

最大熵(MaxEnt)模型在鸟类多样性保护中的应用

李 艳, 卢 欣*

武汉大学生命科学学院, 湖北 武汉

收稿日期: 2021年11月26日; 录用日期: 2021年12月28日; 发布日期: 2022年1月4日

摘要

最大熵(MaxEnt)模型是基于最大熵原理评价预测物种生境分布的生态位模型。该模型通过统计已知研究物种的分布点, 根据物种现实的分布信息和环境变量, 推断物种未知概率分布, 再得到目标物种的潜在分布。它可以帮助我们了解物种如何响应气候和栖息地变化并制定相应的保护措施。尤其在全球气候变化背景下, 该模型对于鸟类多样性保护研究变得越发重要。本文介绍了MaxEnt模型的基本原理, 从生境适宜性评价及保护空缺分析、环境因子重要性、历史分布区与潜在适生区预测、生物廊道建设等方面阐述MaxEnt模型在鸟类多样性保护中的应用。

关键词

MaxEnt模型, 潜在分布, 气候变化, 鸟类多样性

Applications of Maximum Entropy (MaxEnt) Model in Conservation of Bird Diversity

Yan Li, Xin Lu*

College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan Hubei

Received: Nov. 26th, 2021; accepted: Dec. 28th, 2021; published: Jan. 4th, 2022

Abstract

Maximum Entropy (MaxEnt) model, based on the principle of maximum entropy, is a niche model that can evaluate and predict the habitat distribution of species. It calculates the known distribution points of a specific species according to the actual distribution information of the species and

*通讯作者。

environmental variables to infer the unknown probability distribution, then gets the potential distribution of the target species. It can help us understand how species respond to climate and habitat changes and formulate corresponding protection measures. In particular, the model has become more and more important for conservation research of bird diversity in the context of global environmental change. This article introduces the basic principles of the MaxEnt model, from the aspects of habitat suitability evaluation and protection gap analysis, the importance of environmental factors, the prediction of historical distribution areas and potential suitable areas, and the construction of biological corridors to illustrate the application of MaxEnt model in conservation of bird diversity.

Keywords

MaxEnt Model, Potential Distribution, Climate Change, Bird Diversity

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

近年来, 全球气候伴随着人类活动呈现较为快速明显的温度上升趋势, 气候变化被视为威胁生物多样性保护的重要因素之一。降雨量、温度等气候条件是影响生物生存的主要环境因子之一, 已经有足够的证据表明温度升高会对物种分布、物候、种群大小等方面产生影响, 如植物种子萌发期、开花期, 动物的迁徙期、产卵期等[1]。鸟类作为生态系统的重要组成成分, 对气候及环境的变化非常敏感, 研究气候变化情形下的鸟类影响有助于了解气候变化对于生态环境的影响[2]。国内外研究者对气候变化对鸟类的影响做了大量研究[3] [4], 气候变化对鸟类种群产生了直接或间接的影响, 一些濒危鸟类面临生存威胁, 如何在气候变化背景下对其进行保护已成为热点问题。对野生动物的栖息地开展研究, 理清物种的具体分布情况和生境需求是提高物种保护效率的首要基础和有力措施[5]。国内外针对野生鸟类迁徙和栖息地等研究以往都是采用人工观测、样线调查、生物脚环传感器和红外相机监测等方法, 这些方法主要依靠人工和经验积累开展鸟类的识别和管理, 深受野外环境恶劣、人工工作任务繁重等因素的影响, 不利于鸟类的保护和监管[6] [7] [8] [9]。近年伴随着3S系统发展、计算机普及以及数学统计方法的应用, 三者结合起来对物种栖息地因子的分析处理得到了众多研究者的青睐。在生态系统中物种所需的生境最小阈值为物种的生态位, 基于该物种与时空位置和功能的相关关系, 生态位模型(Ecological Niche Model, ENM)被建立起来, 其基于物种自身较稳定的特有生态位的前提对物种进行潜在地理分布的预测分析。生态位模型自建立起就在国内外各研究领域中得到广泛应用, 对于物种分布区域最常见的物种生态模型包括生态位因子分析(EnFA)、规则集遗传算法(GARP)、区域环境模型(DOMAIN)、生物气候模型(BIOCLIM)和最大熵模型(MaxEnt)等。经过不断探索, 最大熵(MaxEnt)模型从众多物种分布模型中脱颖而出, 它预测结果准确, 即使物种分布数据信息及分布区的环境变量不完整, 也能对物种的潜在分布区进行精准的预测, 并且稳定性好, 预测的结果与物种的实际分布基本吻合(平均AUC值最大), 因此在鸟类多样性保护方面做出了突出贡献。

