

A DNS-től a Globális Felmelegedésig

A 70 éves Vida Gábor köszöntése

Szerkesztette: Jordán Ferenc



Scientia Kiadó, Budapest, 2005

Tartalomjegyzék

A könyv szerzői.....	6
0. Előszó	7
1. <i>Szathmáry Eörs</i> : A replikáció eredete és a Vida-paradoxon: helyzetjelentés.....	9
2. <i>Papp Balázs</i> és <i>Pál Csaba</i> : Evolúció és genomika	21
3. <i>Gedeon Gábor</i> : Szelektor gének szabályozási kapcsolatainak evolúciós modellezése.....	29
4. <i>Molnár István</i> : Héjstruktúrák evolúciója.....	43
5. <i>Kisdi Éva</i> : Adaptív dinamika és a biodiverzitás evolúciója	67
6. <i>Garay József</i> : A természetes szelekció Fisher-féle alaptétele és lehetséges kiterjesztései.....	77
7. <i>Scheuring István</i> : A mutualizmus eredete és evolúciós stabilitása	87
8. <i>Tóthmérész Béla</i> : A diverzitás általános értelmezéséről	97
9. <i>Varga Zoltán</i> : Filogeográfia: faunatórténeti és evolúciós folyamatok Európában és a Kárpát-medencében	109
10. <i>Pecsenye Katalin</i> , <i>Meglész Emese</i> , <i>Kenyeres Ágnes</i> , <i>Bereczki Judit</i> és <i>Varga Zoltán</i> : A genetikai variabilitás három nappali lepke faj (Nymphalidae) hazai populációiban	135
11. <i>Pócs Tamás</i> : A globális felmelegedés jelei hazánk mohafiórájában	149
12. <i>Jordán Ferenc</i> : Hálózatelmélet a tengerek konzervációbiológiájában	157
13. <i>Takács-Sánta András</i> : Továbbgondolt sötét gondolatok – Sokasodó specialisták, eltűnő generalisták a tudományban.....	173

8

A diverzitás általános értelmezéséről

Tóthmérész Béla

Motiváció és célkitűzés

Az anyag elkészítését a diverzitás mérésével kapcsolatos konkrét módszerek és a diverzitás jellemzésével összefüggő elvont kérdések egyaránt motiválták. Egyrészt fontos motiváló tényező volt Fager (1972) diverzitás mérési javaslata. Véges közösségek esetén nyilvánvalóan adódik ez a mérési módszer. Másrészt a diverzitás mérésével kapcsolatban léteznek igen elvont, absztrakt definíciók, amelyek megértése lényeges a modern ökológia műveléséhez. Ilyen a Patil és Taillie (1979, 1982) által bevezetett lényegileg diverzebb fogalom („intrinsically more diverse”). Továbbá a Tóthmérész (1995) által hangsúlyozott diverzitás, és a gyenge majoráláson alapuló általánosított diverzitás definíció (Tóthmérész 1997). Ilyen továbbá a (diverzitási) rendezések matematikai tárgyalásában kiemelt szerepet játszó átviteli elv (Marshall and Olkin 1979) is.

A fentiek alapján a fejezet célja az, hogy segítse megérteni a diverzitásnak azt az igen kézenfekvő, mégis elvont és mély értelmezését, amely az egyedszám ritkább fajokhoz történő átcsoportosításán alapul, ami az átviteli elv biológiai szempontú átfogalmazása. Ezáltal megnyissa az utat a gyenge majorálás fogalmán alapuló definíció és az ebből adódó még általánosabb értelmezések felé. Az egyedszám (vagy általánosan: abundancia) ritkább fajokhoz történő átcsoportosítása fontos és technikai értelemben is jól használható konstrukció, ami nélkülözhetetlen a diverzitási jelenségek lényegének megértéséhez. Absztrakt megfogalmazása miatt

nehézséget szokott jelenteni a megértése. Megfelelő biológiai példák segíthetik az absztrakt konstrukció lényegének megértését.

