NOVÉ POSTUPY PRO HODNOCENÍ DIVERSITY SPOLEČENSTEV (S PŘÍKLADY LESNÍCH EKOSYSTÉMŮ)

NEW METHODS FOR EVALUATION OF THE COMMUNITY DIVERSITY (WITH EXAMPLES OF FOREST ECOSYSTEMS)

Karel Matějka

Abstract
Diversity is an important feature of the community species structure (species composition). It can be evaluated using some indices. There are not only species diversity indices but indices of functional diversity, too. The Rao coefficient (BOTTA-DUKÁT 2005) is such example. A newly designed method of calculation of Rao coefficient on the basis of classification of species was applied on large data set of relevés from forest plant communities in the area of Krkonoše Mts. and their surrounding. The change in diversity during past 50 years as a common trend was revealed (slight increase of both species richness and functional diversity in the herb layer). It point to moderate disturbances of forests.

The higher functional diversity was observed in the forest communities of moderate acidophilus man-influenced coniferous and mixtured stands at lower or middle altitudes.

Common trends in relations among diversity indices were described: (1) Number of functional groups of species is independent on species richness except for the communities with very low species number. (2) Higher numbers of functional groups of species are limited by a monotone function of Simpson's index. The other (lower) limit exists too. (3) Functional diversity expressed by Rao coefficient raises with species diversity: common ratio *Rao*/*H*' is approximately equal to 0.13. (4) Average values of functional diversity and variance of these values increase with species equitability.
Keywords: functional diversity, functional groups of plants, Krkonoše Mts., Rao coefficient, species classification.

ÚVOD

Biodiversita je významnou vlastností živých systémů od úrovně populace až po krajinu libovolného měřítka a z tohoto důvodu můžeme zvláště v posledních letech pozorovat značnou inflaci či "módnost" v použití tohoto termínu, často bez řádného pochopení jeho obsahu. V rámci projektu "Management biodiversity v Krkonoších a na Šumavě", který je řešen v rámci Národního projektu výzkumu II od poloviny roku 2006 (projekt BiodivKrŠu, viz www.infodatasys.cz/biodivkrsu/projekt.htm), je proto kladen důraz na teoretickou rozpracovanost a pochopení celého tématu. Z tohoto důvodu je prováděn odklon od nepřesně definovaného termínu "biodiversita" a spíš se mluví o "diversitě" konkrétního hodnoceného systému. Můžeme tak sledovat diversitu na třech základních úrovních – pro systémy představované krajinou (krajinným segmentem), ekosystémem (lépe určitým společenstvem v rámci daného ekosystému) nebo populací. V těchto případech tedy mluvíme postupně o krajinné diversitě (representované většinou různorodostí ekosystémů v rámci krajinného segmentu), o diversitě společenstva (druhové diversitě společenstva) nebo o genetické diversitě populace. V dalším bude pozornost věnována pouze prostřední úrovni. Základní přehled problematiky podle aktuálních poznatků shrnuje například MAGURRAN (2004). Druhová diversita je vyjadřována pomocí různých indexů, které je potřebné rozdělovat do tří základních skupin – na, míry druhové bohatosti (species richness; ty vyjadřují pouze počet zastoupených druhů), míry vyrovnanosti (equitability; extrahují pouze vzájemný kvantitativní poměr v zastoupení jednotlivých druhů) a na míry celkové diversity (někdy nazývané pouze míry "diversity"; kombinují obě uvedené vlastnosti). Přehledy těchto indexů a jejich vzájemné porovnávání jsou publikovány již delší dobu (například STOCKER, UNWIN, WEST 1985).

Ukazuje se, že pro funkci a dynamiku společenstva je významná nejen druhová diversita a její tři uvedené složky, ale též druhová různorodost vyjádřená tím, jak se liší vlastnosti jednotlivých zastoupených druhů. Vlastnost či parametr společenstva, který souhrnně vyjadřuje právě tuto různorodost bývá nazýván "funkční diversitou". To, jak je toto téma aktuální, dokumentuje řada prací týkajících se různých biologických oborů, s různým přístupem k tématu, jak mohou ukázat například vybrané články z poslední doby (mořské řasy – ARENAS *et al.* 2006; společenstva obojživelníků – ERNST *et al.* 2006; přirozená terestrická vegetace – LEPŠ *et al.* 2006; experimentální rostlinná společenstva – MWANGI *et al.* 2007). Cílem této práce je podat popis způsobu výpočtu funkční diversity a jejího po-

rovnání s dalšími indexy diversity na základě rozsáhlých dat o složení bylinného patra lesů v širší oblasti Krkonoš.

Tento příspěvek vznikl za podpory zmíněného projektu BiodivKrŠu (NPV II, identifikace 2B06012) a mezinárodního projektu ALTER-Net "Ecosystem functions and biodiversity in managed forest landscapes" (EU Network of Excellence, GOCE-CT-2003 505298).

METODIKA

Zájmová oblast a použitá data

Zájmová oblast je vymezena přírodními lesními oblastmi Krkonoše (PLO 22) a Podkrkonoší (PLO 23). Přírodní podmínky oblasti a charakter lesů popisují VACEK *et al.* (2006) a MATĚJKA (www.infodatasys.cz/lesnioblasti). Shromážděna byla data 2936 fytocenologických snímků získaných v rámci typologických průzkumů za posledních 50 let (od roku 1956) pracovníky ÚHÚL, přičemž posledních více než 100 snímků bylo pořízeno v rámci projektu BiodivKrŠu. Snímky původně zapsané v programu Turboveg byly převedeny do systému DBreleve (autor K. Matějka, viz www.infodatasys.cz/ software), kde proběhlo i další zpracování dat.

Klasifikace snímků

Zpracováváno bylo druhové složení bylinného patra (E_1), přičemž zastoupení každého druhu bylo transformováno vynásobením průměrné pokryvnosti (podle použité stupnice pokryvnosti) konstantou tak, aby suma zastoupení všech druhů E_1 byla rovna celkové odhadnuté pokryvnosti tohoto patra. Pro klasifikaci všech snímků byla použita procedura TWINSPAN (HILL 1979) při využití "cut-levels" ve výši 0 - 1 - 10 – 31,62 – 56,23. V souladu s procedurou TWINSPAN jsou výsledné klasifikační skupiny označovány ve stylu *001011, kde každý znak odpovídá jedné hladině klasifikace – zleva postupně hladině 0 (znak *, tato hladina představuje celý zpracovávaný soubor), hladině 1 a 2 (obě jsou representovány znakem 0), hladině 3 (znak 1) atd. Výpočet byl proveden pro maximálně 15 hladin.

Dva objekty (například druhy) mají shodnou hladinu klasifikace v té výši, do níž se shodují všechny znaky v označení klasifikační skupiny (například skupiny *000011 a *001010 se shodují na hladině 2).

