

Az OTKA 43732-es számon nyilvántartott pályázatunk célja többváltozós módszerek kidolgozása, továbbfejlesztése és alkalmazása volt az ökológia különböző területein. Eredményeinket a következőkben foglalhatjuk össze:

1. Prezencia-abszencia mátrixok randomizálása

Új algoritmust dolgoztunk ki prezencia-abszencia ökológiai adatmátrixok randomizálására, ami nélkülözhetetlen a fajegyüttesekben mérhető asszociáltság szignifikanciájának ellenőrzésében (Miklós & Podani 2004). Feltétel, hogy a mátrix sor és oszlopösszegei rögzítettek, ami ökológiailag is értelmes megszorítás. A módszer lényege, hogy egy teljesen random, egész számokat tartalmazó mátrixból kiindulva fokozatosan jutunk el a prezencia-abszencia mátrixig az ún. “sum of squares reduction” felhasználásával. Mivel azonban ennek végeredménye nem egyformán valószínű minden lehetséges mátrixra, nagyszámú, több tízezer perturbációs lépést javasunk a következő lépésben, ami már biztosítja a lehetséges eredmények egyenletes eloszlását.

2. Magtömeg spektrumok égtáji kontrasztja

Magyarországi sziklagyepek északi és déli lejtőinek magtömeg-spektrumát elemeztük egy másik tanulmányban (Csontos, Tamás & Podani 2004). A spektrumok között erősen szignifikáns a különbség, mivel a kismagvú fajok inkább a déli, a nagymagvúak pedig elsősorban az északi lejtőket részesítik előnyben. Mikroklimatikus hatások, pl. a szárazság okozta stressz és a fényviszonyok eltérései, de más tényezők is okozhatják ezt a különbséget.

3. Szukcessziós folyamatok vizsgálata

A Budai hg. dolomitsziklagyep társulásainak egy állományában (Sashegy) az időbeli változásokat értékeltük egy új eljárás, az „adjacency analysis” segítségével, amely permanens kvadrátok időbeli változásainak elemzésére alkalmas, és rokon a „nearest neighbor” osztályozó eljárással (Podani, Csontos, Tamás & Miklós 2005). A módszer lényege, hogy megkeressük minden egyes kvadrát legközelebbi szomszédját, majd az időbeli változások mikéntjére következtetünk abból, ha ez a szomszéd 1) ugyanazon kvadrát csak más évben, 2) másik kvadrát de ugyanabban az évben, vagy 3) más kvadrát és másik évből. A vizsgálatok szerint a gyepek 1977-es és 2000-es állapota között alapvető, globális mintázatban mutatkozó különbség nincs. A két adatmátrix eltérése az 1)-ben említett szignifikancia próba alapján olyan kicsiny, hogy random ingadozásnak tekinthető. Ugyanakkor azonban számos apró részletben igenis feltűnő különbségek mutatkoztak, pl. az életforma és magtömeg-spektrum tekintetében, egyes fajok frekvenciájában, és az egyes kvadrátok legközelebbi szomszédjait illetően. Megmutattuk, hogy az adatmátrixokon alapuló közvetlen

teszt egy logikus, és sokféle null-hipotézist megengedő alternatívája az erre a célra eddig alkalmazott Procrustes módszernek.

4. Mintázat-elemzés Boole függvények felhasználásával

Növények térbeli mintázatának elemzésére alkalmas, és a Juhász-Nagy-féle információelméleti módszercsalád egyfajta kiterjesztésének tekinthető eljárást közöltünk a *Community Ecology*-ban (Ittész, Jakó, Kun, Kun & Podani 2005). Az eljárás bonyolult, a Boole algebrán alapszik. Lényege, hogy egy gráfot szerkesztünk, melynek szögpontjai a ténylegesen megtalált fajkombinációknak felelnek meg. Két szögpont között él húzódik, ha egyetlen faj megváltoztatásával az egyikből eljuthatunk a másikba. Jakó módszerével leegyszerűsítjük a gráfot úgy, hogy a redukált gráf voltaképpen ugyanazt az információt tartalmazza, mint az eredeti. Más szóval egy redundancia-csökkentési eljárásról van szó. A kapott gráf szögpontjainak számát ábrázoljuk térsorozatban a társulás karakterisztikus áréainak kimutatására. A cikkben részletesen elemezzük a Juhász-Nagy-féle módszerekkel való párhuzamosságokat és különbségeket.