本文介绍最大熵(MaxEnt)模型的基本原理和操作方法, 并从生境适宜性评价及保护空缺分析、环境因子重要性、历史分布区与潜在适生区预测、生物廊道建设等方面阐述 MaxEnt 模型在鸟类多样性保护中的应用。

2. MaxEnt 模型

最大熵原理，是指在推断未知概率分布时充分考虑已知信息，主要立足于香农的信息熵理论，当信息总量增加时，其信息熵会减少。在确保包含已有信息的前提下，熵达到最大时，可以确定包含了最少的未知信息，从而减少了未知信息带来的不确定性。设想在一个多维的自然环境空间中存在一个点，这个点关联着多个环境因子参数，那么就可以将一个物种在这个空间所有的分布点所关联的环境因子参数提取出来，基于一定的算法来推算这个物种的生态需求，然后将其运算结果投射到不同的时间和空间的地理区域中，以预测该物种在某一特定区域的潜在分布范围[10]。最大熵模型假设分类模型是一个条件概率分布 $P(Y|X)$ ， X 为特征， Y 为输出。给定一个训练集 $(x^{(1)}, y^{(1)}), (x^{(2)}, y^{(2)}), \dots, (x^{(m)}, y^{(m)})$ ，其中 x 为 n 维特征向量， y 为类别输出。用特征函数 $f(x, y)$ 描述输入 x 和输出 y 之间的关系。定义为：

$$f(x, y) = \begin{cases} 1 & \text{... } x \text{ 与 } y \text{ 满足某种关系} \\ 0 & \text{... } \text{否则} \end{cases}$$

特征函数 $f(x, y)$ 关于经验分布 $\bar{P}(X, Y)$ 的期望值，用 $E\bar{p}(f)$ 表示为：

$$E\bar{p}(f) = \sum_{x, y} \bar{P}(x, y) f(x, y)$$

特征函数 $f(x, y)$ 关于条件分布 $P(Y|X)$ 和经验分布 $\bar{P}(X)$ 的期望值，用 $Ep(f)$ 表示为：

$$Ep(f) = \sum_{x, y} \bar{P}(x) P(y|x) f(x, y)$$

如果模型可以从训练集中学习，我们就可以假设这两个期望相等。即：

$$E\bar{p}(f) = Ep(f)$$

上式就是最大熵模型学习的约束条件，假如有 M 个特征函数 $f_i(x, y) (i=1, 2, \dots, M)$ 就有 M 个约束条件，可以理解为如果训练集里有 m 个样本，就有和这 m 个样本对应的 M 个约束条件。于是得到最大熵模型的定义如下：

假设满足所有约束条件的模型集合为：

$$E\bar{p}(f_i) = Ep(f_i) (i=1, 2, \dots, M)$$

定义在条件概率分布 $P(Y|X)$ 上的条件熵为：

$$H(P) = -\sum_{x, y} \bar{P}(x) P(y|x) \log P(y|x)$$

基于以上原理，美国哥伦比亚大学 Steven J. Phillips 于 2004 年基于 Java 平台设计了用于预测物种潜在分布的最大熵模型(MaxEnt)软件[11]，它主要是根据物种的实际地理分布点的环境变量特点得出约束条件，继而探寻最大熵在此约束条件下的可能分布，熵最大时的物种出现概率分布最接近物种的实际分布。使用 MaxEnt 模型的具体步骤为：将收集到的“只存在”的分布数据信息，以物种名称、经度和纬度三栏保存为 csv 格式输入“Samples”模块；然后将相关环境因子变量在 GIS 软件中统一边界、坐标系统和栅格大小并转换成 asc 图层格式后，输入“Environmental layers”模块，环境变量可以设置是离散型还是连续型变量；随后设置重复运算次数(一般为 10 次)或验证数据的比例(20%~30%)及是否绘制响应曲线评价模型精度、是否使用刀切法选取主导环境因子等[12]；最后根据输出结果进行解释。若选择刀切法(Jackknife)来检测环境因子的重要性，则是利用 ROC 曲线与横坐标轴围成的面积即 AUC 值来评价模型预测的准确度，一般认为 AUC 值为 0.5~0.7 时预测精度值较低；0.7~0.8 时预测精度值中等；大于 0.8 时预测精度效果较高[13]。