Indexy diversity

Základem každého hodnocení je prostý počet druhů ve vzorku (fytocenologickém snímku) *S*, čili takzvaná druhová bohatost. Velmi často bývá použit Shannon-Wienerův index druhové diversity (též nazýván jako Shannonův index či nepřesně jako Shannon-Weaverův index):

$$H' = -\sum_i p_i \cdot \log_2 p_i ,$$

kde p_i je relativní zastoupení i-tého druhu. Na jeho základě může být vyjádřena druhová vyrovnanost

$$e = H' / \log_2 S$$

Často bývá využíván i Simpsonův index druhové diversity:

$$Simpson = \frac{1}{\sum_i p_i^2}$$

Toto vyjádření má oproti jinak též používanému indexu ve tvaru $[Simpson] = 1 - \sum_i p_i^2$, pro který se používá stejné jméno (jedná se o originální vyjádření podle práce SIMPSON 1949), tu výhodu, že je přímo porovnatelné s počtem druhů ve vzorku (snímku) – vyjadřuje totiž minimální počet druhů, při nichž může vzorek dosáhnout stejné diversity jako vzorek hodnocený. Podobné vyjádření jako Simpsonův index má též Hillův index $N_a = \left(\sum_1^S p_i^a \right)^{1/(1-a)}$ pro $a = 2$ (HILL 1973). O úzkém vztahu Shannon-Wienerova i Simpsonova indexu svědčí existence prací sjednocujících teorii těchto indexů (např. WALKER 2004).

Rao koeficient funkční diversity je definován vztahem (BOTTA-DUKÁT 2005):

$$Rao = \sum_i \sum_j d_{ij} \, p_i \, p_j$$

Proměnná d_{ij} je mírou (funkční) vzdálenosti druhů *i* a *j*. Problematika výpočtu tohoto indexu tedy spočívá v tom, jak měřit právě tuto vzdálenost.

Vzhledem k tomu, že při $d_{ij} = 1$ pro každé $i \neq j$ platí $Simpson = \frac{1}{1 - Rao}$, můžeme definovat na základě Rao koeficientu nový index – počet funkčních skupin druhů:

$$S_{Rao} = \frac{1}{1 - Rao}$$

Jeho hodnota je poměřitelná se Simpsonovým indexem i s počtem druhů ve vzorku a můžeme tedy vytvářet poměrné indexy následujícího typu:

$$RS = \frac{1 + \log_2 S_{Rao}}{1 + \log_2 Simpson}$$

Jeho hodnota je vždy větší než 0 a maximálně může nabývat hodnoty 1, protože počet funkčních skupin ve vzorku nemůže být vyšší než počet druhů představujících tyto skupiny.

Míra funkční vzdálenosti druhů byla definována na základě výsledků klasifikace druhů procedurou TWINSPAN. Je-li C_1 klasifikační skupina druhu 1 a $h(C_1,C_2)$ je nejvyšší klasifikační hladina na níž je shoda pro druhy 1 a 2, pak definujeme:

$$d_{1,2} = \frac{1}{1 + \log_2 h(C_1, C_2)}$$

Všechny výpočty indexů diversity byly provedeny v prostředí programu DBreleve.

Tab. 2 Základní charakterisky zpracovávaného výběrového souboru indexů diversity (N=2930). STD je směrodatná odchylka. Δ_{100} je průměrná změna indexu za 100 let odhadnutá na základě regresní analýzy – všechny tyto hodnoty jsou statisticky průkazně odlišné od nuly až na druhovou bohatost (S).

	Průměr	Minimum	Maximum	STD	Δ_{100}
H'	2,160	0,00	4,840	0,907	0,610
e	0,610	0,00	1,000	0,164	0,130
S	13,700	1,00	66,000	8,800	–
Simpson	3,900	1,00	17,470	2,365	1,640
Rao	0,323	0,00	0,663	0,156	0,126
S_{Rao}	1,570	1,00	2,970	0,430	0,330
RS	0,620	0,30	1,000	0,140	−0,060

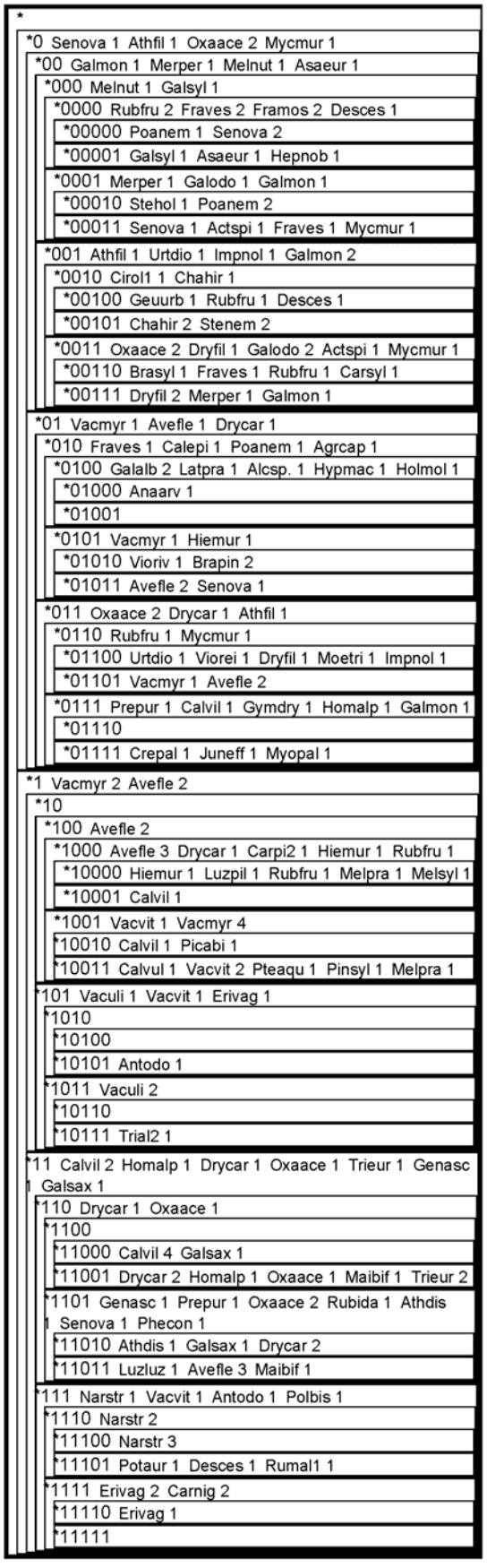
VÝSLEDKY A DISKUSE

Základní výsledky klasifikace jsou shrnuty v tabulce 1. Základní členění (hladina 1) rozděluje lesy na lesy podhůří (přibližně do 800 m n.m.) a na acidofilní horské lesy, k nimž je přiřazena i určitá skupina kulturních acidofilních lesů podhůří s dominantními *Avenella flexuosa* a *Vaccinium myrtillus*.

Průměry, rozpětí hodnot a některé další charakteristiky jednotlivých indexů diversity jsou uvedeny v tabulce 2. Vzhledem k tomu, že snímky byly zapisovány v průběhu 50 let, někdy i opakovaně na stejném stanovišti a počet snímků dovoluje předpokládat, že byla podchycena většina typů lesa v oblasti více-méně rovnoměrně v celém sledovaném období, je možno alespoň orientačně odhadnout vývoj diversity bylinného patra lesů. Ukazuje se, že celková druhová bohatost bylinného patra lesů se pravděpodobně nemění, ale u většiny dalších ukazatelů dochází k nárůstu diversity, k největšímu relativnímu nárůstu docházelo u Simpsonova indexu a Rao koeficientu. Tento fakt může být vysvětlen probíhající disturbancí v lesích oblasti – disturbance ekosystému se totiž až do určité mezní hodnoty může projevovat právě nárůstem diversity (ve společenstvu nastupují nové druhy náležející jiným ekologickým skupinám, původní druhy ustupují až později při vyšší úrovni faktoru působícího disturbanci). Do tohoto trendu vcelku zapadají výsledky z ploch permanentně sledovaných od konce 70. let minulého století (VACEK *et al.* 2007), kde zjištěné změny diversity a bohatosti bylinného patra byly pouze malé (zvláště ve srovnání s mechovým patrem, kde docházelo k velmi výraznému snížení diversity).

