A rendezetlenség elvének felhasználása ragadozó madarak vonulási rendszereinek vizsgálatában

Nagy Jenő
Biológia
doktorjelölt

Bevezetés

A különböző környezeti hatások szerepének vizsgálata már régóta a biológiai vizsgálódások egyik központi területévé nőtte ki magát, amely az utóbbi időben új szintre emelkedett.

Mára nincs olyan területe a biológiának, ahol ne tennének fel a környezeti hatásokkal kapcsolatos kérdéseket. Legkézenfekvőbbnek a növények vizsgálata tekinthető, ahol viszonylag könnyű olyan kísérleti elrendezéseket megvalósítani, amelyek a környezet adottságait (pl.: talaj) modellezik, és az egyes összetevők változtatásával megfigyelhetőek az arra adott válaszok. A növények nehézfém felvétele (pl.: Fodor et al. 2005, 2012, Fodor 2006), környezeti stresszhatásokra adott válasza (Mészáros et al. 2011) mellett a környezetvédelmi és környezetgazdálkodási szempontok vizsgálata (Vashegyi et al. 2010), valamint a klimatikus változásokra adott válaszok feltárása (Molnár et al. 2012, Takács et al. 2013) egyre inkább előtérbe kerül.

Számos olyan molekuláris biológiai, genetikai kutatás is fellelhető a szakirodalomban, mely környezeti hatásokra adott, a sejtekben, illetve sejtfolyamatokban bekövetkező változásokat (pl.: Berg et al. 2002, Mitchell et al. 2009), sőt genetikai szinten lezajló módosulásokat ír le (pl.: ecetmuslica *Drosophila melanogaster*, Hoffmann és Willi 2008, Hansen et al. 2012).

A környezeti hatások szerepének vizsgálata, azon belül is a klimatikus összetevők által meghatározott mintázatok nagy csoportokra, adott viselkedési jellegekre irányuló feltárása, modellezése a gerincesek körében is számos, új eredmény megszületéséhez vezetett. Néhány kiragadott példa: Gohli és Voje (2016) huszonkét emlős család esetében vizsgálta a Bergmann-szabály összetevőit, úgymint a

testtömeg, a mellső végtag hossza, az elterjedés és a hőmérséklet. Jetz és Rubenstein (2011) a madárvilág jelenlegi költési rendszereinek mintázatát vizsgálták a hőmérséklet és csapadékmennyiség tükrében. Az észak-amerikai vonuló madarak telelőterület választásának vizsgálata (Pérez-Moreno et al. 2016) mutatta ki azt, hogy a fajok meghatározott klimatikus feltételekkel bíró területeket keresnek fel. Ehhez hasonló eredményt a ragadozó madarak vonulási rendszereinek tanulmányozása során sikerült kimutatnunk (Nagy et al. 2017).

Vizsgálatunkban a fizikából ismeretes rendezetlenség (entrópia) elvének környezeti tényezőkre kidolgozott számítógépes tanulási módszerét használtuk fel. A továbbiakban erről a módszerről, illetve eredményeinkről szeretnék röviden beszámolni, különös tekintettel a Magyarországon megfigyelhető ragadozómadár-fajoknak a vonulási rendszerekben betöltött helyére.

A teljes rendezetlenségi sűrűsödés becslése

A módszer lényege valóban a rendezetlenség egyfajta megközelítésén alapszik. Az entrópia kifejezést Rudolf Clausius alkotta meg (Clausius 1867, Cropper 2001) és a termodinamikában az anyagi rendszerek molekuláinak egymás viszonyított elhelyezkedésének (rendezetlenség) jellemzésére használta. Később Erwin Schrödinger dolgozta ki ezt az elvet biológiai rendszerek kvantumelméleti vonatkozásaiban (Jánossy 1987).