3. MaxEnt 模型在鸟类多样性保护的应用

MaxEnt 最大熵模型自提出之后迅速在国内外得到广泛的应用。近年来 MaxEnt 模型在生态学领域的应用快速增长，尤其是鸟类多样性保护中生境适宜性评价及保护空缺分析、环境因子重要性、历史分布区与潜在适生区预测、生物廊道建设等方面的广泛应用。

3.1. 生境适宜性评价及保护空缺分析

生境适宜度(HSI)是指生境能支持一个特定物种的潜在能力，是影响物种生存和发展的重要因素，对物种进行生境评价是对野生物种进行有效保护和管理的第一步，并且能够为相关部门制定有效的物种保护对策提供科学依据[14]。中国地域广阔，鸟类资源十分丰富，气候变化背景下如何保护鸟类多样性，成了最近的研究热点。保护空缺(GAP)是指在现有保护区系统中没有得到充分保护的植被、物种和自然生态系统等的分布区域[15]，GAP 分析是将物种的栖息地评估、潜在适宜生境范围与保护区网络或优先保护区域等空间信息进行交集分析，在较大空间尺度上提供研究区域的物种组成、物种分布、当前的保护状态及保护空缺[16] [17]。Bruce [18]等利用 MaxEnt 模型以 10~12 个环境因子对秘鲁安第斯山脉和玻利维亚东部地区的 115 种鸟类进行生境评价，将适宜生境区域与现有保护区对比进行 GAP 分析，结果发现只有 18% 的关键地区受到保护，对保护区的管理规划提出建议。方宇[19]利用 MaxEnt 模型对黑颈鹤(*Grus nigricollis*)繁殖地地理分布进行预测，探索黑颈鹤在若尔盖湿地的生境适宜性，定量评价黑颈鹤空间分布特征。结果显示研究区内黑颈鹤高适宜区占 10.8%，低适宜区占 20.7%，不适宜区占 60.5%。李敏[20]等利用 MaxEnt 模型对东北地区白琵鹭(*Platalea leucorodia*)的适宜栖息地分布作了预测和分析，得到了白琵鹭在中国东北地区的潜在适宜分布区。模型预测结果表明，白琵鹭栖息地分布范围较广，主要集中在离水源较近的地势低平地区，适宜栖息地集中分布在松嫩平原、辽河平原、三江平原和内蒙古的东北部，这与目前已经发现的白琵鹭繁殖地有松嫩平原的泰湖、三江平原的腹地七星河、内蒙古东北部的达赉湖相吻合，说明 MaxEnt 模型预测精度较高，目前的生境比较适合白琵鹭生存。马星[21]等使用 MaxEnt 模型对广东省 173 种鸟类进行空间化，通过识别热点地区，并与现有国土规划中三条管控线对比，识别精细尺度下鸟类多样性空间分布格局与保护空缺。结果显示广东省鸟类保护空缺大多分布于南岭、粤东片区的永久基本农田内及与其周边相连空间。对当地生态保护给出建议，建议其在生态保护红线和自然保护地的基础上，深化对热点地区的管控措施，健全空间监督体系与评价机制。

