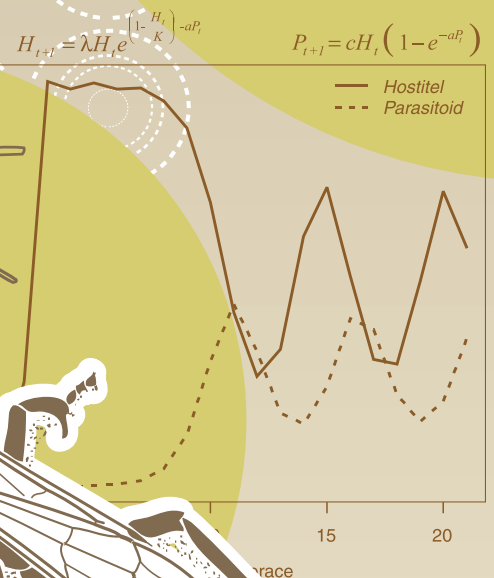


POPULAČNÍ EKOLOGIE ŽIVOČICHŮ V PŘÍKLADECH

```
time <- 20
HP <- data.frame(H = numeric(),
P = numeric(time))
a = 0.003
L = 2.3
K = 600
c = 1
HP[1,] <- c(50,1)
for (t in 1:20) HP[t+1,] <- {
H <- L*HP[t,1]*exp((K-HP[t,1])/L - a*HP[t,2])
P <- c*HP[t,1]*(1-exp(-a*HP[t,2]))
c(H,P)}
matplot(HP, type="l", lty = 1:2, col = 1)
```



STANO PEKÁR
KATEŘINA KINTROVÁ



evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost



UNIVERSITAS-SYSTEMUM
MASARYKIANA BRUNENSIS

muni
PRESS

INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Populační ekologie živočichů v příkladech

Stano Pekár
Kateřina Kintrová

muni
PRESS

Recenzoval: prof. Emil Tkadlec

POPULAČNÍ EKOLOGIE ŽIVOČICHŮ V PŘÍKLADECH

STANO PEKÁR
KATEŘINA KINTROVÁ

Masarykova univerzita, Brno 2013



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Pekár S. & Kintrová K. 2013. *Populační ekologie živočichů v příkladech [Exercises in Population Ecology of Animals]*. Masarykova univerzita, Brno.

<http://www.muni.cz/press/books/populacni>

Učebnice byla vydána s podporou projektu „Modularizace výuky evoluční a ekologické biologie“ (CZ.1.07/2.2.00/15.0204), spolufinancovaného Evropským sociálním fondem a státním rozpočtem České republiky v rámci operačního programu Vzdělávání pro konkurenceschopnost.

© 2013 Stano Pekár, Kateřina Kintrová
Cover © 2013 Visual Agency Prague, Stano Pekár
Design © 2013 Stano Pekár
© 2013 Masarykova univerzita

ISBN 978-80-210-5974-0



Obsah

1	Úvod	1
2	Přehled základních funkcí	3
3	Odhad velikosti populace	11
4	Diskrétní růst populace nezávislý na hustotě	15
5	Kontinuální růst populace nezávislý na hustotě	19
6	Klíčové faktory	23
7	Model kladení	27
8	Demografie věkově strukturované populace	31
9	Analýza věkově strukturované populace	35
10	Analýza stadiově strukturované populace	41
11	Lineární teplotní model	45
12	Nelineární teplotní model	49
13	Diskrétní růst populace závislý na hustotě	53
14	Trvale udržitelný lov	59
15	Prostorové rozmístění populace	63
16	Šíření populace v prostoru	67
17	Dynamika metapopulačních struktur	71
18	Šířka niky	75
19	Odhady parametrů modelu kompetice	79
20	Mezidruhová kompetice	85
21	Funkční odpověď	91
22	Numerická odpověď	95
23	Model predátor–kořist	99
24	Model intraguilidové predace	103
25	Model parazitoid–hostitel	107
26	Model patogen–hostitel	111
27	Projekty	117
	Doporučená a použitá literatura	121
	Rejstřík	125



Úvod

Tato učebnice slouží jako cvičební skripta k předmětu Cvičení z populační ekologie živočichů přednášené na Přírodovědecké fakultě Masarykovy univerzity. V praxi se s populační ekologií setkáváme v různých odvětvích, jako je ochrana druhů, biologický boj proti škůdcům, epidemiologie nebo lov hospodářsky významných druhů. Je založena na aplikaci matematických postupů při řešení praktických problémů. Proto je dobré si tyto postupy procvičit na konkrétních datech. A to je cílem této učebnice. Cvičební text obsahuje 24 příkladů, které jsou podrobně probírány v průběhu cvičení.

Řešení všech příkladů je založeno na použití softwaru. Některé jednodušší příklady lze vyřešit jen s papírem a tužkou. Většina příkladů je však složitějších a k řešení je třeba využít software. Zvolili jsme program s názvem R (R Development Core Team 2011), protože v něm lze vyřešit všechny příklady z této učebnice (alternativou může být MS Excel, ale ne pro všechny příklady). **R** je volně dostupné prostředí pro matematické modelování a statistické výpočty. Obsahuje nepřehledné množství metod a funkcí, a proto je to nejkompexnější volně dostupný software tohoto typu. Pro seznámení se s prostředím **R**, tj. instalací a jeho základním ovládním, doporučujeme nastudovat si kapitulu 2 z knihy Pekár & Brabec (2009). Pro osvěžení práce s maticemi odkazujeme na kapitolu 4 z knihy Pekár & Brabec (2012). Dále doporučujeme zopakovat si základy integrálního a diferenciálního počtu v rozsahu učiva pro střední školy (např. Hrubý & Kubát 2010). K řešení příkladů v této učebnici budete potřebovat tři extra balíčky příkazů, které je nutné doinstalovat. Jmenovitě jsou to deSolve, rootSolve a Rramas.

První kapitola, která následuje po úvodu, je teoretická a je věnována přehledu základních matematických funkcí a jejich vlastností. Některé z těchto funkcí jsou pak použity v příkladech. Důležité je pochopit chování funkcí a význam parametrů, abyste je dokázali používat správně. Pak následují příklady. Vybrali jsme takové, na něž můžete narazit ve vašem výzkumu nebo později v praxi. U každého příkladu je nejprve stručně popsána situace, poté jsou uvedena data a dále je připojen seznam otázek. V části Řešení je popsán postup a poskytnut prostor pro samostatné nalezení odpovědi na položené otázky. Tato část obsahuje výpis příkazů v syntaxi prostředí **R**, prázdné tabulky pro vepsání odhadnutých koeficientů a také prázdné grafy pro překreslení výsledků do učebnice. Ke konci většiny příkladů je Poznámka, která podává doplňkové informace k dané problematice. Syntaxe příkazů obsahuje zpravidla minimální množství argumentů, aby nebyly příliš dlouhé.

V několika kapitolách je použitý regresní (lineární, nebo nelineární) model. Chybí však posouzení významnosti odhadů parametrů a diagnostika výsledného odhadu. To proto, že cílem úloh není nalézt nejlepší model/odhad parametrů, ale pouze ukázat, jak na daná data vybraný model aplikovat. Při skutečné analýze je diagnostika nedílnou součástí nalezení správného výsledku. O tom, jak se diagnostika dělá, se lze dočíst v publikacích Pekára & Brabce (2009, 2012).

Na konci učebnice jsou zařazeny návrhy deseti krátkých experimentálních projektů, které jsou součástí cvičení. Projekty mají ukázat, jak překonat praktické problémy se studiem populací. Je v nich popsán doporučený postup, který je nutné doladit dle okamžitých podmínek. Projekty jsou vypracovávány ve skupinách, protože jsou časově náročné.

V závěru publikace naleznete seznam literatury, který zahrnuje jednak učebnice populační ekologie a jednak doporučené publikace, v nichž lze nalézt podrobnější popis té či oné metody.

V textu je použito několik typů fontů. Courier New pro příkazy v prostředí **R** a Times New Roman pro ostatní text. Courier New tučný označuje uživatelem zadávané příkazy a jejich argumenty, Courier New obyčejný pak názvy objektů nebo odpověď programu. Jména packages (balíčků) jsou podtržena. Názvy většiny objektů jsou v drtivé většině případů záměrně v angličtině, abychom se vyhnuli diakritice. Jako oddělovač desetinných míst je použita tečka, nikoliv čárka. Při značení parametrů budeme odhady parametrů značit stříškou. K výpočtům byla v tomto dílu použita verze **R** 2.13.0.

Na závěr bychom rádi poděkovali studentům a prof. MVDr. Emilu Tkadlecovi, CSc., za podnětné připomínky k textu, Ing. Radku Aulickému za ochotné poskytnutí organismů pro projekty a Mgr. Evě Líznarové za pomoc při sestavování projektů.

Prosinec 2012

*Stano Pekár
Kateřina Kintrová*



Přehled základních funkcí

V této kapitole si představíme několik základních matematických funkcí, jejich grafickou podobu a parametrický zápis. Soustředíme se hlavně na popis jejich chování vzhledem k hodnotám parametrů. Funkce mají v ekologii nezastupitelné místo, jak uvidíte v řešených příkladech. Uvědomte si, že existuje nekonečně mnoho funkcí. Ale ne všechny jsou užitečné. Podle pravidla parsimonie jsou nejužitečnější takové, které mají málo parametrů. Navíc je důležité, aby parametry měly biologickou interpretaci.

Odhady hodnot parametrů pro daná data závisí na metodě, kterou model fitujeme. Při použití modelu s lineární kombinací parametrů (tj. kde se parametry sčítají nebo odčítají) je situace snazší, protože jejich hodnoty příkaz lineární regrese (**lm**) automaticky dopočítá. Při použití metody nelineární regrese (**nls**) je nutné navrhnout přibližnou hodnotu každého parametru (startovací hodnotu), od které procedura hledá nejlepší odhad. Čím bližší startovací hodnoty parametrů navrhne, tím rychleji je algoritmus odhadne. To také znamená, že pokud bude startovací hodnota příliš vzdálená, procedura může najít odhady pro lokální extrém, který ovšem neodpovídá hledanému řešení, nebo odhady nepořídí vůbec a ohlásí chybu. Proto je nutné pochopit, co který parametr v dané funkci kontroluje. Startovací hodnoty lze většinou vyčíst z grafu pomyslné křivky procházející naměřenými hodnotami. Hodnoty parametrů, které nelze z grafu přímo odečíst, je nutné dopočítat nebo odhadnout iterativně.

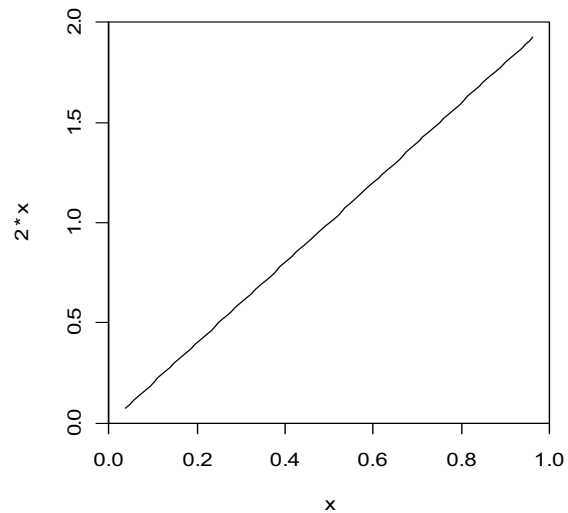
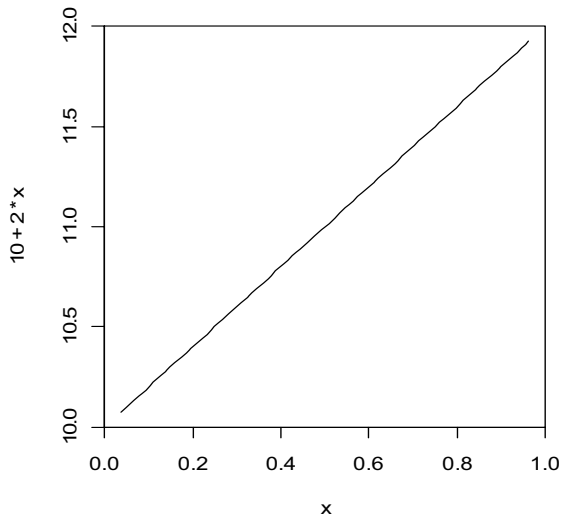
Pro vykreslení funkcí všelijakých tvarů zde použijeme univerzální příkaz **curve** s argumentem **xlim** (případně **ylim**) pro nastavení grafických mezí na osách x a y . Tyto argumenty jsme však z řady příkazů vynechali. Funkce vykreslíme pouze pro několik málo hodnot parametrů. Čtenář si pak může vykreslit další pro jiné hodnoty parametrů. Na závěr kapitoly si ukážeme nástroje k vyšetřování průběhu funkcí.

Byť je kreslení funkcí v prostředí **R** snadné a rychlé, pro zvědavé čtenáře doporučujeme internetovou stránku s interaktivními grafy, kde můžete parametry funkcí měnit průběžně. Naleznete ji na adrese http://www.karlin.mff.cuni.cz/katedry/kdm/diplomky/jaroslav_richter/ (je třeba mít nainstalován překladač jazyka JAVA).

▲ Lineární funkce

Suverénně nejpoužívanějším modelem je lineární závislost daná vztahem $y = a + bx$. Zde parametr a udává průsečík (Intercept), tedy bod, ve kterém přímka protíná osu y , když $x = 0$. Parametr b určuje sklon přímky, přesněji tangentu úhlu, který svírá přímka s osou x . Je-li b kladné, přímka roste, je-li b záporné, přímka klesá. Speciálním případem lineárního modelu je přímka procházející nulou ($a = 0$): $y = bx$.

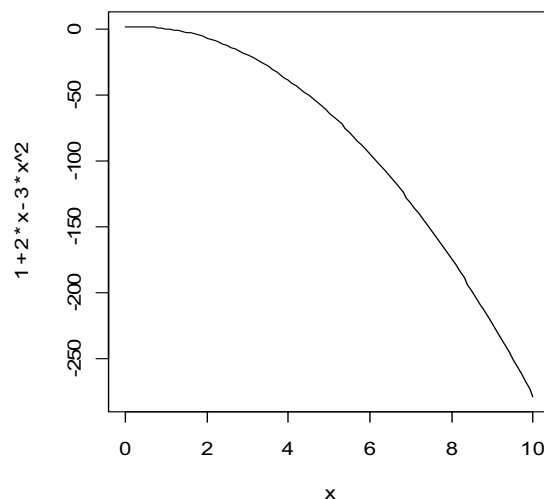
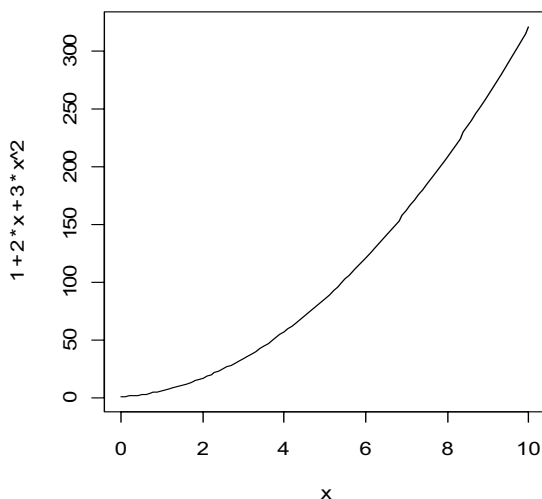
```
> curve (10+2*x)
> curve (2*x)
```



Polynomická funkce

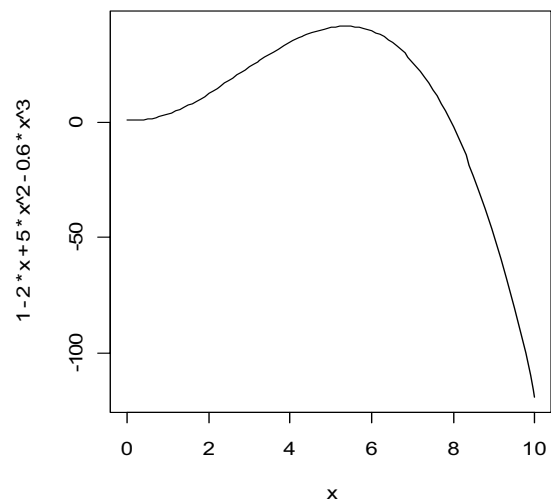
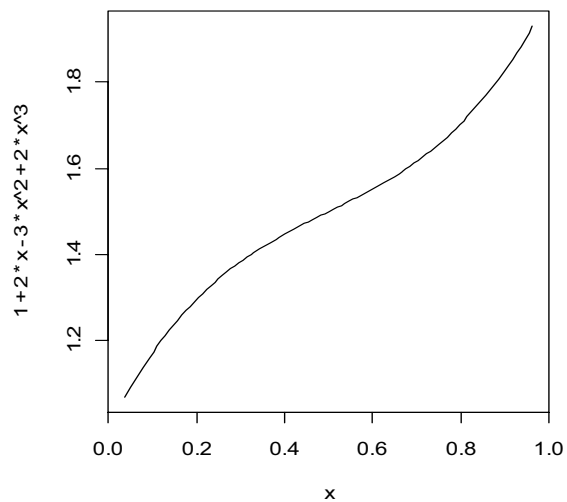
Tato funkce je rozšířením lineárního modelu o polynomické členy (další mocniny x). Jejím výsledkem je plastická křivka s mnoha přitažlivými vlastnostmi, a proto je hojně užívána v mnoha situacích. Kvadratická funkce má tvar $y = a + bx + cx^2$, ve kterém parametry a a b mají stejné vlastnosti jako v lineární funkci. Parametr c udává sílu zakřivení a jeho znaménko směr zakřivení. Pokud je $c > 0$, bude se křivka zakřivovat nahoru, pokud je $c < 0$, bude se zakřivovat dolů.

```
> curve(1+2*x+3*x^2, xlim=c(0,10))
> curve(1+2*x-3*x^2)
```



Kubický model zahrnuje i třetí mocninu: $y = a + bx + cx^2 + dx^3$. Parametr d udává sílu zakřivení a jeho znaménko směr zakřivení. Střídání znamének před parametry produkuje zvlněný tvar funkce.