Azonban az itt ismertetésre váró módszer szempontjából, az információtartalom számszerűsítésének megoldása alkotja az egyik legfontosabb alappillért. A kommunikáció elméletének áttörő matematikai kidolgozása Shannon nevéhez fűződik (Shannon 1948), aki Neumann János javaslatára nevezte el módszerét entrópia függvénynek. Shannon elméletében, nagyon leegyszerűsítve, tulajdonképpen arról van szó, hogy az egyes információtartalmakat összegezzük a hozzájuk rendelt bekövetkezési valószínűségek figyelembe vételével.
A teljes rendezetlenségi sűrűség becslése (maximum entropy density estimation) hasonló elven működik. Egy faj valódi elterjedését a vizsgálati terület (X) pontjaihoz rendelt π valószínűségi eloszlásként ér-

telmezzük (Phillips és Dudík 2008). Így π minden x ponthoz egy nem negatív értéket rendel úgy, hogy π(x) összegezve egyet adjon. Így tehát egy olyan π modell áll elő, mely figyelembe veszi az elterjedési adatokból származtatott korlátokat. Tulajdonképpen ezek a korlátok a környezeti változók egyszerűsített szerepeként vannak kifejezve, mint úgynevezett, jellemzők (Phillips és Dudík 2008). Például, ha az éves csapadékmennyiséget egy ilyen jellemzőnek tekintjük, akkor a megfelelő korlát alapján a modell az átlagos éves csapadékmennyiséget a ténylegesen mért átlagos csapadékmennyiséghez közeli értékként kell, hogy becsülje. Ilyen tekintetben a rendezetlenség elvén alapuló modell (Maxent szoftver) az egyik legkevésbé korlátolt típus.
Ahhoz, hogy megértsük, π hogyan adja vissza egy faj valós elterjedését, tekintsük a következő mintavételi eljárást. Az X halmazból vett minden egyes véletlenszerű x ponthoz hozzárendelünk egy bináris értéket, 1-et, ha a faj jelen van az adott pontban és 0-át, ha nincs (Phillips és Dudík 2008). Jelölje a válaszváltozót (jelenlét vagy hiány) y, ekkor π(x) jelenti a feltételes valószínűséget P(x|y = 1), azaz ha az x pontban a faj megfigyelhető. Ezt tovább lehet alakítani a Bayes által kidolgozott statisztikai megközelítés alapján úgy, hogy a P(y =1|x) alakban megadott mennyiség jelenti a faj jelenlétét az x pontban. Ha csak előfordulási adatokkal rendelkezünk, az előbb megadott mennyiség közvetlen számítása helyett érdemesebb a π eloszlását vizsgálni (Phillips és Dudík 2008). A Maxent módszer matematikai hátteréről és az azt alkalmazó programról a további részletekért a fent idézett szerzőkön kívül lásd még Elith és mtsai (2011) munkáját és a benne található hivatkozásokat.

Érdemes még kitérnünk a már említett jellemzőkre, melyek a Maxent programban környezeti változókból származtatottak, és alapvetően két típusba sorolhatóak (Phillips és Dudík 2008): folytonos változók, mint például csapadék, hőmérséklet, magasság értékek és kategorikus változók, úgymint talaj- vagy növényzettípusok. A ragadozó madarak vonulásának vizsgálata során az előbbi csoportba tartozó változókat használtuk.

Környezeti változók és az elemzés lépései

Az elemzésekhez szükséges környezeti adatokat a WorldClim (http://www.worldclim.org/) adatbázisából vettük, ezek szabadon letölthetők. A jelenlegi éghajlati viszonyok mellett a múltbeli (6, 22 és 120–140 ezer évvel ezelőtti) és a jövőre (2050, 2070) becsült adatok is rendelkezésre állnak, 10, 5 és 2,5 ívperces, valamint 30 ívmásodperces (körülbelül 1 km-es) felbontásban.

Mivel a mi vizsgálatunk a fajok teljes elterjedési területeit vette alapul, ezért a 10 ívperces felbontás megfelelő, és az adatfájlok kis mérete miatt könnyen kezelhető adatsort biztosított. A könnyen kezelhetőség előnye azonnal látszik, ha figyelembe vesszük, hogy 110 fajra végeztük el az elemzéseket 19 változót felhasználva.
Biológiailag értelmezhető, ugyanakkor az éves, időszakos mintázatokat jól visszaadó és az esetleges korlátozó környezeti tényezőket magában foglaló változókat használtunk (bioklimatikus változók, I. táblázat).

1. táblázat A bioklimatikus változók listája és számítási módja, ha az külön meghatározott.

