

Válasz Dr. Lengyel Szabolcs opponensi véleményére

Nagyon köszönöm a bírálónak, hogy elvállalta az MTA doktori értekezésem bírálatát. Köszönöm az elismerő szavait a vizsgálati módszerekről, a tiszta fogalmazásról és a jól átgondolt ábrákról és táblázatokról. Továbbá köszönöm az elgondolkoztató kérdéseket. A megjegyzésekre és a kérdésekre az alábbiakban válaszolok.

Valószínűségi arány teszt az egyes prediktorok szignifikanciájának vizsgálatára

Véleményem szerint az egyes prediktorok valószínűségi arány tesztelésénél ugyanaz történik, mint amit a bíráló is ír: ha adott két egymást bennfoglaló (nested) modellt, akkor kiszámoljuk mindkét modell likelihoodját (\mathcal{L}), majd ebből a devianciát ($D = -2 \ln \mathcal{L}$). Az így kapott devianciák különbsége ($D_2 - D_1$, ahol a 2-sel jelölt a kevesebb magyarázó változót tartalmazó modell) aszimptotikusan χ^2 eloszlású $p_1 - p_2$ szabadsági fokkal, ahol p_1, p_2 a két modell által becsült paraméterek száma (alternatív számítási módszer, amiből érthető a teszt elnevezése: $-2 \ln(\mathcal{L}_2 / \mathcal{L}_1)$). Ha a két összehasonlított modell csak egy magyarázó változóban különbözik és a tesztstatisztikához tartozó p -érték szignifikáns, akkor az adott prediktort benntartjuk a modellben, mivel bevétele szignifikánsan csökkentette a reziduális devianciát, azaz szignifikánsan hozzájárul az adatokban található változatosság leírásához. Ha nem modellszelekció történik, hanem egy adott modellünk van, akkor az abban a modellben lévő prediktorok szignifikanciája ugyanezen logika mentén tesztelhető: megvizsgáljuk, hogy a reziduális deviancia (ami pl. egy lineáris regresszió esetében a reziduális eltérésnégyzetösszegnek felel meg) szignifikánsan növekedne-e ha kihagynánk a modellből a kérdéses prediktort. Tehát itt az a nullhipotézis, hogy az adott változó nem magyaráz jelentős változatosságot az adatokban a modellbe esetlegesen bevett egyéb változókra való kontrollálás mellett, tehát a válaszváltozó értékei függetlenek a vizsgált magyarázó változó értékeitől.

Úgy gondolom, hogy az LRT egy standard és gyakran alkalmazott módszer a prediktorok szignifikanciájának becslésére a szakirodalomban (lásd például ezt a két gyakran idézett könyvet: Venables és Ripley, 2002; Zuur és mtsai., 2009).

Az egy komplikált kérdés, hogy mikor használhatunk, illetve hogy mikor kell χ^2 -eloszláson vagy F -eloszláson alapuló tesztet használnunk. Továbbá az F -teszt sem mindig a közepes négyzetösszegek hányadosából származik, ahogy azt pl. egy egyszerű ANOVA esetén tanultuk. Pl. egy quasi-Poisson vagy normál hibaeloszlású GLM esetén valójában devianciák különbségét teszteljük, ami skálázva van a modellben becsült scale avagy diszperziós paraméterrel, ami így F -eloszlású, és egy normál modell esetén azonos eredményt ad a lineáris modellben a közepes négyzetösszegek hányadosából számolt F -értékkel.

A 7.2., 7.3., 8.1. táblázatokban található nagy χ^2 -értékek valószínű oka, hogy ezek az analízisek viszonylag nagy mintaszámon alapulnak. Továbbá ezekben a táblázatokban az egyes sorok nem mindig egyetlen változó, hanem változók csoportjainak (pl. lineáris és négyzetes tag együtt vagy fő hatás és interakció együtt) tesztelése.