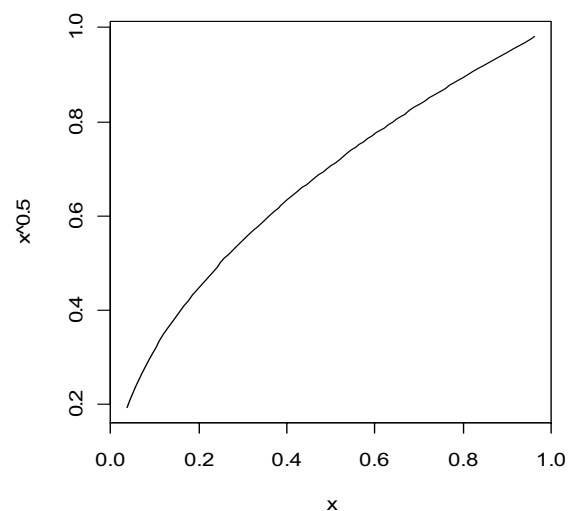
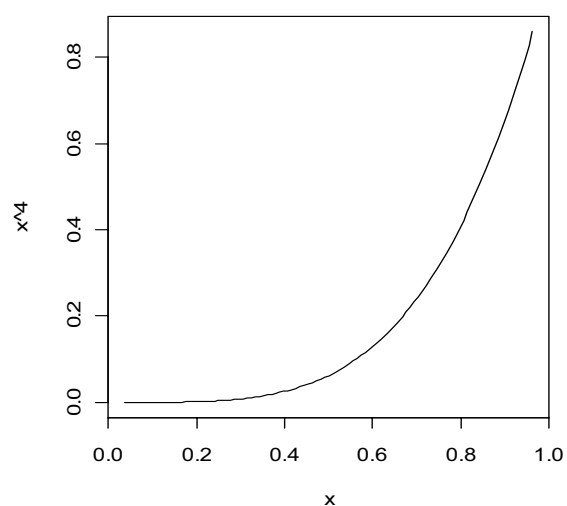
```
> curve(1+2*x-3*x^2+2*x^3)
> curve(1-2*x+5*x^2-0.6*x^3)
```



▲ Mocninná funkce

Mocninná funkce s parametrem v exponentu $y = x^b$ se používá pro jednoduchou aproximaci geometrického růstu např. početnosti populace, kde b určuje rychlost růstu a je typicky > 1 . Zápis funkce můžeme rozvinout o další parametry: $y = a(x-c)^b + d$. Parametr c posunuje křivkou podél osy x , parametr a násobí výslednou hodnotu (tím zrychluje nebo zpomaluje růst funkce) a parametr d posunuje celou křivkou podél osy y . Parametr b může nabývat také hodnot mezi 0 a 1 – pak mluvíme o odmocninné funkci, která má jiný tvar.

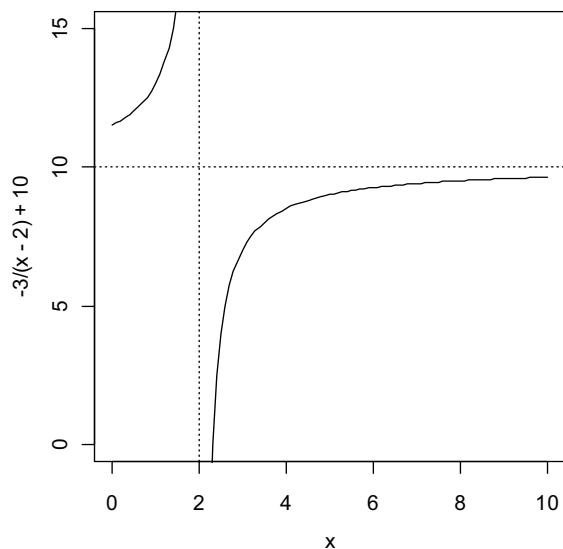
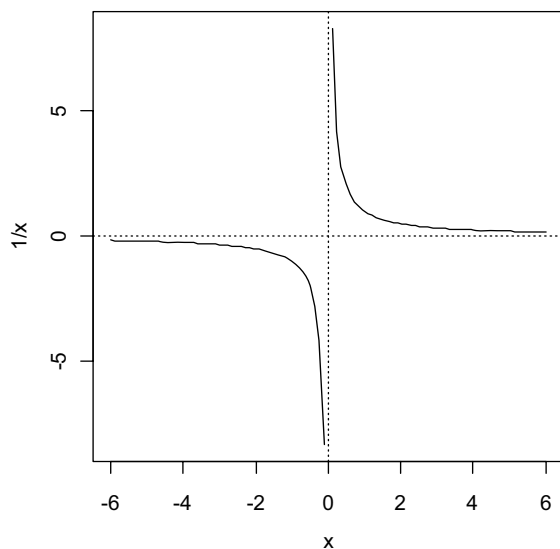
- > `curve(x^4)`
- > `curve(x^0.5)`



Je-li exponent záporný, jedná se o funkci lineární lomenou. Funkce $y = a + \frac{b}{x+c}$ popisuje asymptotický růst nebo pokles k nějaké hodnotě. Grafem této funkce je hyperbola se středem v bodě $[-c, a]$. Parametr c posunuje křivkou podél osy x a definuje tak svislou asymptotu, parametr a posunuje křivku podél osy y a definuje tak vodorovnou asymptotu. Parametr b

určuje rychlost zakřivení funkce a jeho znaménko klesání nebo růst funkce na intervalu $(-c, \infty)$. Použijeme-li vyšší mocniny x , mluvíme o funkci lomené.

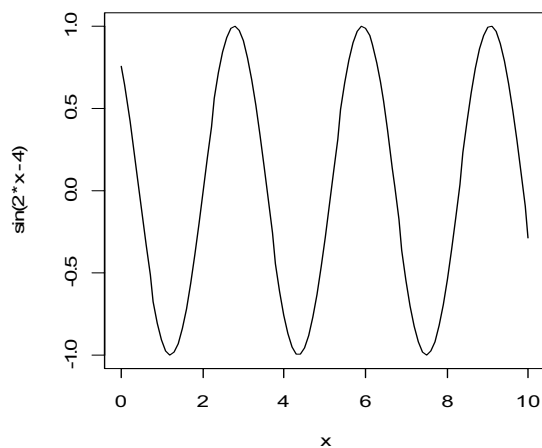
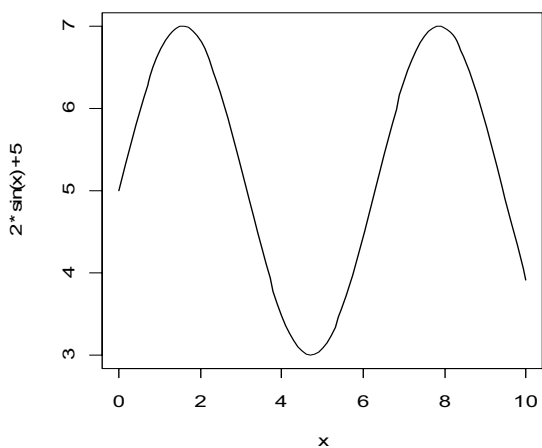
```
> curve(1/x, xlim=c(-6,6))
> curve(-3/(x-2)+10)
```



▲ Goniometrické funkce

Pokud se měřené hodnoty opakují v pravidelných cyklech, jako např. teplota, lze je modelovat trigonometrickými funkcemi. Obecná sinová funkce $y = a \sin(b(x-c)) + d$ má čtyři parametry: a určuje výšku amplitudy, b definuje délku periody ($|b| > 1$ periodu zkracuje, $|b| < 1$ prodlužuje), c posouvá křivku podél osy x , zatímco d podél osy y .

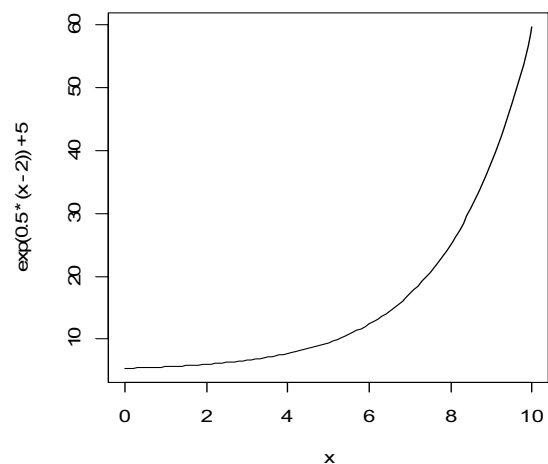
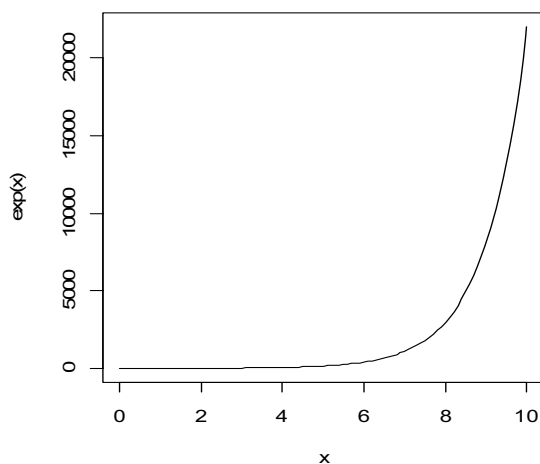
```
> curve(2*sin(x)+5)
> curve(sin(2*x-4))
```



▲ Exponenciální funkce

Na první pohled jde o obdobu funkce mocninné, ovšem rychlost růstu či poklesu křivky je mnohem vyšší. Exponenciální funkce má x v exponentu: $y = a^x$, přičemž základ a je reálné kladné číslo různé od jedničky. Používá se pro popis jevů, které se s rostoucím x velmi rychle zvětšují nebo zmenšují. Přírozená exponenciální funkce v obecném tvaru $y = ae^{b(x-c)} + d$ má 4 parametry ovlivňující průběh křivky: parametr c posunuje křivkou podél osy x , b definuje rychlost zakřivení funkce a jeho znaménko jako rostoucí nebo klesající tendenci, parametr a dále násobí výslednou hodnotu a parametr d posunuje celou křivkou podél osy y .

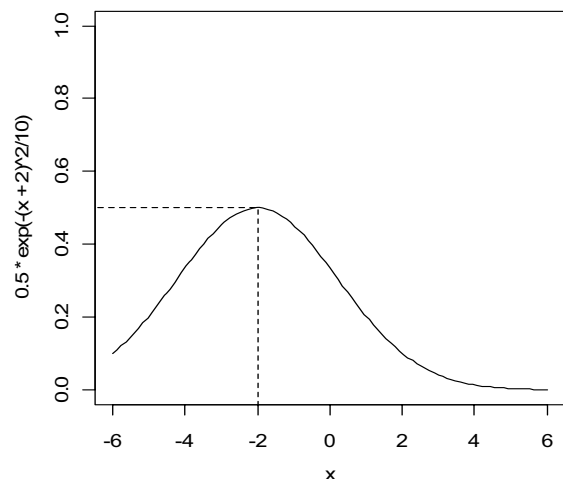
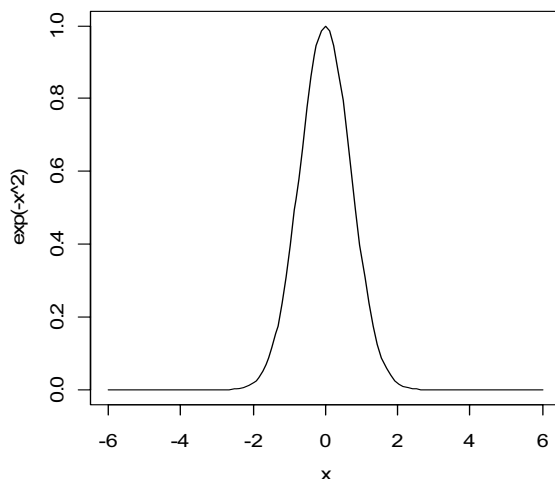
- > `curve (exp (x))`
- > `curve (exp (0.5* (x-2)) +5)`



Snad nejznámější aplikací exponenciální funkce v biologii je Gaussova funkce. V základním tvaru vypadá takto: $y = e^{-x^2}$. Pomocí obvyklé čtveřice parametrů získáme flexibilní formu:

$y = ae^{-\frac{(x-c)^2}{b}} + d$, kde a udává výšku vrcholu, b souvisí se šířkou kopce, c definuje pozici vrcholu na ose x a d posunuje celou křivkou podél osy y .

- > `curve (exp (-x^2))`
- > `curve (0.5*exp (- (x+2) ^2/10))`



Další formy exponenciálních funkcí si představíme v několika příkladech, kde si podrobněji popíšeme jejich vlastnosti.

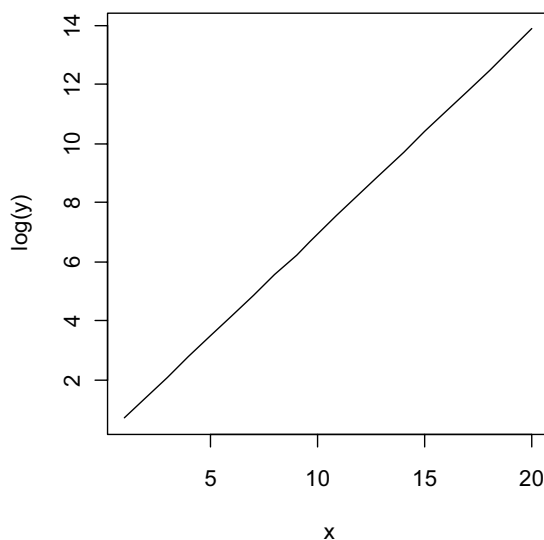
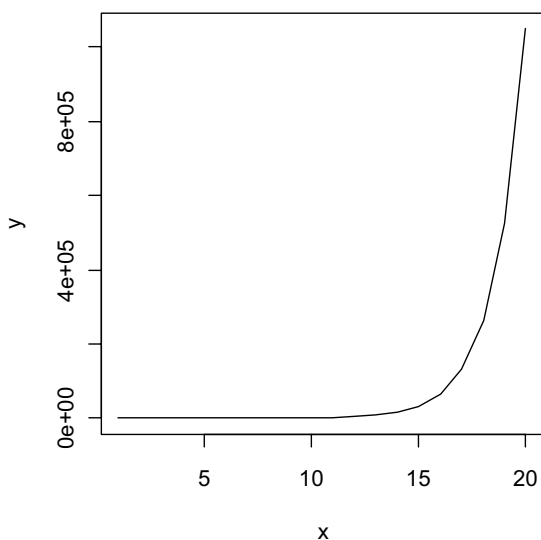
▲ Logaritmická funkce

Tuto funkci používáme nejčastěji v základním tvaru $y = \log_a(x)$, kde $x > 0$, a označuje základ logaritmu. Je to reálné číslo větší než nula a různé od jedničky. Logaritmická funkce je inverzní k funkci exponenciální, proto ji často používáme v případech, kdy studované hodnoty narůstají exponenciálně a my je chceme vyrovnat, tedy zlinearizovat. Běžné značení $\ln(x)$ pro přirozený logaritmus a $\log(x)$ pro desítkový logaritmus není v prostředí **R** zavedené. Tam se přirozený logaritmus zapíše jako `log(x)` a desítkový logaritmus jako `log10(x)`. Obecný logaritmus o základu a se zapíše jako `log(x, a)`.

Předvedeme si linearizaci na jednoduchém příkladu:

$$y = 2^x \quad \rightarrow \quad \ln(y) = \ln(2^x) = x \ln(2) = 0.69x$$

```
> x <- 1:20
> y <- 2^x
> plot(y~x, type="l")
> plot(log(y)~x, type="l")
```

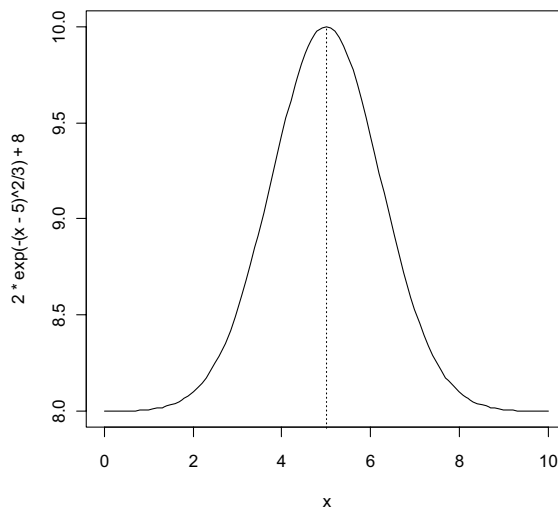


▲ Vyšetřování průběhu funkce

Přesný popis tvaru funkce je důležitý pro různé aplikace, jak později uvidíte. Zejména nás budou zajímat tyto dvě vlastnosti: průsečíky se souřadnými osami a lokální extrémů. Průsečík s osou y získáme dosazením hodnoty $x = 0$. Průsečík s osou x získáme řešením rovnice $f(x) = 0$, tedy pro jaké x je výsledek roven nule?