Pro všechny rozlišené klasifikační skupiny na hladině 5 byly vypočteny základní charakteristiky rozdělení jednotlivých indexů diversity, které jsou shrnuty v tabulkách 3 a 4. Přestože je celkem dobře dokumentován pokles celkové druhové diversity bylinného patra lesů s rostoucí nadmořskou výškou (tab. 4), není pozorovatelný takovýto pokles funkční diversity (tab. 3). Nejvýrazněji s nadmořskou výškou klesá druhová bohatost a Simpsonův index, přičemž rozptyl hodnot těchto obou parametrů se rovněž snižuje. Prakticky bez změny je druhová vyrovnanost. Rovněž tak neprůkazná je jakákoli změna funkční diversity (Rao), případně můžeme sledovat mírný průměrný pokles počtu funkčních skupin druhů (S_{Rao}) v polohách nad přibližně 1200 m. Trochu zajímavější je chování indexu RS: v polohách 300 až 600 m n.m. pozorujeme nejvyšší rozptyl hodnot, ve výškách 700 až 900 m je možno pozorovat snížení rozptylu, přičemž chybí nižší hodnoty (zjednodušeně řečeno: je zastoupeno více funkčních

Tab. 1 Výsledky klasifikace procedurou TWINSPAN fytocenologických snímků širší oblasti Krkonoš s vyznačením indikátorů pro každou hladinu. Za zkratkou jména druhu je uvedena příslušná cut-level.



skupin druhů, jednotlivé skupiny jsou však méně početné), v lesích na nejvýše položených lokalitách nad 1200 m dochází ke snížení rozptylu hodnot a celkově jsou pozorovány nižší hodnoty RS indexu (dochází k relativnímu snížení počtu funkčních skupin druhů – zúčastněné druhy mají podobnou ekologickou charakteristiku).

Nadprůměrná funkční diversita byla pozorována v lesích klasifikační skupiny *01, kde jsou soustředěny mírně acidofilní společenstva kulturních jehličnatých lesů nižších a středních poloh. To lze vysvětlit tím, že v těchto společenstvech se dostává do kontaktu řada druhů, které mají různé nároky na prostředí – přežívá zde řada druhů původních společenstev, k nim přistupují druhy acidofilních půd, které mají většinou optimum ve vyšších nadmořských výškách, dále přistupují různé druhy s ruderální tendencí, na některých stanovištích to pak mohou být i druhy vyžadující vyšší osvětlení, které jsou charakteristické pro lesní paseky.

Vztah mezi různými indexy diversity je vidět z grafů na obr. 1 až 8. Jejich posouzením je možno vyslovit následující závěry:

(1) Zřejmé je, že byly vybrány navzájem nezávislé indexy, které popisují různé stránky vlastnosti společenstva, kterou můžeme nazvat "druhová diversita".

(2) Počet funkčních skupin druhů prakticky nezávisí na počtu druhů ve společenstvu až na případy společenstev s extrémně nízkým počtem druhů (obr. 3).

(3) Počet funkčních skupin druhů je shora ohraničen druhovou diversitou vyjádřenou Simpsonovým indexem (obr. 4). Obdobně existuje hraničení zdola. Tato omezení jsou dána způsobem výpočtu distance mezi druhy, který je založen na binárním klasifikačním stromu.

(4) Funkční diversita vzrůstá s druhovou diversitou – nejčastěji o hodnotu $Rao/H' = 0{,}13$ (obr. 5). Společenstva s vyšším poměrem mají nadprůměrnou bohatost zastoupených funkčních skupin druhů. Společenstva s nižší hodnotou tohoto poměru mají funkční skupiny representované nadprůměrně vysokým počtem druhů.

(5) Funkční diversita vzrůstá rovněž s druhovou vyrovnaností (obr. 6). Čím je vyšší vyrovnanost, tím je možno zaznamenat širší spektrum funkční diversity.

(6) Počet druhů ve funkční skupině (ten je ryze monotónně klesající funkcí indexu RS) je shora omezen monotónně rostoucí funkcí celkové druhové diversity (obr. 7).

(7) Počet druhů ve funkční skupině stoupá s vyrovnaností (obr. 8).

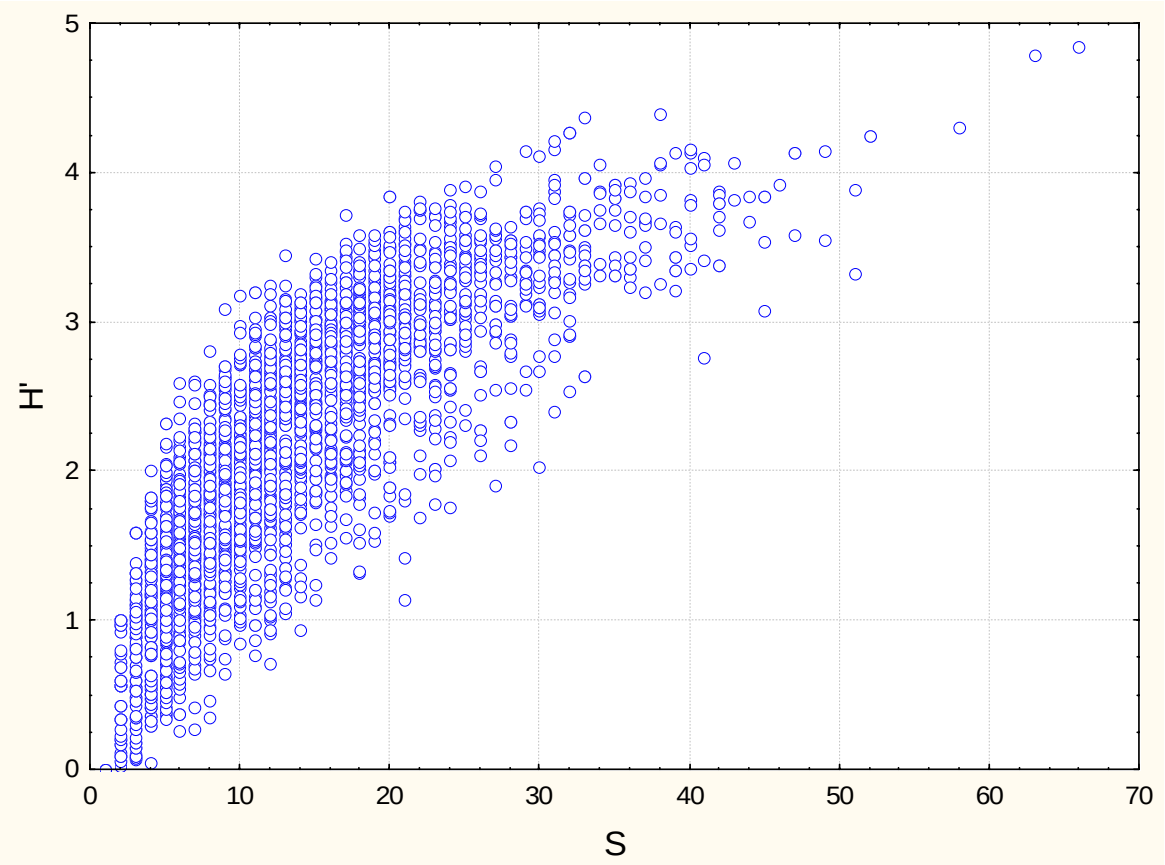
I poslední dva závěry mohou přispět k vysvětlení takových jevů, jako je nepravidelný vzrůst stability společenstva se vzrůstem jeho diversity. Funkční diversita totiž nemusí vzrůstat rovnoměrně s celko-

