

ANNA JUSTYNA KWIATKOWSKA

EWA SYMONIDES

Zakład Fitosocjologii i Ekologii Roślin

Instytut Botaniki

Uniwersytet Warszawski

Al. Ujazdowskie 4

00-478 Warszawa

## Metody pomiaru zagęszczenia populacji roślin wyższych

## Methods for measuring the population density of higher plants

### 1. Wstęp

Najprostszą i równocześnie najważniejszą charakterystyką organizacji osobników w populacji jest zagęszczenie, czyli stosunek liczebności populacji do określonej jednostki przestrzeni.

W wielu pracach ekologicznych wykazano, iż zagęszczenie może wpływać na tak istotne i tak różnorodne procesy życiowe, jak tempo rozwoju osobników w populacji (Sukačev 1941, Rabotnov 1950, Symonides 1974a, 1978), produkcję masy organicznej (Palmblad 1968, Putwain i Harper 1970, White i Harper 1970), produkcję owoców i nasion (Zarzycki 1965), a także ich zdolność i ciężar kiełkowania (Salisbury 1942, Knapp 1954), przeżywalność osobników (Mathews i Westlake 1969, Wilkoń-Michalska 1976, Symonides 1977, 1978) i wiele innych.

Zagęszczenie jest podstawowym wskaźnikiem liczebności populacji i równocześnie istotnym czynnikiem współokreślającym tę liczebność. Co więcej, niektórzy badacze uważają ten aspekt organizacji populacji za jedyny lub główny mechanizm regulacji liczebności (Petruševič 1965). Z wielu prac wynika ponadto, iż wielkość zagęszczenia w poważnym stopniu rzutuje na inne cechy populacji, np. na strukturę wielkości i strukturę wieku (Rabotnov 1950, Symonides 1974b, Wilkoń-Michalska 1976). Naturalnie wskazane zależności kształtują się różnie u różnych gatunków, przy czym efekt zagęszczenia może być inny w układach jednogatunkowych, inny zaś w układach dwu- lub wielogatunkowych (Lieth 1960, Harper i McNaughton 1962).

Pomiar zagęszczenia w badaniach populacyjnych przeprowadza się jednak nie tylko dla określenia wzajemnych stosunków między osobnikami. Według Traczyka (1967) zagęszczenie jest dobrym wykładnikiem warunków ekologicznych gatunku. Może zatem służyć jako kry-

terium ekologicznego optimum populacji (R a b o t n o v 1945, S m i r n o v a 1968).

W badaniach biocenotycznych pomiary zagęszczenia populacji poszczególnych gatunków są podstawą do oceny wzajemnych stosunków między komponentami biocenozy. Pozwalają zrozumieć wewnętrzną dynamikę oraz określić kierunek i tempo przemian zbiorowisk roślinnych.

Wpływ, jaki zagęszczenie wywiera na status osobników, właściwości populacji i stosunki panujące w biocenozie powoduje, iż kwestia precyzyjnej oceny zagęszczenia, a zatem i właściwych metod pomiaru, nabiera pierwszoplanowego znaczenia. Nic więc dziwnego, że równoległe z rozwojem badań populacyjnych i fitosocjologicznych mnożą się propozycje dotyczące sposobów oceny zagęszczenia. Nie wszystkie metody „przyjęły się” w badaniach: stosowane są z powodzeniem dla pewnych gatunków lub w pewnych układach ekologicznych, natomiast nie zdają egzaminu w innych.

Celem tego artykułu jest zaprezentowanie i przedyskutowanie dotychczas stosowanych metod pomiaru zagęszczenia, w ścisłym rozumieniu terminu „zagęszczenie”, tj. wyrażonego w liczbie osobników na jednostce powierzchni. Wprawdzie w literaturze stosuje się jako wskaźnik „obfitości” populacji także biomasę (V i l l e e 1976, O d u m 1977), jednak ze względu na brak (w sensie ogólnej prawidłowości) korelacji między liczebnością populacji a jej biomasą nie można stosować tych wskaźników zamiennie. Stosowanie zamienne jest niewskazane z tego względu, że liczebność jest przede wszystkim wykładnikiem procesów wewnątrzpopulacyjnych i biocenotycznych, zaś stan biomasy jest w większym stopniu funkcją zasobności biotopu. Dla pełnej charakterystyki populacji konieczne jest zatem równoczesne stosowanie obu tych wskaźników.

## 2. Przegląd metod

Metody pomiaru zagęszczenia populacji roślin wyższych podzielić można na dwie podstawowe kategorie: powierzchniowe i bezpowierzchniowe. Obie należą do bezwzględnych metod oceny zagęszczenia (T r o j a n 1976) i w obu zasadnicza trudność polega na stosunkowo obiektywnym określeniu osobnika populacji.

Szeroko rozpowszechniona w świecie roślin wyższych zdolność do wegetatywnej reprodukcji powoduje, że wiele gatunków, także drzewiastych, tworzy polykormony. „Osobniki” takiego polykormonu, jakkolwiek wyraźnie odgraniczone przestrzennie w częściach nadziemnych, zachowują związek w partiach podziemnych z innymi jednostkami, nie są zatem osobnikami w ścisłym tego słowa znaczeniu. Nic więc dziwnego, że istnieje duża dowolność w określeniu indywiduum populacji, co z kolei utrudnia porównywanie wyników badań. H a r p e r i W h i t e (1970) sugerują na przykład, że z uwagi na ogromną plastyczność roślin wyższych za osobnika populacji należy uważać poszczególne organy rośliny: liście, łodygi, kwiaty, itp. W takim ujęciu pojedyncza roślina jest swoistą subpopulacją. Stanowisko obu autorów jest jednak zupełnie odosobnione i ze względów praktycznych nie zostało uwzględnione w dotychczas stosowanych metodach pomiaru zagęszczenia. Powszechnie natomiast jako indywiduum populacji traktuje się (wg R a b o t n o v a 1950) każdy przestrzennie odgraniczony pęd nadziemny (lub kępę), mający własny system korzeniowy, nawet jeśli wiadomo, iż jest on składnikiem polykormonu.

## 2.1 Metody powierzchniowe

Metody te należą do najstarszych i najpowszechniej stosowanych przy pomiarze zagęszczenia (Traczyk 1967, Symonides 1974a, Aulak 1976, Wilkoń-Michalska 1976 i in.). Zasada metody jest ustalenie liczby osobników występujących na określonej przestrzeni. Szczegóły techniczne, szeroko dyskutowane w literaturze przedmiotu, sprowadzają się do wyboru kształtu i wielkości powierzchni próbnej (podstawowej jednostki powierzchni).

### 2.1.1. Kształt powierzchni próbnej

Najczęściej stosowanym kształtem jednostki podstawowej przestrzeni w metodach powierzchniowych jest kwadrat lub koło (metoda kwadratów i obręczy — Trojan 1976); rzadziej trójkąt równoboczny lub wydłużony prostokąt. Powierzchnie koliste, trójkątne i kwadratowe określić można wspólnym mianem powierzchni o kształtach zwartych, ze względu na niski stosunek obwodu do pola.

Poglądy dotyczące wpływu kształtu powierzchni próbnej na wyniki pomiaru zagęszczenia są kontrowersyjne. Należy je jednak traktować jako luźne rozważania, ponieważ badań, które miałyby na celu wskazanie najbardziej odpowiedniego kształtu jednostki podstawowej, właściwie nie prowadzono. Przeważa opinia, iż z uwagi na najmniejszą wariancję w obrębie próby najwłaściwszym kształtem powierzchni jest koło (Dyne, Vogel i Fisser 1963). Najniższy stosunek obwodu do pola zmniejsza tu do minimum błąd brzeżny, polegający na zakwalifikowaniu lub też wyłączeniu z próby osobników występujących na jego obwodzie. Stosowanie kolistego kształtu wpływa zatem na zmniejszenie zmienności pomiędzy powierzchniami (replikacjami).