Véges, diszkrét közösségek diverzitása

A fejezetben szereplő fogalmakkal, konstrukciókkal és a belőlük származtatható diverzitás-függvényekkel több publikáció is foglalkozik. Ennek ellenére az anyag felépítése és a tárgyalás módja új. Az alábbiakban véges közösségeket vizsgálunk, diszkrét, leszámplálható egyedekkel. Ebben az esetben a diverzitás definiálásának kézenfekvő motivációja és grafikusán is jól szemléltethető értelmezése van. Azt az egyszerű és jól követhető esetet vizsgáljuk, amikor a közösség egyedszáma és fajszáma is rögzített és csak az egyedeknek a fajok közötti megoszlása változik. A diverzitásnak két független komponense van: a fajszám és az egyenletesség. Az egyenletesség azt jelenti hogy az egyedszám mennyire egyenletesen oszlik el a fajok között. Ha az egyedszámot (N) és a fajszámot (S) rögzítjük, akkor az eredmények interpretációja leegyszerűsödik, mivel a diverzitás két független komponense helyett csak egy marad. Ebben a speciális, véges konstrukcióban, amikor a fajszám és az egyedszám is rögzített, akkor a diverzitás és az egyenletesség két azonos fogalom. Azt mondhatjuk, hogy az egyenletesség méri a diverzitást. Ez azonban nem igaz általánosan! Ez az egyszerűsítő feltétel az agyag tárgyalását lényegesen átláthatóbbá teszi, ugyanakkor, nem korlátozza az általánosíthatóságot. Ne feledjük, a fejezetben az alábbi speciális helyzet áll fenn:

Ha N és S is rögzített, akkor diverzitás \equiv egyenletesség!

A klasszikus diverzitásmérési paradigma

A diverzitás mérésének klasszikus paradigmája néhány markáns alapfeltevésen nyugszik. Ökológiai szempontból a legenyhébb megszorítást az jelenti, hogy a közösségek és a közösséget alkotó populációk végtelen nagy egyedszámúak. Ezt olyan módon is megfogalmazhatjuk, hogy egyetlen egyed kiválasztása nem befolyásolja a közösségen belül a fajok egymáshoz viszonyított arányát.

Teljes térbeli randomitás

Jóval szigorúbb megszorítást jelent a teljes térbeli randomitás feltételezése. Ez két további feltételre bontható. Egyrészt az egyedek teljesen random módon fordulnak elő. Másrészt egy egyed megjelenése az adott helyen semmilyen módon sem befolyásolja a többi egyed előfordulását.

A teljes térbeli randomitás ökológiai szempontból igen súlyos megszorítás. Nagy léptékben teljesen irreleváns. Mikroléptékben a feltevés elfogadható. Éppen

ennek a nyilvánvaló problémának a feloldása ösztönözte az ökológusokat arra, hogy bevezessék a beta-diverzitás és a mozaikosság fogalmát, továbbá a gamma-diverzitást és egyéb hasonló fogalmakat. Azaz a mikroléptékben viszonylag homogén állományokat, foltokat jellemezhetjük alfa-diverzitással. Ugyanakkor a teljes közösség általában rendkívül mozaikos, így tarthatatlan térbeli homogenitást feltételezni. Azonban a lokálisan homogén foltokból már összerakhatunk egy mozaikos, heterogén közösséget (Tóthmérész 1998, 2002).

Relatív gyakorisági konvenció

Egy további, általánosan használt megszorítás a klasszikus diverzitás mérési paradigma esetén, hogy a diverzitás számolása során hagyományosan csak a fajok relatív gyakoriságait vesszük figyelembe és nem foglalkozunk azzal, hogy ténylegesen hány egyedet jegyeztünk fel. Azaz a számolások a fajok p_i relatív gyakoriságain alapulnak; $i=1, \dots, ST$, ahol ST a közösség teljes fajszáma. Biológiailag ezt úgy is fogalmazhatjuk, hogy a számolások során csak a fajok egymáshoz viszonyított arányait vesszük figyelembe és eltekintünk attól, hogy ténylegesen milyen mennyiségben voltak jelen (Tóthmérész 2002).

