TOPOLÓGIAI KULCSFAJOK AZONOSÍTÁSA TÁPLÁLÉKHÁLÓZATOKBAN – EGY SZOCIOMETRIAI MÓDSZER –

Jordán Ferenc
tudományos főmunkatárs, MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót
Collegium Budapest, Institute for Advanced Study – jordanf@freemail.hu

Wei-chung Liu
posztdoktori ösztöndíjas, Centre for Tropical Veterinary Medicine, University of Edinburgh, UK
W.Liu@ed.ac.uk

A természetvédelem két alapvető stratégiája a kiválasztott fajok, illetve a kijelölt élőhelyek védelme. Mindkét stratégia mellett és ellen egyaránt jelentős érveket lehet felsorakoztatni, de a hosszú ideje húzódó vita új utak keresésére is ösztökél. A napjainkban körvonalazódó, szakmailag talán legfrissebb koncepció szerint ökoszisztéma-funkciókat, általánosabban az ökoszisztémák működését kell megvédenünk. Bár az elv logikus, a konkrét teendőket meglehetősen nehéz meghatározni. A konkrét problémától függően ez jelentheti éppenséggel fajok vagy élőhelyek védelmét is, de integratív, holisztikusabb gondolati keretek között, illetve sokkal inkább funkcionális nézőpontból tekintve a problémát. Megpróbálunk bemutatni egy olyan megközelítési módot és olyan hasznosnak tűnő módszertani újításokat, melyek a fenti kereteken belül talán már a nem túl távoli jövőben is hozzájárulhatnak egy hatékonyabb természetvédelmi stratégia kialakításához.

Fajvédelmi prioritások

A fajvédelmi stratégiák leggyengébb pontja furcsa módon éppen a védendő fajok listájának megalkotása. Különféle szempontok (esztétika, haszon, szimbolikus érték) keverednek szubjektív elemekkel; sokszor csoportérdekek döntik el, mit „kell" védeni. Mindennek látszólag azért mégiscsak van szakmai alapja, mégpedig az az általános elv, hogy a ritka fajokat kell megvédenünk a kipusztulástól. Kimondatlan alapszabály, hogy minél ritkább egy faj, annál erősebb védelemre szorul. Ez persze adminisztratív szempontból is kényelmes hozzáállás, és ahol bürokraták hoznak szakmai döntéseket, ott nyilvánvalóan különösen preferált. Egy állatkertben „mesterséges lélegeztetőre kapcsolt" faj néhány túlélő egyedére pedig csillagászati összegeket is költhetünk. Természetesen nem nagy öröm egy faj kihalásához asszisztálni: kulturális és taxonómiai szempontok szerint ez mindenképp tragédia, esetenként komoly ökológiai problémát okozva. Azonban az esetek túlnyomó részében, amennyire ezt ma meg lehet ítélni, éppen ökológiai szempontból teljes nonszensz a ritkább fajok fokozódó védelme. Az érdekes kivételektől eltekintve, általában minél ritkább egy faj, annál észrevétlenebb maradhat kihalása. Az érdekes kivételek között meg kell említenünk például a tengerek csúcsragadozó cápafajait, melyek ma már oly csekély egyedszámban is képesek rendkívül erőteljes közösségszabályozó szerepük betöltésére. Azonban a természetes ökoszisztémák zavartalan működésének fenntartása szempontjából legfontosabb fajok rendszerint éppen nem a legritkábbak. A Balti-tenger esetében például a teljes életközösség számára bizonyos területeken meghatározó jelentőségű lehet egyetlen Copepoda-faj (például az *Eurytemora affinis*) szabályozott jelenléte. Ez a faj tömeges, egyedei az adófizető nagyközönség számára valószínűleg gusztustalannak tűnnek, mégis elvben ezen kellene a természetvédőknek vigyázó szemüket tartaniuk annak érdekében, hogy a legnagyobb ökológiai katasztrófákat elkerüljék. Furcsán hangzik egy tömeges faj védelme, de érdemes meggondolni, hogy ha esetleg inkább egy-egy, a kihalás szélére sodródott halfajt óvunk, könnyen azt vehetjük észre, hogy a figyelmünket elkerülő, korábban tömeges faj akár csak közepes megritkulása olyan katasztrófához vezet, mely nagyságrendekkel súlyosabb, mint ami ellen addig védekeztünk.