5. Tabelláris átrendezés MCMC algoritmussal

Másik cikkünk a tabelláris átrendezések optimalizációjára ad eljárást (Miklós, Somodi & Podani 2005). A módszer célja, hogy ökológiai adattáblázatok sorait és oszlopait rendezzük át úgy, hogy a lehetséges optimumok egy eloszlását állítjuk elő, s az eredményt eme eloszlás jellemzőinek figyelembevételével értékeljük. A cikkben két alapproblémáról van szó, 1) blokk osztályozás, melynek alapján maximálisan homogén adatblokkokat keresünk a táblázatban, 2) szeriálás, amelyben a sorok és oszlopok olyan átrendezése a cél, hogy az adatokban rejlő esetleges egydimenziós háttér-grádiens láthatóvá váljon. A cikk lényeges megállapítása, hogy nemcsak a legoptimálisabb eredmények hordoznak ökológiai információt, hanem a szuboptimális átrendezések is, ezért nem érdemes róluk megfeledkezni. A szuboptimális eredmények az ún. MCMC (Markov Chain Monte Carlo) módszer segítségével találhatóak meg hatékonyan.

6. Ordinális adatok többváltozós elemzése

Az ordinális adatok többváltozós feldolgozásának lehetőségeiről és új eljárásokról szól Podani (2005) cikke a *J. Veg. Sci.*-ben. A review célja, hogy megmutassa, a többváltozós ökológiai adatfeldolgozásban az ordinális adatokat (pl. a cönológiában a Braun-Blanquet által javasolt AD értékeket, indikátor-értékeket, stb) szinte *mindig* inkorrekt módon kezelik matematikailag. Az eddig javasolt és a célra megfelelő módszerek nehezen elérhetők s elvi alapjaik is igen nehézkesek. Ez elsősorban az osztályozásra áll, hiszen az ordináció ismert módszerei képesek az ordinális információ megfelelő kezelésére (nem-metrikus

többdimenziós skálázás). Az ordinális adatok elemzésének, és általában minden adatelemzésnek egyik alapelve az, hogy a vizsgálat minden lépésének konzisztensnek kell lennie egymással. Ez ordinális adatok esetében azt jelenti, hogy amennyiben a mintavétel során megelégszünk az adatok sorrendiségével, akkor a hasonlósági függvény kiszámításában, a klasszifikáció egyes lépéseiben és a kapott eredmény felrajzolásában is olyan módszereket kell alkalmaznunk, amelyek szintén csak a sorrendiségen alapulnak. A cikkben javaslok egy hierarchikus és nem-hierarchikus módszert, amely viszonylag egyszerű, s matematikailag is helytálló. Ezt már korábban alkalmaztam egyes publikációkban, de az eljárás részletes leírása itt jelenik meg először. A módszer lényege a következő: 1) az adatok rangszámokká alakítása után hasonlósági függvényként egy rendstatisztikát használunk, 2) osztályozási kritériumunk az osztályokon belüli rangszámok összegének a minimalizálásán alapszik, az osztályok közötti hasonlóságok rangszámainak összegét pedig maximalizáljuk, 3) a kapott hierarchikus osztályozás egy súlyozatlan dendrogram, amelyben a hierarchikus szintekhez tartozó mérőszámoknak nincs jelentőségük, csak a szintek sorrendje érdekes.