Tab. 3 Průměrné hodnoty indexu funkční diversity (Rao) pro jednotlivé klasifikační skupiny snímků na 5. nejvyšší hladině klasifikace. $U_{5\%}$ a $U_{95\%}$ jsou hranice konfidenčního intervalu 5 až 95 %, N je počet snímků, STD je směrodatná odchylka. Symbolem + jsou označeny klasifikační skupiny u nichž spodní hranice konfidenčního intervalu ($U_{5\%}$) je vyšší než průměrná hodnota, symbolem - jsou označeny klasifikační skupiny u nichž horní hranice konfidenčního intervalu ($U_{95\%}$) je nižší než průměrná hodnota pro celý soubor, která činí 0,3235.

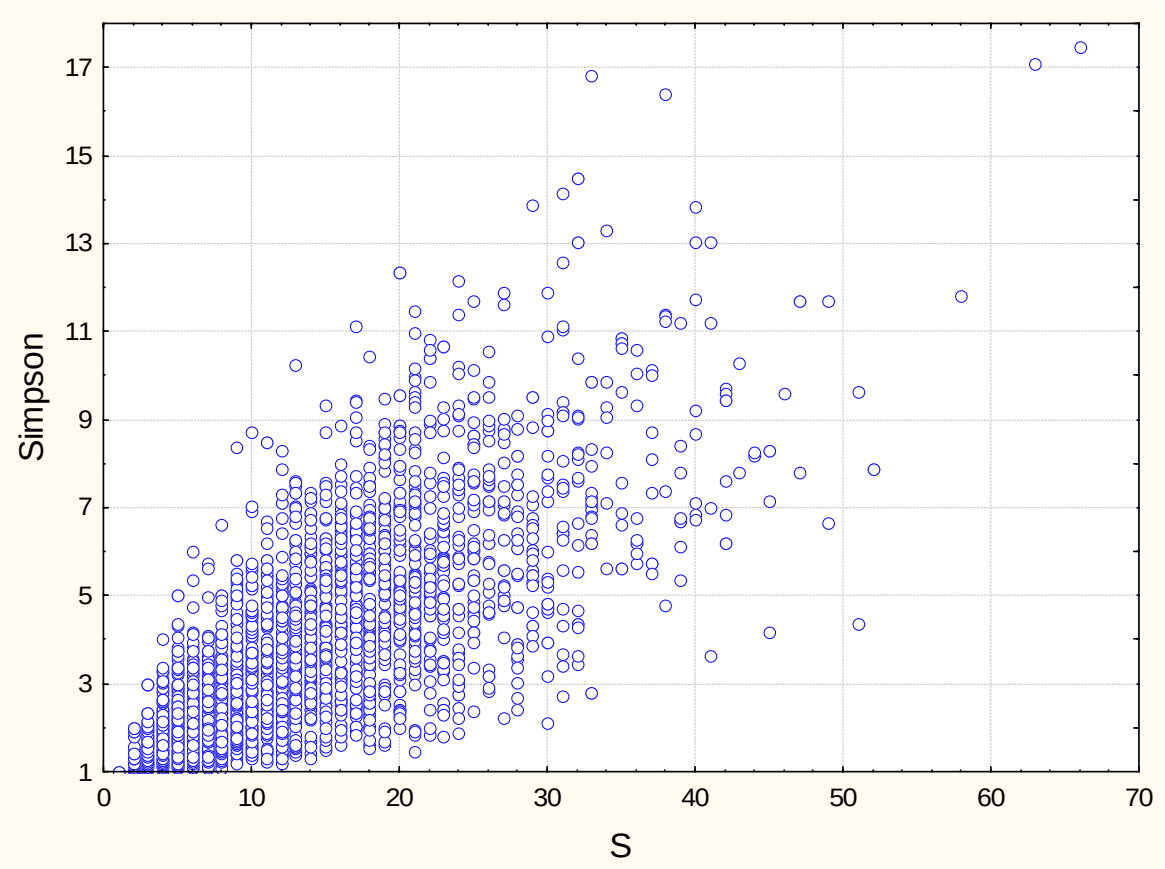
Klasifikační skupina	Nadmořská výška (m)	Rao	$U_{5\%}$	$U_{95\%}$	N	STD
*00000	402	0,328300	0,309141	0,347459	34	0,054910
*00001	310	0,310915	0,291872	0,329959	73	0,081620
*00010 −	333	0,254444	0,213557	0,295331	34	0,117184
*00011 −	369	0,292435	0,262094	0,322777	51	0,107879
*00100 −	383	0,283902	0,263098	0,304706	48	0,071645
*00101 −	481	0,285509	0,261801	0,309217	45	0,078913
*00110	418	0,321502	0,309042	0,333962	99	0,062474
*00111	520	0,311959	0,298031	0,325887	120	0,077054
*01000	530	0,516033	0,171104	0,860963	3	0,138853
*01001 +	588	0,402425	0,346516	0,458334	4	0,035136
*01010	335	0,348363	0,218885	0,477840	8	0,154873
*01011 +	428	0,464627	0,443680	0,485575	133	0,122127
*01100 +	472	0,353454	0,338858	0,368049	212	0,107807
*01101 +	517	0,472288	0,459710	0,484867	442	0,134554
*01110 +	781	0,484422	0,467262	0,501583	157	0,108857
*01111 +	751	0,474300	0,392081	0,556519	8	0,098346
*10000 +	465	0,363576	0,344042	0,383110	189	0,136136
*10001 −	608	0,256523	0,243662	0,269383	384	0,128178
*10010 −	710	0,129438	0,118863	0,140014	216	0,078852
*10011 −	541	0,161218	0,150598	0,171838	212	0,078442
*10100 −	596	0,131229	0,081087	0,181370	7	0,054216
*10101	1310	0,281900	–	–	1	–
*10110 −	1277	0,265500	0,233254	0,297746	7	0,034867
*10111 −	1273	0,212425	0,152854	0,271996	4	0,037438
*11000 −	954	0,202305	0,182491	0,222119	98	0,098831
*11001 −	1035	0,301036	0,285140	0,316932	200	0,114000
*11010	1006	0,411734	0,382232	0,441235	56	0,110162
*11011	912	0,423509	0,385264	0,461753	23	0,088440
*11100 −	1304	0,233505	0,210845	0,256164	44	0,074531
*11101	1312	0,367818	0,308667	0,426969	11	0,088047
*11110	1070	0,396080	0,276360	0,515800	5	0,096419
*11111	1420	0,638200	–	–	1	–

Tab. 4 Průměrné hodnoty Shannon-Wienerova indexu diversity (H') pro jednotlivé klasifikační skupiny snímků na 5. nejvyšší hladině klasifikace. $U_{5\%}$ a $U_{95\%}$ jsou hranice konfidenčního intervalu 5 až 95 %, N je počet snímků, STD je směrodatná odchylka. Symbolem + jsou označeny klasifikační skupiny u nichž spodní hranice konfidenčního intervalu ($U_{5\%}$) je vyšší než průměrná hodnota, symbolem - jsou označeny klasifikační skupiny u nichž horní hranice konfidenčního intervalu ($U_{95\%}$) je nižší než průměrná hodnota pro celý soubor, která činí 2,156.