Fontos fajok

Nehéz meghatározni, pláne számszerűsíteni, melyek a legfontosabb fajok egy élőlényközösség életében. Az ökológusok körében többé-kevésbé elfogadott az a megérzés, hogy az a faj fontosabb, melynek kihalása után jelentősebb utóhatások jelentkeznek (például másodlagos kihalás). A kaszkádszerű hatások elvben kétféle módon terjedhetnek: a kihaló élőlénynek az élettelen környezetre kifejtett tevékenységén keresztül (ezzel a továbbiakban nem foglalkozunk), illetve a korábbi interspecifikus kapcsolatrendszer sérülésén keresztül, direkt és indirekt módon. Logikusnak tűnő mérlegelés tehát, hogy a fontos fajok várhatóan a kapcsolatrendszer kritikus pozícióit foglalják el. Itt azonnal felmerül a funkcionális redundancia lehetősége: sok esetben a kihalásnak semmilyen hatása sincs, mert más fajok képesek helyettesíteni a kihaló faj ökológiai szerepét. Valódi kulcsfajok tehát akkor várhatóak, ha az interakciós hálózat kritikus pontja egyben egy egyszemélyes funkciós csoportot alkotó faj. A kritikus hálózati pozíciók számszerűsítése megoldhatja a kulcsfajok kutatásának egyik alapproblémáját: azt, hogy a fontosság igen szubjektív fogalom, a kvantitatív vizsgálat lehetősége egyelőre szinte kizárt (Power et al., 1996). A kérdés már csak az, milyen módon tudjuk a kritikus hálózati pozíciókat elfoglaló topológiai kulcsfajokat meghatározni. A topológiai szemléletmód mellett természetesen fontos kiegészítés a rendszer dinamikai vizsgálata is: előbbi önmagában pusztán a fajközösségrelációk közösségi dinamikára ható architekturális kényszereit tárja fel (Jordán et al., 2002; Jordán – Scheuring, 2004).

Módszerek

Első közelítésben az interakciós hálózatban elfoglalt pozíció fontossága a szomszédok számával jellemezhető, azaz a gráfpont fokszámával (D), irányított gráfban pedig a gráfpontból kifelé (kifok, D_{out}) és a gráfpontba (befok, D_{in}) mutató élek számának összegével, az *i*-edik fajra: $D_i=D_{in,i}+D_{out,i}$. Ez a lehető leglokálisabb jellemzése egy gráfpontnak, ennél egy árnyalattal távolabbra mutat a szomszédok közötti kapcsolatok denzitását mérő klaszterezettségi koefficiens.

A teljes interakciós hálózat jellemzésére szolgáló globális indexek két csoportba sorolhatók. Egy részük a lokális mérőszámok függvényei (például átlagos fokszám), más részük lokálisan értelmezhetetlen, emergens tulajdonság (például a fokszám eloszlása [Solé – Montoya, 2001]).

Manapság a legkülönbözőbb hálózatok esetében határozták már meg a gráfpontok fokszámának eloszlását, ezzel jellemezve például tudományos társszerzők, kölcsönható fajok, kapcsolatban álló szerverek vagy éppen járattal összekötött repülőterek hálózatát. Különböző típusú hálózatok esetében azonban különböző mérőszámok tűnnek relevánsnak. Technológiai hálózatokban (például az Internet) az üzenet gráfpontokon át történő terjedése sok esetben független a megtett út hosszától: egy e-mail üzenetet bárhol olvasunk, ugyanaz a tartalma. Ugyanakkor az ökológiai és például a szociológiai hálózatok nagyon jellegzetes tulajdonsága a távolságfüggés. A szomszédok száma mellett tehát azok szomszédainak a száma is számít, valamint az *i* és *j* pont távolsága, illetve a köztes pontok fokszáma. A bonyolultság vizsgálata azonban nem oldódik meg a „minden mindennel összefügg" elv tudomásul vételével. A szigorúan lokális és a szigorúan globális mérőszámok közötti számszerű összefüggések azok, amelyek az ilyen hálózatokban a gráfpontok pozicionális fontosságát jellemzik. Ez felveti azt az igényt, hogy az ilyen jellegű hálózatok vizsgálatakor köztes skálájú indexet (is) használjunk (Jordán – Scheuring, 2002). Elsősorban tehát módszertani okok miatt a két tudományterület, az ökológia és a szociometria között napjainkban *ismét* egyre szorosabb a kapcsolat (McMahon et al., 2001).