Az ordinális adatok feldolgozásával kapcsolatos fenti munka kiegészítéseként jelent meg a *Journal of Vegetation Science* szerkesztőinek kérésére egy Fórum cikk is (Podani 2006). Ebben minimális formalizmus alkalmazásával felhívom a figyelmet, hogy az Európa-szerte évtizedek óta halmozódó cönológiai adatok együttes értékelése nem képzelhető el máshogy, mint ordinális eljárásokkal. Egyik fő érvelésem az volt, hogy az adatbázisokban rejlő rengeteg információ igen sok szerzőtől származik, ezért az adatok gyűjtése nem volt, szinte nem is lehetett egységes. Ebben az esetben viszont csak az ordinális típusra való átalakítás révén tudjuk kiküszöbölni az eltéréseket, de legalábbis csökkenteni azok hatását.

A fenti két cikkben körvonalazott javaslatokat Maarel és Ricotta - Avena is kritizálta, ill. részben nem fogadta el, nagymértékben ragaszkodva a tradicionális állásponhoz. Eme megjegyzésekre Podani (2007) adott viszontválaszt.

7. Diverzitásfüggvények általánosítása

A diverzitásfüggvények egy intuitíve egyszerű kiterjesztését is megvizsgáltuk (Podani 2006). Megmutatható, hogy a diverzitás és az egyenletesség koncepciója folytonos változókra is alkalmazható egy viszonylag egyszerű integrál felhasználásával, vagyis a diverzitás számolása nem feltétlenül igényli az alaphalmaz osztályozását. A két sűrűségfüggvény eltérése voltaképpen a diszkrét esetre is adaptálható, s így az aktuális faj-egyed eloszlás és az egyenletes eloszlás Manhattan távolsága ad lehetőséget az egyenletesség mérésére. Ezt a fajszámmal szorozva egy olyan diverzitás-mennyiséget kapunk,

melynek maximuma egy másik diverzitási mérték, vagyis maga a fajszám. Ennek alaptulajdonságai kedvezőnek tűnnek, bár aktuális adatokon alapuló összevetése más függvényekkel még várat magára, s ez nyilván egy másik kutatási feladat lesz majd.

8. Térbeli autokorreláció, kvadrátméret és a vegetáció osztályozása

Elkészült egy további cikk a térbeli autokorreláció, a kvadrátméret és az osztályozások kapcsolatáról, ugyanazon sashegyi adatok alapján, amelyekből az időbeli változásokat értékeltük (Podani & Csontos 2006). Egyre inkább ismertté válik az ökológiában, hogy kvadrátokkal nyert adatok között autokorreláció van, miszerint a térbeli közelség eleve meghatározza a kvadrátok fajösszetételében v. más jellemzőiben mutatkozó hasonlóságokat. Ez elsősorban az alkalmazott statisztikai módszereket korlátozza, hiszen voltaképpen a függetlenség hiánya miatt klasszikus tesztek nem hajthatók végre. Egyes javaslatok szerint az autokorrelációt az osztályozások során is figyelembe kellene venni. Cikkünkben ezt a témát elemezzük, bevezetve egy új geostatistikai módszert, amely az osztályon belüli és osztályok közötti távolságértékek számának hányadosát ábrázolja a lag distance függvényében. A kapott grafikont clusterogram-nak neveztük el. A cikkben megvizsgáljuk azt a kérdést is, hogy mi a kvadrátméret hatása többváltozós esetben az autokorrelációra, prezencia-abszencia és borításadatok alapján. Ezt korábban még senki se elemezte. Harmadik problémaként a térbeli autokorrelációs struktúra időbeli változást nézzük az 1977-es és 2000-es adatsorok figyelembevételével. Rámutatunk arra, hogy klasszikus cönológiai mintavételezéssel nyert adatokból is végrehajtható az elemzés, ha a kvadrátok pozíciója utólag azonosítható.