Változó megnevezéae	**Számítáaa (ha meghatározott)**
Éves középhőmérséklet	
Átlagos nappali hőmérséklet-tartomány	A havi legmagasabb és legalacsonyabb hőmérsékleti értékek különbségének átlaga
Hőmérsékleti állandóság (izotermália)	Az átlagos nappali hőmérséklet-tartomány és a hőmérséklet éves tartománya hányadosának 100-szorosa
Hőmérséklet időszakossága (szezonalitása)	A hőmérséklet szórásának 100-szorosa
A legmelegebb hónap legmagasabb hőmérséklete	
A leghidegebb hónap legalacsonyabb hőmérséklete	
Éves hőmérsékleti tartomány	Az előző két mérőszám különbsége
A legcsapadékosabb negyedév átlagos hőmérséklete	

A legszárazabb negyedév átlagos hőmérséklete	
A legmelegebb negyedév átlagos hőmérséklete	
A leghidegebb negyedév átlagos hőmérséklete	
Éves csapadékmennyiség	
A legcsapadékosabb hónap csapadékmennyisége	
A legszárazabb hónap csapadékmennyisége	
Csapadékmennyiség időszakossága (szezonalitása)	A szórás százalékos aránya az átlaghoz viszonyítva (variációs koefficiens)
A legcsapadékosabb negyedév csapadékmennyisége	
A legszárazabb negyedév csapadékmennyisége	
A legmelegebb negyedév csapadékmennyisége	
A leghidegebb negyedév csapadékmennyisége	

Annak érdekében, hogy letisztult eredményeket kapjunk, korrelációt számoltunk a környezeti változók között (Hijmans 2015). Az elemzésekben csak a nem vagy kevésbé korreláló változókat használtuk fel a számítógép segítette maximum entrópia elemzés (Maxent 3.3; Phillips és Dudík 2008) során. A korreláció értékek alapján klasztert építettünk és a távoli ágakon lévő változókkal dolgoztunk tovább úgy, hogy két, összefüggést mutató változó közül a hosszabb időszakot (negyedév) lefedőt választottuk.

Így elemzéseink során a következő változók adatait használtuk fel: a hőmérséklet és a csapadék időszakossága, a legszárazabb és a legmelegebb negyedév átlagos hőmérséklete, illetve a legszárazabb negyedév csapadékmennyisége. A fajok költési elterjedéséről vettünk véletlenszerű mintapontokat, melyeken „tanult” a program, majd az

egész elterjedési területre kiterjesztettük az elemzést. Ezáltal azonosíthatóvá váltak a legfontosabb klimatikus korlátozó tényezők, melyek meghatározhatják, miért épp egy adott területen költ, illetve telel a vizsgált madárfaj.

Betekintés az eredményekbe, következtetések

Korábban már említettük, hogy a világ ragadozó madarai közül 110 fajt elemeztünk a fent leírt módon. Ebben a részben röviden összefoglalom az eredményeinket (Nagy et al. 2017), kiemelve az elemzésünkben szereplő, hazánkban is fellelhető fajokat.

A ragadozó madarak vonulását meghatározó tényezők között a bioklimatikus változók fontossága a kelet-ázsiai vonulási rendszerben kiemelkedően jelentős. A környezeti tényezők korlátozó voltának egyik lehetséges magyarázata, hogy amíg Ázsia keleti régiói tulajdonképpen összefüggő folyosót biztosítanak (Greenberg et al. 2008, Germi et al. 2009, de lásd továbbá Polakowski et al. 2014) a fajok költési és telelési területei között, addig az amerikai és az európai-afrikai vonulási rendszerekben a madaraknak vonulásuk során jelentős ökológiai akadályokat (pl.: Mexikói-fennsík, Szahara) kell leküzdeniük. Az utóbbi két esetben így elsősorban nem a klimatikus, hanem a földrajzi, ökológiai nehézségek a fő korlátozó tényezők.