Ograniczenie efektu brzeżnego w przypadku kół jest, jak się wydaje, tak przekonywającym argumentem, iż poważne wątpliwości budzić muszą wyniki badań Dyne'a, Vogela i Fissera (1963) uzasadniające stosowanie powierzchni o kształcie długiego prostokąta. Ponieważ autorzy w swych badaniach nie uwzględnili typu struktury przestrzennej analizowanego płatu, można zaryzykować twierdzenie, że zetknęli się ze szczególnym przypadkiem kierunkowej zmiany zagęszczenia w przestrzeni. Rozmieszczenie serii prób o kształcie wydłużonego prostokąta równoległe do kierunku zmian zagęszczenia mogło wpływać na zmniejszenie zmienności pomiędzy powierzchniami, a w konsekwencji sugerować zasadność wyboru prostokątnej powierzchni próbnej.

W przypadku skupiskowych rozkładów osobników w przestrzeni, najczęściej spotykanych w warunkach naturalnych, powinno się stosować powierzchnie o kształcie zwartym. Rodzaj zwartego kształtu jednostki podstawowej, jak wykazały własne badania, nie wpływa istotnie na uzyskane wyniki w ocenie zagęszczenia (tab. I). Badania te przeprowadzono w homotonicznym płacie ekosystemu boru mieszanego w Puszczy Białowieskiej. W ocenie zagęszczenia 10 najczęstszych gatunków runa zastosowano powierzchnie 0,25 m<sup>2</sup> o kształcie koła, kwadratu i trójkąta równobocznego, w 25 powtórzeniach dla każdego rodzaju kształtu powierzchni próbnej. Metodą analizy wariancji zweryfikowano hipotezę o wpływie kształtu powierzchni (obiekty) na oszacowane zagęszczenie poszczególnych gatunków (bloki). Wynik był zupełnie jednoznaczny:

Tabela I

Średnie wartości zagęszczenia poszczególnych gatunków przy różnym kształcie powierzchni podstawowej

Mean density of particular species at different sizes of sample plots

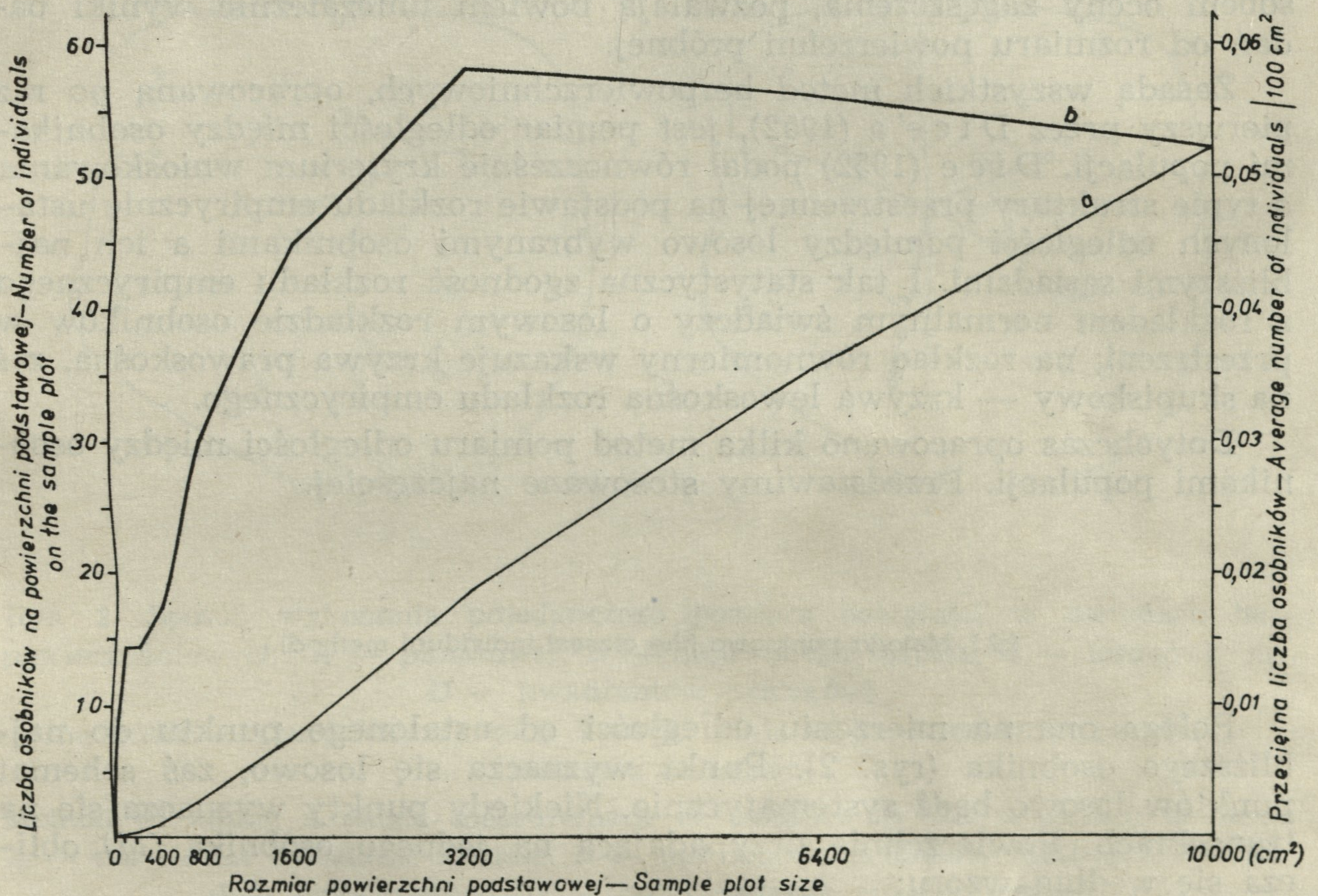
Objekty Objects	Bloki Blocks										Suma obiektowa Object sum	Średnia dla obiekta Object average
	<i>Majan- themum bifolium</i> (L.) (W.) Schm.	<i>Oxalis acetosella</i> L.	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	<i>Stellaria holostea</i> L.	<i>Con- vallaria maialis</i> L.	<i>Milium effusum</i> L.	<i>Anemone nemorosa</i> L.	<i>Carpinus betulus</i> L.	<i>Lusula pilosa</i> L. (Willd.)	<i>Frangula alnus</i> Mill.		
Koło Circle	8,23	6,94	6,06	4,19	10,05	4,86	1,43	1,20	0,74	0,43	44,58	4,46
Kwadrat Square	4,30	8,10	6,30	8,20	0,70	11,20	2,70	1,60	0,80	0,70	43,70	4,37
Trójkąt Triangle	11,18	8,93	6,43	5,90	5,03	3,03	1,88	0,80	0,53	0,30	44,01	4,40
Suma blokowa Block sum	23,71	23,97	18,79	18,29	15,93	19,09	5,71	3,60	2,07	1,13	132,29	
Średnia dla bloku Block average	7,90	7,99	6,26	6,09	5,31	6,36	1,90	1,20	0,69	0,38		

kształt powierzchni nie wpływał istotnie na uzyskane wartości przeciętnego zagęszczenia (wartości funkcji testowej dla obiektu  $V=0,001$ , wartość funkcji granicznej  $F_{0,05}=3,86$ ).