9. Táplálékhálózatok és hálózati indexek többváltozós értékelése

Jordán, Scheuring, Vasas & Podani (2006) táplálékhálózatok többváltozós értékelésére ad módszertani útmutatást, egy részletes példán bemutatva a lehetőségeket. Javaslatunk lényege, hogy a táplálékhálózatokat az ún. „link distribution”-nal jellemezzük, vagyis azzal az eloszlással, amellyel a hálózatban részt vevő taxonokhoz tartozó kapcsolatok számát fejezzük ki. Egy egyszerű „csúsztatásos” távolságszámítást dolgoztunk ki az ilyen eloszlások páronkénti összevetésére. Ennek segítségével a táplálékláncok szerkezeti alapon bármilyen többváltozós módszerrel összehasonlíthatóvá válnak. Cikkünkben vízi ökoszisztémák hálózatait értékeltük ily módon, megmutatva, hogy két nagyobb osztály jelentkezett, az egyikben sokkal nagyobb, és topológiailag heterogénebb hálózatokkal, amelyben a nettó anyagtermelés nagyobb varianciájú volt, mint a másokban.

Jordán Benedek & Podani (2007) tanulmányában arra hívja fel a figyelmet, hogy a konzervációbiológiában nem is annyira a ritka taxonok, hanem inkább a

társulás kulcsfajai a legfontosabbak. Ennek kvantifikálása pl. a táplálékláncokban betöltött fontosság mérésével lehetséges. Erre a célra sokféle centralitási index áll rendelkezésre. Ezeket hasonlítottuk össze tengeri táplálékláncok adatai alapján, s megmutattuk, melyek adnak hasonló eredményt, ill. melyek viselkednek egyedi módon.

Scotti, Podani & Jordán (2007) az ökológiai hálózatokban alkalmazható súlyozás problematikáját tárgyalja. Kimutattuk, hogy 1) a súlyozás rendkívüli mértékben befolyásolja a hálózatok csomópontjainak rangsorát, 2) a táplálékhalózatok egészen máshogyan viselkednek ilyen szempontból, mint más hálózatok, 3) a direkt és indirekt network indexek meglehetősen eltérő eredményeket adnak. A súlyozás fontossága feltehetően függ a különböző ökológiai kapcsolatformák evolúciós stabilitásától.

10. Dendrogramok és a funkcionális diverzitás mérése

A funkcionális diverzitás egy nemrégiben javasolt mértékével foglalkozunk egy további publikációban (Podani & Schmera 2006). Ez a módszer a társulás fajainak osztályozásából indul ki, amelyet a fajok funkcionális karaktereiből számíthatunk ki. A funkcionális diverzitás mérőszáma eme dendrogram összélhosszúsága. Rámutatunk, hogy az euklideszi távolság kiszámítása és a varianciával történő standardizálás voltaképpen lehetetlen, ha kevert skálátípusú változók szerepelnek az adatokban, vagyis az irodalomban már számos, akár „műterméknek” is nevezhető hibás eredmény szerepel. Ez esetben korrekt eljárás a Gower-féle hasonlósági formula alkalmazása. Vizsgálatunk igazolja, hogy a legismertebb klasszifikációs módszerek közül a csoportátlag osztályozást érdemes erre a célra alkalmazni. Fajok, ill. funkcionális karakterek egyenkénti kihagyása az értékelésből és az így kapott eredmények összehasonlítása adhat választ arra, hogy funkcionális szempontból melyik mennyire fontos egy adott társulásban. Érdekes, hogy a fajok elhagyása vagy hozzáadása a társuláshoz az ily módon definiált funkcionális diverzitást csökkentheti és növelheti is, vagyis a módszer nem teljesíti a diverzitási függvényekkel szemben általánosan támasztott monotonitási feltételt.

A fenti cikkben leginkább érintett Petchey & Gaston angol kutatók válaszoltak az általunk felvetett kérdésekre. Minden szándékuk ellenére úgy éreztük, hogy lényeges pontokon nem javíthatók módszereik, amire egy viszontválaszban mutattunk rá (Podani & Schmera 2007).