A W munkán és a P potenciálon alapuló modell

Egyszerű példa

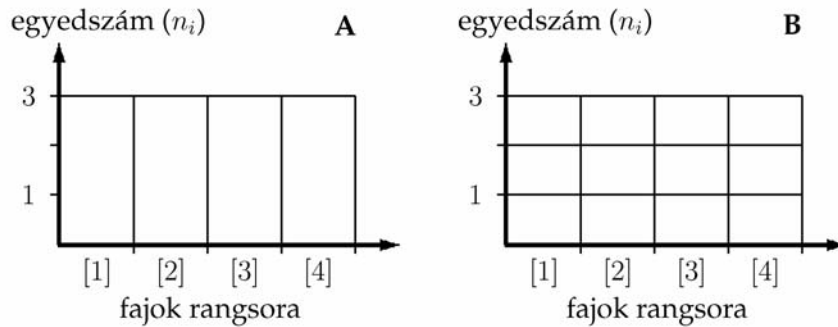
Válasszunk egy egyszerű esetet, amelyet a továbbiakban a számolásokhoz is felhasználunk. Legyen mindössze 4 fajunk és 12 egyedünk a közösségben. Az 1.A ábra mutatja az egyedszám eloszlását, amikor a közösség egyenletessége maximális. Ekkor a legnagyobb a közösség diverzitása, mert a fajonkénti egyedszámok azonosak. Akkor a legkisebb a diverzitás egy 4 fajt és 12 egyedet tartalmazó közösség esetén, amikor a leggyakoribb fajból 9 egyed és minden további fajból csak egyetlen egyed van. A közösségek egyedszám vektorai az alábbiak:

$$\mathbf{n}(A) = (3, 3, 3, 3) \text{ és } \mathbf{n}(B) = (9, 1, 1, 1) \quad (1)$$

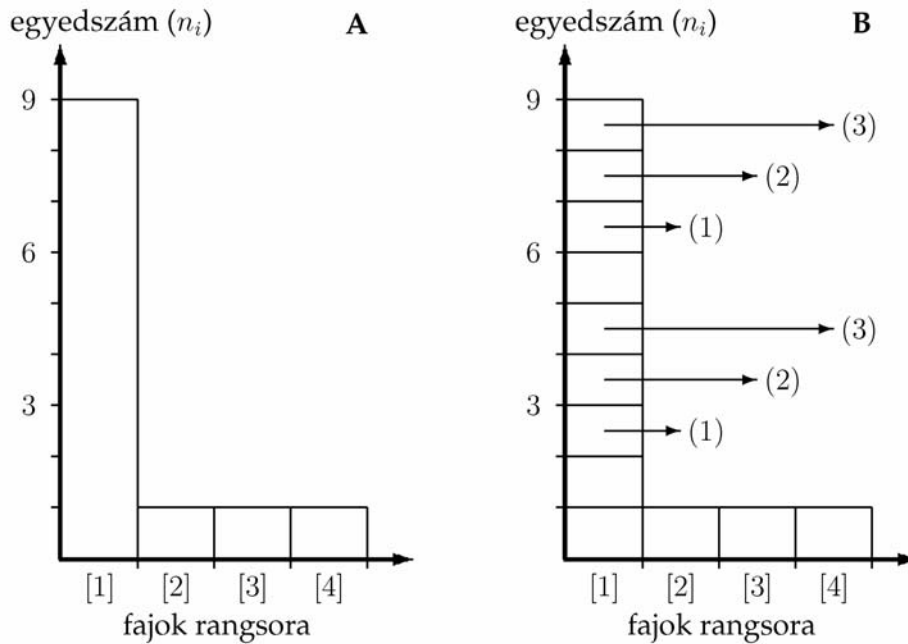
A W munka bevezetése

Az 1.A ábra és a 2.A ábra összevetése alapján nyilvánvalóan adódik, hogyan számszerűsíthetjük a két eloszlás közötti különbséget. Pontosabban azt, hogy mekkora munkába kerül a 2.A ábrán látható hisztogramot átalakítani maximális egyenletességűvé. Ezt javasolta lényegében Fager (1972) és a munkával való analógia is tőle származik. A P potenciálon alapuló értelmezés új. Készítsünk egy nagyon