### 2.1.2. Wielkość powierzchni próbnej

Wielkość powierzchni podstawowej ma pierwszorzędne znaczenie w analizie zagęszczenia (Chojnacki 1974, Kwiatkowska nie publ.) — może ona być poważnym źródłem błędu, zwłaszcza w przypadku skupiskowej struktury przestrzennej populacji (Greig-Smith i Kershaw 1958). Potwierdzają to w całej rozciągłości wyniki własnych badań (rys. 1).

Zależność uzyskanych wartości zagęszczenia od rozmiaru powierzchni próbnej znalazła swój wyraz w metodzie Greiga-Smitha (1952),



Rys. 1. Wpływ wielkości powierzchni podstawowej na ocenę zagęszczenia *Vaccinium myrtillus* L.

a — średnia liczba osobników dla różnych wielkości powierzchni podstawowych, b — średnia liczba osobników na 100 cm<sup>2</sup> (obliczona na podstawie a). Dane uzyskane metodą bloków (Greig-Smith 1952) z 7 krat o powierzchni 10 000 cm<sup>2</sup> każda

The effect of the size of sample plot on the estimate of density of *Vaccinium myrtillus* L.

a — mean number of individuals for different sizes of sample plots, b — mean number of individuals per 100 cm<sup>2</sup> (calculated on the basis of a). Data obtained by the block method (Greig-Smith 1952) from 7 lattices, each of the surface area 10,000 cm<sup>2</sup>

która zakłada specjalny schemat pobierania prób (w kracie). Jednak zastosowanie analizy wariancji w opracowaniu próby systematycznej, tak jak to proponuje autor, jest ze statystycznego punktu widzenia niepoprawne.

Badania Pielou (1957) wykazały, że rozmiar powierzchni rzutuje także na parametry rozkładu empirycznego, stąd też niektórzy autorzy zalecają stosowanie małych powierzchni podstawowych (Evans 1952).

Nie ulega wątpliwości, że uzależnienie wyników pomiaru zagęszczenia od wielkości, a także od kształtu powierzchni podstawowej, choć w mniejszym stopniu, jest poważnym mankamentem metod powierzchniowych.

## 2.2. Metody bezpowierzchniowe

Zdaniem twórców tych metod są one precyzyjniejszym i lepszym sposobem oceny zagęszczenia, pozwalają bowiem uniezależnić wyniki badań od rozmiaru powierzchni próbnej.

Zasadą wszystkich metod bezpowierzchniowych, opracowaną po raz pierwszy przez Dice'a (1952), jest pomiar odległości między osobnikami populacji. Dice (1952) podał równocześnie kryterium wnioskowania o typie struktury przestrzennej na podstawie rozkładu empirycznie ustalonych odległości pomiędzy losowo wybranymi osobnikami a ich najbliższymi sąsiadami. I tak statystyczna zgodność rozkładu empirycznego z rozkładem normalnym świadczy o losowym rozkładzie osobników w przestrzeni; na rozkład równomierny wskazuje krzywa prawoskośna, zaś na skupiskowy — krzywa lewoskośna rozkładu empirycznego.

Dotychczas opracowano kilka metod pomiaru odległości między osobnikami populacji. Przedstawimy stosowane najczęściej.

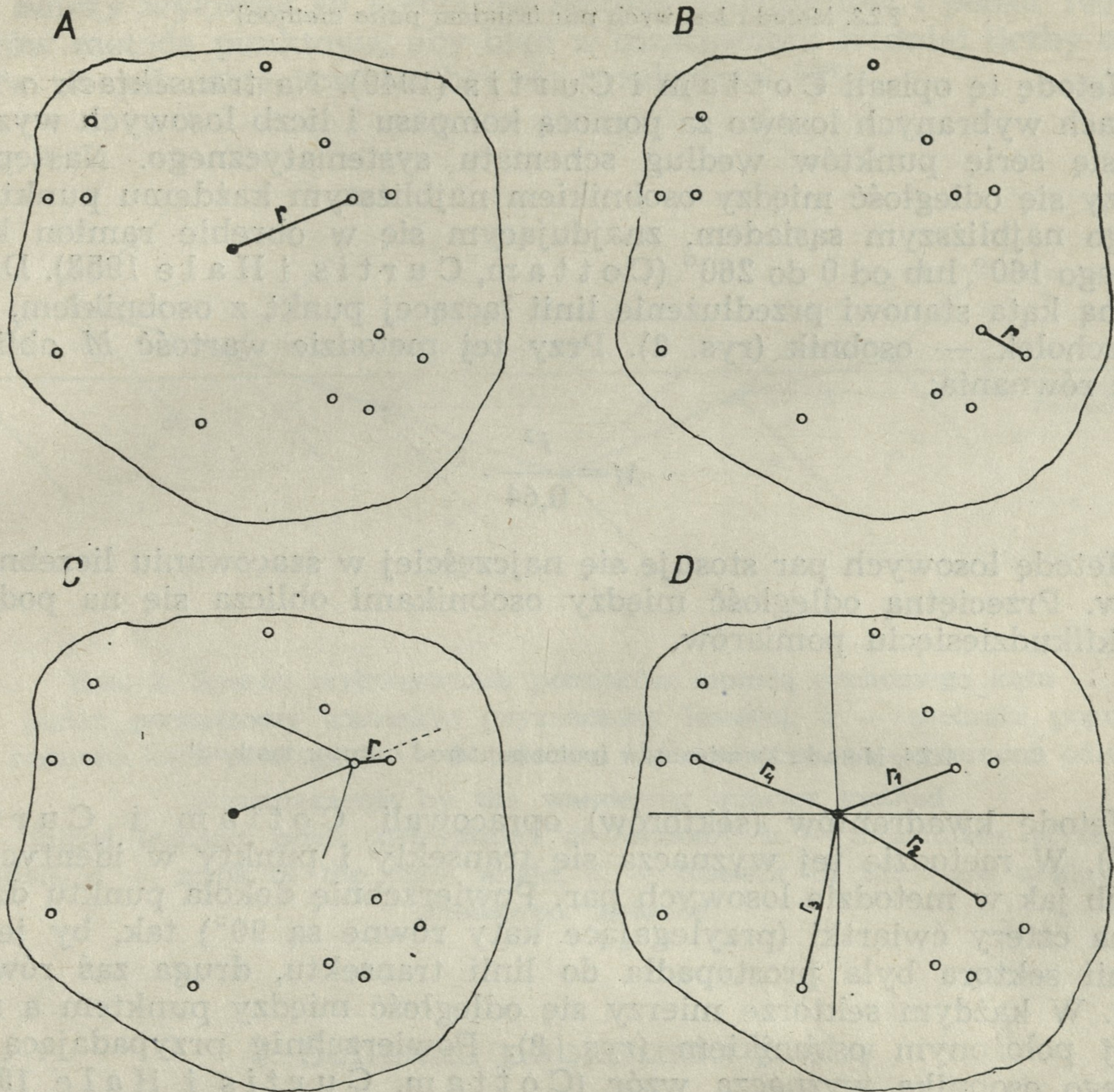
### 2.2.1. Metoda punktowa (the closest individual method)