3.2. 环境因子重要性

栖息环境是鸟类赖以生存、繁衍的基本条件，包括植被、海拔、土壤、气候、水域等各种生境因子[16]。生境因子分为生物因子和非生物因子。在自然界中，所有的一切生物的和非生物的因子，都直接或间接地影响鸟类的生命活动和生活周期。各种生境因子彼此关联，共同发挥作用，从多方面影响鸟类的各项生命活动。但在不同的条件下，由不同的生境因子起主导作用。定性或定量的分析鸟类对栖息地各项生境条件的利用情况，了解生境因子的相互关系，可为制定相关保护政策或策略提供科学建议。Skierczyńska [22]运用 MaxEnt 模型研究了三趾啄木鸟(*Picoides tridactylus*)的栖息地选择问题，结果显示森林保护对于栖息地的选择是最重要的。Moreno [23]等分别以海拔、坡度、坡向以及到道路距离、到水源距离、到林缘距离等因子结合 MaxEnt 模型分别对智利南部森林中的黑喉隐窜鸟(*Pteroptochos tarnii*)和赭胁窜鸟(*Eugralla paradoxa*)两种鸟类进行栖息地分析，分析结果显示这两种鸟类在栖息地选择上有着截然不同的侧重。结果显示黑喉隐窜鸟更倾向于选择坡度大于 30%、地面崎岖、阴暗处区域作为栖息地，而赭胁窜鸟更喜欢远离道路或小径 70 米左右、280 米以下的低海拔区域和靠近水道 100 米以内的区域。段胜武[24]基于 MaxEnt 模型围绕着栗斑腹鹀(*Emberiza jankowskii*)历史分布情况与气候环境之间的相关关

系, 首先评估出它们之间的生物气候变量, 进而筛选出主导生物气候变量, 分析主导生物气候变量与分布概率之间的相应关系。最后得到年平均温(BIO1)、最冷季度平均温(BIO11)、最湿月降雨量(BIO14)、最暖季节降水(BIO18)、等温性(BIO3)、最干月降水量(BIO14)、最冷季节降雨量(BIO19)、降雨季节变异系数(BIO15) 8 个环境变量作为研究的主要生物气候变量。

3.3. 历史分布区与潜在适生区预测

理解和预测物种如何应对全球气候变化一直都是生物多样性研究的核心问题。近年随着 MaxEnt 模型在生物地理学研究中的广泛应用, 极大地推动了对于这一问题的理解[20]。比较鸟类历史分布和当前分布的差异, 通过分析环境因子变化与其历史分布区扩张或退缩的关系, 能够帮助了解限制该受胁物种分布的关键制约因素, 用来预测潜在适宜生境的分布情况, 并进而制定相应的保护对策。李一琳[16]利用 MaxEnt 模型为预测工具, 通过比较褐马鸡(*Crossoptilon mantchuricum*)模拟预测的分布结果与真实分布之间的差异, 来验证褐马鸡历史分布区的退缩。MaxEnt 模拟结果显示在当前气候条件下山西北部、东北部、东部、东南部和西南部地区已经没有褐马鸡的适宜生境了, 这一点与历史事实相符, 模型结果支持褐马鸡历史分布呈退缩状态。林源[2]利用 MaxEnt 模型对未来气候情景下的白眉山鹧鸪(*Arborophila gingica*)在全国分布区域的生境适宜性进行预测, 了解其适宜生境在未来的变化趋势与各个等级的适宜生境面积变化情况。结果表明在未来的气候情景下, 白眉山鹧鸪的栖息地不断缩小, 小斑块消失, 大斑块向着斑块中心缩小, 一些较低海拔的适宜生境最先开始消失。Junhua [25]等以气候变量、NDVI 指数、距水源距离等环境因素通过 MaxEnt 模型对海南鳽(*Gorsachius magnificus*)这一濒危物种进行潜在栖息地的分析, 并利用 A2a 和 B2a 排放标准下的预测气候因子对未来海南鳽栖息地的变化做了预测。结果显示其在中国的适宜栖息地面积约 130,000 km², 在未来气候变化的条件下栖息地可能缩小 35% 以上, 基于此对海南鳽的保护给出建议。