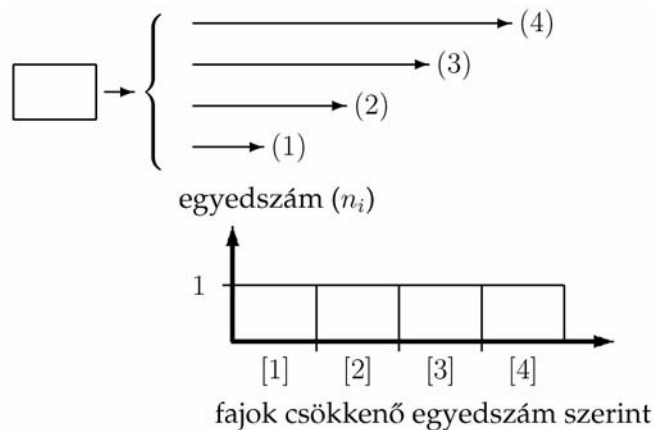
egyszerű modellt! Képzeld el, hogy az ábrán lévő gyakorisági hisztogram építő-kockákból épül fel olyan módon, ahogyan azt a 1.B ábra mutatja. Számoljuk meg hogy a 2.B ábra által mutatott esetben hány kockát kell jobbra mozgatni ahhoz, hogy az 1.B ábra által mutatott maximális egyenletességű esethez jussunk. Számoljuk csak a jobbra történő mozgatások számát és azt ne vegyük figyelembe, hogy valójában lefelé is mozognak az építőkövek.



1. ábra. Maximális diverzitású (egyenletességű) 4-fajos közösség. **A:** oszlopdiagram; **B:** építőkocka-diagram.



2. ábra. Minimális diverzitású (egyenletességű) közösség. **A:** Négy faj és 12 egyedből álló közösség oszlopdiagramja. **B:** A kerek zárójelben lévő számok a kocka elmozdításainak számát mutatják.



3. ábra. A P potenciál szemléltetése 4 faj esetén; $P = 1+2+3+4$.

A 2.B ábra mutatja a minimális egyenletességű esetben azt, hogy a kockákat hányszor kell elmozdítani, hogy a maximális egyenletességű esethez jussunk. A kerek zárójelben lévő számok azt jelzik, hogy az adott kockát milyen messzire kell elmozdítani.

A P potenciál bevezetése

Érvelhetünk olyan módon is, hogy a kockák elmozdítása során munkát végzünk; jelöljük ezt a munkavégzést W -vel. Ugyanakkor mondhatjuk azt is, hogy egy építő-kocka-hisztogram létrehozásához szintén munkára van szükség; azaz egy adott gyakorisági hisztogram esetén beszélhetünk az „építmény” potenciáljáról, P -ről. Egy hisztogram potenciálja pontosan akkora, amekkora munkával ezt a hisztogramot az építő-kockákból felépíthetjük (3. ábra). Két gyakorisági hisztogram potenciálja közötti különbség az a munka, ami az átrendezéshez kell. Egy kocka egyetlen hellyel történő jobbra mozgatása, azaz elmozdítása az alapegység, amiben a munkát, illetve a potenciált mérjük.

Nyilvánvaló, hogy a potenciál értéke kicsi az egyenlőtlen egyedszám eloszlások esetén, míg a maximális értéket abban az esetben veszi fel, amikor minden fajból azonos számú egyed van. Minél egyenetlenebb a hisztogram, annál több munkát kell végezni, hogy maximális egyenletességűvé transzformáljuk. Azaz a P potenciál lényegében egyfajta diverzitási mérceként viselkedik. Minél nagyobb a P potenciál értéke, annál diverzebb a közösség. Ezzel szemben a W munka éppen fordított módon változik. Minél egyenetlenebben oszlanak el az egyedek a fajok között, annál kevesebb munkát kell végezni, hogy elérjük a maximális egyenletességű esetet. Ebből a szempontból a P potenciálon alapuló értelmezés hasznosabb, mert a diverzitással analóg mennyiség.