A többszörös tesztelés és a megnövekedett false discovery rate egy érdekes kérdés, amire valószínűleg nincs fekete-fehér válasz. A p -érték korrekcióról való döntés véleményem szerint nem azon múlik, hogy LRT-et vagy más tesztet végzünk-e, hanem inkább azon, hogy mi az adott elemzés célja, mik a vizsgált hipotézisek. Ha bármilyen határozott előzetes elképzelés nélkül számos változó hatását teszteljük egy válaszváltozóra egy exploratív elemzés során akár külön-külön modellekben, akár egy teljes modellben modellszelekciót végezve, akkor mindenféleképpen indokolt lehet korrigálni a többszörös tesztelésre. De

ha relatíve kisszámú, specifikus prediktorok hatást teszteljük a korábbi ismereteink vagy az adott vizsgálat célkitűzései alapján felállított hipotézisek mentén, akkor szerintem nem szükséges a p -értékek korrekciója. És a tapasztalatom szerint ez a standard, elfogadott módszer a szakirodalomban. Azonban az, hogy hol a határ a kisszámú és nagyszámú változó/teszt között, az sajnos szubjektív.

Véleményem szerint ha egy előre felállított modellben teszteljük az egyes magyarázó változókat LRT-tel, akkor végül is különböző hipotéziseket vizsgálunk: azt teszteljük, hogy az egyes magyarázó változók mennyit magyaráznak az adatainkban lévő maradék változatosságából, miután kontrolláltunk a modellben lévő többi változóra, azaz miután a többi változó már megmagyarázott valamennyi változatosságot az adatokban. Ez egyébként analóg azzal, ahogy egy klasszikus ANOVA táblázatban vizsgáljuk az egyes változók szignifikanciáját (pl. Hector és mtsai., 2010). Például egy szekvenciális (I-es típusú eltérésnégyzetösszeg) ANOVA táblázatban egy adott változó esetében azt vizsgáljuk, hogy a felsorolás sorrendjében a vizsgált változó előtt a modellbe bevett változó(k) illesztése utáni reziduális varianciából mennyit tud az adott változó magyarázni. Vagy egy marginális (III-as típusú eltérésnégyzetösszeg) ANOVA táblázatban egy adott változó szignifikanciáját úgy számoljuk, hogy kontrollálunk az összes, a táblázatban szereplő tagra. És ezekben az ANOVA táblázatokban sem korrigáljuk általában a p -értéket, ahogy például egy „szokványos” többtényezős varianciaelemzés esetében sem. Természetesen, ha egy változó szintjei között, vagy értékei mentén vizsgálunk hatásokat post-hoc, akkor korrigálni kell a többszörös tesztelésre.

Fontos megjegyezni azonban, hogy biológus, és nem statisztikus vagyok, és bár az átlagos felhasználókhöz képest valószínűleg többet olvastam ilyen és hasonló statisztikai kérdésekről, az ismereteim korántsem teljesekek, így a válaszom is ebben a kontextusban értelmezendő.

Szintézis vagy összegzés

Az összegzés fejezet valóban a dolgozatban bemutatott munkák fő eredményeinek rövid összefoglalása. Továbbá próbáltam itt egy ívet adni annak, hogy hogyan kapcsolódnak egymáshoz a fejezetek eredményei. A bemutatott vizsgálatok számos fontos eredményt adtak, és sokban hozzájárultak, hogy a kirakós (a puzzle) egyes darabjai kezdjenek összeállni, és így már látszik, hogy mi lehet a nagy kép, de az még korántsem teljes. Mivel a kutatás egy iteratív folyamat, azaz a kérdések megválaszolása újabb kérdéseket vet fel, ezért a dolgozat három tematikus részéhez kapcsolódva röviden írtam arról, hogy az itt bemutatott eredmények alapján milyen irányban vittük tovább, illetve tervezzük továbbvinni a vizsgálatokat, mintsem hogy messzemenő következtetéseket próbáljak levonni.

Kétségtelenül ezt a fejezetet a bíráló által javasolt szintézis formájában is meg lehetett volna írni. Azonban a dolgozatban bemutatott eredmények csak egy részhalmaza az eddigi tudományos pályám eredményeinek, és a „nagy kép”-hez számos további publikáció hozzájárult. Tehát a szintézishez a további publikációk eredményeit is szerepeltetni kellett volna itt, de úgy érzem, hogy akkor az már nem ennek az értekezésnek a szintézise lett volna.