Lokální maximum nebo minimum funkce zjistíme tak, že spočítáme nulové body (kořeny) první derivace funkce, tedy $f'(x) = 0$. Nalezení první derivace funkce není pro nematematicky vzdělaného člověka snadné. Naštěstí to lze v programu **R** hravě zvládnout. Nejprve definujeme tvar funkce pomocí příkazu **expression**, pak jej příkazem **D** zderivujeme podle x , což uvedeme do uvozovek, a užitím příkazu **uniroot.all** z balíčku **rootSolve** nalezneme kořeny první derivace. Postup si ukážeme na Gaussově funkci s vrcholem $x = 5$.

```
> y <- expression(2*exp(-(x-5)^2/3)+8)
> D(y,"x")
- (2 * (exp(-(x - 5)^2/3) * (2 * (x - 5)/3)))
> library(rootSolve)
> uniroot.all(function(x) -(2*(exp(-(x-5)^2/3)*(2*(x-5)/3))),lower=0,
+ upper=10)
[1] 5
```





Odhad velikosti populace

Popis

V několika místnostech jedné budovy byla sledována početnost švábů v průběhu 4 dnů pomocí metody zpětného odchyty označených jedinců. Švábi byli odchyceni do pastí s návnadou. Každý den byli švábi v pastech sečtení a označeni barvou (každý den jinou). Všichni živí jedinci byli následně vypuštěni.

Data

Zjištěné hodnoty jsou uspořádány v následující tabulce:

Den odchyty i	Počet odchycených n_i	Počet vypuštěných a_i	Počet znovu odchycených (r_{ij}) v den i a označených v den j		
			r_{i1}	r_{i2}	r_{i3}
1	60	58			
2	125	124	15		
3	154	150	5	38	
4	189	187	9	20	45

Úkoly

- 1/ Odhadněte velikost populace a její směrodatnou odchylku pro každý den za předpokladu, že populace je uzavřená, tj. nemůže migrovat mezi budovami.
- 2/ Odhadněte velikost populace pro každý den za předpokladu, že populace je otevřená, tj. jedinci mohou migrovat mezi budovami.
- 3/ Pro oba předpoklady spočítejte průměrnou populační početnost švábů.

Řešení

- 1/ Pro odhad velikosti uzavřené populace použijte upravený Petersen-Lincolnův odhad (Chapman 1951):

$$\hat{N}_i = \frac{(a_{i-1} + 1)(n_i + 1)}{r_{i(i-1)} + 1} - 1 \text{ pro } i\text{-tý den}$$

Můžete spočítat odhady pro všechny 4 dny? Zdůvodněte, proč nemůžete:

.....

Spočtěte odhady:

```
> N2 <- (58+1) * (125+1) / (15+1) - 1; N2
> N3 <- (124+1) * (154+1) / (38+1) - 1; N3
> N4 <- (150+1) * (189+1) / (45+1) - 1; N4
```

Do tabulky запиšte výsledky odhadů:

den	N	SD
2		
3		
4		
průměr		

Nyní spočtěte odhady směrodatných odchylek, SD , pro odhady velikosti populace podle vzorce:

$$SD = \sqrt{\frac{(a_{i-1} + 1)(n_i + 1)(a_{i-1} - r_{i(i-1)})(n_i - r_{i(i-1)})}{(r_{i(i-1)} + 2)(r_{i(i-1)} + 1)^2}}$$

```
> sqrt(((58+1) * (125+1) * (58-15) * (125-15)) / ((15+2) * (15+1)^2))
> sqrt(((124+1) * (154+1) * (124-38) * (154-38)) / ((38+2) * (38+1)^2))
> sqrt(((150+1) * (189+1) * (150-45) * (189-45)) / ((45+2) * (45+1)^2))
```

Výsledky запиšte do tabulky výše.

2/ Pro odhad velikosti otevřené populace použijte Jolly-Seberův model (Jolly 1965):

$$\hat{N}_i = \frac{M_i n_i}{r_{i\bullet}} \text{ pro } i\text{-tý den,}$$

$$\text{kde } r_{i\bullet} = \sum_{j=1}^{i-1} r_{ij}, M_i = \frac{a_i Z_i}{R_i} + r_{i\bullet}, Z_i = \sum_{k=i+1}^n \sum_{j=1}^{i-1} r_{kj}, R_i = \sum_{k=i+1}^n r_{ki}$$

a n je počet všech odchytných dnů.

Spočtěte hodnoty $r_{i\bullet}$, R_i a Z_i pro každý den a запиšte do následující tabulky:

$i \setminus j$	n_i	a_i	1	2	3	$r_{i\cdot}$
1	60	58				
2	125	124	15			
3	154	150	5	38		
4	189	187	9	20	45	
R_i						
Z_i						

Nyní spočítejte odhady pro dny 2 a 3 podle vzorců uvedených výše:

```
> M2 <- 124*14/58+15; M2
> M3 <- 150*29/45+43; M3
> No2 <- M2*125/15; No2
> No3 <- M3*154/43; No3
```

Do tabulky запиšte výsledky odhadů \hat{M}_i a \hat{N}_i :

den	M	N
2		
3		
průměr		

3/ Průměrnou velikost populace pro oba odhady spočítejte jako aritmetický průměr z jednotlivých dnů příkazem **mean**:

```
> mean(c(N2, N3, N4))
> mean(c(No2, No3))
```

Výsledky запиšte do tabulek výše.

Poznámka

V prostředí **R** je dostupných hned několik balíčků ([BTSPAS](#), [capwire](#), [CARE1](#), [Distance](#), [mra](#), [mrds](#), [PL.popN](#), [Rcapture](#), [sear](#), [SPACECAP](#)), s jejichž pomocí lze sofistikovaně odhadnout velikost populace a další jejich statistiky (demografické parametry, hustotu apod.). Příkazy pro výpočet odhadů v těchto balíčcích však vyžadují jedinečné (nezaměnitelné) označení jedinců.

4

Diskrétní růst populace nezávislý na hustotě

▲ Popis

Populace ploštic byla monitorována jednou ročně na jaře po dobu deseti let. Na vybrané lokalitě byla vymezena plocha 100 m^2 , která byla prosmýkána. Byl zjištěn počet všech odchycených ploštic, juvenilních i adultních. Ploštice pak byly navraceny zpátky. Stejný postup se opakoval každý rok.

▲ Data

V průběhu 10 let byly zaznamenány tyto početnosti (N) ploštic:

Rok	N
1	160
2	154
3	168
4	172
5	170
6	169
7	176
8	188
9	185
10	194

▲ Úkoly

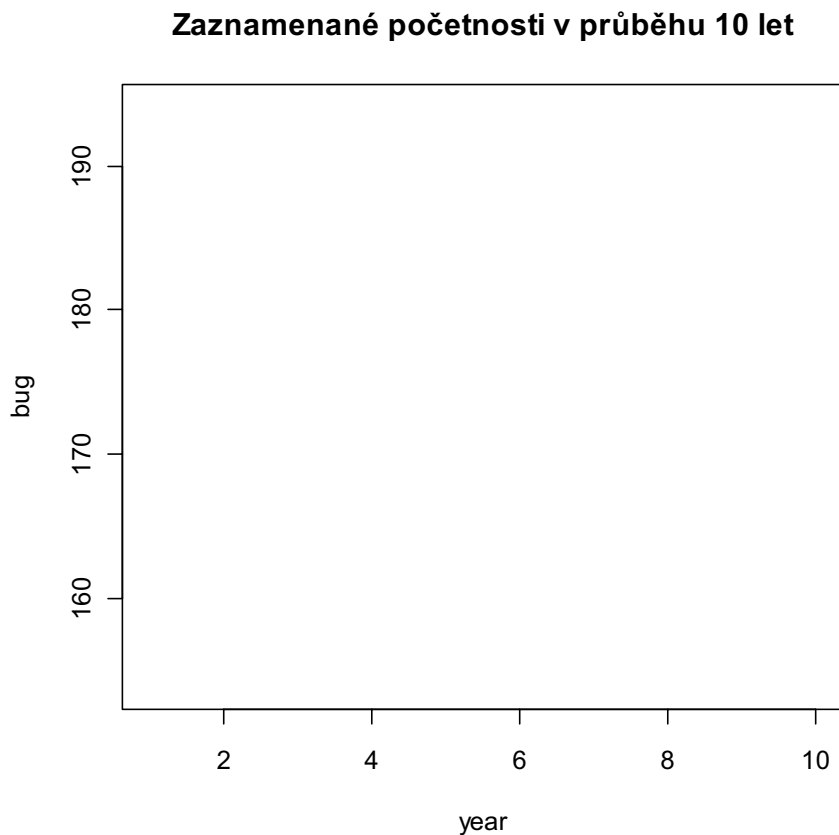
- 1/** Vytvořte graf početnosti populace ploštic v čase. Spočítejte míru populačního růstu pro každý rok a průměrnou míru růstu.
- 2/** Zjistěte, jak se bude měnit početnost populace ploštic v průběhu dalších 10 let, pokud bychom uvažovali o konstantní průměrné míře populačního růstu a počáteční početnosti 90 jedinců.
- 3/** Zjistěte, jak by se měnila početnost populace v průběhu 20 let, kdyby míra populačního růstu byla proměnlivá a počáteční početnost populace by měla 100 jedinců.

▲ Řešení

1/ Zaznamenané početnosti populace uložte do vektoru `bug`. Do spojnicového grafu vynesete závislost početnosti na čase pomocí příkazu `plot`:

```
> bug <- c(160,172,188,154,176,185,168,194,170,169)
> plot(bug, type="b", xlab="year")
```

Překreslete graf do sešitu.



Mění se velikost populace v průběhu 10 let? Roste, nebo klesá?

.....

Ploštice se rozmnožují pouze jednou za sezónu, proto se pro popis jejich populačního růstu hodí diskrétní model:

$$N_t = N_{t-1}\lambda_t$$

Odhad meziroční míry populačního růstu, λ_t , zjistíte úpravou tohoto vzorce:

$$\lambda_t = \frac{N_t}{N_{t-1}}$$

Odhady vložte do vektoru `lambda`.

```
> lambda <- bug[-1]/bug[-10]; lambda
```


Kolik z odhadnutých hodnot λ_t je větších a kolik menších než 1?

větších	menších

Průměrnou hodnotu míry populačního růstu, $\bar{\lambda}$, spočtete podle vzorce pro geometrický průměr a vložte do objektu L:

$$\bar{\lambda} = \left(\prod_{t=1}^T \lambda_t \right)^{\frac{1}{T}} = (\lambda_1 \lambda_2 \dots \lambda_T)^{\frac{1}{T}}$$

```
> L <- prod(lambda)^(1/9); L
```

Průměrná hodnota $\bar{\lambda}$ je

2/ K simulaci změny velikosti populace s konstantní mírou populačního růstu v průběhu dalších 10 let použijte diskretní model pro exponenciální růst populace:

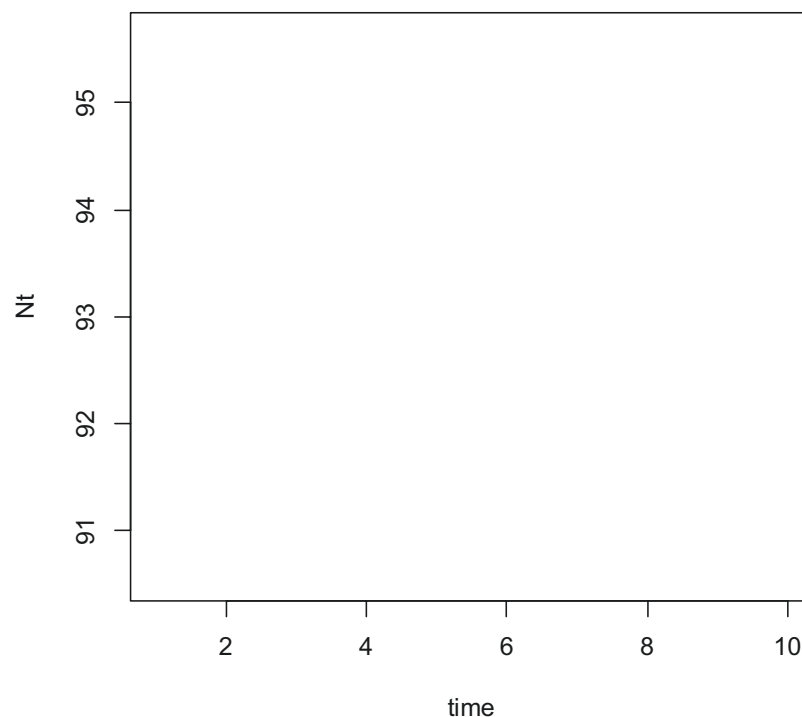
$$N_t = N_0 \bar{\lambda}^t$$

Vytvořte vektor `time` s hodnotami 1 až 10 a nastavte počáteční počet jedinců 90. Výsledky simulace vložte do vektoru `Nt`.

```
> time <- 1:10
> Nt <- 90*L^time
> plot(time,Nt,type="b")
```

Překreslete graf do sešitu.

Simulovaná početnost v průběhu 10 generací



Čekali jste, že populace bude růst? Odůvodněte proč:

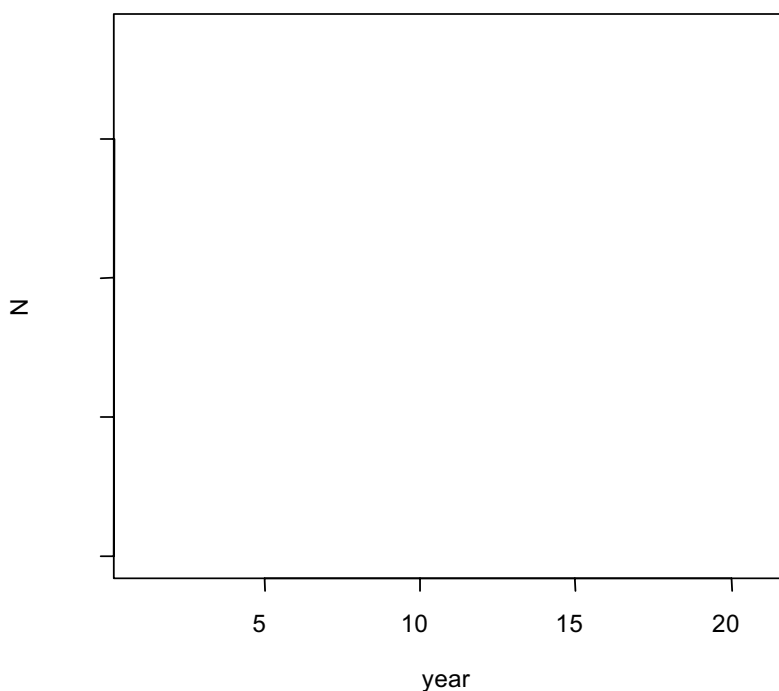
.....

3/ Nyní budete simulovat populační dynamiku jinak. Míra populačního růstu λ se bude náhodně měnit. Z prvního grafu jste viděli, že náhodná změna míry populačního růstu je přirozená. K simulaci použijte předchozí model diskrétního růstu, ve kterém λ nebude konstantní, ale bude náhodně vybírána z λ_t (`lambda`) příkazem `sample`. Počáteční početnost vložte do vektoru `N` a simulaci proveďte příkazem `for`.

```
> sim <- sample(lambda,20,replace=T)
> N <- numeric(21)
> N[1] <- 100
> for(t in 1:20) N[t+1] <- N[t]*sim[t]
> plot(1:21,N,type="b",xlab="year")
```

Překreslete graf do sešitu.

Simulovaná početnost v průběhu 20 generací



Je výsledkem simulace monotónní růst, nebo pokles velikosti populace? Odůvodněte, proč to tak je?

.....

.....

Jaká je velikost nasimulované populace po 20 letech?

Kontinuální růst populace nezávislý na hustotě

Popis

Velikost populace roztočů byla zaznamenávána v třídním intervalu po dobu jednoho měsíce. Na počátku byla skupina roztočů o neznámé početnosti vložena do nádoby s moukou a umístěna do klimaboxu se stálou teplotou a vlhkostí. Každý třetí den byla mouka proseta a byl stanoven počet všech jedinců bez ohledu na vývojové stadium. Poté byli všichni jedinci vráceni zpět do nádoby.

Data

V průběhu měsíce byly zaznamenány tyto početnosti (N):

Den	N
3	165
6	145
9	139
12	125
15	105
18	101
21	88
24	81
27	73
30	69

Úkoly

- 1/ Vytvořte graf závislosti početnosti roztočů na čase. Odhadněte hodnotu vnitřní míry růstu populace a počáteční početnost v čase 0. Zjistěte, za jakou dobu (ve dnech) se populace zmenší na polovinu, za předpokladu odhadnuté míry růstu.
- 2/ Simulujte růst populace po dobu 5 týdnů s počáteční početností 69 jedinců a odhadem vnitřní míry růstu z předchozí otázky.
- 3/ Spočítejte odhad vnitřní míry růstu populace, pokud znáte pouze počáteční (165) a konečnou velikost (69) populace.