Míg az ökológusok hosszú évtizedekig leginkább a konnektancia (lényegében a denzitás: a megvalósuló élek és a lehetséges összes él számának aránya) mérőszámával jellemeztek egy-egy táplálékhálózatot, a szociometriában a fenti összefüggések sokkal régebben tudatosultak (lásd Wasserman –Faust, 1994). Nem véletlen, hogy az első ökológiai alkalmazás is egy matematikus által a szociometriában bevezetett index (Harary, 1961), majd annak ökológiai adaptációja volt (Jordán et al. 1999). További köztes skálájú indexekről áttekintést nyújt Jordán és Scheuring (2004), részletesebben most csak egy, a közelmúltban bevezetett hálózati elemzés alkalmazását mutatjuk be.

A KeyPlayer index

A gráfpontok hálózatokban elfoglalt pozícióját jellemző, hagyományos szociometriai módszerek (centralitási indexek, lásd Wassermann–Faust, 1994) néha félrevezető eredményeinek hatására Stephen P. Borgatti olyan indexeket konstruált és alkalmazott (Borgatti, 2003), melyek ökológiai alkalmazhatósága komolyan megfontolandó. A kulcsjátékos-probléma (KeyPlayer – KP) szociológiai alkalmazásaira a módszertan áttekintése után visszatérünk. A KP-probléma két kérdést foglal magában (lásd még: Everett – Borgatti, 1999): (1) mely *k* számú gráfpontot kell törölni egy gráfból ahhoz, hogy a legjobban megsértsük a gráf összefüggőségét, azaz növeljük a komponensek számát vagy az összefüggő gráfpontok közötti átlagos távolságot (KPP-1); illetve (2) ha egy „üzenetet" kívánunk elterjeszteni a gráfban, mely *k* számú gráfpontból kell ahhoz azt egyidejűleg elindítani, hogy a leghamarabb eljusson a többi ponthoz (KPP-2). Bármely esetben a *k* számú gráfpont egy optimális kiválasztása a gráfpontok egy KP-halmazát adja meg. A gráfpontok *k* elemű halmazait a KeyPlayer 1.44 szoftver segítségével határozhatjuk meg az alábbiak szerint (Borgatti, 2003).

Az első probléma (KPP-1) megoldására javasolt első index (F) a ponttörlés fragmentációs hatását vizsgálja, de értéke a hasonló jellegű Hirschmann–Herfindahl-indextől eltérően nem 0 és 1-1/N, hanem 0 és 1 közé esik:

$$F = 1 - \frac{\sum_i s_i (s_i - 1)}{N(N-1)}$$

ahol N a gráf pontjainak száma, s_i pedig a gráfpontok száma az i-edik komponensben. F nagy értéke erősebb fragmentációt jelez. Amennyiben a komponensek száma nem növekszik a ponttörlés hatására, akkor az i és j pontpárok átlagos d_{ij} távolsága informál a hálózat összefüggőségéről az alábbi, távolságfüggő fragmentációs KP-index (F^D) szerint:

$$F^D = 1 - \frac{2\sum_{i>j} \frac{1}{d_{ij}}}{N(N-1)}$$

Megjegyezzük: a gráfpontok pozicionális jellemzése, tehát a fajok fontosságának becslése deléciójuk hatásán alapszik, tehát a genetika mutációs logikáját követi. Az összefüggőség megszűnésének hatására fellépő végtelen távolsági értékek elkerülése érdekében a **D** távolságmátrix helyett az **R** reciprok távolság mátrix használható (ilyenkor ha *i* pontból *j* pontba nem vezet út, azaz a gráf két különböző komponensébe tartoznak, akkor távolságuk definíció szerint végtelen, melynek zéró reciprokával már számolhatunk).