1. kérdés: Dezertálás mint műtermék

Ez egy valós és érdekes kérdés, de nem valószínű, hogy az emberi zavarás befolyásolta volna a dezertálás előfordulását a vizsgálatainkban. Egyrészt Törökországban megfigyeltünk dezertálást nem manipulált családokban is. A 11. fejezetben szereplő 121 családban megfigyelt 55 dezertálásból 24 (43,6%) kísérletekbe nem bevont családokban történt. És ezekben a családokban a fiókák 80%-a csak egyszer, a gyűrűzéskor volt befogva, míg a szülők legfeljebb egyszer. Másrészt a 24 nem manipulált családban történt dezertálásból 13 dezertálás olyan családban történt, ahol nem ismertük a fészket (azaz a családot csak a kelés után

azonosítottuk), és egyszer sem figyeltünk meg kétszülős gondozást. Tehát ezekben a családokban a dezertálás még az első megfigyelés és esetleges zavarás előtt bekövetkezett. Harmadrészt az utóddezertálás a törökországi 1996–1999-es időszaknál kevésbé intenzíven vizsgált időszakban és más populációkban is előfordul, pl. Törökországban a 2009-2010 időszakban (12. fejezet), Al Wathbán (Kosztolányi és mtsai., 2009) vagy Maion a Zöld-foki-szigeteken (Kosztolányi A., nem publikált adatok).

Tehát az utódelhagyás biztosan előfordul természetesen is a széki lilénél, de a fentiek még nem bizonyítják, hogy a gyakorisága nem változik az emberi zavarás (pl. a szülők vagy fiókák többszöri befogása) hatására. A sokéves, különböző populációkban végzett terepi munka során azonban nem tapasztaltunk arra utaló jelet, hogy a fiókanevelési időszakban történt befogás után közvetlenül megnőtt volna a dezertálás gyakorisága, míg a kotlási időszakban ismert, hogy a többszöri befogás, a kotlási időszak legelején történő befogás vagy mindkét szülő azonos napon való befogása okozhat fészekelhagyást.

2. kérdés: Manipulált családok a 10., de nem a 11. fejezetben használt adatokban

Mivel a 11. fejezetben az utódelhagyás természetes változatosságának vizsgálata volt a célunk, ezért fontosnak tartottuk, hogy ebben az adatsorban csak olyan családok szerepeljenek, ahol nem voltak olyan jellegek manipulálva, amelyekről feltételezhető, hogy befolyásolják a szülői döntéseket a dezertálásról (pl. szülők minősége, a család mérete). Tehát ebből az adatsorból *a priori* kizártuk az ilyen kísérletekben szereplő családokat. Míg a 10. fejezetben a családok élőhely választását vizsgáltuk az esetleges dezertálás előtt, és statisztikailag teszteltük, hogy a kísérletes manipulációk nem befolyásolták az analízisekben használt válasz- vagy magyarázó változók eloszlását.

A 11. fejezetben azért is volt fontos csak a nem manipulált családok adatainak használata, mert amíg egy korábbi vizsgálat kísérletesen kikényszerített dezertálás esetén talált költségét a dezertálásnak (Székely és Cuthill, 1999), addig mi itt specifikusan azt akartuk vizsgálni, hogy a tojók természetes dezertálási döntése esetén is fennáll-e költség.

3. kérdés: A tojó prolaktinszint hatása a kirepülési sikerre és a kirepült fiókák számára

Mivel a prolaktin részt vesz madarak utódgondozó viselkedésének szabályozásában és elősegíti a kotlási és fiókamelengetési viselkedést, feltételezhetjük, hogy az alacsonyabb prolaktinszintű szülők kevesebbet melengetik a fiókáikat. A kelés utáni napokban a szülők jelentős időt töltenek a pelyhes fiókáik melengetésével, és ez várhatóan befolyásolja a fiókák növekedését és túlélési valószínűségét. Így a prolaktinszint és a szaporodási siker között, ahogy azt a bíráló kérdése is sugallja, valóban várhatunk összefüggést. Azonban az adatok sajnos nem elegendőek egy ilyen kérdés statisztikai elemzésére, mivel csak kevés családot tudtunk a kirepülésig követni.