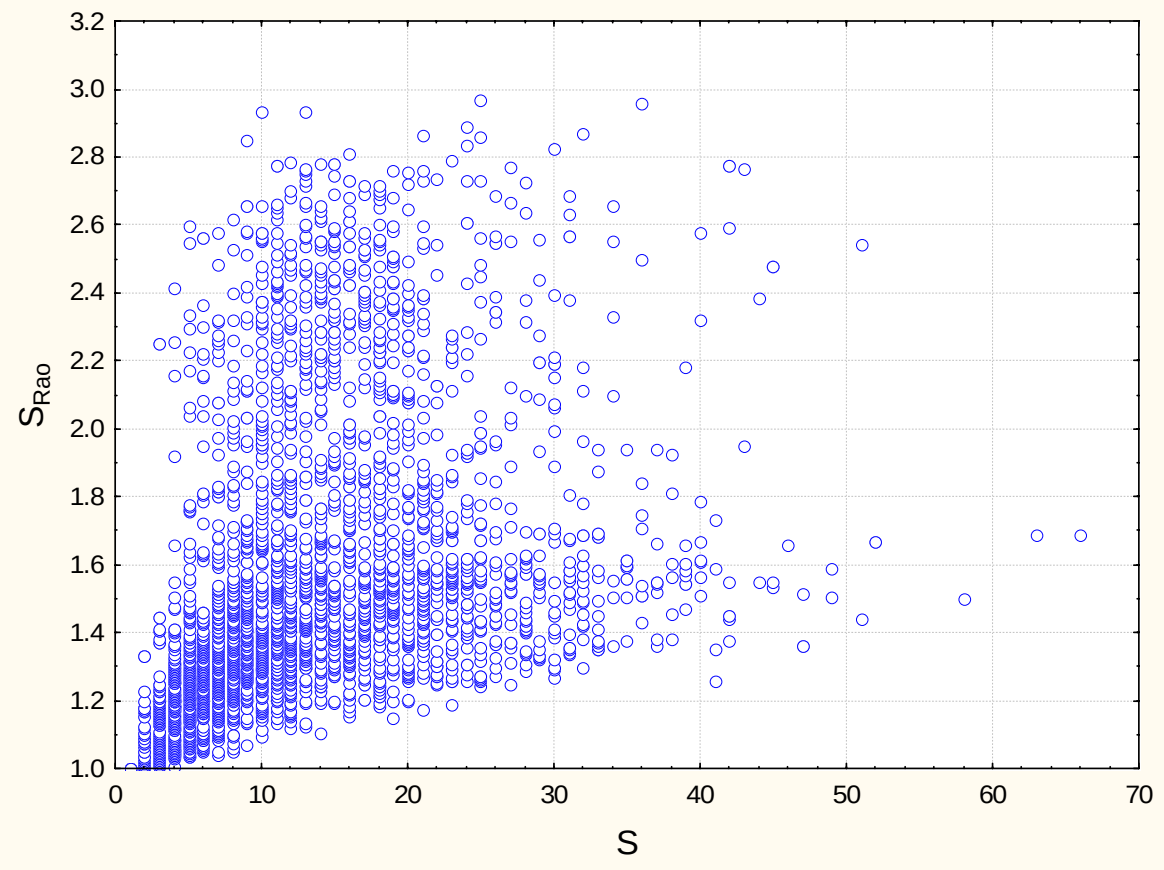
Klasifikační skupina	H'	$U_{5\%}$	$U_{95\%}$	N	STD
*00000 +	3,237529	3,028848	3,446211	34	0,598084
*00001 +	3,121164	2,965046	3,277283	73	0,669126
*00010 +	2,632912	2,348507	2,917317	34	0,815110
*00011 +	2,806686	2,610503	3,002869	51	0,697529
*00100 +	3,025792	2,817498	3,234085	48	0,717340
*00101 +	2,989022	2,785650	3,192395	45	0,676931
*00110 +	3,104253	2,990424	3,218081	99	0,570722
*00111 +	2,871292	2,761373	2,981210	120	0,608098
*01000 +	3,518667	2,157594	4,879739	3	0,547905
*01001 +	3,425000	2,673813	4,176187	4	0,472081
*01010	2,381625	1,698806	3,064444	8	0,816749
*01011 +	2,571361	2,455027	2,687694	133	0,678239
*01100 +	2,639080	2,542635	2,735526	212	0,712368
*01101 +	2,508152	2,448409	2,567894	442	0,639076
*01110 +	2,905911	2,818091	2,993731	157	0,557073
*01111 +	3,231875	2,685406	3,778344	8	0,653654
*10000 −	1,872429	1,791262	1,953595	189	0,565661
*10001 −	1,477792	1,424042	1,531541	384	0,535695
*10010 −	0,935935	0,863595	1,008276	216	0,539398
*10011 −	1,293825	1,217562	1,370089	212	0,563301
*10100 −	1,185857	0,707290	1,664424	7	0,517456
*10101	2,622000	–	–	1	–
*10110 +	2,759714	2,346566	3,172862	7	0,446721
*10111	2,118250	1,685796	2,550704	4	0,271775
*11000 −	1,343602	1,235135	1,452069	98	0,541019
*11001 −	1,860670	1,794842	1,926498	200	0,472096
*11010 +	2,455393	2,322709	2,588077	56	0,495456
*11011 +	2,406304	2,206163	2,606446	23	0,462828
*11100	2,085727	1,913926	2,257529	44	0,565085
*11101 +	3,164545	2,849099	3,479992	11	0,469548
*11110 +	3,164000	2,689831	3,638169	5	0,381882
*11111	3,035000	–	–	1	–