Polega ona na mierzeniu odległości od ustalonego punktu do najbliższego osobnika (rys. 2). Punkt wyznacza się losowo, zaś schemat punktów losowo bądź systematycznie. Niekiedy punkty wyznacza się na transektach. Powierzchnię przypadającą na jednego osobnika ( $M$ ) oblicza się według wzoru:

$$M = \frac{\bar{r}^2}{0,25},$$

gdzie  $\bar{r}$  — przeciętna odległość, zaś 0,25 — empirycznie ustalony współczynnik (Cottam, Curtis i Hale 1953, Morisita 1959). Znając wartość  $M$  można obliczyć średnią liczbę osobników przypadającą na jednostkę powierzchni ( $D$ ) ze wzoru:

$$D = \frac{1}{M}.$$



Rys. 2. Sposób wykonania pojedynczego pomiaru odległości w metodach bezpowierzchniowych: A — punktowej, B — najbliższego sąsiada, C — losowych par, D — kwadrantów (sektorów)

czarne kółka — punkt (wyznaczony losowo), białe kółka — osobniki populacji,  $r$  — mierzona odległość

Method of taking a single measurement of distance in the unsurface methods: A — the closest individual method, B — the nearest neighbour method, C — random pairs method, D — point-centered quarter method

black circles — sample point (determined at random), open circles — individuals of the population,  $r$  — measured distance

### 2.2.2. Metoda najbliższego sąsiada (the nearest neighbour method)

Podstawą metody jest pomiar odległości od każdego osobnika populacji do jego najbliższego sąsiada (rys. 2) bądź też od losowo wybranych osobników do ich najbliższych sąsiadów. Powierzchnię przypadającą na jednego osobnika oblicza się z równania (Clark i Evans 1954).

$$M = \frac{\bar{r}^2}{0,36}$$

## 2.2.3. Metoda losowych par (random pairs method)

Metodę tę opisali Cottam i Curtis (1949). Na transektach o kierunkach wybranych losowo za pomocą kompasu i liczb losowych wyznacza się serię punktów według schematu systematycznego. Następnie mierzy się odległość między osobnikiem najbliższym każdemu punktowi a jego najbliższym sąsiadem, znajdującym się w obrębie ramion kąta równego  $160^\circ$  lub od  $0$  do  $260^\circ$  (Cottam, Curtis i Hale 1953). Dwusieczną kąta stanowi przedłużenie linii łączącej punkt z osobnikiem, zaś wierzchołek — osobnik (rys. 2). Przy tej metodzie wartość  $M$  oblicza się z równania:

$$M = \frac{\bar{r}^2}{0,64}$$

Metodę losowych par stosuje się najczęściej w szacowaniu liczebności drzew. Przeciętną odległość między osobnikami oblicza się na podstawie kilkudziesięciu pomiarów.

## 2.2.4. Metoda kwadrantów (point centered quarter method)

Metodę kwadrantów (sektorów) opracowali Cottam i Curtis (1956). W metodzie tej wyznacza się transekty i punkty w identyczny sposób jak w metodzie losowych par. Powierzchnię dokoła punktu dzieli się na cztery ćwiartki (przylegające kąty równe są  $90^\circ$ ) tak, by jedna z linii sektora była prostopadła do linii transektu, druga zaś równoległa. W każdym sektorze mierzy się odległość między punktem a najbliższym położonym osobnikiem (rys. 2). Powierzchnię przypadającą na jednego osobnika wyznacza wzór (Cottam, Curtis i Hale 1953):

$$M = \bar{r}^2$$

Według Cottama i Curtisa (1956) próbę reprezentatywną stanowi 30 pomiarów; Dix (1961) zaleca zwiększenie próby do co najmniej 50 w przypadku gatunków szczególnie licznych.

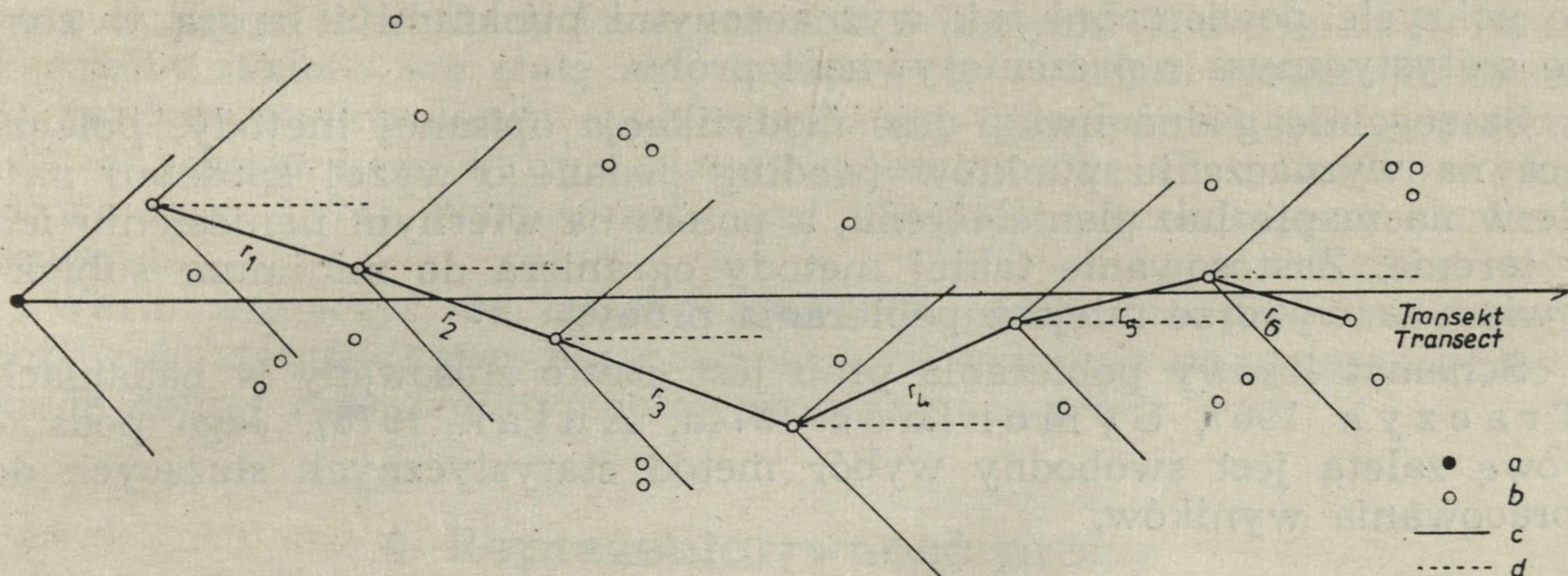
## 2.2.5. Metoda ruchomego kąta (wandering quarter method)

Metodę tę zaproponował Catana (1963). Polega ona na wyznaczeniu losowym punktu początkowego transektu, a następnie ustaleniu miejsca najbliższego osobnika, znajdującego się wewnątrz kąta prostego. Wierzchołek tego kąta stanowi punkt początkowy transektu, zaś równoległe do transektu przebiega dwusieczna kąta. W dalszym postępowaniu wyszukuje się najbliższego sąsiada tego osobnika, przy czym musi się on znajdować wewnątrz ramion kąta prostego, którego wierzchołek stanowi osobnik, a dwusieczna przebiega równoległe do transektu (rys. 3). Podstawą obliczeń jest odległość między dwoma osobnikami. Wzór na obliczenie powierzchni przypadającej na jednego osobnika jest identyczny jak w metodzie najbliższego sąsiada.

Cottam i Curtis (1956) udowodnili na układach modelowych, że wszystkie metody bezpowierzchniowe dają zbieżne rezultaty. Według



nich należy wykonać 40 pomiarów metodą kwadrantów i ponad 100 pomiarów metodą punktową, aby błąd w oszacowaniu średniej liczby osobników na jednostce powierzchni nie przekraczał 10%.