A P potenciál és a W munka számolása

Vizsgáljuk először azt az esetet, amikor a közösség egyedeinek száma maradék nélkül osztható a fajszámmal. Ha N maradék nélkül osztható S -sel, akkor a maximális egyenletességű eset létrehozásának munkája, azaz a maximális egyenletességű egyedszám-hisztogram potenciálja az \mathbf{n} egyedszám vektorú közösség esetén az alábbi módon számolható:

$$\max\{P_n\} = \max\{P(\mathbf{n})\} = \frac{(S+1) \cdot N}{2} .$$

Adott faj- és egyedszám esetén éppen ekkora a legnagyobb lehetséges potenciál.

Egy tetszőleges $\mathbf{n} = (n_1, \dots, n_i, \dots, n_S)$ egyedszám vektorú közösséget létrehozni

$$P_n = \sum_{i=1}^S [i] \cdot n_{[i]} \quad (1)$$

nagyságú munka révén lehet. Azaz ekkora az \mathbf{n} egyedszám vektorú közösség potenciálja. Az $[i]$ jelöli az i fajnak az egyedszám szerinti rangsorban elfoglalt helyét. Ennek megfelelően az \mathbf{n} vektor nagyság szerint csökkenő sorrendbe rendezett elemeit

$$n_{[1]} \geq \dots \geq n_{[i]} \geq \dots \geq n_{[S]}$$

jelöli. A P potenciál számolására szolgáló (1) összefüggést szemlélteti a 3. ábra.

A $\sum_{[i]=1}^S n_{[i]}$ és $\sum_{i=1}^S n_{[i]}$ esetén nincs különbség a két jelölés által eredményezett számolás között. Eppen ezért gyakran a tipográfiai szempontból egyszerűbb, de szigorú értelemben nem teljesen korrekt formalizmus használatos. A $\sum_{[i]=2}^S n_{[i]}$ és $\sum_{i=2}^S n_{[i]}$ azonban már nem azonos eredményre vezet (kivéve az $n_{[i]} = n_i$ esetet).

Ha számolni szeretnénk azoknak az elmozdításoknak a számát, amelyekre ahhoz van szükség, hogy egy adott eloszlást maximális diverzitásúvá transzformáljunk, akkor a legegyszerűbben úgy járhatunk el, hogy a maximális potenciálból levonjuk az adott közösség potenciálját. Így az elmozdítások száma a két potenciál különbsége:

$$W_n = \max\{P_n\} - P_n = \frac{N \cdot (S+1)}{2} - \sum_{i=1}^S [i] \cdot n_{[i]} . \quad (2)$$

A munka értéke zárt formában is felírható az alábbi módon:

$$W_n = \frac{(N-1) \cdot (S-1)}{2} . \quad (3)$$

A fentiekhez hasonló gondolatmenet eredményeként megkaphatjuk, hogy mekkora munka szükséges ahhoz, hogy az adott fajszám mellett minimális diverzitású közösséget maximális diverzitásúvá rendezzük át. Egy S fajt tartalmazó közösség

létrehozásához szükséges minimális munkabefektetés, azaz a legkisebb egyenletességű közösség potenciálja:

$$\min\{P_n\} = N + \frac{S(S-1)}{2}.$$

A maximális diverzitásúvá rendezéshez szükséges munka a maximális egyenletességű eloszlás és a minimális egyenletességű eloszlás potenciálja közötti különbség:

$$\max\{W_n\} = \max\{P_n\} - \min\{P_n\} = \frac{(N-1) \cdot (S-1)}{S}.$$

Az egyedszám ritkább fajokhoz történő átcsoportosítása

A diverzitás növelése

Hogyan változtassuk meg a fajok egyedszám viszonyait, ha azt szeretnénk elérni, hogy a közösség diverzitása növekedjen? Tegyük ezt a lehető legegyszerűbb módon! Egyszerre csak két faj legyen érintett. Csak olyan mennyiségben csoportosítunk át egyedszámot, hogy a fajok gyakorisági rangsorában ne történjen változás vagy csak a két érintett faj sorrendje cserélődjön fel.