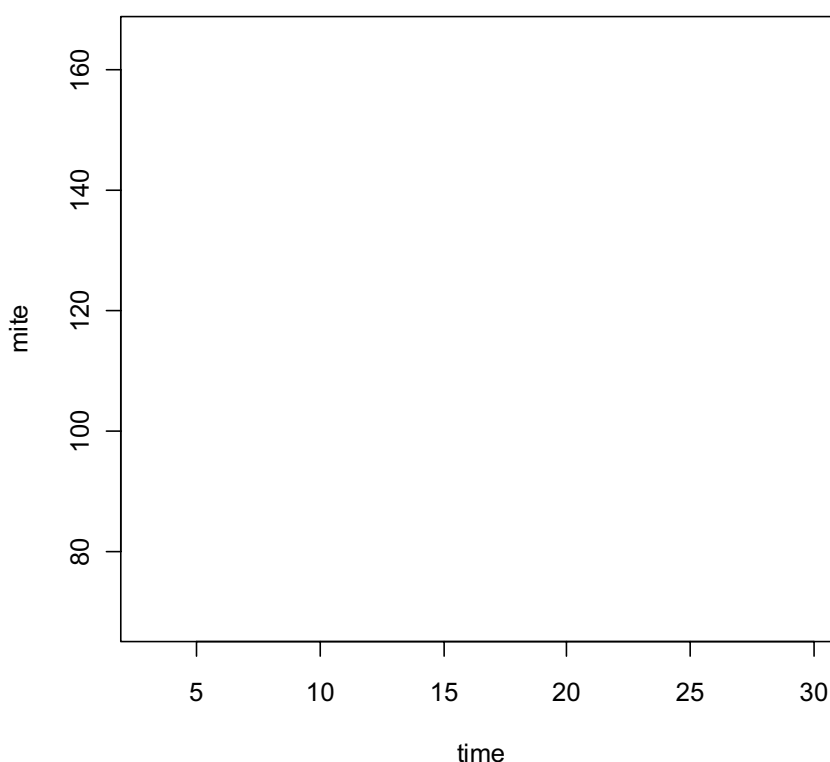
▲ Řešení

1/ Početnosti vložte do vektoru s názvem `mite` a čas do vektoru `time`. Zaznamenané početnosti populace vynesete do spojnicového grafu pomocí příkazu `plot`. Čas počítáme od třetího dne.

```
> mite <- c(165,145,139,125,105,101,88,81,73,69)
> time <- seq(from=3,to=30,by=3)
> plot(time,mite,type="b")
```

Překreslete graf do sešitu.

Změna početnosti v průběhu měsíce



Kontinuálnímu růstu populace roztočů dobře odpovídá kontinuální exponenciální model:

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

Hodnotu vnitřní míry růstu izolované populace zjistíte linearizací tohoto vztahu:

$$\ln(N_t) = \ln(N_0) + rt, \text{ kde označíte } N_0 = e^{\hat{\alpha}} \text{ a } r = \hat{\beta}$$

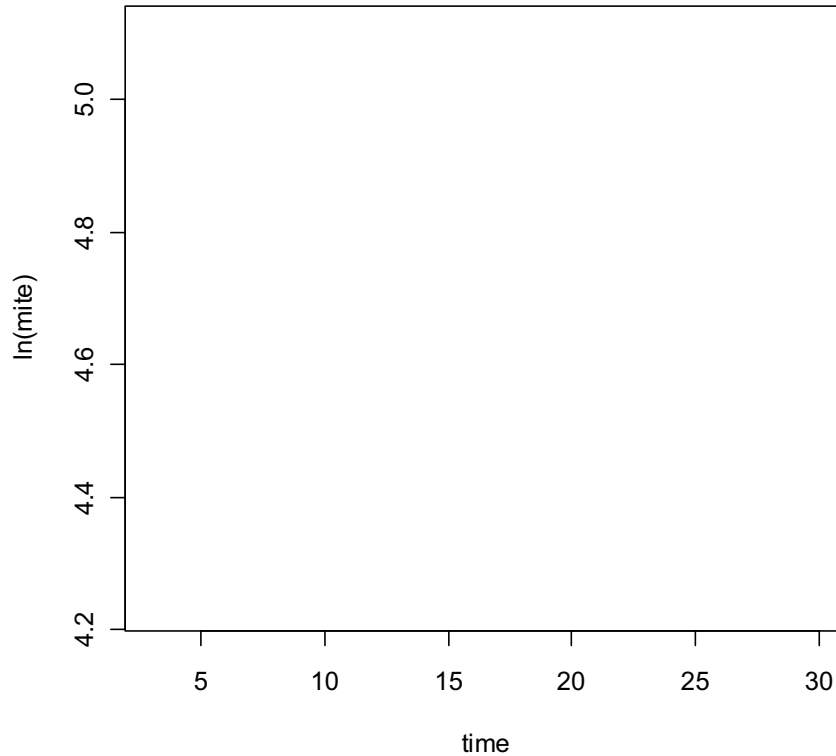
Závislost zlogaritmovaných hodnot N_t na čase t vynesete do grafu a hodnoty parametrů lineárního vztahu odhadnete pomocí lineární regrese, příkaz `lm`. Odhady parametrů zjistíte příkazem `coef`.

```
> lmi <- log(mite)
> plot(time,lmi,ylab="ln(mite)")
```

```
> m <- lm(lmi~time)
> coef(m)
```

Překreslete graf do sešitu včetně regresní přímky.

Logaritmus početnosti v průběhu měsíce



Zapište rovnici přímky:

Jaký je odhad hodnoty r ? $\hat{r} = \dots\dots\dots$

Jaký je odhad počáteční velikosti? To zjistíte přepočtem hodnoty průsečíku na původní škálu.

```
> exp(5.1991688)
```

$\hat{N}_0 = \dots\dots\dots$

Pokud velikost populace klesla na polovinu, lze levou stranu rovnice exponenciálního růstu nahradit zlomkem: $N_t = \frac{N_0}{2}$. Úpravou rovnice pak vyjádříte čas t , kdy tento okamžik nastane:

$$\frac{N_0}{2} = N_0 e^{rt} \rightarrow \frac{1}{2} = e^{rt} \rightarrow t = \frac{\ln(0.5)}{r}$$

```
> log(0.5)/-0.0332169
```

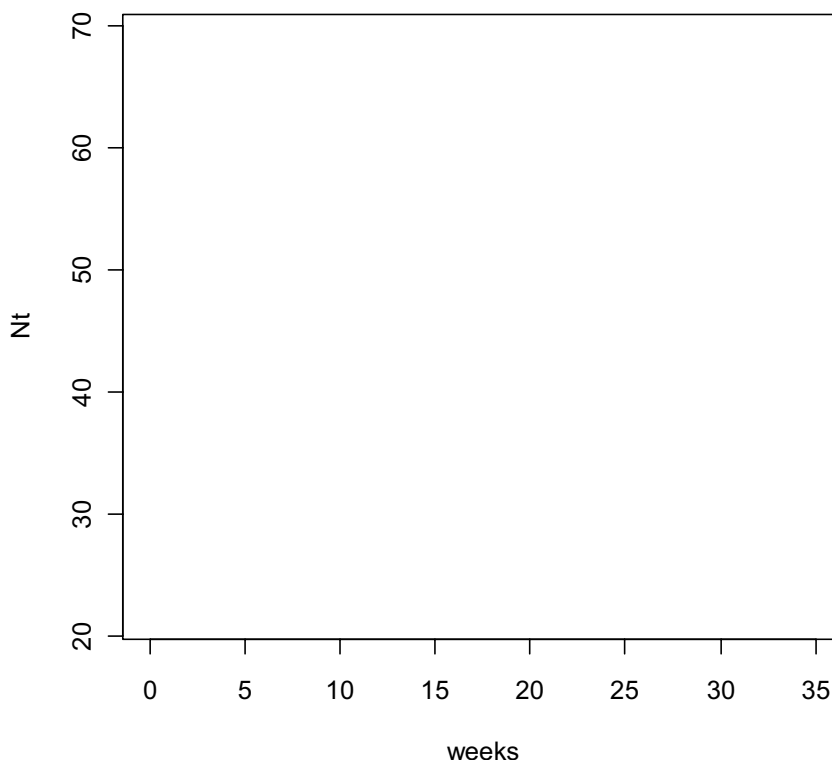
Populace se zmenší na polovinu za dnů.

2/ K simulaci použijte model exponenciálního růstu s počáteční početností 69 jedinců a vnitřní mírou růstu odhadnutou výše. Výsledky simulace uložte do vektoru N_t . Do vektoru s názvem `weeks` vložte 35 dnů:

```
> weeks <- 0:35
> Nt <- 69*exp(-0.033*weeks)
> plot(weeks, Nt, type="b")
```

Překreslete graf do sešitu.

Simulovaná změna početnosti v průběhu 5 týdnů



3/ Odhad vnitřní míry růstu pouze ze dvou měření, 3. a 30. den, spočtete úpravou vztahu pro logaritmovaný exponenciální růst, tj. vyjmutím r na levou stranu:

$$r = \frac{\ln(N_{30}) - \ln(N_3)}{t}$$

```
> (log(69) - log(165)) / 27
```

Odhad vnitřní míry růstu, r , je

▲ Poznámka

Odhad parametrů z časové řady je zpravidla zatížen autokorelací, proto ke správnému odhadu parametrů by místo obecného lineárního modelu měl být aplikován model třídy GLS nebo GEE (viz Pekár & Brabec 2012).

6 Klíčové faktory

▲ Popis

Ve vybraném biotopu byla po dobu několika generací sledována populace obaleče. Pro každou generaci byla stanovena mortalita všech stadií a její příčiny. Ze zjištěných dat byly následně odhadnuty modely závislosti síly k -hodnot na početnosti populace v daném roce.

▲ Data

V jednom roce byly zjištěny následující početnosti (N) stadií (x). V tabulce jsou uvedeny spolu s názvem faktoru způsobujícího největší mortalitu:

Stadium (x)	N	Faktor
Vajíčka	562	přezimování
Larvy	240	parazitoidi
Kukly	112	predátoři
Dospělci	64	

Výsledkem několikaletého pozorování byly zjištěny tyto odhady lineárních modelů k_x na $\log_{10}(N_x)$:

přezimování:	$k_V = 0.48 - 0.04 \log(N_V)$
parazitoidi:	$k_L = 0.55 - 0.09 \log(N_L)$
predátoři:	$k_K = 0.30 - 0.03 \log(N_K)$

▲ Úkoly

- 1/ Spočítejte k -hodnoty pro všechny faktory.
- 2/ Nasimulujte změnu velikosti populace po dobu 10 let, když víte, že poměr pohlaví je 1 : 1, průměrná plodnost samic je 17 vajíček a počet vajíček v daném roce je 562.

▲ Řešení

1/ Odhady k -hodnot spočtěte podle vztahu:

$$k_x = \log(N_x) - \log(N_{x+1}) = \log\left(\frac{N_x}{N_{x+1}}\right)$$

> $\log_{10}(562/240)$

> $\log_{10}(240/112)$

> $\log_{10}(112/64)$

Odhadnuté hodnoty zaznamenejte do tabulky:

k_V	
k_L	
k_K	

Který faktor způsobil největší mortalitu?

2/ Analyticky odvoďte model pro početnost dospělců (N_D), který bude vycházet z početnosti vajíček (N_V) a ve kterém budou zakomponovány všechny tři lineární modely pro k -hodnoty. Výsledný model je ve tvaru:

$$\log N_D = b + a \log N_V \quad \rightarrow \quad N_D = 10^{\{b+a \log N_V\}}$$

Zapište tvar výsledného modelu:

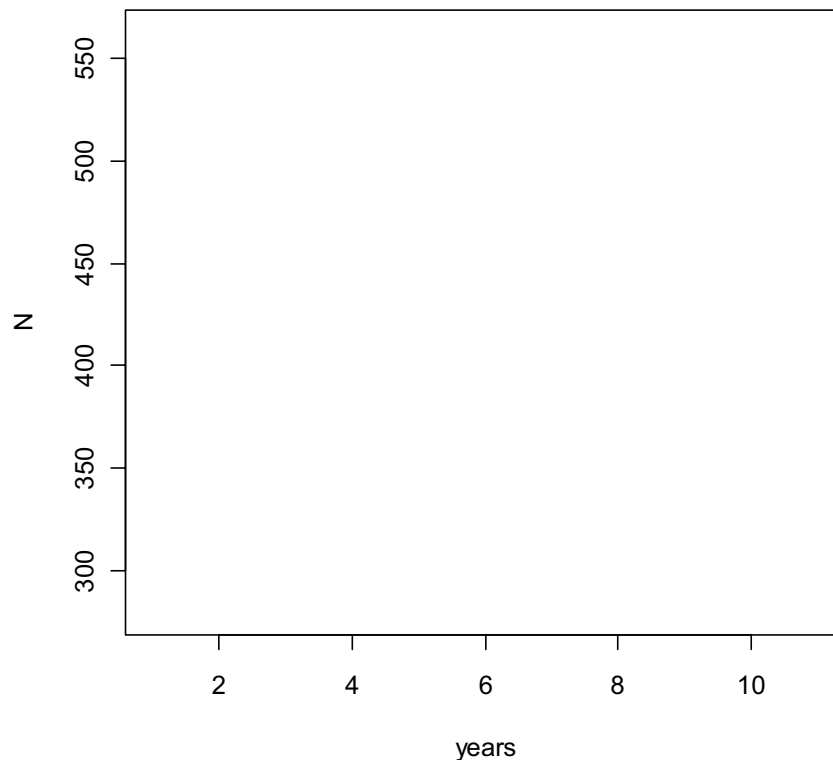
.....

Nasimulujte populační dynamiku s použitím výše uvedeného modelu po dobu 10 let (generací). Tento model nezohledňuje poměr pohlaví ani plodnost samic, proto je třeba tyto dva parametry do modelu zakomponovat. Vytvořte vektor N s délkou 11 elementů a do jeho první pozice vložte 562 jakožto počáteční počet vajíček. Pak příkazem **for** proveďte simulaci. Výsledek simulace zobrazte graficky pomocí příkazu **plot**.

```
> N <- numeric(11)
> N[1] <- 562
> for(t in 1:10) N[t+1] <- 10^(-1.405+1.168*log10(N[t]))/2*17
> plot(1:11,N,type="b",xlab="years")
```

Překreslete graf do sešitu.

Simulovaná změna početnosti po dobu 10 let



Je nárůst nebo pokles populace monotónní? Odůvodněte, proč je nebo není.

.....

7 Model kladení

▲ Popis

Mandelinky kladou vajíčka v různě velikých snůškách. V laboratoři bylo sledováno kladení jednoho druhu mandelinky. Deset samic bylo umístěno jednotlivě do nádob s dostatečným prostorem a množstvím potravy. Po dobu dvou týdnů byly následně každý den zaznamenávány počty nakladených vajíček u každé samice.

▲ Data

V průběhu 15 dní byly zaznamenány tyto průměrné počty (N) nakladených vajíček:

Den	N
1	0.0
2	0.0
3	3.2
4	3.3
5	3.1
6	2.1
7	1.5
8	1.0
9	0.8
10	0.6
11	0.3
12	0.1
13	0.0
14	0.0
15	0.0

▲ Úkoly

- 1/ Vytvořte graf kladení v čase. Proložte daty vhodný model (a odhadněte jeho parametry).
- 2/ Zjistěte, který den se objeví první snůška a kdy podle modelu nastane maximální plodnost.

▲ Řešení

1/ Průměrný počet vajíček na den umístěte do vektoru `egg`, dny do vektoru `day`. Do bodového grafu vyneste závislost `egg` na `day`.

```
> day <- 1:15
> egg <- c(0,0,3.2,3.3,3.1,2.1,1.5,1,0.8,0.6,0.3,0.1,0,0,0)
> plot(day,egg,xlim=c(0,15),ylim=c(0,4))
```

Překreslete graf do sešitu.



K vytvoření modelu kladení se používá taková funkce z exponenciální třídy, která nejdříve prudce roste a pak pomalu klesá a tím popisuje přirozenou reprodukční senescenci. V základním tvaru je to funkce: $y = xe^{-x}$. Tato funkce je prosta parametrů, a tudíž ji nelze přizpůsobit datům. Toho lze docílit použitím obecného tvaru

$$y = a(x - c)e^{-b(x-c)} + d,$$

se 4 neznámými parametry: a , b , c a d . Parametr a násobí celou funkci a ovlivňuje tak výšku vrcholu. Parametr b určuje rychlost klesání funkce, která se projeví jako „šířka kopce“. Parametr d definuje průsečík vodorovné asymptoty s osou y a parametr c odpovídá průsečíku vodorovné asymptoty a křivky funkce.

Silně nelineární tvar vyžaduje použití nelineární regrese. Jaké ale budou startovací hodnoty všech parametrů? Navrhněte startovací hodnoty a volbu zdůvodněte.

Startovací hodnoty budou: $a = \dots\dots\dots$, $b = \dots\dots\dots$, $c = \dots\dots\dots$, $d = \dots\dots\dots$

Před samotným prokládáním křivky je třeba zajistit, aby se parametr posunutí c vyskytoval s každým výskytem x . Zahrnete-li do modelu první den, posunete průsečík funkce s osou x k nule více, než odpovídá našim datům. Proto je třeba data pro odhad modelu upravit: první záznam o snůškách i první den vypustíte. Upravený vektor pro dny nazvěte `day2` a upravený vektor pro průměrnou snůšku `egg2`. K proložení modelu použijte funkci pro nelineární regresní model, příkaz `nls`, ve které startovací hodnoty definujete argumentem `start`. Výsledky odhadů zjistíte příkazem `coef`.

```
> day2 <- 2:15
> egg2 <- egg[-1]
> m <- nls(egg2~a*(day2-c)*exp(-b*(day2-c))+d,start=list(a=8,b=1,c=2,d=0))
> coef(m)
```

Model s odhadnutými parametry má tvar

Křivku odhadnutého modelu přidejte do grafu příkazem `curve` a překreslete ji do grafu výše.

```
> curve(5.49*(x-2)*exp(-0.57*(x-2))-0.03,xlim=c(1,15),add=T)
```

2/ Odhadovaný den počátku kladení zjistíte nalezením kořene rovnice

$$0 = a(x - c)e^{-b(x-c)} + d$$

Doplňte do rovnice odhadnuté hodnoty parametrů. K nalezení kořene použijte příkaz `uniroot` z balíčku `rootSolve`.

```
> library(rootSolve)
> uniroot(function(x) 5.5*(x-2)*exp(-0.6*(x-2))-0.03, lower=0, upper=10)
```

Který den začaly samice klást?