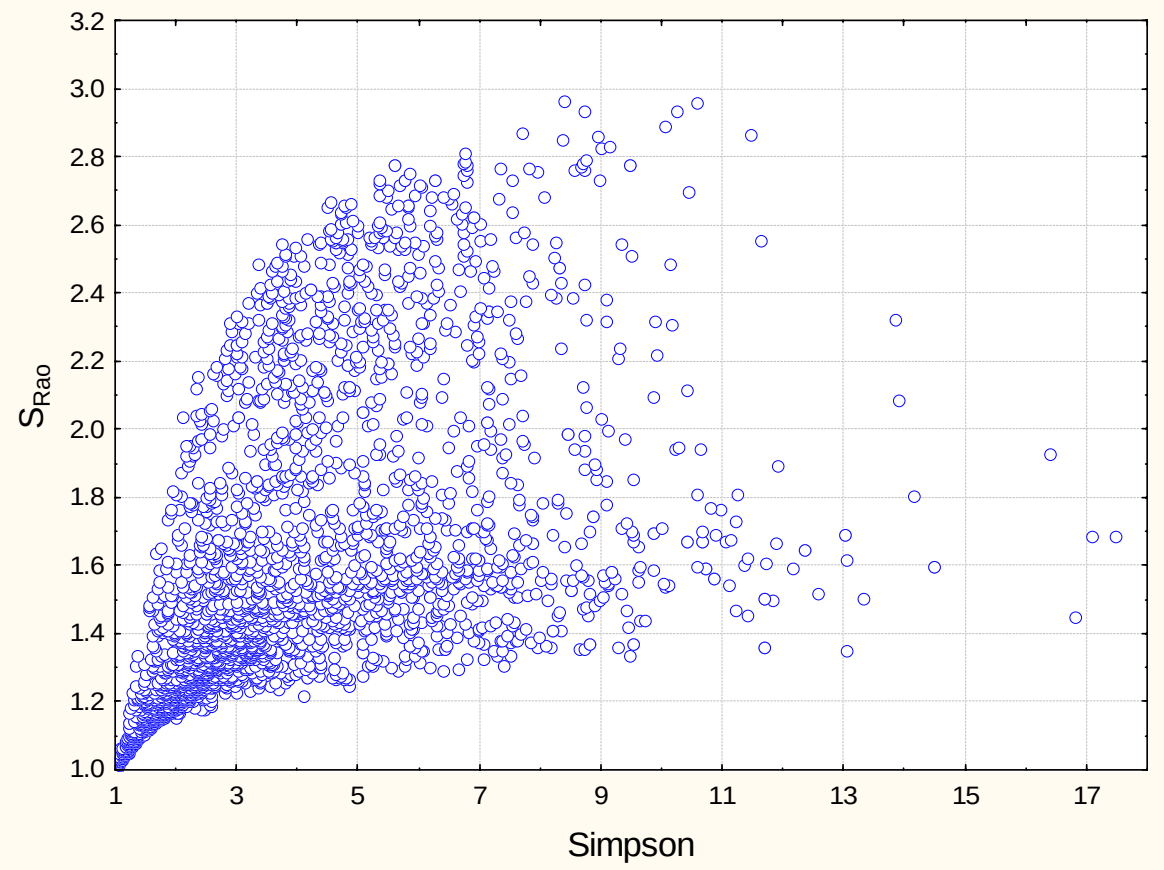
Obr. 1 Vztah mezi počtem druhů (S) a celkovou druhovou diversitou vyjádřenou Shannon-Wienerovým indexem.



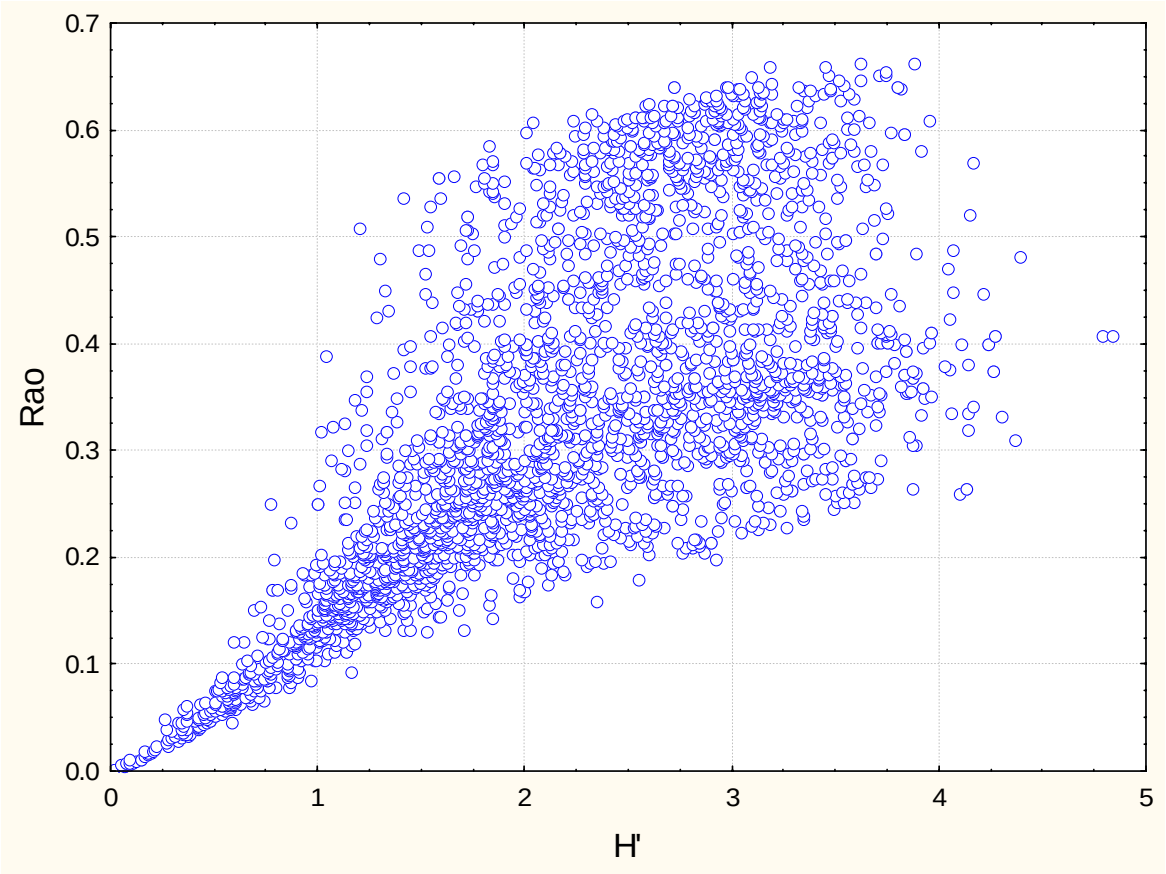
Obr. 2 Vztah mezi počtem druhů (S) a celkovou druhovou diversitou vyjádřenou Simpsonovým indexem.