Az $[i]$ fajtól a $[j]$ fajhoz átcsoportosított egyedek számát jelöljük $\Delta(i,j)$ -vel. Az átcsoportosítás extrémális esetének tekintjük, amikor nem csoportosítunk át egyetlen egyedet sem. Az átcsoportosított egyedek száma, azaz $\Delta(i,j)$ nem lehet negatív mennyiség. Tehát

$$0 \leq \Delta(i,j).$$

Ha olyan módon kapjuk a B közösséget az A közösségből, hogy $\Delta(i,j) = n_{[i]}(A) - n_{[j]}(A)$ egyedet csoportosítunk át, akkor a B közösség diverzitása ugyanakkora marad, mint az eredeti A közösségé, csak annyi változik, hogy az A közösség $[i]$ fajának egyedszáma a B közösség $[j]$ fajának egyedszámával fog megegyezni. Ez nyilvánvaló, hiszen

$$n_{[j]}(B) = n_{[j]}(A) + [n_{[i]}(A) - n_{[j]}(A)] = n_{[i]}(A).$$

Azaz pontosan annyi egyedet raktunk át $[j]$ -hez, amennyivel több az $[i]$ faj egyedszáma, mint a $[j]$ faj egyedszáma. Ilyen elemi lépések sorozatával a közösség egyedszám viszonyainak tetszőleges átrendezése megvalósítható. Az már nem ennyire nyilvánvaló, hogy a korábban bevezetett elmozdítások száma, azaz a W munkavégzés

és a két közösség egymásba alakítása során végzett $\Delta(i,j)$ átcsoportosítások összege megegyezik.

Mielőtt formalizálnánk az eddigiekben elmondottakat, nézzük meg konkrét példa kapcsán, hogyan történik az egyedszám ritkább fajokhoz történő átcsoportosítása! Jussunk el az

$$\mathbf{n}(B) = (9, 1, 1, 1)$$

egyedszám vektorral leírt, 4 fajt és 12 egyedet tartalmazó közösségből a maximális egyenletességű

$$\mathbf{n}(A) = (3, 3, 3, 3)$$

közösséghez az egyedszám ritkább fajokhoz történő átcsoportosítása révén. Az egyes lépések során az átcsoportosított (előrevitt) $\Delta(i,j)$ egyedszám mennyiségét a nyilak fölötti számok jelzik. Tehát

$$\begin{aligned} (9,1,1,1) &\xrightarrow{4} (5,5,1,1) \xrightarrow{2} (5,3,3,1) \xrightarrow{1} \rightarrow \\ &\xrightarrow{1} (5,3,3,2) \xrightarrow{1} (4,4,2,2) \xrightarrow{1} (4,3,3,2) \xrightarrow{1} \rightarrow \\ &\xrightarrow{1} (3,4,3,2) \xrightarrow{1} (3,3,4,2) \xrightarrow{1} (3,3,3,3). \end{aligned}$$

Azaz $\sum \Delta(i,j) = 4+2+1+1+1+1+1+1 = 12$. Az egyedszám ritkább fajokhoz történő átcsoportosítása egy formális, elméleti konstrukció és terepadatok esetén aligha célszerű ezt a számolási módot alkalmazni. Sokkal egyszerűbb a (2) vagy (3) képlet alapján számolni.