3.4. 生物廊道建设

生物廊道是具有一定宽度的条带状区域, 除具有廊道的一般特点和功能外, 还具有很多生态服务功能, 能促进廊道内动植物沿廊道迁徙, 达到连接破碎生境、防止种群隔离和保护生物多样性的目的[26]。生物廊道宽度应根据规划目的和区域的具体情况来确定, 如进行保护区设计要针对不同的保护对象, 仔细分析保护对象的生物、生态习性[27]。保持生境连通性对保护野生动物种群发展具有重要意义, 因此分散在国家级保护区中间的省级保护区在适宜生境保护中的地位很重要。李一琳[16]通过 MaxEnt 模型对褐马鸡(*Crossoptilon mantchuricum*)进行 GAP 分析, 得到研究区内只有 8.9% 的适宜生境被现有的 8 个国家级自然保护区所覆盖, 有 9% 的最适宜生境和 82.1% 的中度适宜生境在保护区之外。进而通过对比省级自然保护区和省级保护区的范围, 发现 5 个省级自然保护区(尉汾河、凌井沟、汾河上游、云顶山和薛公岭)分布在 4 个国家级自然保护区(芦芽山、庞泉沟、黑茶山、五鹿山)中间, 这 9 个自然保护区贯穿吕梁山脉的南北形成一个野生动物生境廊道, 有利于褐马鸡中部种群的种群扩散和基因交流。但这 9 个保护区除外, 仍有大面积的适宜生境未被保护, 而且省级保护区也存在边界不清晰、管理不到位的现象, 对褐马鸡生物廊道的建设完善给出合理建议。

4. 结语

气候变化影响了鸟类的分布与物候, 栖息地的减少、繁殖期食物最佳供应时间的变化等导致鸟类多样性受到威胁。模型预测鸟类在气候变化下的响应成为目前主流研究手段之一, 通过综合各种现代技术对鸟类在未来气候情景下的变化趋势进行研究, 以应对气候变化更好地保护物种多样性。MaxEnt 模型通过可获取的有限的物种出现点及其所关联的环境因子信息, 在不同鸟类生境适宜性评价及保护空缺分析、

环境因子重要性、历史分布区与潜在适生区预测、生物廊道建设等方面展开工作, 对多种濒危鸟类保护给出了建议, 在鸟类多样性保护方面发挥了重要作用, 我们期望通过对该模型更广泛的讨论、应用与逐步修改完善, Maxent 模型将会给生态学带来新的发展憧憬。

另外, 在运用 Maxent 模型时, 由于模型约束函数数量和样本数目有关系, 导致迭代过程计算量巨大, 不充分的分布信息可能会导致模型预测产生误差, 也就是说物种分布点过少、环境变量不准确也会造成模型预测精确性较低。所以要保证分布范围内已知分布点尽可能多且准确, 选取环境变量时应选取对目标物种的分布有影响的因子, 而非选择所有能够获得的环境因子。