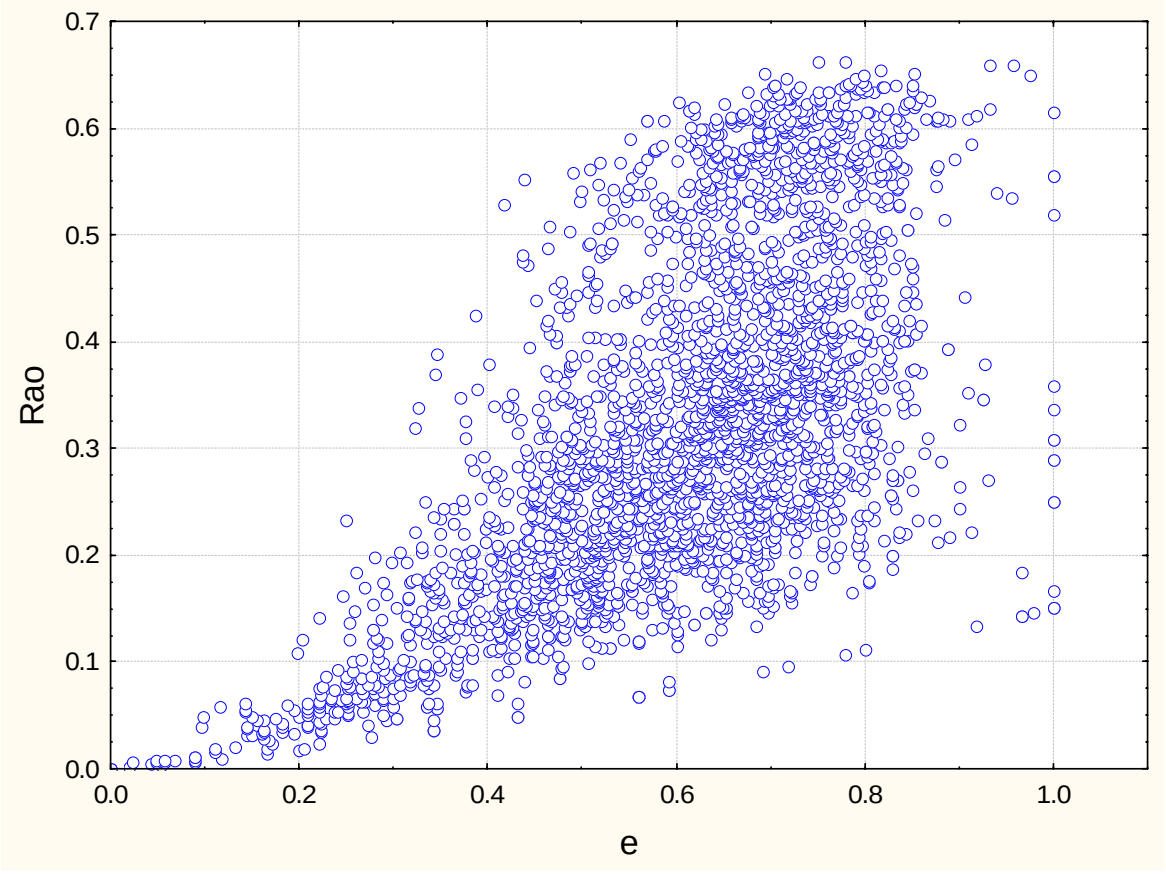
Obr. 3 Počet funkčních skupin druhů (S_{Rao}) a počet druhů (S) ve společenstvu.



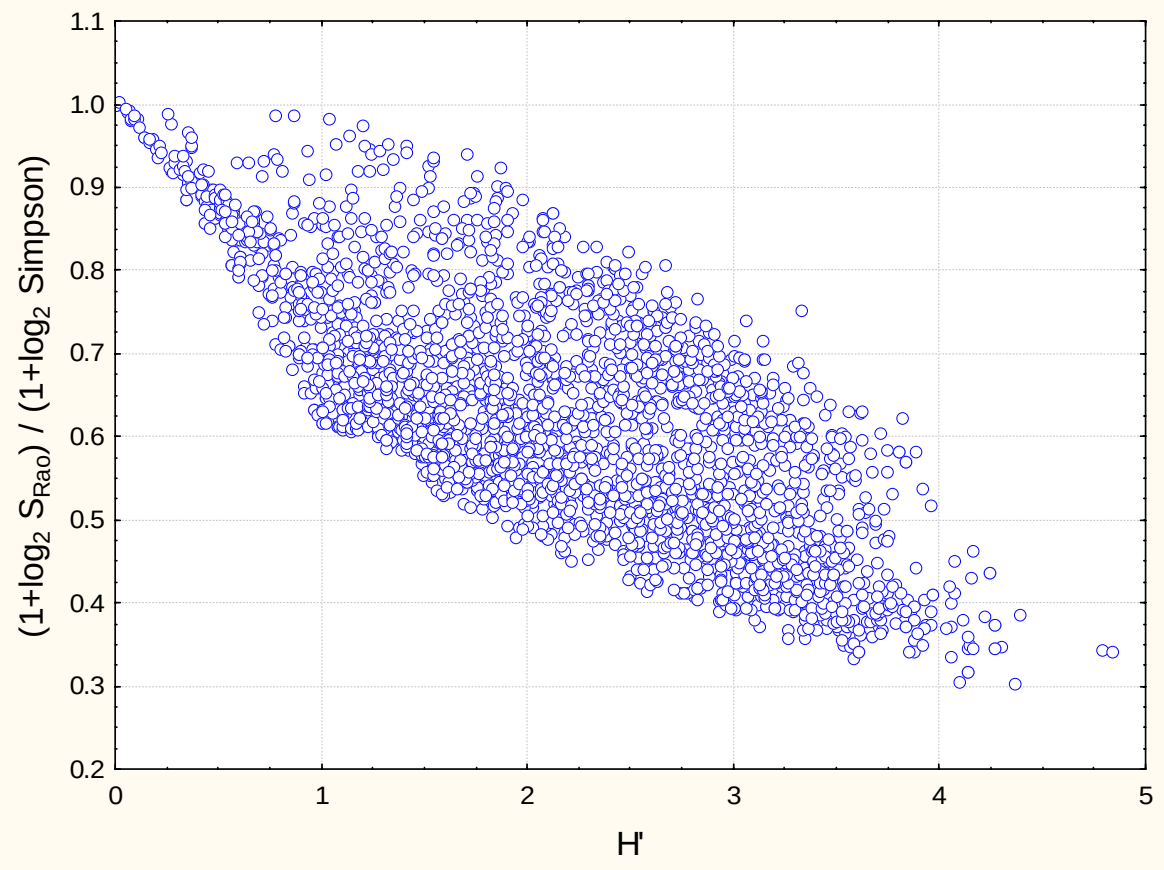
Obr. 4 Počet funkčních skupin druhů ve společenstvu (S_{Rao}) a Simpsonův index diversity (S).