Rys. 3. Sposób wykonywania pomiarów metodą ruchomego kąta  
*a* — punkt początkowy transektu (wyznaczony losowo), *b* — osobniki populacji,  
*c* — ramiona kąta prostego, *d* — dwusieczna kąta prostego, *r* — mierzona odległość

Measurements by the wandering quarter method

*a* — initial transect point (determined at random), *b* — individuals of the population, *c* — arms of the right angle, *d* — bisector of the right angle, *r* — measured distance

### 3. Schemat pobierania próby

Ze względu na skalę przestrzenną obiektów ekologicznych, jakimi są fitocenozy i tworzące je populacje, techniki bezpośredniego pomiaru zagęszczenia operują seriami prób, które w sumie obejmują niewielki wycinek badanego terenu i — odpowiednio — tylko pewną część populacji. Reprezentatywność próby i sposób jej pobierania (właściwy schemat pobierania prób) stanowi konieczny warunek uzyskania wyników odpowiadających rzeczywistości.

Powszechnie znane i stosowane są cztery schematy pobierania prób: losowy, systematyczny, losowo-systematyczny i systematyczno-losowy.

#### 3.1. Schemat losowy

W tym schemacie miejsce każdej pobieranej próby wyznaczone jest losowo. Najprostszym sposobem ustalenia miejsca jest metoda rzutu, zaproponowana przez Traczyka (1967) i powszechnie stosowana w różnych pracach ekologicznych. Jej wadą jest stosunkowo mała precyzność. Zaletą natomiast szybki i łatwy wybór miejsca, niezależny od sposobu wyodrębnienia powierzchni badawczej i nie wymagający wytyczania w terenie jej granic.

Jeżeli powierzchnia badawcza ma granice wyznaczone naturalnie lub sztucznie, miejsce pobrania prób określa się metodą koordynat losowych, zalecaną szczególnie w przypadku powierzchni kwadratowych lub prostokątnych.

kątnych. Metoda ta polega na wyznaczaniu w terenie badań punktu (miejsca pobrania próby), którego współrzędne określa para liczb wybranych z tabel liczb losowych bądź też z tabel liczb żelaznych (Sadowski 1969). W drugim przypadku uzyskuje się bardziej równomierne pokrycie powierzchni tak wyznaczonymi punktami i lepszą w sensie statystycznym reprezentatywność próby.

Szczególnie godna uwagi jest modyfikacja opisanej metody, polegająca na wyznaczaniu punktów (według podanego wyżej sposobu) najpierw na mapie lub planie terenu, a potem na wiernym naniesieniu ich w terenie. Zastosowanie takiej metody ogranicza do minimum subiektywizm w wyborze miejsca pobierania próby.

Schemat losowy pobierania prób jest często stosowany w badaniach (Traczyk 1967, Symonides 1974a, Aulak 1976). Jego podstawową zaletą jest swobodny wybór metod statystycznych służących do opracowania wyników.

### 3.2. Schemat systematyczny

W przeciwieństwie do losowego schemat systematyczny zawęża możliwość opracowań statystycznych tylko do niektórych, ściśle określonych metod. Z drugiej jednak strony sposób ten ma niezaprzeczalne zalety. Przy stosowaniu schematu systematycznego nie ztraca się bowiem informacji o strukturze przestrzennej populacji lub fitocenozy, co w wielu przypadkach jest wysoce niepożądane.

Schematem systematycznym posługują się dwie metody badawcze: metoda transektu i metoda sieci (kraty). Obie polegają na pobraniu drogą losowania lub wyboru próby gronowej: powierzchniowej lub bezpowierzchniowej.

Zasadniczym elementem w metodzie transektu jest uchwycenie ciągłości w przestrzeni analizowanego zjawiska. Transekty — jako seria prób następujących kolejno po sobie — są jakby „przekrojem” fitocenozy (lub populacji). Stosuje się je przede wszystkim w analizie kierunkowych zmian czynników lub zjawisk w przestrzeni (Falińska 1974, Wilkoń-Michalska 1976) oraz do wyznaczania granic pomiędzy sąsiadującymi układami ekologicznymi (Traczyk 1960, Matuszkiewicz 1972).

Metoda sieci (kraty) pozwala rejestrować całokształt nasilenia zmian przestrzennych zjawiska i oddaje typ organizacji przestrzennej badanego układu. Jest stosowana głównie do analizy struktury przestrzennej (Wilkoń-Michalska 1976, Kwiatkowska nie publ.) oraz sezonowej i wieloletniej dynamiki liczebności populacji (Symonides 1974a, Aulak 1976).

### 3.3. Schemat losowo-systematyczny

Jest on połączeniem dwu poprzednio opisanych schematów. Losowy jest wybór miejsca założenia transektu lub kraty, a systematyczne pobieranie prób w obrębie grona. Metodą losowo-systematyczną można pobierać próby zarówno powierzchniowe, jak i bezpowierzchniowe.

### 3.4. Schemat systematyczno-losowy

W sposób tendencyjny wybiera się miejsce założenia transektu lub kraty (sieci). W przypadku transektu punkty pobierania próby wyznaczają liczby z tabel liczb losowych lub żelaznych (K w o l c z a k 1971). W kracie zakłada się stałą sieć punktów w układzie systematycznym; dla każdego punktu losuje się kierunek oraz odległość od stałego punktu sieci do miejsca, w którym należy pobrać próbę (K w i a t k o w s k a i D u d z i e c 1974). Wartość kąta oraz odległości wyznaczają tabele liczb losowych.

Warto zaznaczyć, że łączone schematy pobierania prób zwiększają możliwość statystycznego opracowania wyników oraz pozwalają na uzyskanie dobrej reprezentatywności przestrzennej próby.

## 4. Reprezentatywność próby

Problem reprezentatywności próby w analizie zagęszczenia rozpatrywać należy w dwóch aspektach: reprezentatywności statystycznej i strukturalnej.

### 4.1. Reprezentatywność statystyczna

Warunkiem reprezentatywności statystycznej próby jest wiarygodne oszacowanie średniej wartości zagęszczenia ( $\bar{x}$ ). Kryterium tej wiarygodności jest wartość jej błędu, który nie powinien przekraczać 5% lub w niektórych przypadkach 10%.

Z definicji błędu standardowego średniej ( $\bar{e}$ ) (O k t a b a 1966) wynika, że jest on odwrotnie proporcjonalny do liczebności próby. Przez zwiększenie liczebności próby można zatem w najprostszym sposobie zmniejszyć wartość błędu.

Wielkość próby, a więc liczbę powtórzeń jaką powinno się zastosować, aby błąd nie przekroczył określonej wartości, można obliczyć na podstawie wstępnej małej próby, według wzoru:

$$n = \frac{S^2}{\bar{e}^2},$$

gdzie  $n$  — wielkość próby reprezentatywnej,  $S^2$  — wariancja obliczona dla małej próby,  $\bar{e}^2$  — dopuszczalna wielkość błędu średniej (np. 5%, 10%).

Z uwagi na zmienność osobniczą występującą w przyrodzie nie można całkowicie wyeliminować błędu eksperymentalnego, należy jednak dążyć do zmniejszenia jego wartości i tym samym do uzyskania większej dokładności wyników pomiaru. Można to osiągnąć w dwojaki sposób: przez zwiększenie liczby powtórzeń, bądź za pomocą udoskonalonej techniki eksperymentalnej (techniki pobierania prób).

Zwiększając liczbę powtórzeń dla badanej populacji (lub fitocenozy) należy ustalić empiryczną zmienność materiału, tj. obliczyć wariancję ( $S^2$ ) na podstawie małej próby, a następnie — przyjmując określoną wartość błędu — obliczyć według wzoru właściwą wielkość próby.

Udoskonalenie techniki eksperymentalnej w przypadku analizy zagęszczenia polega na odpowiednim doborze kształtu, a przede wszystkim wielkości powierzchni podstawowej.