Hodnota maximální plodnosti odpovídá lokálnímu maximu funkce. K tomu je potřeba spočítat nejprve první derivaci funkce (pomocí příkazu `D`) podle proměnné `day2` a potom její nulové body. Předtím je nutné rovnici zapsat příkazem `expression` a uložit do objektu `mo`.

```
> mo <- expression(a*(day2-c)*exp(-b*(day2-c))+d)
> D(mo,"day2")
```

Tvar derivované funkce je

Nyní odhadněte lokální maximum opět pomocí příkazu **uniroot**:

```
> uniroot(function(x) 5.5*exp(-0.6*(x-2))-5.5*(x-2)*(exp(-0.6*(x-2))*0.6),  
+ lower=0, upper=10)
```

Maximální plodnost nastala den.

Poznámka

Použitý odhad modelu ignoruje pravděpodobnou časovou závislost v datech (v důsledku měření stejných samic). Pro přesnější odhad je nutné použít metodu, jako je Generalised Non-linear Least Squares (GNLS), která modeluje i autokorelaci, jež povede k přesnějšímu odhadu (Pinheiro & Bates 2000). Další typy exponenciálních funkcí používaných pro modelování kladení lze nalézt např. v Bieri et al. (1983). Zajímavou triangulární funkci navrhl Kindlmann et al. (2001). Plodnost v ní je vztažena k několika fenotypovým charakteristikám, jmenovitě velikosti těla a velikosti gonád.

Demografie věkově 8 strukturované populace

▲ Popis

Na jaře byla na jedné lokalitě provedena demografická studie tchoře. U každého odchyceného jedince byl stanoven věk. U samic byl zaznamenán i počet nově narozených mláďat (postreprodukční census). Tchoř se rozmnožuje v pulzech (jednou ročně).

▲ Data

Ze zjištěných počtů jedinců byly stanoveny hodnoty standardizovaného přežívání (l_x) a plodnosti (m_x) jako průměrný počet mláďat na jedince u každé věkové kategorie (x). Nejstarší věková kategorie (5), která má nulové přežívání i plodnost, je vynechána:

x	l_x	m_x
0	1.00	0
1	0.90	3
2	0.70	6
3	0.40	8
4	0.07	4

▲ Úkoly

- 1/ Vykreslete do grafu standardizované přežívání v závislosti na věku.
- 2/ Odhadněte čistou reprodukční rychlost a generační dobu.
- 3/ Sestrojte Leslieho přechodovou matici.

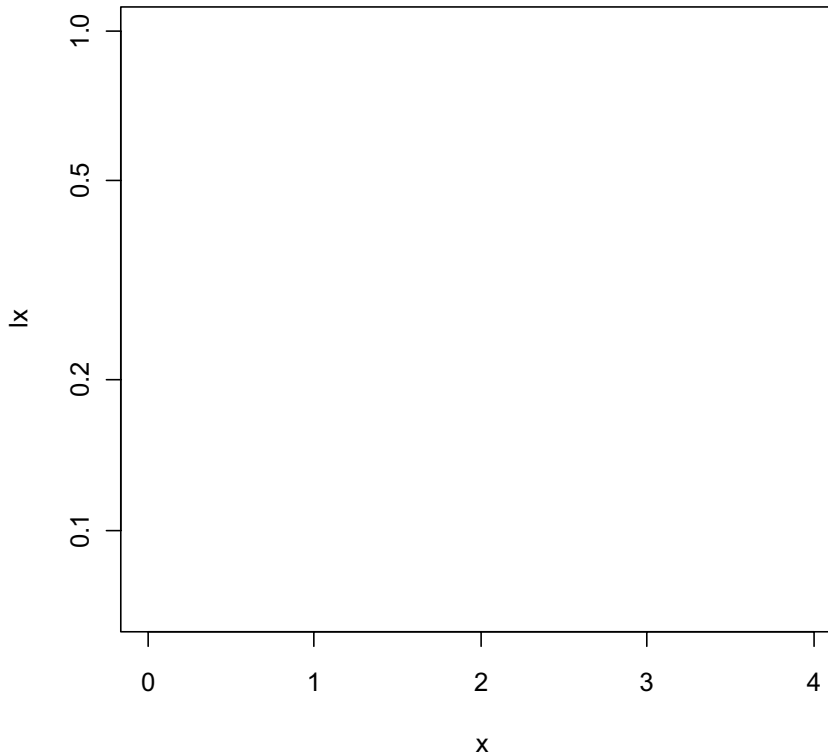
▲ Řešení

- 1/ Do vektoru x umístěte věkové kategorie a do vektoru $1 \times$ hodnoty standardizovaného přežívání. Vytvořte graf závislosti l_x na x s logaritmickou škálou na ose y .

```
> x <- c(0,1,2,3,4)
> lx <- c(1,0.9,0.7,0.4,0.07)
> plot(x, lx, log="y", type="b")
```

Překreslete graf do sešitu.

Křivka přežívání



Kterému typu křivky přežívání (I, II, III) zjištěná data odpovídají?

2/ Čistou reprodukční rychlost, R_0 , tj. kolikrát se populace za generaci namnoží, spočtete podle vztahu

$$R_0 = \sum_{x=0}^n l_x m_x$$

a generační dobu, T , podle vztahu

$$T = \frac{\sum_{x=0}^n x l_x m_x}{R_0}$$

Do vektoru s názvem m_x umístěte hodnoty plodnosti. Do objektu s názvem R_0 umístěte výpočet R_0 .

```
> mx <- c(0,3,6,8,4)
> R0 <- sum(lx*mx) ; R0
> sum(x*lx*mx) / R0
```


$$R_0 = \dots \quad \text{a} \quad T = \dots$$

3/ K sestavení Leslieho matice spočítejte míry přežívání (p_x) a fertilitu (F_x) z hodnot l_x a m_x podle vztahů pro postreprodukční census:

$$p_x = \frac{l_{x+1}}{l_x} \quad \text{a} \quad F_x = p_x m_{x+1}$$

```
> lx[-1]/lx[-5]
> lx[-1]/lx[-5]*mx[-1]
```

Zakreslete odhady p_x a F_x do schématu životního cyklu. Připomeňme si, že $F_4 = 0$, protože $m_5 = 0$.



Sestavte z odhadů p_x a F_x Leslieho přechodovou matici:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \end{pmatrix}$$

▲ Poznámka

Demografické metody jsou podrobně popsány v Caswell (2001). V prostředí **R** je pár balíčků pro detailní demografickou analýzu: **BaSTA**, **demography** a **Rramas**. Poslední z nich si představíme v následující kapitole. Sofistikovanější modelování přežívání je dostupné v příkazu **survreg** (balíček **survival**), který však vyžaduje znalost individuální historie všech jedinců v populaci (viz např. Therneau & Grambsch 2000).

Analýza věkově 9 strukturované populace

▲ Popis

Populace myši vykazuje přemnožení. Víme, že myš se množí kontinuálně a má několik generací v roce. Při detailním studiu jejich životního cyklu byly zjištěny hodnoty věkově specifického přežívání a plodnosti. Věkové kategorie byly rozlišeny v 3měsíčním intervalu.

▲ Data

V tabulce jsou hodnoty standardizovaného přežívání (l_x) a plodnosti (m_x) pro každou věkovou kategorii (x).

x	l_x	m_x
0	1.0	0
1	0.8	4
2	0.5	6
3	0.3	9
4	0.0	0

▲ Úkoly

- 1/ Porovnejte plodnost a reprodukční hodnotu každé věkové kategorie. Nalezněte stabilní věkové rozdělení.
- 2/ Zjistěte hodnotu vnitřní míry růstu populace.
- 3/ Použitím simulačního modelu předpovězte, jak se vyvine velikost populace v průběhu následujících 10 let, pokud nyní (v čase $t = 0$) je populační početnost následující: $N_0 = (30, 20, 10, 5)$. Bude potřeba populaci zredukovat?

▲ Řešení

- 1/ Do vektoru s názvem $1x$ vložte hodnoty standardizovaného přežívání a do vektoru

s názvem m_x plodnosti. Z těchto hodnot nejprve spočítejte p_x a F_x . Tyto se pro kontinuální rozmnožování počítají podle vztahů:

$$p_x = \frac{l_x + l_{x+1}}{l_{x-1} + l_x} \quad \text{a} \quad F_x = \sqrt{l_1} \frac{(m_x + p_x m_{x+1})}{2} \quad \text{pro } x > 0.$$

K výpočtu reprodukční hodnoty potřebujete znát přechodovou matici \mathbf{A} , kterou sestavte z hodnot p_x a F_x . Hodnoty p_0 a F_0 nejsou definovány. Jejich hodnoty jsou obsaženy v p_1 a F_1 . Dále víme, že $p_4 = 0$ a $F_4 = 0$.

```
> lx <- c(1, 0.8, 0.5, 0.3, 0)
> mx <- c(0, 4, 6, 9, 0)
> px <- (lx[2:4] + lx[3:5]) / (lx[1:3] + lx[2:4]); px
> Fx <- sqrt(0.8) * (mx[2:4] + px * mx[3:5]) / 2; Fx
```

Zakreslete odhady p_x a F_x do schématu životního cyklu:



Sestavte z odhadů p_x a F_x přechodovou matici \mathbf{A} :

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots \end{pmatrix}$$

Reprodukční hodnoty v_x se počítají z levého charakteristického vektoru (eigenvector) přechodové matice \mathbf{A} , který přísluší k dominantnímu charakteristickému číslu (eigenvalue).

Načtěte balíček Rramas. Sestrojte matici \mathbf{A} příkazem **rbind** a převedte ji na přechodovou matici (**trA**) příkazem **as.tmatrix**, aby byla připravena pro funkce z balíčku Rramas.

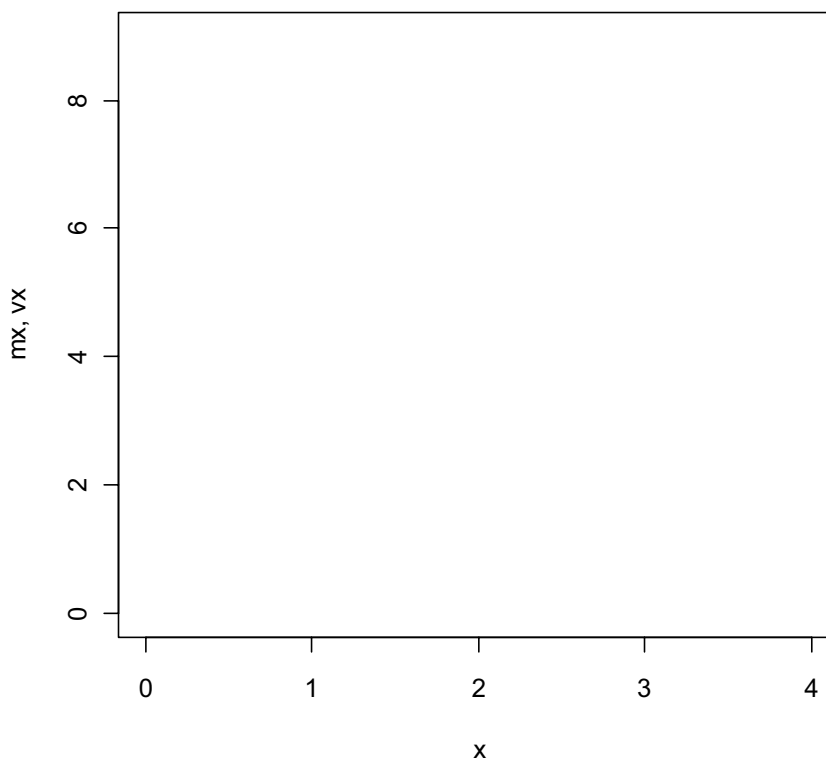
```
> library(Rramas)
> A <- rbind(c(Fx, 0), diag(px, ncol=4)); A
> trA <- as.tmatrix(A)
```

Vytvořte graf závislosti m_x a v_x na x . Hodnoty v_x vyčtete z tabulkového výpisu příkazu **summary** nebo grafického zobrazení použitím příkazu **plot**. Reprodukční hodnota v_x nejmladší věkové třídy je rovna 1 a hodnoty ostatních tříd jsou vyjádřeny v jednotkách reprodukční hodnoty nejmladší věkové třídy.

```
> summary(trA)
> plot(trA)
```

Překreslete hodnoty do grafu v sešitu.

Plodnosti a reprodukční hodnoty



Shodují se trendy m_x a v_x ? Pokud se neshodují, odůvodněte proč.

.....

Stabilní věkové rozdělení (*SCD*), tj. vektor poměru relativní početnosti jednotlivých stadií, se počítá z pravého charakteristického vektoru přechodové matice příslušející k dominantnímu charakteristickému číslu. Opište je ze sumarizačního výstupu matice $\text{tr}A$.

Odhady *SCD* zapište do tabulky:

x	<i>SCD</i>
1	
2	
3	
4	

2/ Vnitřní míru populačního růstu za předpokladu stabilního věkového rozložení spočtete jako logaritmus dominantního charakteristického čísla (λ) přechodové matice $\text{tr}A$. Hodnotu λ vyčtete také ze sumarizačního výstupu:

$$r = \ln(\lambda)$$

> `log(4.61773)`

Vnitřní míra populačního růstu, $r = \dots\dots\dots$

3/ K simulaci velikosti populace po dobu 10 let použijte maticový model pro exponenciální růst:

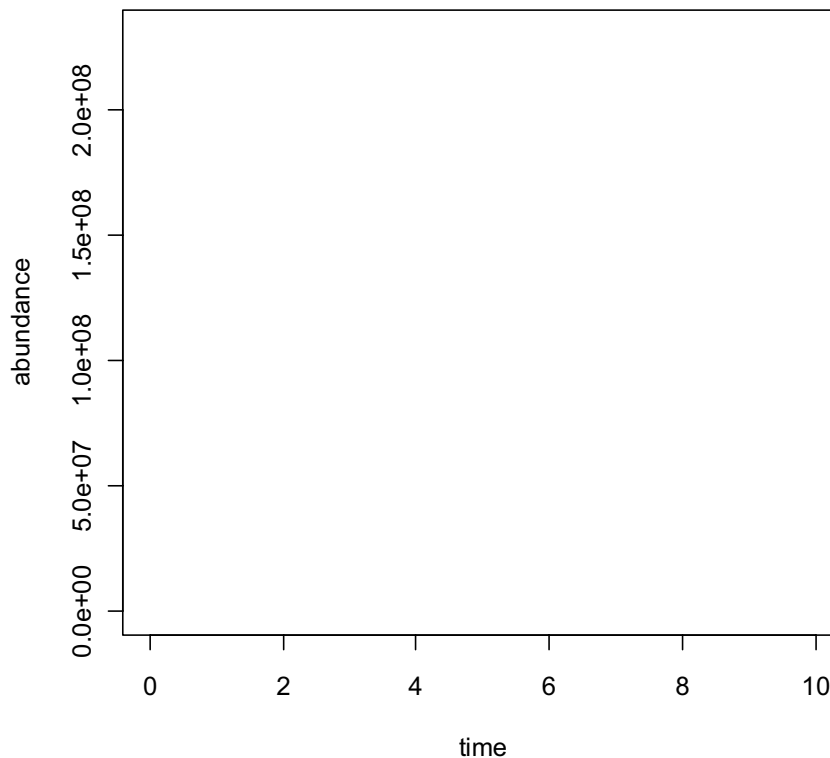
$$\mathbf{N}_k = \mathbf{A}^k \mathbf{N}_0, \quad k = 1, 2, \dots, 10.$$

Do vektoru \mathbf{N}_0 vložte početnosti v roce nula, tj. $\mathbf{N}_0 = (30, 20, 10, 5)$. K simulaci použijte příkaz `projectn`, ve kterém nastavíte čas 10 let argumentem `time`. Argumentem `v0` nastavíte počáteční početnosti a argumentem `mat` odhadnutou přechodovou matici. Simulace vložte do objektu `sim`. Příkazem `plot` a `legend` vytvořte ze simulací graf.

```
> N0 <- c(30,20,10,5)
> sim <- projectn(v0=N0,mat=trA,time=10)
> plot(sim,sum=F)
> legend("topleft",legend=c(1:4),lty=1:4,title="Age classes")
```

Překreslete graf do sešitu.

Simulace početnosti v průběhu 10 let



Jaký je osud simulované populace?

▲ Poznámka

U organismů s reprodukčními pulzy, postreprodukčním sčítáním a s věkovou třídou 0 se levý charakteristický vektor Leslieho matice nerovná vektoru reprodukčních hodnot (v_x), ale reziduálním reprodukčním hodnotám. Reprodukční hodnoty získáte až přičtením současné reprodukce (m_x).

Analýza strukturovaných populací je podrobně popsána v Caswell (2001) a Morris & Doak (2002). Pro detailní analýzu přechodové matice populace v prostředí **R** doporučujeme balíček popbio, který obsahuje mnoho dalších užitečných příkazů k uvedeným publikacím.

10

Analýza stadiově strukturované populace

▲ Popis

Populace vzácného druhu motýla vykazuje pokles. Na vybrané lokalitě byla provedena podrobná analýza životního cyklu tohoto druhu, aby se zjistilo, který faktor způsobuje nejvýraznější pokles početnosti. Na základě tohoto zjištění je pak třeba sestavit plán ochrany druhu.