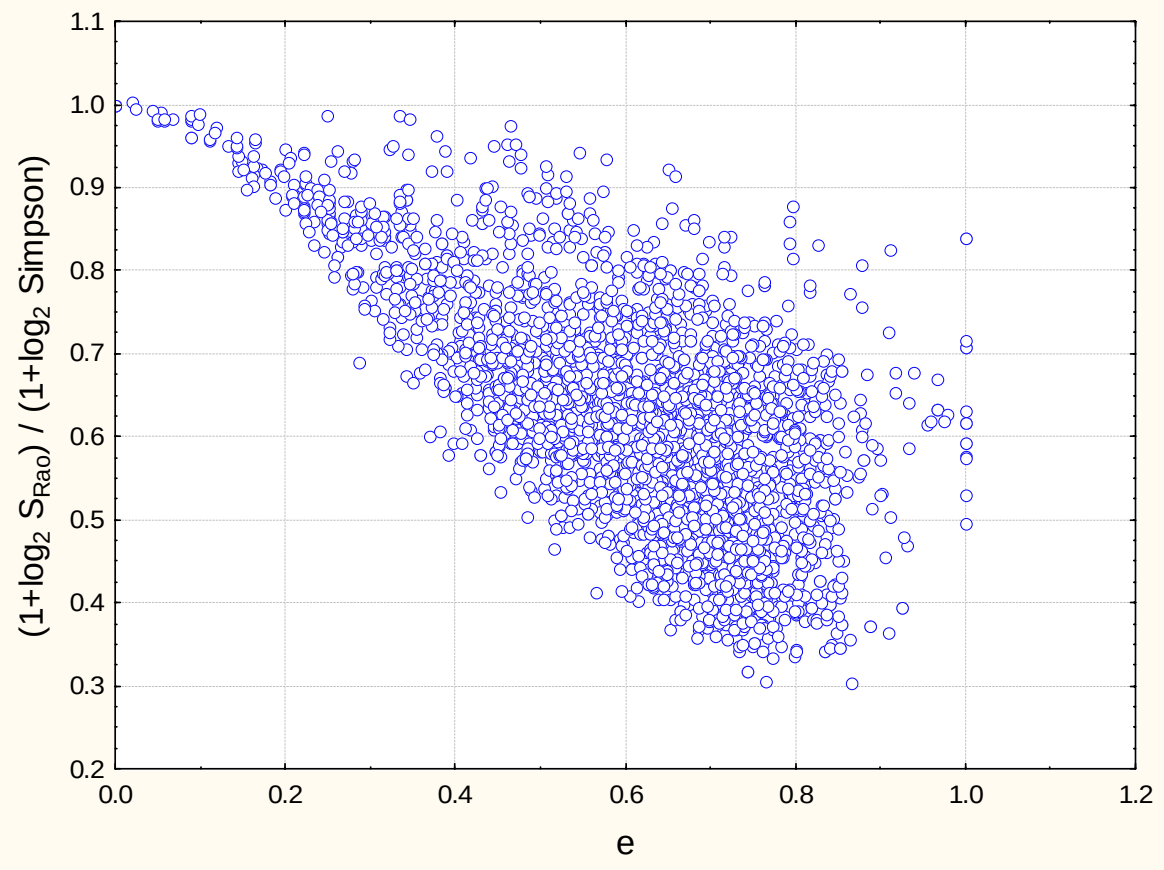
Obr. 5 Celková druhová diversita (H') a funkční diversita (Rao).



Obr. 6 Druhová vyrovnanost (e) a funkční diversita (Rao).



Obr. 7 Celková druhová diversita (H') a index RS.



Obr. 8 Druhová vyrovnanost (H') a index RS.

vou druhovou diversitou, někdy může dokonce klesat. Při vyšších hodnotách celkové diversity a vyrovnanosti je možné pozorovat širší spektrum zjišťovaných hodnot funkční diversity.

ZÁVĚR

Ekologické skupiny druhů lze definovat na základě klasifikace těchto druhů. Ekologické skupiny druhů nejsou jednoznačně ohraničeny a proto se nabízí možnost využít pro definování míry vzdálenosti mezi druhy dichotomický hierarchický klasifikační strom. Navržený postup použití Rao koeficientu odpovídá požadavkům na hodnocení funkční diversity v takových společenstvech, jaké jsou představovány vegetací – jedná se soubory druhů jedné trofické úrovně ekosystému. Obezřetně by se takový postup měl použít v případě společenstev, kde jednotlivé druhy se výrazně liší svým postavením v potravních řetězcích. V případě užití navrženého postupu odpadá potřeba subjektivního výběru znaků druhů pro výpočet vzdálenosti těchto druhů (cf. LEPŠ *et al.* 2006). I v případě využití postupu založeného na klasifikaci druhů je však vhodné diskutovat to, jak odpovídá použitá klasifikace druhů jejich intuitivnímu rozdělení do funkčních skupin (zde viz data na přiloženém CD). Konečně je nutné poznamenat, že hodnoty indexu funkční diversity (Rao) je možné srovnávat pouze za předpokladu, že byla použita totožná klasifikace druhů.

LITERATURA

ARENAS, F., SANCHEZ, I., HAWKINS, S.J., JENKINS, S.R. 2006: The invasibility of marine algal assemblages: Role of functional diversity and identity. *Ecology* **87**: 2851–2861.

BOTTA-DUKÁT, Z. 2005: Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *J. Veg. Sci.* **16**: 533–540.

ERNST, R., LINSENMAIR, K.E., RODEL, M.O. 2006: Diversity erosion beyond the species level: Dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biol. Conserv.* **133**: 143–155.

HILL, M. O. 1973: Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* **54**: 427–432.

HILL, M. O. 1979: TWINSPAN – a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two way table by classification of individuals and attributes. – Cornell Univ. Ithaca, 48 pp.

LEPŠ, J., DE BELLO, F., LAVOREL, S., BERMAN, S. 2006: Quantifying and interpreting functional diversity on natural communities: practical considerations matter. *Preslia* **78**: 481–501.

MAGURRAN, A. E. 2004: Measuring biological diversity. – Blackwell Publishing, Malden etc., 256 pp.

MWANGI, P.N., SCHMITZ, M., SCHERBER, C., ROSCHER, C., SCHUMACHER, J., SCHERERLORENZEN, M., WEISSER, W.W., SCHMID, B. 2007: Niche pre-emption increases with species richness in experimental plant communities. *J. Ecol.* **95**: 65–78.

SIMPSON, E. H. 1949: Measurement of diversity. *Nature* **163**: 688.

STOCKER, G. C., UNWIN, G. L., WEST, P. W. 1985: Measures of richness, evenness and diversity in tropical rainforest. *Aust. J. Bot.* **33**: 131–137.

VACEK., S., MATĚJKA, K., SIMON, J., MALÍK, V., SCHWARZ, O., PODRÁZSKÝ, V., MINX, T., TESAŘ, V., ANDĚL., P., JANKOVSKÝ, L., MIKESKA, M. 2007: Zdravotní stav a dynamika lesních ekosystémů Krkonoš pod stresem vyvolaným znečištěním ovzduší. *Folia Forestalia Bohemica*, Vol. 4, Lesnická práce s.r.o., Kostelec nad Černými lesy, 216 pp.

VACEK, S., PODRÁZSKÝ V., MIKESKA M., SCHWARZ O., SIMON, J., BOČEK M., MINX T. 2006: Lesy a ekosystémy nad horní hranicí lesa v národních parcích Krkonoš. *Folia Forestalia Bohemica*, Vol. 2, Lesnická práce, s.r.o., Kostelec nad Černými lesy, 112 pp.

WALKER, D.; WISEMAN, G.; VASUDEVAN, A.; BAYDACK, R.; CAMPBELL, J. M. 2004: Developing a 'richness–free' statistic for measuring ecosystem diversity in landscape management decision support. In: Proceedings of 5th International Conference on Science and the Management of Protected Areas (SAMPAA V). Victoria, B.C. May 11–16, 2003. (http://www.sampaa.org/search_a.htm).

Adresa autora:
Ing. Karel Matějka, CSc.
IDS
Na Komořsku 2175/2a
143 00 Praha 4
Česká republika
matejka@infodatasys.cz