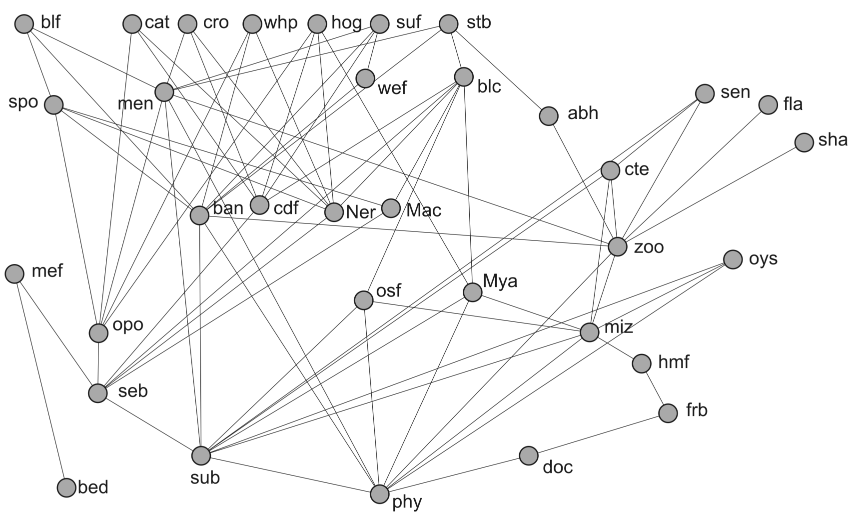
A második probléma (KPP-2) az elérhetőség kétféle értékére kérdez rá. Egyrészt arra, hány gráfpont érhető el *n* távolságon belül a kiválasztott *k* számú gráfpontból (R_n), másrészt pedig arra, mekkora R_n, ha figyelembe vesszük az egyes útvonalak közötti különbségeket is (tehát az úthosszal súlyozva számol):

$$R^D = \frac{\sum_j \frac{1}{d_{kj}}}{N}$$

Itt d_{kj} a *j* pont távolsága a kiválasztott pontok *k* elemű halmazától. A maximális R^D érték arra az optimális KP-halmazra adódik, melynek *k* számú gráfpontjából a legkönnyebben érhető el a többi pont.

Egy esettanulmány – illusztráció

Földünk egyik legjobban kutatott ökoszisztémája az észak-amerikai Chesapeake-öböl közepes sótartalmú, mezohalin régiója. A táplálékhálózat részletgazdag és módszertani szempontból a legszínvonalasabbak közé sorolható (*1. ábra,* Baird – Ulanowicz, 1989). A gráfpontok fajokat (például csíkos sügér) vagy alkalmasan definiált trofikus csoportokat (például zooplankton), a gráfélek pedig táplálkozási kapcsolatokat reprezentálnak. (A továbbiakban az egyszerűség kedvéért csak fajokról fogunk beszélni, ráadásul meg kell jegyeznünk, hogy még ennél is pontosabb len-



1. ábra • Az észak-amerikai Chesapeake-öböl táplálékhálózata (Baird – Ulanowicz, 1989 nyomán – a trofikus komponensek nevét lásd ugyanitt). A gráf irányítatlan, de konvenció szerint a magasabban fekvő pontok reprezentálják a fogyasztókat minden relációban (tehát a „bed" termelőnek, míg a „blf" csúcsragadozónak tekintendő).