A fenti számolás eredménye megegyezik az elmozdítások számával, azaz a W_n munkával, hiszen (2) szerint számolva

$$W_n = \frac{N \cdot (S+1)}{2} - \sum_{i=1}^S [i] \cdot n_{[i]} = \frac{12 \cdot (4+1)}{2} - (1 \cdot 9 + 2 \cdot 1 + 3 \cdot 1 + 4 \cdot 1) = 12.$$

A számolás (3) szerint az alábbi módon alakul

$$W_n = \frac{(N-S) \cdot (S-1)}{2} = \frac{(12-4)(4-1)}{2} = 12.$$

A megegyezés szükséges, hiszen azért dolgoztuk ki és építettük fel az építőköcka modellt, hogy a kissé formális és ezért első látásra szokatlanabb fogalmat, az egyedszám ritkább fajokhoz történő átcsoportosítását szemléletesen tudjuk illusztrálni. A következő bekezdésben formálisan is definiáljuk, hogy mit jelent az egyedszám ritkább fajokhoz történő átcsoportosítása.

Az egyedszám ritkább fajokhoz történő átcsoportosításának formális definíciója

Legyenek A és B olyan közösségek, amelyeknek az egyedszám vektorai $\mathbf{n}(A)$ és $\mathbf{n}(B)$. Azt mondjuk, hogy az A az egyedszám ritkább fajokhoz történő átcsoportosításával a B -hez vezet, ha léteznek olyan i és j pozitív egészek, hogy $n_i(A) > n_j(A) \geq 0$ és

$$n_k(B) := \begin{cases} n_k(A) & \text{ha } k \neq i, j, \\ n_i(A) - \Delta(i, j), & \text{ha } k = i, \\ n_i(A) + \Delta(i, j) & \text{ha } k = j, \end{cases}$$

ahol

$$0 \geq \Delta(i, j) \geq n_i(A) - n_j(A).$$

Fager-féle diverzitás: Történeti kitekintés

A W munka nem diverzitást, hanem annak a „hiányát” méri, azaz éppen fordítva változik, mint a diverzitás. Ezért valamilyen módon diverzitássá kell alakítani. Fager (1972) az alábbi, *DFST*-vel jelölt diverzitást javasolta:

$$DFST = \frac{\max\{W\} - W}{\max\{W\} - \min\{W\}}.$$

Mivel $\min\{W\} = 0$, így a fenti képletnek csak a történeti hűség kedvéért van jelentősége és célszerűbb az alábbi formában felírni:

$$DFST = 1 - \frac{W}{\max\{W\}}.$$

A diverzitást felírhatjuk a P potenciálban kifejezve is:

$$DFST = \frac{P}{\max\{P\}}.$$

A kétféle felírás, a W munkán és a P potenciálon alapuló formalizálás, azonos eredményt ad, de a potenciálon alapuló definíció nyilvánvalóbban, közvetlenül értelmezhető. A Fager-féle diverzitás jól láthatóan kötődik az egyedszám ritkább fajokhoz történő átcsoportosításához. Pontosan így lehet szemléltetni, mivel éppen az egyedszám ritkább fajokhoz történő átcsoportosítása révén definiált, a W munka vagy a P potenciál segítségével.

Fager az *American Naturalist*-ben 1972-ben megjelent cikkében (299. oldal) a W munkán alapuló változatot dolgozta ki. A *DFST* diverzitás az általa “index of moves”-nak (elmozdítások száma) nevezett mennyiségen (*NM*) alapult:

$$NM = \sum_{i=1}^S \left(\frac{N}{S} - n_i \right) \cdot R_i = \frac{n(S+1)}{2} - \sum_{i=1}^S R_i \cdot n_i,$$

ahol R_i az i fajnak az abundanciák alapján a rangsorban elfoglalt helye. A leggyakoribb faj esetén $R_1 = 1$, a második faj esetén $R_2 = 2$, stb. Az általunk használt jelöléseket alkalmazva $R_i \equiv [i]$. Ha szigorúan vesszük a formalizmust, akkor meg kell említeni, hogy n_i a fenti, Fager-féle képletben $n_{[i]}$ -t jelöli. Az alábbi példaszámolás szerepel a cikkben illusztrációként: $\mathbf{n} = (10, 4, 3, 2, 1)$, $N = 20$, $S = 5$. Így

$$NM = \frac{20(5+1)}{2} - (1 \cdot 10 + 2 \cdot 4 + 3 \cdot 3 + 4 \cdot 2 + 5 \cdot 1) = 20.$$