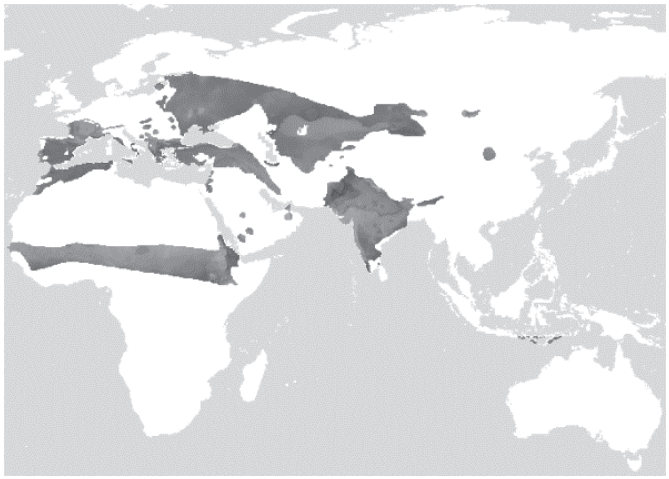
Adatsorunk hazai fajok közül, melyeknek jelentősebb gyűrűzési adatai állnak rendelkezésre a Magyar Madártani és Természetvédelmi Egyesület (http://www.mme.hu/) adatbázisa szerint, 5 fajt tartalmazott (2. táblázat).

2. táblázat A magyarországi ragadozó fajok listája és az elemzések során megjelenő legfontosabb bioklimatikus változó-csoportok

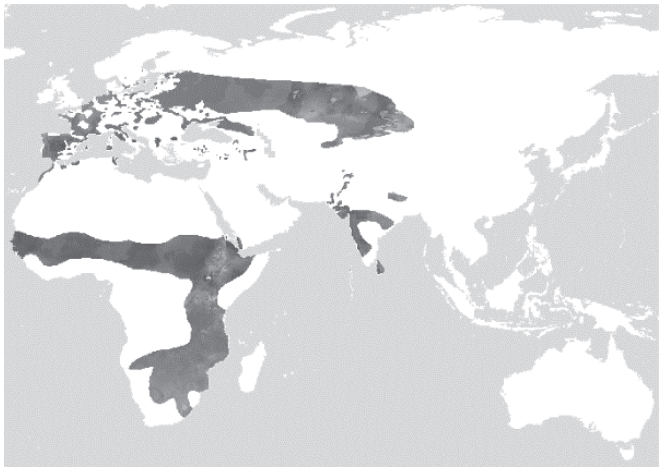
Magyar név	**Tudományoa név**	**Vonuláai viaelkedéa**	**Változó**
Békászó sas	*Clanga pomarina*	vonuló	hőmérséklet
Gatyás ölyv	*Buteo lagopus*	vonuló	hőmérséklet
Kígyászölyv	*Circaetus gallicus*	vonuló	csapadék
Hamvas rétihéja	*Circus pygargus*	vonuló	hőmérséklet
Darázsölyv	*Pernis apivorus*	vonuló	hőmérséklet

A fenti táblázatból kitűnik, hogy a hazai ragadozók kivétel nélkül vonulók. Az említett fajokon kívül a törpesasról (*Hieraaetus pennatus*), illetve a fekete sasról (*Clanga clanga*) is voltak adataink, de e két faj Magyarországon ritka kóborló.

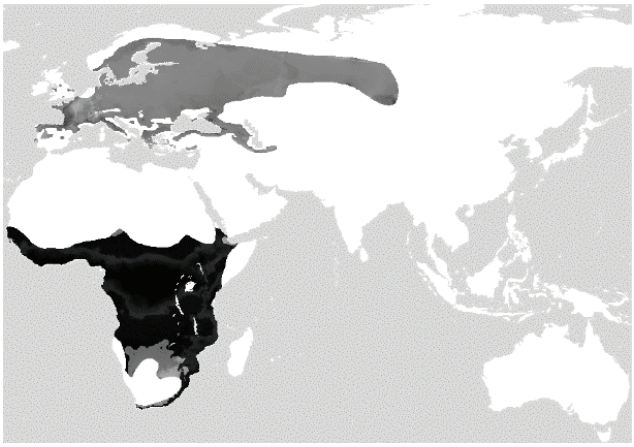
A teljes adatbázisunkra jellemző mintázatot figyelhetünk meg, ha a bioklimatikus tényezőket csoportba rendezzünk. A vonuló ragadozó madárfajok többségénél valamilyen hőmérséklettel kapcsolatos változó bizonyult korlátozó tényezőnek. A Maxent által készített elemzéseket térképen megjelenítve (1. ábra) pontosabb képet kaphatunk a fajok elterjedéséről és a számukra megfelelő területekről.