ne populációkat említeni.) Kérdésünk, hogy a táplálékhálózat architektúrájának fenntartása, azaz a trofikus kölcsönhatások zavartalansága szempontjából melyik faj, illetve *k* elemű fajcsoport a legfontosabb. Mivel a táplálkozási kapcsolatok a különféle ökológiai kapcsolatok közül a legjelentősebbek közé tartoznak, az ily módon meghatározott fajokat *topológiai kulcsfajoknak* vagy $k > 1$ esetén *topológiai kulcsfaj-komplexeknek* fogjuk nevezni. A KPP-1 problémát az F és az F^D indexekkel, a KPP-2 problémát az R^D index segítségével oldottuk meg. Mindhárom esetben *k* értéke 1-től 6-ig futott, tehát a kulcsfajkomplexek maximum hat fajt tartalmazhattak *(1. táblázat)*.

A KPP-1 algoritmus mindig kijelöli a nyolcas számú trofikus csoportot, rendszerint a hármas társaságában (érdekes kivétel F^D esete $k = 5$-re, itt az optimalizációs algoritmus olyan fajkombinációt talált, mely nem tartalmazza a nyolcas fajt!). A KPP-2 módszer szerint az egyedüli kulcsfaj a kettes faj, majd inkább 8 és 15 alkotja a topológiai kulcsfaj komplexeket. A különböző elemszámú halmazok egymásba ágyazottsága F esetén a legerősebb, itt a legfontosabb n számú faj halmaza általában részhalmaza a legfontosabb m számú faj halmazának is, ha $m > n$. A további két index esetében ez a rend fellazul. A hasonló eredmények vizsgálata még folyik, de a természetvédelmi vonatkozások könnyen átláthatók: nagyobb beágyazottság esetén könnyebb védeni az ökológiai rendszert, mert a fajokat lényegében rangsorolhatjuk szerkezeti fontosságuk szerint, majd a keretek döntik el, közülük hányat tudunk védeni. Kisebb beágyazottság esetében viszont egészen más fajok védelme indokolt, ha tágabbak a (például anyagi) keretek. Jelen esetben például a kettes számú fajt csak akkor érdemes védeni, ha csak egy fajt védhetünk.

Összefoglalás

A különböző komplex rendszerek működésének megértése olyan topológiai szemléletet

	k	KP-halmaz k-ra										
KPP-1	1	8									F	0,171
	2	8	3								F	0,324
	3	8	3	33							F	0,419
	4	8			1	2	7				F	0,506
	5	8	3		1	2	7				F	0,545
	6	8	3		1	2	7	19			F	0,586
	1	8									F^D	0,596
	2	8	3								F^D	0,643
	3	8	3	22							F^D	0,667
	4	8			1	2	7				F^D	0,69
	5		3	22				12	19	23	F^D	0,767
	6	8	3		1	2	7		19		F^D	0,803
KPP-2	1	2									R^D	0,642
	2		8	15							R^D	0,77
	3		8		14	19					R^D	0,858
	4		8				1	3	22		R^D	0,912
	5		8	15			1	3	22		R^D	0,956
	6		8	15			1	3	22	6	R^D	0,985

1. táblázat • A KPP-1 és KPP-2 problémák megoldásai minden $k = 1 \ldots 6$ -ra. A táblázat mutatja a KP-halmazok elemeit és F, F^D, valamint R^D értékeit.

igényel, melyben nem kizárólag lokális avagy kizárólag globális tulajdonságok dominálnak, hanem bizonyos határokon belül érvényesülő indirekt oksági kapcsolatok is (László, 2004). Ezek jelentőségének felismerése kulcskérdés, mind a társadalmi, mind a természettudományos alkalmazások szempontjából.