参考文献

- [1] Parmesan, C. and Yohe, G. (2003) A Globally Coherent Fingerprint of Climate Change Impacts across Natural Systems. *Nature*, **421**, 37-42. <http://doi.org/10.1038/nature01286>
- [2] 林源. 基于 MaxEnt 模型的白眉山鹧鸪(*Arborophila gingica*)生境适宜性评价[D]: [硕士学位论文]. 南宁: 广西大学动物学系, 2018.
- [3] 吴伟伟, 徐海根, 吴军, 曹铭昌. 气候变化对鸟类影响的研究进展[J]. 生物多样性, 2012, 20(1): 108-115.
- [4] Huntley, B., Collingham, Y.C., Green, R.E., Hilton, G.M., Rahbek, C. and Willis, S.G. (2006) Potential Impacts of Climatic Change upon Geographical Distributions of Birds. *Ibis*, **148**, 8-28. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2006.00523.x>
- [5] 吴醇. 气候变化背景下珍稀动物适宜栖息地模拟与预测[D]: [硕士学位论文]. 杭州: 浙江大学, 2020.
- [6] 张晓伟, 王建凯, 郦希墨. 人工智能在鸟类保护系统中的应用[J]. 湿地科学与管理, 2021, 17(2): 61-64.
- [7] 刘坚. 基于深度神经网络的鸟类图像识别系统设计[J]. 农业装备与车辆工程, 2019, 57(9): 113-116.
- [8] 段菲, 李晟. 黄河流域鸟类多样性现状、分布格局及保护空缺[J]. 生物多样性, 2020, 28(12): 1459-1468.
- [9] Li, S., McShea, W.J., Wang, D.J., Shao, L.K. and Shi, X.G. (2010) The Use of Infrared-Triggered Cameras for Surveying Phasianids in Sichuan Province, China. *Ibis*, **152**, 299-309. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2009.00989.x>
- [10] 周海涛, 那晓东, 臧淑英, 解瑞峰. 最大熵(Maxent)模型在物种栖息地研究中的应用[J]. 环境科学与管理, 2016, 41(3): 149-151.
- [11] Phillip, S.J., Dudík, M. and Schapire, R.E. (2004) A Maximum Entropy Approach to Species Distribution Modeling. *Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning*, Banff, 4-8 July 2004, 655-662. <http://doi.org/10.1145/1015330.1015412>
- [12] 张路. MAXENT 最大熵模型在预测物种潜在分布范围方面的应用[J]. 生物学通报, 2015, 50(11): 9-12.
- [13] Phillips, S.J., Anderson, R.P. and Schapire, R.E. (2006) Maximum Entropy Modeling of Species Geographic Distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231-259. <http://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- [14] 李响, 张成福, 贺帅, 王雨晴, 苗林. MaxEnt 模型综合应用研究进展分析[J]. 绿色科技, 2020(14): 14-17.
- [15] 郭子良, 李霄宇, 崔国发. 自然保护区体系构建方法研究进展[J]. 生态学杂志, 2013, 32(8): 2220-2228.
- [16] 李一琳. 基于 GIS 和 MaxEnt 技术的褐马鸡(*Crossoptilon mantchuricum*)历史分布区变化及保护区 GAP 分析的研究[D]: [博士学位论文]. 北京: 北京林业大学, 2016.
- [17] 李迪强, 宋延龄. 热点地区与 GAP 分析研究进展[J]. 生物多样性, 2000, 8(2): 208-214.
- [18] Young, B.E., Franke, I., Hernandez, P.A., Herzog, S.K., Paniagua, L., Tovar, C. and Valqui, T. (2009) Using Spatial Models to Predict Areas of Endemism and Gaps in the Protection of Andean Slope Birds. *The Auk*, **126**, 554-565. <http://doi.org/10.1525/auk.2009.08155>
- [19] 方宇, 张学霞, 郭长庆. 若尔盖湿地黑颈鹤生境适宜性[J]. 生态学杂志, 2020, 39(9): 3021-3031.
- [20] 李敏, 李秀明, 徐家慧, 薛琳, 武爱明, 盘凯筠, 闵晓明, 李玉太, 钱法文. 基于 MaxEnt 模型预测白琵鹭在中国东北地区的适宜分布区[J]. 生态学杂志, 2020, 39(8): 2691-2703.
- [21] 马星, 王浩, 余蔚, 杜勇, 梁健超, 胡慧建, 邱胜荣, 刘璐. 基于 MaxEnt 模型分析广东省鸟类多样性热点分布及保护空缺[J]. 生物多样性, 2021, 29(8): 1097-1107.
- [22] Stachura-Skierczyńska, K., Tumiel, T. and Skierczyński, M. (2009) Habitat Prediction Model for Three-Toed Wood-

- pecker and Its Implications for the Conservation of Biologically Valuable Forests. *Forest Ecology & Management*, **258**, 697-703. <http://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.05.007>
- [23] Moreno, R., Zamora, R., Molina, J.R., Vasquez, A. and Ángel Herrera, M. (2011) Predictive Modeling of Microhabitats for Endemic Birds in South Chilean Temperate Forests Using Maximum Entropy (Maxent). *Ecological Informatics*, **6**, 364-370. <http://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2011.07.003>
- [24] 段胜武. 基于 Maxent 模型的栗斑腹鹀分布研究及预估[D]: [硕士学位论文]. 长春: 东北师范大学, 2015.
- [25] Hu, J.H. and Liu, Y. (2014) Unveiling the Conservation Biogeography of a Data-Deficient Endangered Bird Species under Climate Change. *PLoS ONE*, **9**, e84529. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0084529>
- [26] 李正玲, 陈明勇, 吴兆录. 生物保护廊道研究进展[J]. 生态学杂志, 2009, 28(3): 523-528.
- [27] 李玉强, 邢韶华, 崔国发. 生物廊道的研究进展[J]. 世界林业研究, 2010, 23(2): 49-54.