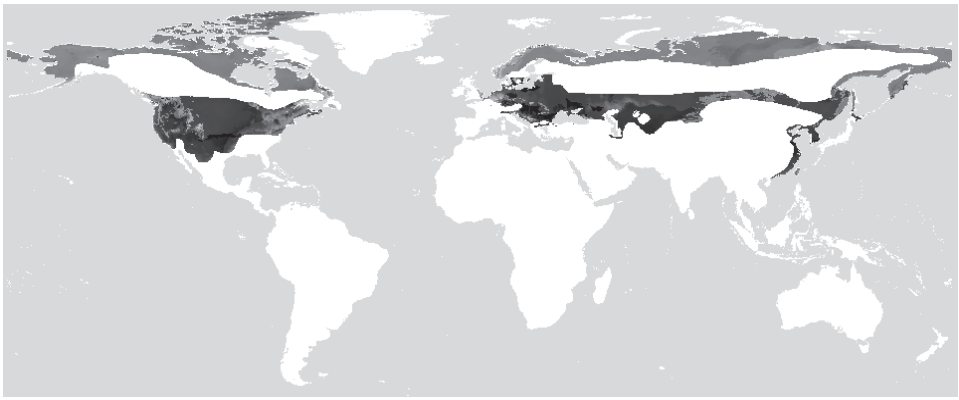
Kígyászölyv



Hamvas rétihéja



Darázsölyv



Gatyás ölyv

Békászó sas

1. ábra A hazai vonuló ragadozó fajok teljes elterjedésére alkalmazott maximum entrópia elemzés. Minél sötétebb egy terület árnyalata, annál megfelelőbb az adott faj számára.

Jól látható a fenti ábrákról, hogy az egyes fajok számára korlátot jelentő klimatikus változók alapján a telelési terület sokszor megfelelőbb feltételeket biztosít két költés közötti időszak átvészelésére.

Természetesen a ragadozó madarak életvitelével, úgymint táplálkozás, vadászati stratégiák, élőhelyválasztás, összefüggést mutat, mely változó-csoportba tartozó környezeti tényező határozza meg leginkább elterjedését és vonulási mintázatait (lásd pl.: kígyászölyv). Az itt bemutatott módszer szélesebb alkalmazása tágabb taxonómiai mércén is kiemelkedő segítséget nyújthat a különböző környezetvédelmi programok kidolgozásában.

Köszönetnyilvánítás

Köszönöm a hasznos tanácsokat Varga Zoltánnak és Végvári Zsoltnak, melyek segítették jelen tanulmány kialakítását, valamint a Hatvani István Szakkollégiumnak, hogy lehetőséget biztosított kötetében való közlésére.

Irodalomjegyzék

Berg, Jeremy M. – Tymoczko, J. L. – Stryer, L. (2002): Section 2.4 Cells can respond to changes in their environments. In: Berg, Jeremy M., Tymoczko, John L. és Stryer, Lubert (szerk.): *Biochemistry.* W. H. Freeman and Company, New York.

Clausius, Rudolf (1867): *The mechanical theory of heat: with its applications to the steam-engine and to the physical properties of bodies.* John van Voorst, London.

Cropper, William H. (2001): The road to entropy Rudolf Clausius. In: Cropper, William H. (szerk.): *Great physicists: The life and times of leading physicists from Galileo to Hawking.* pp. 93-105. Oxford University Press, New York.

Elith, Jane – Phillips, S. J. – Hastie, T. – Dudík, M. – Chee, Y. E. – Yates, C. J. (2011): A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distribution*, 17, 43–57.

Fodor, Ferenc – Gárpár, L. – Morales, F. – Gogorcena, Y. – Lucena, J. J. – Cseh, E. – Kröpfl, K. – Abadía, J. – Sárvári, É. (2005): Effect of two iron sources on

iron and cadmium allocation in poplar (*Populus alba*) plants exposed to cadmium. *Tree Phys*, 25, 1173–1180.

Fodor, Ferenc (2006): Heavy metals competing with iron under conditions involving phytoremediation. In: Barton, Larry. L. és Abadía, Javier (szerk.): *Iron nutrition in plants and rhizospheric microorganisms.* pp. 129-151. Springer, Dordrecht.

Fodor, Ferenc – Kovács, K. – Czech, V. – Solti, Á. – Tóth, B. – Lévai, L. – Bóka, K. – Vértes, A. (2012): Effects of short term iron citrate treatments at different pH values on roots of iron deficient cucumber: a Mössbauer analysis. *Journal of Plant Physiology*, 169,1615–1622.