11. Klonális faj expanziójának vizsgálata

Megvizsgáltuk, hogy a *Calamagrostis epigejos* nevű klonális fűfaj dominanciája mennyire befolyásolja más fajok turnover-ét egy löszgyepi társulásban (Somodi, Virág & Podani 2008). Többek között a Monte Carlo szimuláció módszereivel

mutattuk ki, hogy az eme faj által uralt területeken az új fajok megjelenése erősen korlátozott volt. Nagy léptékben ezt a fű árnyékoló hatásának tudhatjuk be.

12. A funkcionális diverzitás egy új mérőszáma

A funkcionális diverzitás mérésében általánosan alkalmazott "functional attribute diversity" nevű mérőszám hátránya: nem teljesíti azt a feltételt, hogy ne változzék, amikor e társulásban egy olyan faj jelenik meg, amely funkcionalitásában azonos egy már meglévő fajjal. Emellett a függvény értékének nem szabad csökkennie, ha új faj jelenik meg a társulásban. Javasoltunk egy módosítást (Schmera, Erős & Podani 2008), amely már megfelel ezeknek a feltételeknek, mert a fajokat ún. funkcionális fajcsoportokkal helyettesítjük a számolás előtt. Eme csoportok mindegyike funkcionálisan teljesen azonos fajokat tartalmaz. Kimutattuk, hogy az új mérőszám gyorsabban konvergál a maximumhoz, mint a fajszaám, ha a mintavételi nagyság függvényében nézzük, vagyis az új formula használata gyakorlati szempontból előnyösebb.

13. Könyvek, könyvfejezetek, ismeretterjesztő cikkek

Bár szorosabb értelemben véve a pályázat futamideje alatt írt, ill. lefordított könyvek és fejezetek mindegyike nem tartozik a pályázat témakörébe, fel kell sorolni őket, hiszen ezek sem készülhettek volna el az OTKA anyagi támogatása nélkül.

Átdolgozott, javított formában jelent meg a Szárazföldi növények evolúciója és rendszertana c. tankönyvem. Ennek kiegészítése egy több, mint 3000 faj fotóit tartalmazó CD (Digitális Herbárium). A nápolyi Liguori kiadó pedig olasz nyelven megjelentette a korábban már magyarul és angolul kiadott, a többváltozós biológiai adatok értékelésének módszereiről szóló könyvet. A Földindulás a szárazföldi növények osztályozásában c. kötet pedig az evolúcióbiológia legújabb növényrendszertani vonatkozásait mutatja be.

A modern filogenetikai és sejtbilógiai kutatások rendszertani vonatkozásait összegzem több könyvfejezetben is. Az első az élet fájának megszerkesztésében elért legújabb fejleményekről szól, amely egyidejűleg a Botanika II tankönyv bevezető fejezete is lett, egy további munka pedig a növények rendszerezésében bekövetkezett, a hazai flórát érintő változásokat tekinti át. Mindezekről az Élet és Tudomány hasábjain is beszámoltam, a Linné születésének 300. évfordulójára megjelent sorozatban.

Publikációs jegyzék

1

Miklós, I. and J. Podani. 2004. Randomization of presence-absence matrices: comments and new algorithms. *Ecology* **85**:86-92. IF 4.78.

2

Csontos, P., J. Tamás and J. Podani. 2004. Slope aspect affects the seed mass spectrum of grassland vegetation. *Seed Science Res.* **14**: 379-385. IF 2.08

3

Podani, J., P. Csontos, J. Tamás and I. Miklós. 2005. A new multivariate approach to studying temporal changes of vegetation. *Plant Ecology* **181**:85-100. IF 1.38

4

Ittész, P., É. Jakó, Á. Kun, A. Kun and J. Podani. 2005. A discrete mathematical method for the analysis of spatial pattern. *Community Ecology* **6**: 177-190. IF 0.52

5

Miklós, I., I. Somodi and J. Podani. 2005. Rearrangement of ecological data matrices via Markov chain Monte Carlo simulation. *Ecology* **86**:3398-3410. IF 4.78.

