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 23: 1324-1334.
- Legendre P és Legendre L (1998) *Numerical Ecology*, Elsevier
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M és Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Leibold MA és Mikkelsen GM (2002) Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos* 97: 237-250.

- Leprieur F, Albouy C, De Bortoli J, Cowma, PF, Bellwood DR és Mouillot D. (2012) Quantifying phylogenetic beta diversity: distinguishing between 'true' turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients. *PLoS One* 7: e42760.
- Magurran E (1988) Ecological diversity and its measurement. Croom Helm, London
- Mason NWH, MacGillivray K, Steel JB és Bastow WJ (2003) An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14: 571-578.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E és Westoby M (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178-185.
- Meynard C, Devictor V, Mouillot D, Thuiller W, Jiguet F és Mouquet N (2011) Beyond taxonomic diversity patterns: how do alpha, beta and gamma components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? *Global Ecology and Biogeography* 20: 893-903.
- Mittelbach GG (2012) Community Ecology. Sinauer, Massachusetts, USA
- Monaghan KA és Soares AMVM (2014) The deviation of long-transformed abundance data for the qualitative analysis of macroinvertebrate traits - an addendum to "A macroecological perspective of trait patterns in stream communities" by Heino et al. (2014). *Freshwater Biology* 59: 1551-1557.
- Mouillot D, Mason WHN, Dumay O és Wilson JB (2005) Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* 142: 353-359.
- Patterson BD és Atmar W (1986) Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biol. J. Linn. Soc.* 28: 65-82.
- Petchey OL és Gaston KJ (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5: 402-411.
- Petchey OL és Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741-758.
- Petchey OL, Downing AL, Mittelbach GG, Persson L, Steiner CF, Warren PH és Woodward G (2004a) Species loss and the structure and functioning of multitrophic aquatic systems. *Oikos* 104: 467-476.
- Podani J (1997) Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelmeibe. Scientia Kiadó, Budapest
- Podani J és Schmera D (2006) On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* 115: 179-185.
- Podani J és Schmera D (2011) A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. *Oikos* 120: 1625-1638.
- Podani J és Schmera D (2012) A comparative evaluation of pairwise nestedness measures. *Ecography* 35: 889-900.
- Podani J és Schmera D (2016) Once again on the components of pairwise beta diversity. *Ecological Informatics* 32: 63-68.
- Poff NL (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 16: 391-409.
- Presley SJ, Higgins CL és Willig MR (2010) A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos* 119: 908-917.
- Ricotta C (2005) A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology* 6: 479-486.
- Rosenzweig ML (1995) Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schmera D (2003) Assessing stream dwelling caddisfly assemblages (Insecta: Trichoptera) collected by light traps in Hungary. *Biodiversity and Conservation* 12: 1175-1191.
- Schmera D és Podani J (2011) Comments on separating components of beta diversity. *Community Ecology* 12: 153-160.
- Schmera D, Podani J, Erős T és Heino J (2014) Combining taxon-by-trait and taxon-by-site matrices for analysing trait patterns of macroinvertebrate communities: a rejoinder to Monaghan & Soares (2014). *Freshwater Biology* 59: 1551-1557.
- Schmera, D., Podani J, Heino J, Erős T, és Poff NLR (2015) A proposed unified terminology of species traits in stream ecology. *Freshwater Science* 34: 823-830.

- Schmera D, Podani J, Botta-Dukát Z, Erős T (2018) On the reliability of the Elements of Metacommunity Structure framework for separating idealized metacommunity patterns. *Ecological Indicators* 85: 853-860.
- Scheiner SM, Chiarucci A, Fox GA, Helmus MR, McGlinn DJ és Willig MR (2011) The underpinnings of the relationship of species richness with space and time. *Ecological Monographs* 81: 195-213.
- Scheiner SM, Cox SB, Willig MR, Mittelbach GG, Osenberg C és Kaspari M (2000) Species richness, richness-area curves, and Simpson's paradox. *Evolutionary Ecology Research* 2: 791-802.
- Shipley B és Keddy PA (1987) The individualistic and community-unit concepts as falsifiable hypotheses. *Vegetatio* 69:47–55.
- Shipley B, Paine CET és Baraloto C (2012) Quantifying the importance of local niche-based and stochastic processes to tropical tree community assembly. *Ecology* 93: 760-769.
- Solow A, Polansky S és Broadus J (1993) On the measurement of biological diversity. *Journal of Environmental Ecology and Management* 24: 60-68.
- Southwood TRE (1977) Habitat, the templet for ecological strategies. *Journal of Animal Ecology* 46: 337-365.
- Statzner B, Bis B, Doledec S és Usseglio-Polatera P (2001) Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition on invertebrate communities in European running waters. *Basic and Applied Ecology* 2: 73-85.
- Stegen JC és Hurlbert AH (2011) Inferring eco-evolutionary processes from taxonomic, phylogenetic and functional trait  $\beta$ -diversity. *PLoS One* 6: e20906.
- Swenson NG (2011) Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. *PLoS One* 6: e21264.
- Tilman D (1982) Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman D (1999) Ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Science* 277: 1300-1302.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich PB, Ritchie M és Sieman E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Tóthmérész B (1997) Diverzitási rendezések. Scientia Kiadó, Budapest
- Tuomisto H (2010) 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.
- Ulrich W, Almeida-Neto M és Gotelli NJ (2009) A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118: 3-17.
- Ulrich W és Gotelli NJ (2013) Pattern detection in null model analysis. *Oikos* 122: 2-18.
- Vaughn CC (2010) Biodiversity losses and ecosystem function in freshwaters: emerging conclusions and research directions. *BioScience* 60: 25-35.
- Vellend, M. (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85: 183-206.
- Villéger S, Grenouillet G és Brosse S (2013) Decomposing functional  $\beta$ -diversity reveals that low functional  $\beta$ -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 22: 671-681.
- Villegger S, Mason NWH és Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaced framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290-2301.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I és Garnier E (2007) Let the concept of trait to be functional! *Oikos* 116: 882–892.
- Weitzman ML (1992) On diversity. *Quarterly Journal of Economics* 107: 363-405.
- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30: 279-338.