A szociológusok és matematikusok által nemrég kidolgozott, és újabban biológusok által alkalmazott KP-indexek korábbi szociológiai alkalmazásai közül említést érdemel például a kulcsszemélyek azonosítása terroristahálózatokban, vagy a járványtani szempontból kritikus személyek meghatározása egy Puerto Ricó-i drogfüggő közösség kapcsolathálózatában. Az ökológia és a természetvédelem számára a módszer a kulcsfajkomplexek azonosítása (vö. Daily et al., 1993), illetve a sokfajú, közösségi kontextusba helyezett természetvédelem (May et al., 1979) koncepcionális és módszertani fejlődése szempontjából is hozhat jelentős újítást. A különböző KP-halmazok egymásba ágyazottságának kérdése izgalmas problémákat feszeget a fajlistákon alapuló természetvédelem számára is. A legfontosabbnak vélt faj megóvása elvben szuboptimális is lehet, ha kettő vagy több *más* fajt is védhetünk. Másrészt néha elegendő kevesebb, de alkalmasan kiválasztott fajt védeni. A fajdiverzitás esetleg jelentősebb csökkenése éppenséggel jelentheti a funkcionális diverzitás enyhébb csökkenését is, a jelenleg ismert diverzitás-ökoszisztéma funkció összefüggések alapján. Ha a taxonómusok többsége erről talán nehezen is győzhető meg, esetenként ökológiai és természetvédelmi szempontból egyaránt ez lehet a kívánatosabb megoldás. Csakúgy, mint ahogy egy humán közösség zavartalan élete szempontjából nem feltétlenül számít néhány egyed kiválása, a természetvédelem fókuszában sem a fajok vagy élőhelyük védelme kellene hogy legyen, hanem az ökoszisztémák zavartalan működésének védelme.

Kulcsszavak: *táplálékhálózat, gráf, szociometria, kulcsfaj, topológia.*

IRODALOM

Baird, Daniel – Ulanowicz, Robert E. (1989): The Seasonal Dynamics of the Chesapeake Bay Ecosystem. Ecological Monographs. **59**, 329–364.

Borgatti, Stephen P. (2003): the Key Player Problem. In: Breiger, Ronald – Carley, K. – Pattison, P. (eds.) *Dynamic Social Network Modeling and Analysis.* Committee On Human Factors, National Research Council. 241–255.

Daily, Gretchen C. – Ehrlich, P. R. – Haddad, N. M. (1993): Double Keystone Bird in A

Keystone Species Complex. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. **90**, 592–594.

Everett, Martin G. – Borgatti, Stephen P. (1999): The Centrality of Groups and Classes. Journal Of Mathematical Sociology. **23**, 181–201.

Harary, Frank (1961): Who Eats Whom? General Systems. **6**, 41–44.

Jordán Ferenc – Takács-Sánta A. – Molnár I. (1999): A Reliability Theoretical Quest For Keystones. Oikos. **86**, 453–462.

Jordán Ferenc – Scheuring István (2002): Searching For Keystones in Ecological Networks. Oikos. **99**, 607–612.

Jordán Ferenc – Scheuring I. – Vida G. (2002): Species Positions and Extinction Dynamics in Simple Food Webs. Journal of Theoretical Biology **215,** 441–448.

Jordán Ferenc – Scheuring István (2004): Network Ecology: Topological Constraints on Ecosystems Dynamics. Physics of Life Reviews **1,** 139–172.

László Ervin (2004): Nonlocal Coherence in the Living World. Ecological Complexity. **1**, 7–15.

May, Robert M. – Beddington, J. R. – Clark, C. W. – Holt, S. J. – Laws, R. M. (1979):

Management of Multispecies Fisheries. Science. **205**, 267–277.

McMahon, Sean M. – Miller, K. H. – Drake, J. (2001): Networking Tips for Social Scientists and Ecologists. Science. **293**, 1604–1605. http://online.sfsu.edu/~webhead/scipersp.pdf

Power, Mary E. – Tilman, D. – Estes, J. A. – Menge, B. A. – Bond, W. J. – Mills, L. S. – Daily, G. – Castilla, J. C. – Lubchenco, J. – Paine, R. T. (1996): Challenges in the Quest For Keystones. Bioscience. **46**, 609–620.

Solé, Ricard V. – Montoya, José M. (2001). Complexity and Fragility in Ecological Networks. Proceedings of the Royal Society, London, Series B. **268**, 2039–2045.

Wassermann, Stanley – Faust, Katherine (1994). *Social Network Analysis.* Cambridge University Press, Cambridge