Wpływ kształtu powierzchni na oszacowanie zagęszczenia omówiono w rozdz. 2.1.1. Wielkość powierzchni podstawowej dla badanego obiektu powinno się ustalać drogą eksperymentalną. W tym celu należy wstępnie oszacować zagęszczenie na podstawie kilku serii próbnych, różniących się wielkością jednostek podstawowych. Każda seria powinna się składać z takiej samej niewielkiej liczby powtórzeń. Po obliczeniu wariancji i współczynnika zmienności dla każdej serii można ustalić właściwy rozmiar powierzchni próbnej, to znaczy takiej, przy której wartość współczynnika zmienności  $V = \frac{s}{\bar{x}}$  osiąga minimum.

W podobny sposób wpływa na wynik w schematach systematycznych wartość odległości między punktami, od których rozpoczynamy pomiary. Należy zwrócić uwagę, że stosując transekt lub sieć punktów w przypadku metod bezpowierzchniowych uwalniamy się wprawdzie od wpływu wielkości powierzchni podstawowej na wynik, ale nie kontrolujemy wpływu, jaki ma wartość rozstępu między punktami na oszacowanie zagęszczenia. Dotyczy to zwłaszcza metody transektu, gdzie szczególnie łatwo uzyskać dla tego samego obiektu różne rezultaty, stosując — przy tej samej wielkości próby — różne odległości między punktami.

Optymalną wartość odległości można obliczyć na podstawie serii wstępnych pomiarów, jak przy ustaleniu odpowiedniej wielkości powierzchni podstawowej.

Wpływ rozstępu między punktami na oszacowaną wartość zagęszczenia wynika z nielosowego rozmieszczenia osobników w przestrzeni, w związku z czym transekt powinien przynajmniej raz przecinać całą biochorę fitocenozy. W tym przypadku także musi być spełniony warunek reprezentatywności statystycznej próby.

#### 4.2. Reprezentatywność strukturalna

Jeśli typu rozkładu przestrzennego osobników w populacjach jest zgodny z rozkładem losowym, tzn. prawdopodobieństwo znalezienia określonej liczby osobników na jednostce powierzchni jest statystycznie takie samo w dowolnym punkcie przestrzeni, to problem reprezentatywności próby sprowadza się do reprezentatywności statystycznej. Taki typ dyspersji osobników jest jednak bardzo rzadki. Znacznie częściej występuje w przyrodzie rozkład skupiskowy — w pewnych miejscach biochory jest znacznie większa liczba osobników na jednostce powierzchni niż w innych. Skupienia osobników i obszary rozrzedzone tworzą pewien system przestrzenny, zgodny z modelem „fitocenozy dziurawej” (Chojnacki 1974).

Skupiskowa organizacja przestrzenna powoduje, że przy identycznej liczbie powtórzeń prawdopodobieństwo uchwycenia skupienia lub rozrzedzenia osobników zmienia się wyraźnie w zależności od rozmiaru powierzchni próbnej (Kershaw 1964). Równocześnie zmienia się prawdopodobieństwo wykrycia określonej wartości zagęszczenia (rys. 1). W takiej sytuacji najcenniejszą propozycją metodyczną jest propozycja Greiga-Smitha (1952), zgodnie z którą pobiera się próby w określonym schemacie, pozwalającym ustalić wielkość powierzchni podstawowej zależnie od typu struktury.

Aby uchwycić relacje przestrzenne między „przegęszczeniami” a „rozrzedzeniami” biochory można postępować w dwojaki sposób: operować w pomiarach zagęszczenia dużymi powierzchniami podstawowymi albo analizować zagęszczenie osobno w skupieniach i osobno w rozrzedzeniach, uwzględniając przy tym wskaźniki zagęszczenia i rozproszenia (np. frekwencję).

Bliższemu omówieniu wpływu struktury przestrzennej na zagęszczenie zamierzamy poświęcić oddzielny artykuł.

## 5. Termin pobierania próby

Termin pobierania próby dla oceny zagęszczenia populacji zależy przede wszystkim od problematyki badań. Jednorazową analizę stanu zagęszczenia przeprowadza się najczęściej w pełni fenologicznego rozwoju osobników populacji, tj. w okresie ich kwitnienia lub owocowania, bądź też — jeżeli celem pomiaru jest określenie zagęszczenia wszystkich (lub pewnej grupy) komponentów fitocenozy — w pełni rozwoju gatunków dominujących (Traczyk 1967). W drugim przypadku trzeba niekiedy uwzględnić sezonowe aspekty badanych fitocenz, np. aspekt wiosenny i letni runa grądu.

Pobieranie prób w fazie kwitnienia lub jeszcze lepiej w fazie owocowania ma wiele zalet. Po pierwsze, populacja osiąga wówczas mniej więcej ustabilizowaną liczebność (Rabotnov 1950, Symonides 1978). Ma to istotne znaczenie w badaniach porównawczych uwzględniających nie jedną, lecz kilka, i to często odległych od siebie, populacji lokalnych tego samego gatunku. Błąd wynikający z nierównoczesnego pobierania pracochłonnych prób do analizy zagęszczenia każdej z tych populacji będzie w tym wypadku niewielki.

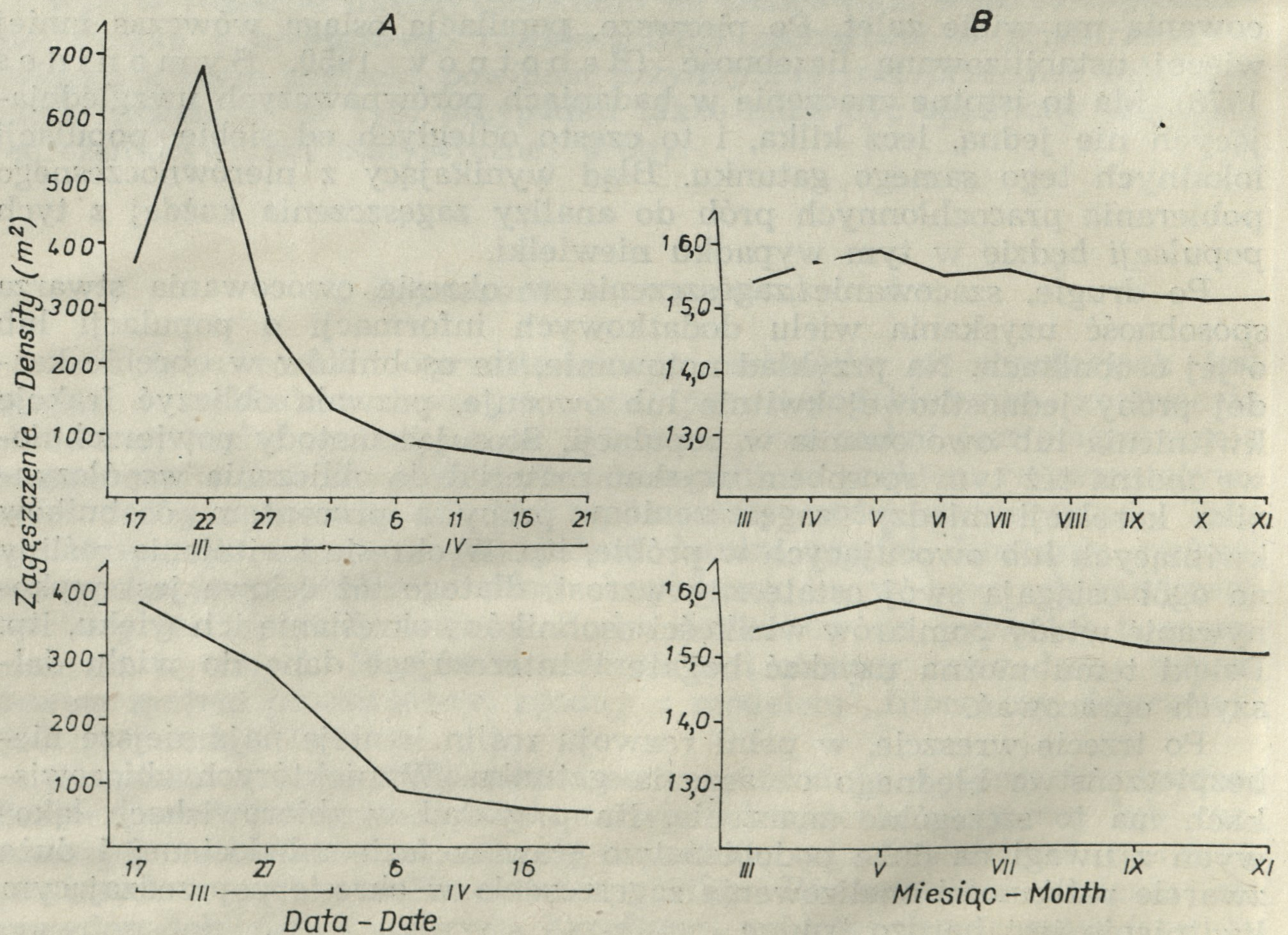
Po drugie, szacowanie zagęszczenia w okresie owocowania stwarza sposobność uzyskania wielu dodatkowych informacji o populacji lub o jej osobnikach. Na przykład notowanie, ile osobników w obrębie każdej próby jednostkowej kwitnie lub owocuje, pozwala obliczyć frakcję kwitnienia lub owocowania w populacji. Stosując metody powierzchniowe można też tym sposobem uzyskać materiał do obliczenia współczynnika korelacji między zagęszczeniem próby a procentem osobników kwitnących lub owocujących w próbie, itp. W okresie kwitnienia rośliny na ogół osiągają swój ostateczny wzrost, dlatego też celowe jest wykonywanie wtedy pomiarów wielkości osobników, określanie ich wieku, itp. Dzięki temu można uzyskać bogate i interesujące dane do wielu dalszych opracowań.