Standardizáláshoz meghatározzuk NM maximális értékét:

$$\max\{NM\} = \frac{(N-2)(S-1)}{2} = 30.$$

Ekkor az aktuális érték elosztva az adott N és S esetén lehetséges maximális értékkel: $(30 - 20)/(30-0) = 0.333$, azaz a standardizált változat, $NMST$, értéke

$$NMST = \frac{30-20}{30-0} = \frac{1}{3} = 0.333.$$

Fager-féle diverzitás: Általános eset

Ha N nem osztható S -sel maradék nélkül, akkor az osztás maradékát jelöljük r -rel, azaz $r = N \bmod S$. Ekkor a maximum

$$\max\{W_n\} = \frac{N \cdot (S+1)}{2} - \frac{r \cdot (S-r)}{2}.$$

Ha számolni szeretnénk azoknak az elmozdításoknak a számát, amire ahhoz van szükség, hogy egy adott eloszlást maximális diverzitásúvá transzformáljunk, akkor a legegyszerűbben úgy járhatunk el, hogy a maximális diverzitású közösség létrehozásához szükséges elmozdítások számából levonjuk azokat a mozgásokat, amelyeket már nem kell elvégeznünk, mert a vizsgált közösség már rendelkezik valamilyen konkrét eloszlással. Így az elmozdítások száma:

$$\max\{W_n\} - W_n = \frac{N \cdot (S+1)}{2} - \frac{r \cdot (S-r)}{2} - \sum_{i=1}^S i \cdot n_{[i]}.$$

A $DFST$ Fager-féle diverzitás értéke egy végtelen nagy kiterjedésű, térben teljesen random közösség esetén az alábbi módon alakul (Lyons and Hutcheson 1988):

$$DFI = \frac{2}{S-1} \sum_{[i]=1}^S ([i]-1)p_{[i]}.$$

DFI számolása során csak a fajok relatív gyakorisági értékeire ($p_{[i]}$, $i=1, \dots, ST$) hagyatkozunk a klasszikus diverzitás mérési paradigma konvencióinak megfelelően. DFI értéke a maximális egyenletességű esetben éppen 1.

Irodalom

- Fager, E. W. 1972. Diversity: A sampling study. *The American Naturalist* 106: 293–310.
- Lyons, N. I. and K. Hutcheson. 1988. Distributional properties of the number of moves index of diversity. *Biometrics* 44: 131–140.
- Marshall, A. W. and I. Olkin. 1979. *Inequalities: Theory of Majorization and Its Applications*. Academic Press, New York.
- Patil, G. P. and C. Taillie. 1979. An overview of diversity. In: J. F. Grassle, G. P. Patil, W. Smith and C. Taillie (eds.), *Ecological Diversity in Theory and Practice*. International Cooperative Publishing House, Fairland, Maryland, pp. 3–27.
- Patil, G. P. and C. Taillie. 1982. Diversity as a concept and its measurement. *Journal of the American Statistical Association* 77: 548–567.
- Tóthmérész, B. 1995. Comparison of different methods for diversity ordering. *Journal of Vegetation Science* 6: 283–290.
- Tóthmérész, B. 1997. *Diverzitási rendezések*. Scientia Kiadó, Budapest.
- Tóthmérész B. 1998. On the characterization of scale-dependent diversity. *Abstracta Botanica* 22: 149–156.
- Tóthmérész B. 2002. A diverzitás jellemzésére szolgáló módszerek evolúciója. In: É. Salamon-Albert (szerk.), *Magyar botanikai kutatások az ezredfordulón. Tanulmányok Borhidi Attila 70. születésnapja tiszteletére*. PTE Növénytani Tanszék és MTA Pécsi Akadémiai Bizottság, Pécs, pp. 607–638.