Germi, Francesco – Young, G. S. – Salim, A. – Pangimangen, W. – Schellekens, M. (2009): Over-ocean raptor migration in a monsoon regime: spring and autumn 2007 on Sangihe, North Sulawesi, Indonesia. *Forktail*, 25, 104–116.

Greenberg, Russell – Kozlenko, A. – Etterson, M. – Dietsch, T. (2008): Patterns of density, diversity, and the distribution of migratory strategies in the Russian boreal forest avifauna. *Journal of Biogeography*, 35, 2049–2060.

Gohli, Jostein – Voje, K. L. (2016): An interspecific assessment of Bergmann's rule in 22 mammalian families. *BMC Evolutionary Biology*, 16, 222.

Hansen, Michael M. – Olivieri, I. – Waller, D. M. – Nielson, E. E. – The GeM Working Group (2012): Monitoring adaptive genetic responses to environmental change. *Molecular Ecology*, 21, 1311–1329.

Hijmans, Rorbert J. (2015): raster: geographic data analysis and modeling. R package version 2.4–15. Available at: http://CRAN.Rproject.org/package=raster.

Hoffmann, Ary A. – Willi, Y. (2008): Detecting genetic responses to environmental change. *Nature Reviews Genetics*, 9, 421–432.

Jánossy, Lajos (1987): Erwin Schrödinger – a fizikai Nobel-díj kitüntetettje 1933-ban (1887-1968). *Fizikai Szemle*, 37, 122–126.

Jetz, Walter – Rubenstein, D. R. (2011): Environmental uncertainty and the global biogeography of cooperative breeding in birds. *Current Biology*, 21, 1–7.

Mészáros, Ilona – Kanalas, P. – Fenyvesi, A. – Kis, J. – Nyitrai, B. – Szőllősi, E. – Oláh, V. – Demeter, Z. – Lakatos, Á. – Ander, I. (2011): Diurnal and seasonal

changes in stem radius increment and sap flow density indicate different responses of two co-existing oak species to environmental stress. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*, 7, 97–108.

Mitchell, Amir – Romano, G. H. – Groisman, B. – Yona, A. – Dekel, E. – Kupiec, M. – Dahan, O. – Pilpel, Y. (2009): Adaptive prediction of environmental changes by microorganisms. *Nature*, 460, 220–224.

Molnár V., Attila – Tökölyi, J. – Végvári, Zs. – Sramkó, G. – Sulyok, J. – Barta, Z. (2012): Pollination mode predicts phenological response to climate change in terrestrial orchids: a case study from central Europe. *Journal of Ecology*, 100, 1141–1152.

Nagy, Jenő – Végvári, Zs. – Varga, Z. (2017): Life history traits, bioclimate, and migratory systems of accipitrid birds of prey (Aves: Accipitriformes). *Biological Journal of the Linnean Society*.

Pérez-Moreno, Heidi – Martínez-Meyer, E. – Mainero, J. S. – Rojas-Soto, O. (2016): Climatic patterns in the establishment of wintering areas by North American migratory birds. *Ecology and Evolution*, 6, 2022–2033.

Phillips, Steven J. – Dudík, M. (2008): Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161–175.

Polakowski, Michal – Jankowiak, L. – Kasprzykowski, Z. – Bela, G. – Kosmicki, A. – Janczyszyn, A. – Niemczyk, A. – Kilon, D. (2014): Autumn migratory movements of raptors along the southern Baltic coast. *Ornis Fennica*, 91, 39–47.

Shannon, Claude E. (1948): A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, 27, 379–423.

Takács, Attila – Schmotzer, A. – Jakab, G. – Deli, T. – Mesterházy, A. – Király, G. – Lukács, B. A. – Balázs, B. – Perić, R. – Eliaš, P. – Sramkó, G. – Tökölyi, J. – Molnár, V. A. (2013): Key environmental variables affecting the distribution of *Elatine hungarica* in the Pannonian Basin. *Preslia*, 85, 193–207.

Vashegyi, Ildikó – Cseh, E. – Lévai, L. – Fodor, F. (2010): Chelator-enhanced lead uptake, accumulation in energy grass (*Agropyron elongatum* cv. "Szarvasi-1"). *International Journal of Phytoremediation,* 13, 302–315.