Po trzecie wreszcie, w pełni rozwoju roślin istnieje najmniejsze niebezpieczeństwo błędnego oznaczenia gatunku. W niektórych zbiorowiskach ma to szczególne znaczenie. Na przykład w zbiorowiskach łąkowych z uwagi na duże podobieństwo traw w fazie młodocianej i duże zwarcie roślinności analizowanie zagęszczenia w okresie poprzedzającym kwitnienie jest bardzo trudne.

Nie zawsze jednorazowy pomiar zagęszczenia populacji jest wystarczający. W niektórych badaniach ważniejsza jest ocena sezonowej dynamiki liczebności i wówczas pomiary powinny objąć cały okres wegetacyjny rośliny. Daty kolejnych pomiarów można ustalić arbitralnie

i przeprowadzać je w stałych, ściśle określonych terminach. Najlepiej jednak dostosować daty pomiarów do rytmiki rozwojowej badanego gatunku, uwzględniając ważniejsze fazy rozwojowe: siewka, wzrost, pączkowanie, kwitnienie i owocowanie.

Przy ustalaniu częstotliwości pomiarów powinno się także uwzględnić właściwości biologiczne gatunku, zwłaszcza sposób rozmnażania się, od którego w dużej mierze zależy przeżywalność nowych osobników, a zatem i dynamika liczebności populacji (Harper 1967, Falińska 1977). Badania wykazały, że sezonowe zmiany liczebności, a więc i zagęszczenia, są szczególnie jaskrawe w populacjach terofitów (Symonides 1974a, 1978, Wilkoń-Michalska 1976, Falińska 1977), w których każdego roku pojawia się ogromna liczba siewek, a niewielki tylko procent osiąga fazę kwitnienia i owocowania (rys. 4). Znacznie mniejsze różnice między maksymalnym i minimalnym stanem zagęszczenia występują w populacjach roślin wytwarzających oba typy diaspor. Natomiast w przypadku gatunków pomnażających się wyłącznie wegetatywnie może się zdarzyć, że w ciągu całego roku będzie mniej więcej podobna liczebność populacji (rys. 4). Częstotliwość pobierania prób do oceny sezonowych zmian zagęszczenia powinna być zatem znacznie wyższa przy badaniu populacji gatunków jednorocznych niż wieloletnich, i to o wegetatywnej reprodukcji.



Rys. 4. Wpływ częstotliwości pomiarów na obraz krzywej dynamiki zagęszczenia

The effect of frequency of measurements on the curve of density dynamics

A — *Cerastium semidecandrum* L., B — *Koeleria glauca* (Schkuhr) DC.

## 6. Uwagi końcowe

Analiza dotychczas opracowanych metod pomiaru zagęszczenia prowadzi do wniosku, że wybór metody i szczegółowy schemat postępowania powinien być dostosowany do obiektu i celu badań. Nie ma metody uniwersalnej, która pozwalałaby uzyskać wiarygodne i porównywalne wyniki niezależnie od właściwości biologicznych gatunku i struktury przestrzennej populacji. Nie można także posługiwać się tym samym schematem pobierania prób zarówno w analizie stanu, jak też dynamiki zagęszczenia.

W badaniach mających na celu porównanie zagęszczenia populacji tego samego gatunku w różnych ekosystemach możemy stosować szeroki wachlarz metod i schematów pobierania prób. Ze względów praktycznych (szybkość oznaczania i opracowania wyników) można sugerować losowy schemat w metodzie punktowej lub powierzchniowej.

Przy badaniu liczebności, dynamiki zagęszczenia i struktury przestrzennej populacji powinien być stosowany schemat systematyczny i prowadzenie analizy na stałych powierzchniach (ze względów merytorycznych i praktycznych).

Właściwa analiza zagęszczenia powinna być jednak poprzedzona serią wstępnych badań, które pozwolą ocenić zakres zmienności zagęszczenia zarówno w przestrzeni, jak też w czasie. Tylko na tej podstawie można bowiem ustalić właściwą wielkość powierzchni próbnej lub odległości między punktami, liczbę powtórzeń, częstotliwość i terminy pobierania prób, a tym samym wybór najbardziej optymalnej metody.

## Piśmiennictwo

- Aulak W. 1976 — Rozwój i produkcja runa w zespole *Tilio-Carpinetum* Tracz. 1962 jako jednego z elementów podstawowego poziomu troficznego w ekosystemach leśnych — Zesz. nauk. Szk. głów. Gosp. wiejsk. 60: 1—151.
- Catana A. J. 1963 — The wandering quarter method of estimating population density — *Ecology*, 44: 741—757.
- Chojnacki J. 1974 — Problem reprezentatywności strukturalnej w badaniach nad produkcją runa fitocenozy leśnej — *Phytocoenosis*, 3: 43—69.
- Clark P. J., Evans F. C. 1954 — Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations — *Ecology*, 35: 445—453.
- Cottam G., Curtis J. T. 1949 — A method for making rapid surveys of woodlands by means of pairs of randomly selected trees — *Ecology*, 30: 271—287.
- Cottam G., Curtis J. T. 1956 — The use of distance measures in phytosociological sampling — *Ecology*, 37: 451—460.
- Cottam G., Curtis J. T., Hale B. W. 1953 — Some sampling characteristics of a population of randomly dispersed individuals — *Ecology*, 34: 741—747.
- Dice L. R. 1952 — Measure of the spacing between individuals within population — *Contr. Lab. vertebr. Biol. Univ. Mich.* 55: 1—23.
- Dix L. R. 1961 — An application of the point-centered quarter method to the sampling of grassland vegetation — *J. Range Mgmt* 14.
- Dyne G. M., Vogel W. G., Fisser H. G. 1963 — Influence of small plot size and shape on range herbage production estimates — *Ecology*, 44: 746—759.
- Evans F. C. 1952 — The influence of size of quadrat on the distributional patterns of plant populations — *Contr. Lab. vertebr. Biol. Univ. Mich.* 54: 1—15.