▲ Data

Pro každý instar (x) jsou v tabulce uvedeny hodnoty standardizovaného přežívání (l_x) a plodnosti (m_x) a název faktoru, který způsobil největší mortalitu instaru. Odhad plodnosti byl proveden rozborem ovarii, jde tedy o předreprodukční census.

x	l_x	m_x	Faktor
Vajíčko	1.00	0	přezimování
Larva 1	0.70	0	parazitoidi
Larva 2	0.30	0	predace ptáky
Kukla	0.25	0	redukce biotopu
Dospělec	0.02	70	

▲ Úkoly

- 1/ Vytvořte přechodovou matici a zjistěte hodnotu konečné míry růstu populace.
- 2/ Proveďte analýzu senzitivity a elasticity a určete nejdůležitější faktor(y) ovlivňující početnost motýla. Navrhněte plán na jeho ochranu.

▲ Řešení

- 1/ Do vektoru s názvem 1_x umístěte hodnoty standardizovaného přežívání a do vektoru m_x plodnosti. Spočítejte p_x a F_x podle vzorců pro předreprodukční census. Číslyte od nuly:

$$p_x = \frac{l_{x+1}}{l_x} \quad \text{a} \quad F_x = p_0 m_x$$

```
> lx <- c(1,0.7,0.3,0.25,0.02)
> mx <- c(0,0,0,0,70)
> px <- lx[2:5]/lx[1:4]; px
> Fx <- px[1]*mx[2:5]; Fx
```

Zakreslete odhady p_x a F_x do schématu životního cyklu. Při použití předreprodukčního censu se první stadium vynechává.



Sestavte z odhadů p_x a F_x přechodovou matici **A**:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots \end{pmatrix}$$

Hodnota konečné míry růstu populace, λ , je dominantní charakteristické číslo přechodové matice (λ). Načtěte balíček **Rramas**. Sestrojte matici **A** (např. příkazem **rbind**) a převedte ji na přechodovou matici (**trA**) příkazem **as.tmatrix**. Hodnotu λ vyčtete z výstupu příkazu **summary**.

```
> A <- rbind(c(Fx), diag(x=px[-1], ncol=4, nrow=3))
> library(Rramas)
> trA <- as.tmatrix(A)
> summary(trA)
```

Konečná míra růstu $\lambda = \dots\dots\dots$

2/ Senzitivita neboli míra změny v populačním růstu λ vzhledem ke změně v přechodové matici **A** se počítá pro každý z elementů této matice (a_{ij}) s využitím vektoru reprodukčních hodnot (v_x) a vektoru stabilního věkového rozdělení (**SCD**). Výsledkem je matice **S** se stejnou dimenzí jako přechodová matice **A**. Ze senzitivity se dále počítá elasticita **e**, která měří relativní příspěvky k populačnímu růstu λ . Hodnoty senzitivit i elasticit vyčtete ze sumarizačního výstupu matice **trA**.

Přepište hodnoty elasticit pro jednotlivé parametry přežívání a fekundity přechodové matice do tabulky:

	e_{ij}
p_0	
p_1	
p_2	
F_4	

Který parametr má největší vliv na populaci?

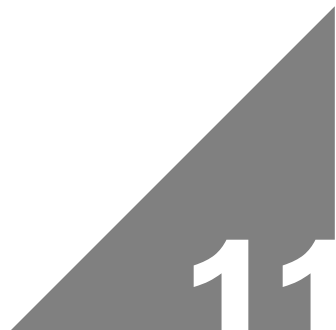
Který faktor ovlivňuje růst populace nejvíce?

Popište možný záchranný plán:

.....

.....

.....



Lineární teplotní model

▲ Popis

V laboratorních podmínkách byl sledován vývoj žlabatky v závislosti na teplotě. Z rozmezí odpovídajících teplotám v přirozeném prostředí bylo nastaveno 6 konstantních teplot ze škály 5–30 °C. Pro každou teplotu byla zaznamenána délka celkového vývoje u několika jedinců.

▲ Data

Průměrná délka celkového vývoje (d) ve dnech, tj. od naklazení vajíček po imago, pro 6 teplot (t) je zaznamenána v tabulce. Při teplotě 5 °C se žlabatky nevyvíjely.

t [°C]	d
5	—
10	49
15	22
20	16
25	12
30	9

▲ Úkoly

- 1/** Vytvořte graf závislosti rychlosti vývoje na teplotě. Proložte daty lineární model. Určete spodní práh vývoje a sumu efektivních teplot.
- 2/** Zjistěte, za kolik dnů se objeví imago tohoto škůdce, pokud jste právě zaznamenali klazení a znáte průměrné denní teploty v následujících 15 dnech: 17, 18, 21, 23, 24, 25, 23, 24, 21, 25, 22, 25, 26, 22 a 23 °C.

Řešení

1/ Do vektoru s názvem `t` umístěte teploty a do vektoru s názvem `d` délku vývoje. Pro každou teplotu spočítejte rychlost vývoje, `v`, podle vztahu:

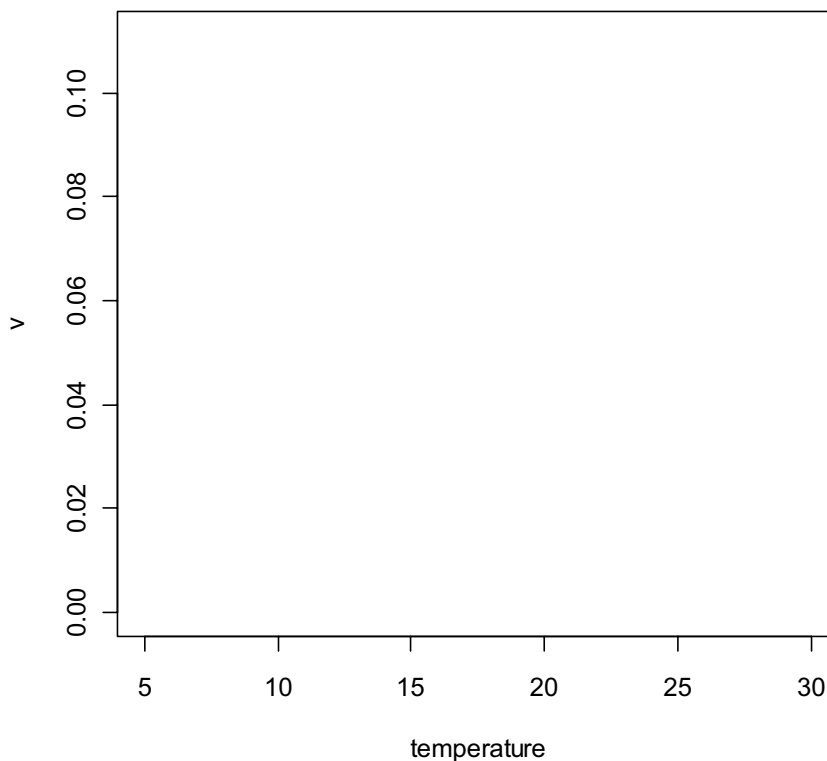
$$v = \frac{1}{d}$$

Rychlost vývoje vyneste do grafu v závislosti na teplotě příkazem `plot`. Pro teplotu 5 °C bude rychlost vývoje 0, což je nutné doplnit *ad hoc*.

```
> t <- c(5,10,15,20,25,30)
> d <- c(0,49,22,16,12,9)
> v <- 1/d
> v[1] <- 0
> plot(t,v,xlab="temperature")
```

Překreslete graf do sešitu.

Závislost vývoje na teplotě



Lineární model proložte daty pomocí příkazu `lm` a přímku do grafu vložte pomocí příkazu `abline`.

```
> m <- lm(v~t)
> abline(m)
```

Překreslete výsledný model do grafu výše.

Z odhadnutého modelu spočítejte spodní práh t_{\min} a sumu efektivních teplot S podle vztahů:

$$t_{\min} = -\frac{\hat{\alpha}}{\hat{\beta}} \quad \text{a} \quad S = \frac{1}{\hat{\beta}},$$

kde $\hat{\alpha}$ a $\hat{\beta}$ jsou odhady koeficientů proloženého modelu. Hodnoty parametrů zjistíte příkazem **coef**.

```
> coef(m)
> -(-0.022336/0.004351)
> 1/0.004351
```

Spodní práh, $t_{\min} = \dots\dots\dots$ °C.

Suma efektivních teplot, $S = \dots\dots\dots$ denních stupňů.

2/ Spočítejte hodnoty efektivních teplot pro každý den a do grafu je vynesete kumulativně v závislosti na čase, tedy pro 15 sledovaných dnů podle vzorce:

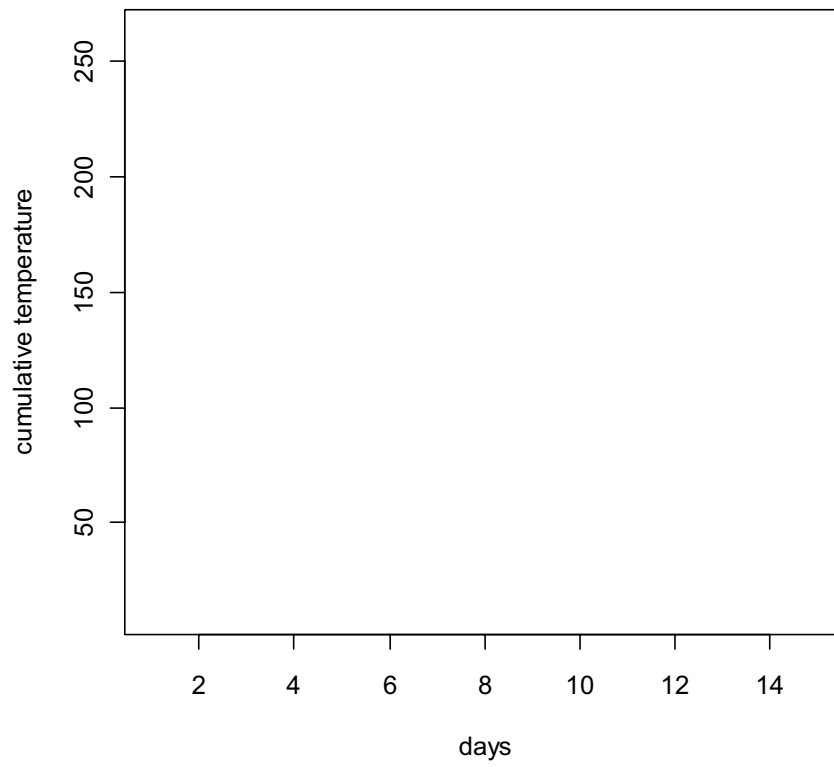
$$S = \sum_{i=1}^n t - t_{\min}$$

Do vektoru s názvem `temp` vložte zaznamenané teploty. Pak spočítejte efektivní teploty a zadejte je do vektoru `ET`. Odhadněte, za kolik dnů se objeví imaga, s použitím příkazu **cumsum**. Příkazem **abline** vynesete hodnotu S .

```
> temp <- c(17,18,21,23,24,25,23,24,21,25,22,25,26,22,23)
> ET <- temp-5.13
> plot(cumsum(ET), type="s", xlab="day", ylab="cumulative temperature")
> abline(229,0,lty=2)
```

Překreslete graf do sešitu.

Kumulativní suma teplot



Imaga se objeví za dnů.

12

Nelineární teplotní model

▲ Popis

V laboratoři byl sledován vývoj klopušky za konstantních teplotních podmínek. Bylo nastaveno 7 teplot v rozmezí 18 až 32 °C. Pro každou teplotu bylo uskutečněno několik opakování a ze zjištěných hodnot byla spočtena délka larválního vývoje.

▲ Data

Průměrná délka vývoje (d) ve dnech pro 7 teplot (t) je zaznamenaná v tabulce:

t [°C]	d
18	23.5
20	18.5
22	13.0
25	7.3
28	5.5
30	5.0
32	10.9

▲ Úkoly

- 1/ Vykreslete do grafu rychlost vývoje v závislosti na teplotě a proložte je Lactinovým modelem.
- 2/ Odhadněte spodní a horní práh vývoje a optimální teplotu pro vývoj.

▲ Řešení

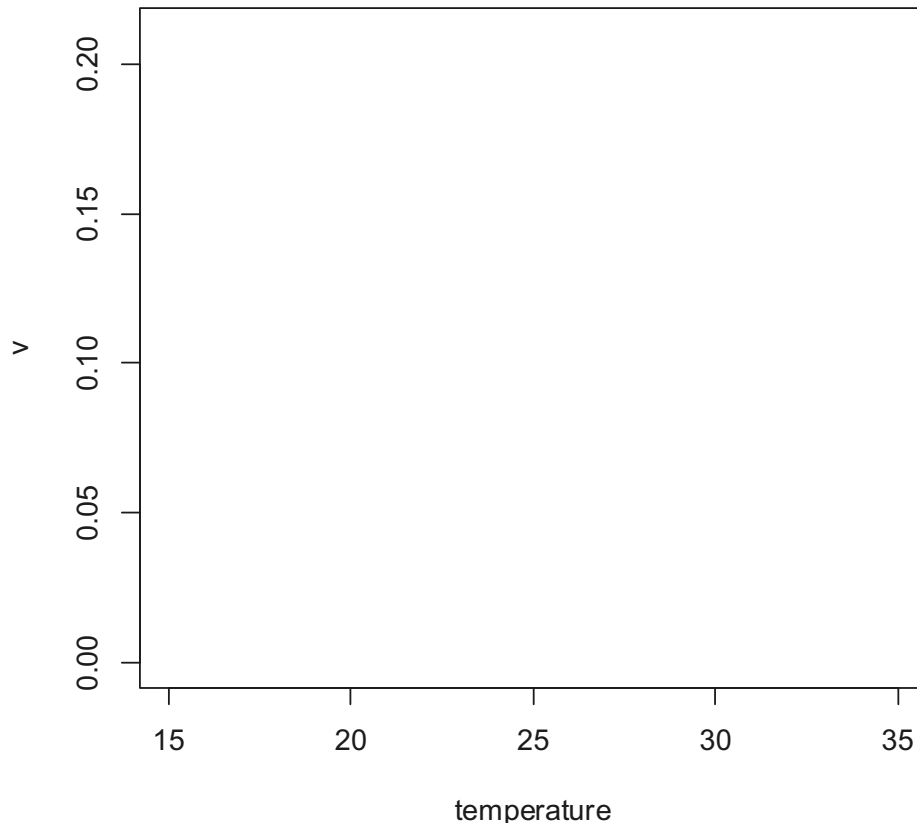
- 1/ Do vektoru s názvem τ vložte teploty a do vektoru d délku vývoje. Vykreslete rychlost vývoje (v) v závislosti na teplotě, kterou z dat v tabulce spočtete podle vztahu:

$$v = \frac{1}{d}$$

```
> t <- c(18,20,22,25,28,30,32)
> d <- c(23.5,18.5,13,7.3,5.5,5,10.9)
> v <- 1/d
> plot(t,v, xlim=c(15,35), ylim=c(0,0.21), xlab="temperature")
```

Překreslete graf do sešitu.

Závislost rychlosti vývoje na teplotě



Rychlost vývoje modelujte jako funkci času pomocí Lactinova modelu se čtyřmi parametry (ρ , T_m , Δ , φ).

$$v(t) = e^{\rho t} - e^{\rho T_m - \frac{T_m - t}{\Delta}} + \varphi$$

Parametr ρ ovlivňuje míru růstu křivky a leží v intervalu (0,1), T_m je teplota blízká hornímu prahu vývoje, Δ určuje tvar křivky a φ definuje asymptotu křivky v $-\infty$, čímž posunuje křivku po ose y a tím umožňuje odhadnout teplotu spodního prahu vývoje na prvním průsečíku modelové křivky a osy x .

Z naměřených hodnot odhadněte startovací hodnoty parametrů T_m a φ .

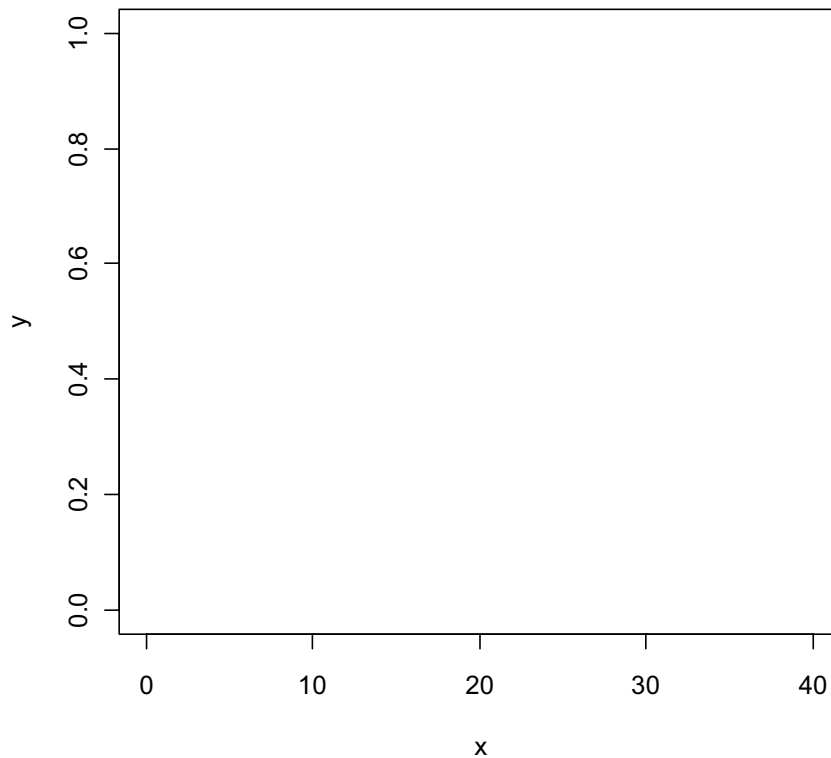
$$T_m = \dots\dots\dots, \quad \varphi = \dots\dots\dots$$

Startovací hodnoty parametrů ρ a Δ odhadněte iteracemi použitím příkazu **curve** pro hodnoty ρ z intervalu [0.01, 0.9] a $\Delta = 1$.

```
> curve(exp(0.9*x) - exp(0.9*32 - ((32-x)/1)) - 1, xlim=c(0,40), ylim=c(0,1))
> curve(exp(0.1*x) - exp(0.1*32 - ((32-x)/1)) - 1, xlim=c(0,40), ylim=c(0,1))
> curve(exp(0.01*x) - exp(0.01*32 - ((32-x)/1)) - 1, xlim=c(0,40), ylim=c(0,1))
```

Překreslete křivky do grafu.