4. kérdés: Járatban töltött idő és fészekőrzés a nagyfejű csajkónál

Amikor a hímek a járatban tartózkodnak, akkor valóban más tevékenységeket is folytathatnak (pl. járatásás, párzás vagy csak egyszerűen pihenés). Amiért mégis úgy gondoljuk, hogy a fészekben töltött idő jó mérőszáma a fészekőrzéssel töltött időnek az az, hogy a fészek bejáratánál történő bármilyen zavarás hatására a hímek általában gyorsan, néhány másodpercen belül megjelennek a bejáratnál. Ezért is lehet a bogarakat egy, a járatukba helyezett fűszál segítségével kicsalogatni és befogni (lásd a 3.3.2. szakaszt). Tehát akkor is, amikor fizikailag nem tartózkodnak a bejáratnál, a hímek figyelnek és gyorsan megjelennek, ha például egy betolakodó érkezik a fészekhez.

A bejáratnál tartózkodó hím predációs kockázata valószínűleg nem magasabb, mint a járatban tartózkodó hímé, mivel az őrködő hímek testének nagy része a járatban van, és veszély esetén gyorsan teljesen vissza tudnak húzódni.

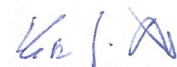
5. kérdés: Korkülönbség mint alternatív magyarázat a talált testméret hatásokra

A bogarak testmérete az átalakulásuk után már nem változik, és a kifejlett csajkó testméretét valószínűleg jelentősen befolyásolja a szülők által készített táplálékgolyó mérete és a benne található levelek minősége. Egyedileg jelölt egyedek következő évben történő megfigyeléséből biztosak lehetünk abban, hogy vannak egyedek, amelyek több évig élnek, de a túlélési rátáról, annak egyedek közötti változatosságáról, továbbá arról, hogy az egyedek testmérete befolyásolja-e a túlélésüket, nincs adatunk. Ha feltételezzük, hogy a nagyobb egyedek jobban túlélnek, akkor a nagy egyedek között valóban több idősebb lehet, mint a kis egyedek között. De ennek az aránynak a meghatározásához ismernünk kellene a fiatal egyedek méreteloszlását, az éves túlélést és annak testméretfüggését. Mivel ezek egyike sem ismert, így nem tudhatjuk, hogy a talált testméret hatásokat befolyásolta-e a kis és nagy csoportokban esetlegesen eltérő koreloszlás. De fontos megjegyezni, hogy a nagy egyedek csoportja biztosan tartalmaz fiatal egyedeket is, mivel azok eleve nagyok az átalakulásuk után.

A korhatás és az azzal összefüggő több tapasztalat egy érdekes kérdésselvetés, de terepen sajnos nem vizsgálható, mivel jelenleg nincs tudomásunk olyan jellegről, ami megbízhatóan használható lenne korbecslésre. Kora tavasszal egyes, valószínűleg fiatal egyedek szárnyfedői puhábbak, mint a többi egyedé, de azok a szaporodási időszak alatt megkeményednek. Az egyedek rágóinak kopottságában jelentős eltérések vannak, ami feltehetőleg összefügg a korrallal, de ez csak mikroszkóp alatt vizsgálható és a mérték nehezen kalibrálható.

Szeretném ismételtelen megköszönni a bírálat elkészítését, és bízom benne, hogy a bíráló megfelelőnek és elfogadhatónak találja a válaszaimat.

Budapest, 2025. március 12.



Kosztolányi András

Idézett irodalom

- Hector, A., Von Felten, S., Schmid, B., 2010. Analysis of variance with unbalanced data: an update for ecology & evolution. *Journal of Animal Ecology*, 79, 308–316. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01634.x>
- Kosztolányi, A., Javed, S., Küpper, C., Cuthill, I.C., Al Shamsi, A., Székely, T., 2009. Breeding ecology of Kentish plover *Charadrius alexandrinus* in an extremely hot environment. *Bird Study*, 56, 244–252. <https://doi.org/10.1080/00063650902792106>
- Székely, T., Cuthill, I.C., 1999. Brood desertion in Kentish plover: the value of parental care. *Behavioral Ecology*, 10, 191–197. <https://doi.org/10.1093/beheco/10.2.191>
- Venables, W.N., Ripley, B.D., 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Springer.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*, Statistics for Biology and Health. Springer.