- Falińska K. 1974 — Reakcja populacji roślinnych na zróżnicowanie ekosystemów oraz układów ekotonowych — *Wiad. ekol.* 20: 356—376.
- Falińska K. 1977 — Strategia i taktyka reprodukcyjna populacji roślinnych — *Wiad. ekol.* 23: 229—257.
- Greig-Smith P. 1952 — The use of random and contiguous quadrats in the study of structure of plant communities — *Ann. Bot.* 16: 293—316.
- Greig-Smith P., Kershaw K. A. 1958 — The significance of pattern in vegetation — *Vegetatio*, 8: 189—192.
- Harper J. L. 1967 — A Darwinian approach to plant ecology — *J. Ecol.* 55: 247—270.
- Harper J. L., McNaughton I. H. 1962 — The comparative biology of closely related species living in the same area. VII. Interference between individuals in pure and mixed populations of *Papaver* species — *New Phytol.* 61: 175—188.
- Harper J. L., White J. 1970 — The dynamics of plant populations — *Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul.* (Oosterbeek, 1970): 41—63.
- Kershaw K. A. 1964 — Quantitative and dynamic ecology — Edward Arnold, London, ss. 183.
- Knapp R. 1954 — Experimentelle Soziologie der höheren Pflanzen — E. Ulmer Verlag, Stuttgart (Ludwigsburg), ss. 202.
- Kwiatkowska A. J. 1972 — Analiza homogeniczności runa fitocenozy przy zastosowaniu nieparametrycznego testu serii — *Phytocoenosis*, 1: 5—37.
- Kwiatkowska A. J., Dudziec J. 1974 — Zmienność przestrzenna stanu biomasy części nadziemnej runa w rezerwacie Grabowy w Puszczy Kampinoskiej — *Phytocoenosis*, 3: 17—43.
- Lieth H. 1960 — Patterns of change within grassland communities (W: The biology of weeds. Red. J. L. Harper) — Blackwell Sci. Publ., Oxford, 27—29.
- Mathews C. P., Westlake D. F. 1969 — Estimation of production by populations of higher plants subject to high mortality — *Oikos*, 20: 1956—1960.
- Matuszkiewicz J. 1972 — Analiza zmienności przestrzennej runa w strefie kontaktowej dwu fitocenz — *Phytocoenosis*, 2: 121—149.
- Morisita M. 1959 — Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributional pattern — *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ.* E 2: 215—235.
- Odum E. P. 1977 — Podstawy ekologii — PWRiL, Warszawa, ss. 678.
- Oktaba W. 1966 — Elementy statystyki matematycznej i metodyka doświadczalności — PWN, Warszawa, ss. 310.
- Palmblad I. G. 1968 — Competition in experimental populations of weeds with emphasis on the regulation of population size — *Ecology*, 49: 26—34.
- Petrusewicz K. 1965 — Dynamika liczebności, organizacja i struktura ekologiczna populacji — *Ekol. pol.* B, 11: 299—316.
- Pielou E. C. 1957 — The effect of quadrat size on the estimation of the parameters of Neyman's and Thomas's distributions — *J. Ecol.* 45: 31—47.
- Putwain P. D., Harper J. L. 1970 — Studies in the dynamics of plant populations. III. The influence of associated species on populations of *Rumex acetosa* L. and *Rumex acetosella* L. in grassland — *J. Ecol.* 58: 251—264.
- Rabotnov T. A. 1945 — Biologičeskie nabludenija na subalpinskich lugach Severnogo Kavkaza — *Bot. Ž.* 30: 167—177.
- Rabotnov T. A. 1950 — Žiznennyj cikl mnogoletnich travjanstich rastenii v lugovyh cenzach — *Trudy bot. Inst. Akad. Nauk SSSR (Geobotanika)*, 3: 7—204.
- Sadowski W. 1969 — Statystyka matematyczna — PWE, Warszawa, ss. 269.
- Salisbury E. J. 1942 — The reproductive capacity of plant. Studies in quantitative biology — G. Bell and Sons LTD., London, ss. 244.
- Smirnova O. V. 1968 — Čislennost i vozrastnoi sostav populacii nekotorych komponentov travjanogo pokrova dubrav (W: Voprosy morfogeneza cvetkovykh



- rastenii i strojenija ich populacii. Red. A. A. Uranov) — Nauka, Moskva, 155—182.
- Sukačev V. 1941 — Über den Einfluss der Intensität des Kampfes ums Dasein zwischen den Pflanzen auf deren Entwicklung — *Dopov. Akad. Nauk USSR*, 30: 757—760.
- Symonides E. 1974a — Populations of *Spergula vernalis* Willd. on dunes in the Toruń Basin — *Ekol. pol.* 22: 379—416.
- Symonides E. 1974b — Morphological variability of *Spergula vernalis* Willd. from different dune biotopes of the Toruń Basin — *Ekol. pol.* 22: 417—440.
- Symonides E. 1977 — Mortality of seedlings in natural psammophyte populations — *Ekol. pol.* 25: 635—651.
- Symonides E. 1978 — Effect of population density on the phenological development of individuals of annual plant species — *Ekol. pol.* 26 (w druku).
- Traczyk T. 1960 — Badania nad strefą przejścia zbiorowisk leśnych — *Ekol. pol. A*, 8: 85—125.
- Traczyk T. 1967 — Propozycja nowego sposobu oceny produkcji runa — *Ekol. pol. B*, 13: 241—247.
- Trojan P. 1976 — *Ekologia ogólna* — PWN, Warszawa, ss. 419.
- Villee C. A. 1976 — *Biologia* — PWRiL, Warszawa, ss. 1173.
- White J., Harper J. L. 1970 — Correlated changes in plant size and number in plant populations — *J. Ecol.* 58: 467—485.
- Wilkoń-Michalska J. 1976 — Struktura i dynamika populacji *Salicornia patula* Duval-Jouve — *Rozpr. Uniw. Mikołaja Kopernika, Toruń*, ss. 156.
- Zarzycki K. 1965 — Obecny stan badań nad konkurencją (współzawodnictwem) roślin wyższych. I — *Ekol. pol. B*, 11: 107—123.

## Summary

The methods for measuring the density of the population of higher plants are described and discussed. These methods can be divided into two main groups: surface and unsurface.

Surface methods are based on the estimate of the number of individuals per a unit of sample plot. The measuring result depends first of all on the size of this plot (Fig. 1) and the number of repeats, to a lesser extent on its shape (Table I).

The distance between a determined point and an individual of the population is the basis of unsurface methods: the closest individual method, the nearest neighbour method, random pairs method, point-centered quarter method, wandering quarter method (Fig. 2, Fig. 3). The number of repeats and the distance between points affect mainly the results.

Both in surface and unsurface methods there are (according to the purpose and object of investigations) four sampling plans: random, systematic, random-systematic and systematic-random.

The principal condition for the representative character of the sample, independently of the method, is an appropriate number of repeats. The sample size, the size of sample plot (in surface methods) or the distance between points (in unsurface methods), the date and frequency of sampling (Fig. 4) should be empirically determined for a given object using the method of initial small sample.