Iterativní odhad parametrů křivky



Startovací hodnoty budou: $\rho = \dots\dots\dots$, $\Delta = \dots\dots\dots$

K proložení závislosti použijte nelineární regresi, příkaz **nls**. Odhady parametrů zjistíte příkazem **coef**. Odhadnutou křivku vložíte do grafu příkazem **lines** s argumentem **predict**. Příkazem **abline** vyneste nulovou čáru.

```
> m <- nls(v~exp(rho*t)-exp(rho*Tm-(Tm-t)/delta)+phi,
+ start=c(rho=0.01,Tm=32,delta=1,phi=-1))
> coef(m)
> x <- seq(15,40,0.1)
> plot(t,v,xlim=c(15,35),ylim=c(0,0.22))
> lines(x,predict(m,list(t=x)))
> abline(h=0,lty=2)
```

Rovnice křivky je:

Modelovou křivku překreslete do grafu výše.

2/ Spodní a horní práh vývoje vypočítejte z odhadnutého modelu jako průsečíky s osou x , tedy teploty, při nichž je rychlost vývoje nulová, $v(t) = 0$:

$$0 = e^{\rho t} - e^{\rho T_m - \frac{T_m - t}{\Delta}} + \varphi$$

Využijte balíček `rootSolve` a příkaz `uniroot.all`:

```
> library(rootSolve)
> uniroot.all(function(x) exp(0.011*x)-exp(0.011*33.681-(33.681-x)/
+ 0.74)-1.195,lower=0,upper=40)
```

Spodní práh vývoje je°C.

Horní práh vývoje je°C.

Optimální teplotu vývoje odhadněte pomocí první derivace modelové funkce. K jejímu výpočtu potřebujeme nejprve do objektu `mo` vložit obecnou formulaci modelu příkazem **expression**.

```
> mo <- expression(exp(rho*t)-exp(rho*Tm-(Tm-t)/delta)+phi)
> D(mo,"t")
```

Zapište rovnici první derivace

Extrém funkce najdete pomocí příkazu `uniroot`:

```
> uniroot(function(x) 0.011*exp(0.011*x)-(1/0.74)*
+ exp(0.011*33.681-(33.681-x)/0.74),lower=0,upper=40)
```

Optimální teplota je°C.

Poznámka

Pro popis nelineární závislosti rychlosti vývoje na teplotě bylo navrženo mnoho modelů s různými počty parametrů. Jedním ze základních modelů je $y = -xe^x$, v obecném tvaru $y = -a(x-c)e^{+b(x-c)} + d$, kde c definuje průsečík s vodorovnou asymptotou. Tato teplotní křivka je vlastně zrcadlově otočená křivka kladení (kap. 7) – všimněte si opačných znamének u parametrů a a b . Další běžně používané nelineární modely jsou Janischův, Loganův-10, Taylorův nebo Briereův (Kontodimas et al. 2004, Roy et al. 2002, Walgama & Zalucki 2006).

13

Diskrétní růst populace závislý na hustotě

Popis

V průběhu 15 let byla na jaře na poli pšenice zaznamenávána velikost populace mšic. Na 20 rostlinách byli vždy na začátku léta spočtení všichni jedinci. Stejný postup se opakoval každý rok. Zajímá nás, jaký typ dynamiky populace mšic vykazovala.

Data

V jednotlivých letech byly zaznamenány následující celkové početnosti mšic (N):

Rok	N
1	95
2	134
3	180
4	531
5	277
6	296
7	528
8	329
9	397
10	572
11	625
12	318
13	567
14	681
15	386

Úkoly

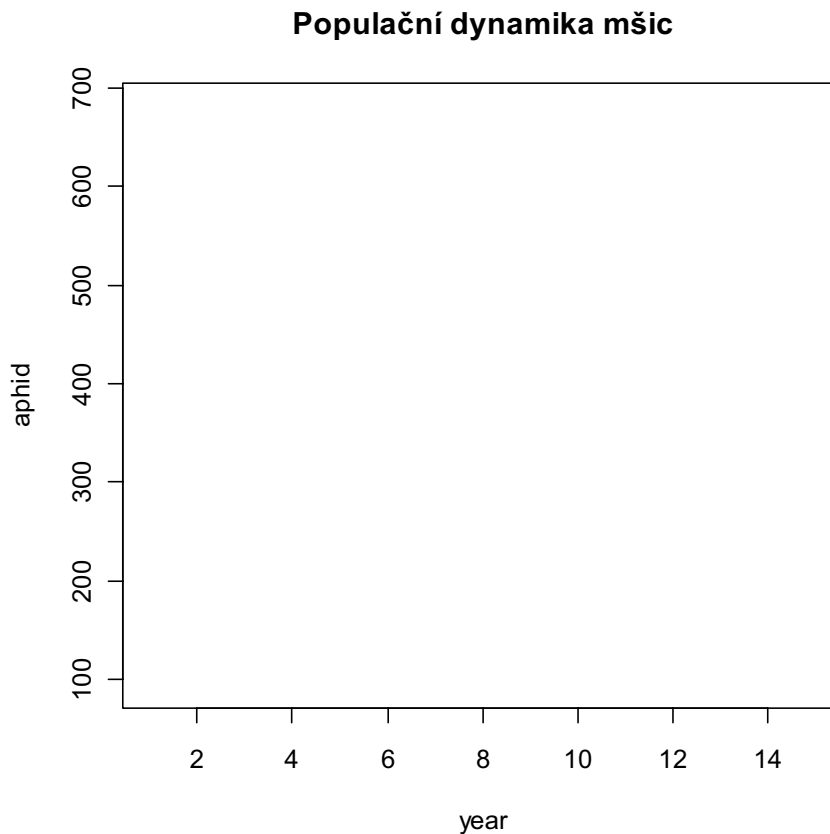
- 1/ Vytvořte graf populační dynamiky mšic a zjistěte, je-li početnost závislá na hustotě.
- 2/ Odhadněte maximální konečnou míru růstu a nosnou kapacitu prostředí.
- 3/ Nasimulujte dynamiku populace mšic po dobu 20 generací. Použijte model pro diskretní růst populace závislý na hustotě s odhadnutou nosnou kapacitou prostředí. Hodnotu konečné míry růstu simulujte náhodně z intervalu $(0.1, \lambda_{\max})$. Jako počáteční početnost mšic zadejte 10 jedinců.

▲ Řešení

1/ Do vektoru s názvem `aphid` vložte početnosti mšic. Vykreslete početnosti do spojnicového grafu.

```
> aphid <- c(95,134,180,531,277,296,528,329,397,572,625,318,567,681,386)
> plot(aphid,type="b",xlab="years")
```

Překreslete graf do sešitu.



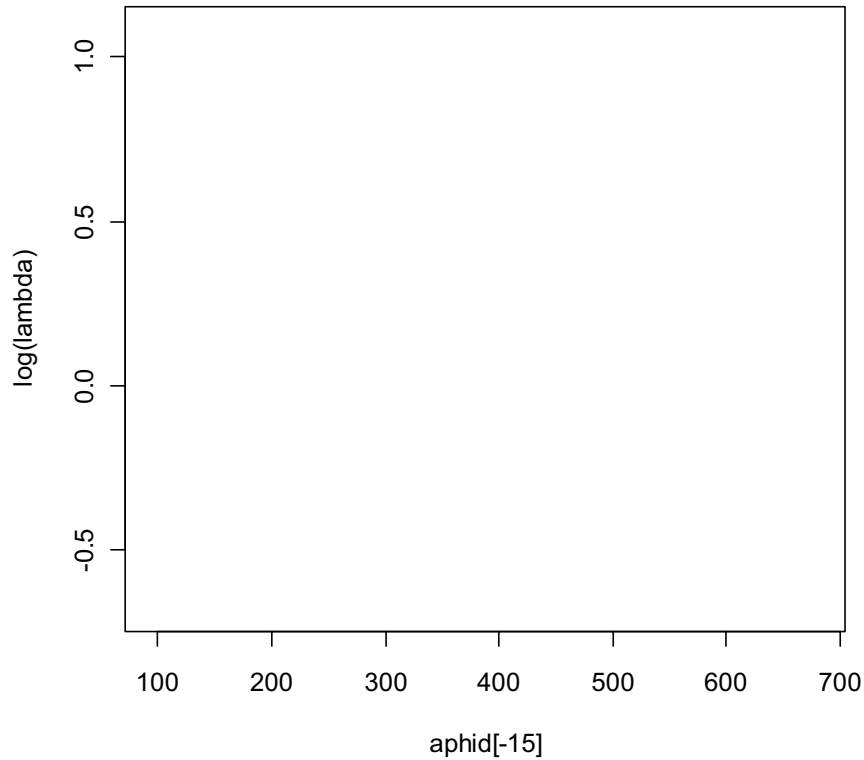
Ke zjištění závislosti početnosti na hustotě je potřeba vynést logaritmy roční populační míry růstu λ_t proti početnosti populace, N_t . Míry růstu spočtete podle vztahu:

$$\lambda_t = \frac{N_{t+1}}{N_t}, \quad \text{kde } t = 1, \dots, 14,$$

a vložte do vektoru s názvem `lambda`. Vyneste závislost $\ln(\lambda)$ na N_t .

```
> lambda <- aphid[-1]/aphid[-15]
> plot(aphid[-15],log(lambda))
```

Překreslete graf do sešitu.

Závislost $\ln(\lambda)$ na N 

Zlogaritmovanými hodnotami λ proložte lineární regresní model, pomocí příkazu **lm**. Odhady parametrů zjistíte příkazem **coef**. Odhadnutý model vyneste do grafu užitím příkazu **abline**.

```
> m <- lm(log(lambda) ~ aphid[-15])
> coef(m)
> abline(m)
```

Zapište rovnici odhadnutého modelu

Je v populační dynamice přítomná závislost na hustotě? Pokud ano, vysvětlete proč.

.....

2/ Maximální konečnou míru růstu λ_{\max} a nosnou kapacitu prostředí K lze odvodit z odhadů parametrů lineárního modelu podle vzorců:

$$\lambda_{\max} = e^{\hat{\alpha}} \quad \text{a} \quad K = -\frac{\hat{\alpha}}{\hat{\beta}},$$

kde $\hat{\alpha}$ a $\hat{\beta}$ jsou odhady parametrů lineárního modelu.

```
> exp(0.903429139)
> -0.903429139/-0.002033643
```

$$\lambda_{\max} = \dots\dots\dots \quad \text{a} \quad K = \dots\dots\dots$$

3/ K simulaci populační dynamiky použijte model pro diskrétní logistický růst populace závislý na hustotě:

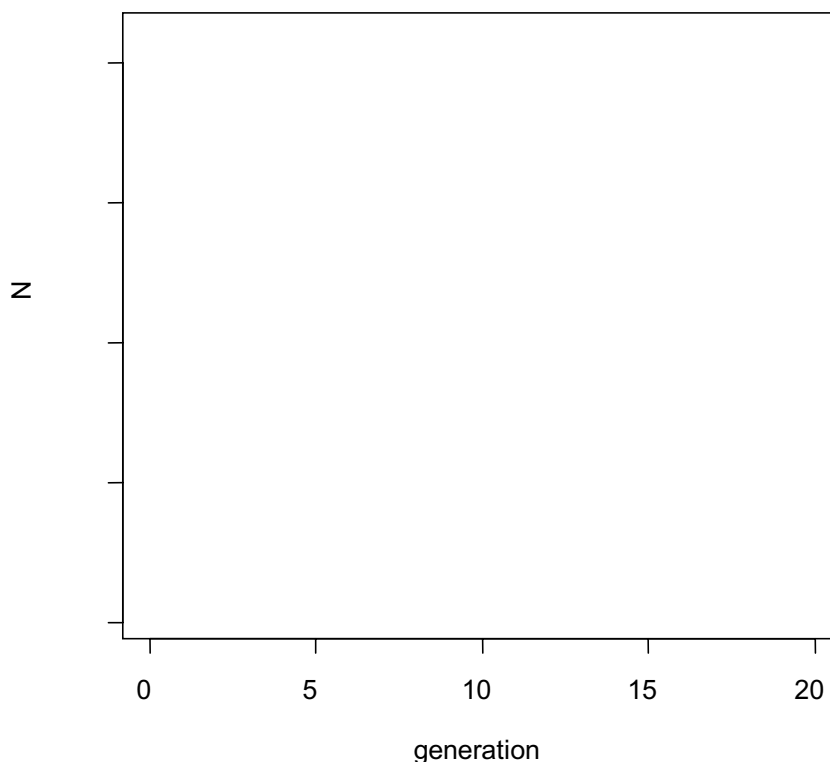
$$N_{t+1} = \frac{N_t \lambda}{1 + N_t \left(\frac{\lambda - 1}{K} \right)}$$

Vytvořte vektor **N** o délce 21. Na jeho první pozici umístěte 10 jedinců. Příkazem **for** spustíte simulaci. Míra populačního růstu λ se bude v každém kroku generovat náhodně z rovnoměrného rozdělení na intervalu $(0.1, \lambda_{\max})$ pomocí příkazu **runif**.

```
> N <- numeric(21)
> N[1] <- 10
> for(t in 1:20) {
+   lmb <- runif(1,0.1,2.47);
+   N[t+1] <- N[t]*lmb / (1+N[t]*(lmb-1)/444) }
> plot(0:20,N,type="b",xlab="generation")
```

Překreslete graf do sešitu.

Simulace početnosti v průběhu 20 generací



Jaký typ populační dynamiky simulace vykazuje?

.....

▲ Poznámka

K modelování růstu závislého na hustotě lze použít i různé typy logistických funkcí, jako například $y = \frac{a}{1 + e^{-b(x-c)}} + d$. Tato funkce docela dobře popisuje sigmoidní charakter početností populace: v počáteční fázi je růst přibližně exponenciální, později s rostoucím nasycením se zpomaluje a nakonec se asymptoticky zastaví. Parametr a definuje asymptotu, b udává rychlost růstu křivky a jeho znaménko mění růst funkce na klesání, parametry c a d udávají posunutí.

14

Trvale udržitelný lov

▲ Popis

V jednom mysliveckém revíru jsou pravidelně loveni zajíci. Známe počty honů a počty ulovených zajíců za posledních 7 let. Nově se začala lovit i jelení zvěř. Chceme zjistit, jestli je lov zajíců a jelení zvěře trvale udržitelný.

▲ Data

Pro lov zajíců máme pro každý rok záznamy o počtu honů a ulovených zajíců:

Rok	Počet honů	Počet ulovených zajíců
1	23	95
2	18	85
3	20	79
4	11	58
5	37	73
6	27	86
7	5	29

Jelikož lov jelení zvěře započal před rokem, známe pouze počet ulovených jedinců v loňském roce. To bylo 72 jedinců. Poznáme však následující parametry: nosnou kapacitu prostředí, $K = 450$, konečnou míru populačního růstu, $\lambda = 1.63$, a délku života jelenů, $L = 17$ let.

▲ Úkoly

- 1/ Zjistěte hodnotu trvale udržitelného lovu pro zajíce přepočtenou na jeden hon.
- 2/ Odhadněte hodnotu maximálního trvale udržitelného odlovu (MSY) pro jelení zvěř a porovnejte s hodnotou skutečného lovu. Spočtěte také hodnotu MSH .

▲ Řešení

1/ Do vektoru s názvem `hunt` vložte počet honů a do vektoru s názvem `hare` počty ulovených zajíců. Vykreslete závislost `hare` na `hunt` do bodového grafu.

```
> hunt <- c(23,18,20,11,37,27,5)
> hare <- c(95,85,79,58,73,86,29)
> plot(hunt,hare)
```

Překreslete graf do sešitu.



Roste počet ulovených zajíců lineárně s počtem honů?

Daty proložte Schaeferův model (kvadratický model bez průsečíku) ve tvaru:

$$y = bx + cx^2,$$

kde y je počet ulovených zajíců a x je počet honů. Použijte příkaz `lm`. Hodnoty parametrů zjistěte příkazem `coef`.

```
> m <- lm(hare~hunt+I(hunt^2)-1)
> coef(m)
```

Výsledný model má tvar:

Odhadnutý model překreslete do grafu uvedeného výše s použitím kombinace příkazů **lines** a **predict**.

```
> x <- seq(0,40,1)
> lines(x,predict(m,list(hunt=x)))
```

Hodnotu trvale udržitelného lovu z odhadnutého modelu zjistíte jako lokální maximum paraboly. První derivaci výsledného modelu proveďte analyticky a vyjádřete x :

$$x = \dots\dots\dots$$

```
> 6.8857977/(2*0.1327181)
```

Hodnota trvale udržitelného lovu přepočtena na jeden rok je

Zjistěte, kolik je maximální počet zajíců pro trvale udržitelný lov.

```
> 6.8857977*25.94144-0.1327181*25.94144^2
```

Je to zajíců.

2/ Hodnotu MSY pro jelení zvěř spočítejte podle vzorce Robinsona & Redforda (1991):

$$MSY = a \left(\frac{\lambda K - K}{2} \right),$$

kde hodnota a je závislá na délce života organismů následovně: $a = 0.6$ pro $L < 5$, $a = 0.4$ pro $L = (5,10)$, $a = 0.2$ pro $L > 10$. V našem případě je $a = 0.2$.

```
> 0.2*(1.63*450-450)/2
```

Odhad zaznamenejte do tabulky:

<i>MSY</i>	<i>MSH</i>

Hodnotu MSH spočítejte podle vzorce

$$MSH = \frac{rK}{4},$$

kde $r = \ln(\lambda)$.

```
> log(1.63)*450/4
```

Odhad запиšte do tabulky výše.