6

Podani J. 2005. Multivariate exploratory analysis of ordinal data in ecology: pitfalls, problems and solutions. *Journal of Vegetation Science* **15**:497-510. IF 2.38

Podani J. 2006. Braun-Blanquet's legacy and data analysis in vegetation science. *Journal of Vegetation Science* **17**: 113-117. IF 2.38

Podani J. 2007. Spatial confusion or clarity? Reply to Ricotta & Avena. *Journal of Vegetation Science* **18**:921-924. IF 2.38

7

Podani, J. 2006. With a machete through the jungle: some thoughts on community diversity. *Acta Biotheoretica* **54**: 125-131. IF 0.49

8

Podani, J. and P. Csontos. 2006. Quadrat size dependence, spatial autocorrelation and the classification of community data. *Community Ecology* **7**:117-127. IF 0.52

9

Jordán, F., I. Scheuring, V. Vasas and J. Podani. 2006. Architectural classes of aquatic food webs based on link distribution. *Community Ecology* **7**: 81-90. IF 0.52

Jordán, F., Benedek, Zs. and Podani, J. 2007. Quantifying positional importance in food webs: A comparison of centrality indices. *Ecol. Modelling* **205**:270-275. IF 0.9

Scotti, M., J. Podani and F. Jordán. 2007. Weighting, scale dependence and indirect effects in ecological networks: A comparative study. *Ecological Complexity* **4**:148–159. IF 1.69

10

Podani, J. and D. Schmera. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos* **115**: 179-185. IF 3.38

Podani, J. and D. Schmera. 2007. How should a dendrogram-based measure of functional diversity function? A rejoinder to Petchey and Gaston. *Oikos* **116**:1427-1430. IF 3.38

11

Somodi, I., K. Virágh and J. Podani. 2008. The effect of the expansion of the clonal grass *Calamagrostis epigejos* on the species turnover of a semi-arid grassland. *Applied Veg. Sci.* in press. IF 1.21

12

Schmera, D., T. Erős and J. Podani. 2008. A measure for assessing functional diversity in ecological communities. *Aquatic Ecol.* DOI 10.1007/s10452-007-9152-9 IF 0.89

13

Podani, J. 2005. *Földindulás a szárazföldi növények osztályozásában*. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest. p. 88.

Podani J. 2006. Magyarország edényes flórája a nagymérvű rendszertani változások tükrében. In: Kalapos T. (szerk.), *Jelez a flóra és a vegetáció. A 80 éves Simon Tibort köszöntjük*. Scientia, Budapest. pp. 55-73.

Podani J. 2006. Amit az élet törzsfájáról ma tudunk. In: Ujhelyi, P. (Szerk.), *A Kárpát-medence gombái és növényei*. Kossuth, Budapest. pp. 13-18. + család- és rendjellemezések.

Podani J. 2007. *Analisi ed esplorazione multivariate dei dati in ecologia e biologia*. Liguori, Napoli. p. 515.

Podani J. 2007. *A szárazföldi növények evolúciója és rendszertana*. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest. 2. jav. kiadás.

Podani J. 2007. A földi élet törzsfája és a növények rendszerezése. In: *Botanika II. Rendszertan*. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest. pp. 219-236.

Simon T. and Podani J. 2007. Régi-új faj, az *Euphorbia segetalis* L. a Magyar flórában. *Kitaibelia* **12**: 121-123.

Podani J. 2007. Rendteremtés a biológiai osztályozásban. *Élet és Tudomány* 62 (29): 902-905.

Podani J. 2007. Az élet törzsfája. *Élet és Tudomány* 62 (30): 943-946.

Podani J. 2007. Növények, állatok és egysejtűek. Haeckel törzsfája. *Élet és Tudomány* 62 (30): 958.

Podani J. 2007. Új rokonok – molekuláris alapon. *Élet és Tudomány* 62 (32): 1008-1011.

Budapest, 2008. február 18.

Podani János

témavezető