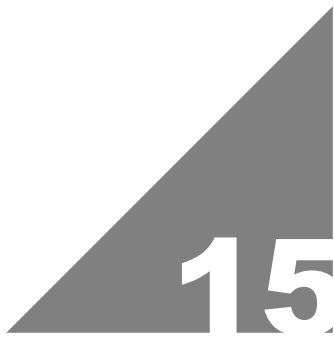
Je současný lov zajíců a jelení zvěře udržitelný?

.....

.....

Poznámka

Kromě uvedeného modelu existují další praxí ověřené postupy pro výpočet trvale udržitelného lovu, jako je model Foxův, Gullandův nebo model Cadimy (Sparre & Venema 1998).



Prostorové rozmístění populace

▲ Popis

V porostu mladé slunečnice bylo sledováno rozmístění síťových pavouků. Pavouci si staví síť na spodní straně listů. Bylo vybráno 5 rostlin, každá měla 5 listů. Početnost pavouků byla stanovena jako součet jedinců na jeden list.

▲ Data

Byly zjištěny tyto početnosti (N) na list, seřazené od spodního listu k vrchnímu:

Rostlina	N
1	0, 0, 1, 5, 7
2	0, 1, 1, 4, 1
3	0, 7, 2, 3, 0
4	0, 1, 6, 1, 1
5	1, 2, 0, 3, 2

▲ Úkoly

- 1/ Pomocí χ^2 -testu a koeficientu disperze zjistěte, jestli je rozmístění pavouků náhodné, pravidelné nebo agregované vzhledem k listům i k celým rostlinám. Pokud je rozmístění agregované, odhadněte stupeň agregace.

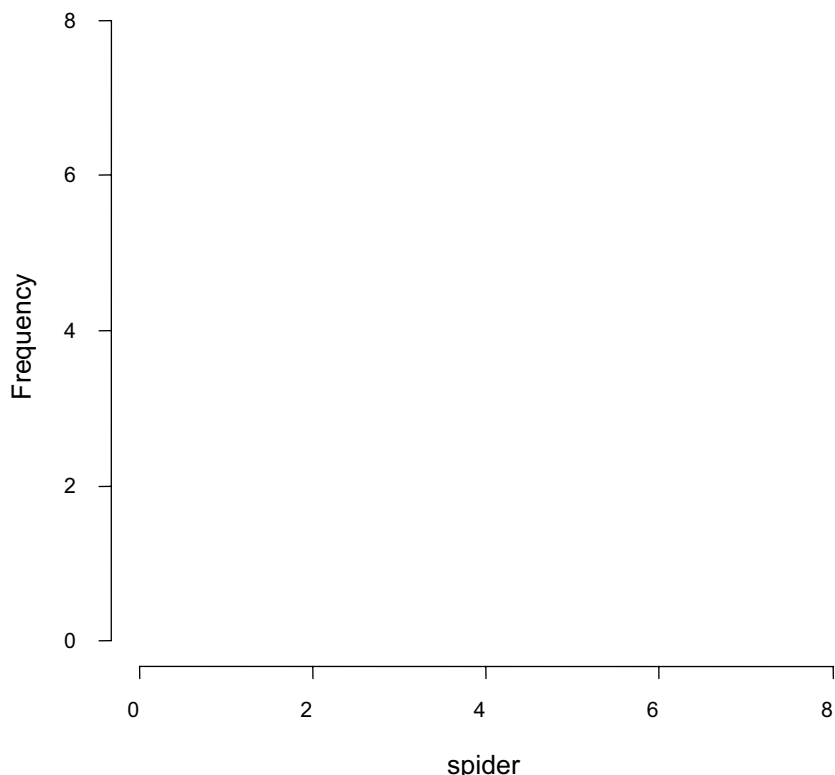
▲ Řešení

- 1/ Do vektoru s názvem `spider` vložte početnost pavouků. Rozložení pavouků na listech zobrazte histogramem, příkaz `hist` s argumenty `right` a `breaks`, aby se všechny zaznamenané četnosti zobrazily zvlášť do sloupců vpravo od číselného popisku.

```
> spider <- c(0,0,1,5,7,0,1,1,4,1,0,7,2,3,0,0,1,6,1,1,1,2,0,3,2)
> hist(spider, right=F, breaks=0:8)
```

Překreslete histogram do sešitu.

Histogram pavouků



Nyní otestujte hypotézu o pravidelném rozmístění pavouků na listech použitím χ^2 -testu homogenity:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^I \frac{(x_i - \bar{x})^2}{\bar{x}}, \text{ kde } I = 25 \text{ a } \bar{x} \text{ je aritmetický průměr.}$$

Nulová hypotéza testu předpokládá, že pravděpodobnost nalezení pavouka na nějakém listu je stejná pro všechny listy v souboru. Tento test je dostupný v příkazu **chisq.test**.

> **chisq.test(spider)**

Zapište výsledek testu:

Je rozmístění pavouků na listech náhodné?

.....

Koeficient disperze (CD) a stupeň agregace (k) spočítejte podle vzorců:

$$CD = \frac{s^2}{\bar{x}},$$

$$k = \frac{\bar{x}^2}{s^2 - \bar{x}},$$

kde s^2 je výběrový rozptyl. Stupeň agregace, k , nabývá pouze pozitivních hodnot, přičemž hodnota nad 8 indikuje, že se rozmístění blíží náhodnému. Hodnoty menší než 1 indikují silně agregované rozmístění.

```
> var(spider)/mean(spider)
> mean(spider)^2/(var(spider)-mean(spider))
```

Odhady koeficientů přepište do sešitu.

$CD = \dots\dots\dots$, $k = \dots\dots\dots$

Jaké mají pavouci rozmístění na listech?

Nyní otestujte rozložení pavouků vzhledem k celým rostlinám. Do vektoru s názvem `plant` vložte sumy jedinců z jedné rostliny kombinací příkazů `c` a `sum`. Součty jedinců na slunečnicích otestujte opět χ^2 -testem homogenity a spočítejte koeficient disperze (CD) na rostlinu:

```
> plant <- c(sum(spider[1:5]), sum(spider[6:10]), sum(spider[11:15]),
+ sum(spider[16:20]), sum(spider[21:25]))
> chisq.test(plant)
```

Zapište výsledek testu:

Spočítejte koeficient disperze (CD) na rostlinu:

```
> var(plant)/mean(plant)
```

Jaká je hodnota CD vzhledem k rostlinám?

Jak tedy klasifikujete rozmístění pavouků na rostlinách?

.....

Poznámka

Příkaz pro výpočet koeficientu disperze je dostupný v balíčku `lawstat`. Kromě koeficientu disperze bylo navrženo několik dalších a přesnějších metod pro stanovení typu rozmístění populace, jako je Lloyd mean crowding, Iwao patchiness regression nebo metody založené na měření vzdálenosti a používané především pro sedentární organizmy (viz Southwood & Henderson 2000).

16

Šíření populace v prostoru

▲ Popis

Snůšky pavouka jednoho druhu byly zavlečeny na nové území, kde se mladí jedinci začali šířit do okolí. Hned po zavlečení bylo sledováno jejich šíření, a to v průběhu 3 měsíců na podzim a 3 měsíců na jaře (v zimě jsou pavouci neaktivní, proto nebylo šíření studováno), celkem tedy 6 měsíců před prvním rozmnožováním.

▲ Data

Zjištěná data o ploše, na které byli pavouci nalezeni v průběhu 6 měsíců, jsou v tabulce:

Měsíc	Plocha [km ²]
0	0.00
1	0.02
2	0.05
3	0.11
4	0.17
5	0.26
6	0.30

▲ Úkoly

- 1/ Odhadněte koeficient šíření a míru expanze, pokud znáte konečnou míru populačního růstu, $\lambda = 1.4$.
- 2/ Namodelujte šíření pavouků s použitím Skellamova modelu a odhadněte, do jaké vzdálenosti se rozšíří za 5 let, pokud na počátku z kokonů vyleze 50 jedinců.

▲ Řešení

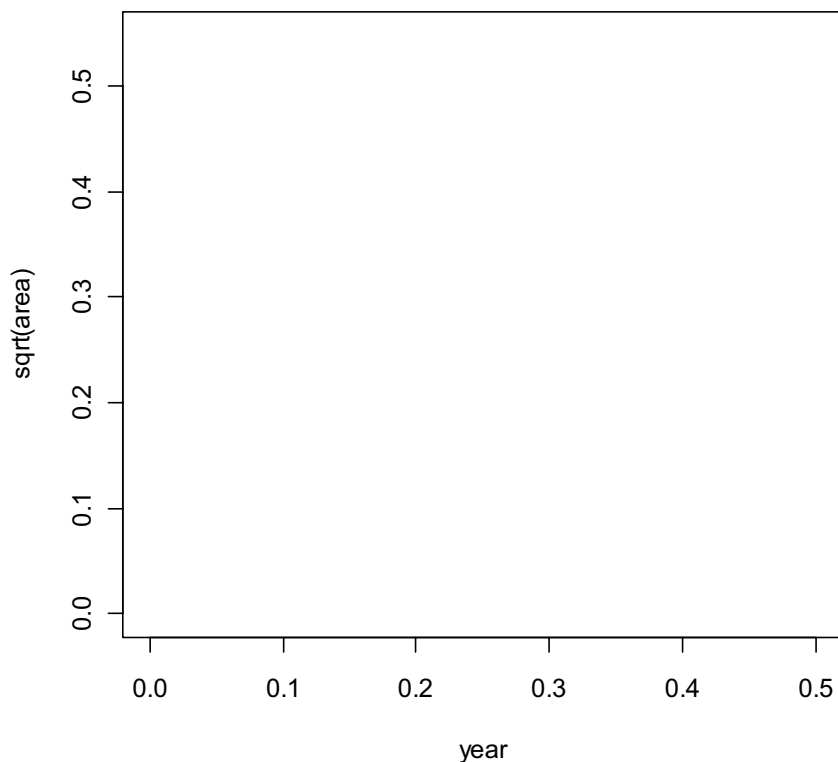
- 1/ Do vektoru s názvem `area` vložte zjištěnou plochu a do vektoru `month` měsíce. Ty

však musíte přepočíst na rok (vydělit 12), protože později budeme pracovat s časovou jednotkou rok. Vyneste závislost \sqrt{area} na čase t do bodového grafu.

```
> area <- c(0,0.02,0.05,0.11,0.17,0.26,0.3)
> month <- (0:6)/12
> plot(month,sqrt(area) ,xlab="year")
```

Překreslete graf do sešitu.

Šíření pavouků za 6 měsíců



Koeficient šíření pavouků (D) odhadněte pomocí lineárního modelu závislosti odmocniny plochy na čase:

$$\sqrt{area} = \beta t$$

Lineární model, příkaz **lm**, aplikujte bez průsečíku (**-1**), protože na počátku nebyl na novém území přítomen žádný pavouk. Odhadnutý model přidejte do grafu příkazem **abline**.

```
> m <- lm(sqrt(area)~month-1)
> abline(m)
```

Odhad koeficientu šíření D spočítejte podle:

$$D = \frac{\hat{\beta}}{4}$$

Odhad β zjistíte příkazem **coef**.

```
> coef(m)
```

```
> 1.195874/4
```

Odhadnutý koeficient šíření D (bez příspěvku množení) je km^2/rok .

Odhad míry expanze, c , která zohledňuje i množení, spočítejte podle

$$c = 2\sqrt{rD},$$

kde $r = \ln(\lambda)$. Víme, že $\lambda = 1.4$.

```
> log(1.4)
> 2*sqrt(0.34*0.3)
```

Odhadnutá míra expanze je km/rok .

2/ Pro simulaci šíření použijte Skellamův model. Ten je rozšířením Gaussovy funkce o vnitřní míru růstu populace (r) a kruhovitý dvourozměrný prostor:

$$N(\rho, t) = \frac{N(0,0)}{4\pi Dt} e^{rt - \frac{\rho^2}{4Dt}},$$

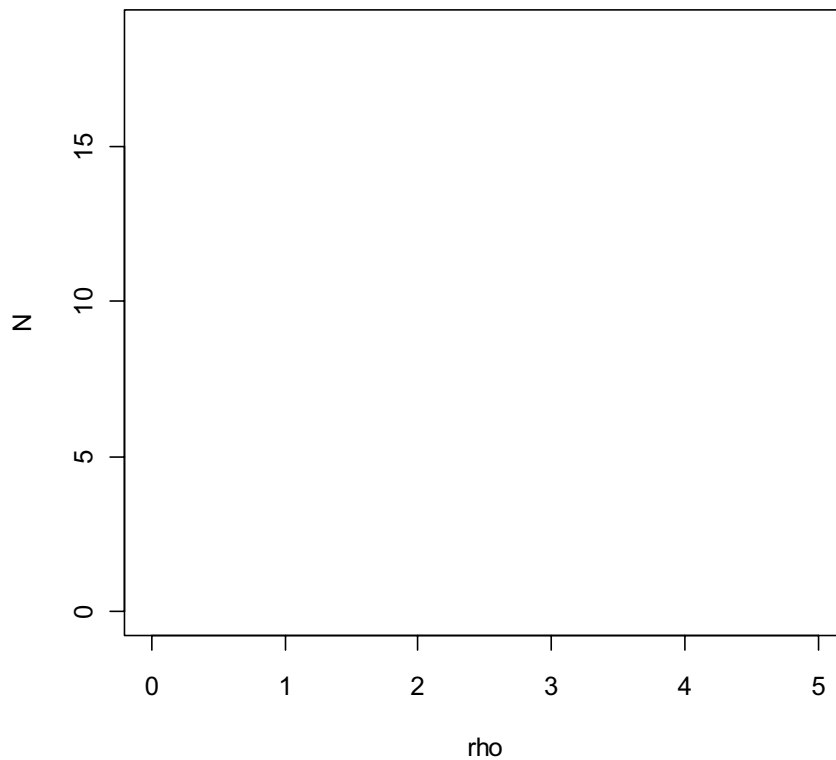
kde ρ je poloměr plochy rozšíření. Výsledkem Skellamova modelu je početnost populace v daném čase a vzdálenosti od počátku šíření.

Vytvořte matici početností N příkazem **matrix** tak, že každý řádek bude jeden časový krok a sloupce budou odpovídat lineární vzdálenosti od počátku šíření. Proto nejprve vytvořte vektor **rho** s rozsahem 0 až 5 km a jemností např. 0.25 km a vektor **years** s rozsahem 1 až 5 let. Simulaci provedte příkazem **for**. Použijte výše odhadnuté hodnoty parametrů r a D a počáteční počet jedinců 50. Graf, který vytvoříte příkazem **matplot**, bude poněkud netypicky modelovat početnost pavouků vzhledem ke vzdálenosti od počátku šíření. Čas nebude na žádné z os, bude prezentován jednotlivými křivkami. Matici nasimulovaných dat N je potřeba transponovat příkazem **t**.

```
> rho <- seq(0,5,by=0.25)
> years <- 1:5
> N <- matrix(0,ncol=length(rho),nrow=length(years))
> r <- 0.34; D <- 0.3; i <- 1
> for(t in years)N[t,] <- 50*exp(r*t-rho^2/(4*D*t))/(4*pi*D*t)
> matplot(rho,t(N),type="l",ylab="N",col=1)
> legend("topright",c("1","2","3","4","5"),lty=1:5)
```

Překreslete graf do sešitu.

Simulace šíření pavouků



Do jaké vzdálenosti od epicentra se pavouci dostanou za 5 let?

```
> N[5, ]  
> rho[17]
```

.....

▲ Poznámka

Modelování šíření druhů je detailně popsáno v Shigesada et al. (1995) a Shigesada & Kawasaki (1997), kde lze nalézt model i pro kombinaci šíření na krátkou a delší vzdálenost, tzv. stratified diffusion model. Lubina & Levin (1988) ukazují, jak pořídít odhad D z hodnot rozptylu šířící se populace. V prostředí **R** lze vyzkoušet balíček [MigClim](#) pro predikci rozšíření druhů třeba v závislosti na změně klimatu.



Dynamika metapopulačních struktur

▲ Popis

Populace skokanů byla výstavbou dálnice rozdělena na dvě nerovnoměrně veliké části. Demografickým výzkumem obou populací se zjistilo, že větší populace vyčerpala potravní zdroje, proto její početnost klesá. Menší populace má k dispozici nadbytek potravy, proto její početnost stoupá.

▲ Data

Aktuální počet jedinců (N) a konečná míra růstu (λ) pro obě populace jsou uvedeny v tabulce:

	Populace 1	Populace 2
N	100	10
λ	0.8	1.2

▲ Úkoly

- 1/ Použijte model nezávislý na hustotě pro diskrétně se množící organismy a nasimulujte populační dynamiku obou populací po dobu 20 generací. Zjistěte, jestli jsou izolované populace dlouhodobě životaschopné.
- 2/ Pokud je alespoň jedna populace v ohrožení, simulací zjistěte, jestli by pomohlo vytvoření koridoru. Jak velký by měl být ve smyslu propustnosti jedinců?

▲ Řešení

- 1/ K simulaci použijte diskrétní model exponenciálního růstu pro větší (N_1) i menší (N_2) populaci:

$$\begin{aligned}N_{1,t+1} &= \lambda_1((1-d)N_{1,t} + dN_{2,t}) \\ N_{2,t+1} &= \lambda_2((1-d)N_{2,t} + dN_{1,t}),\end{aligned}$$

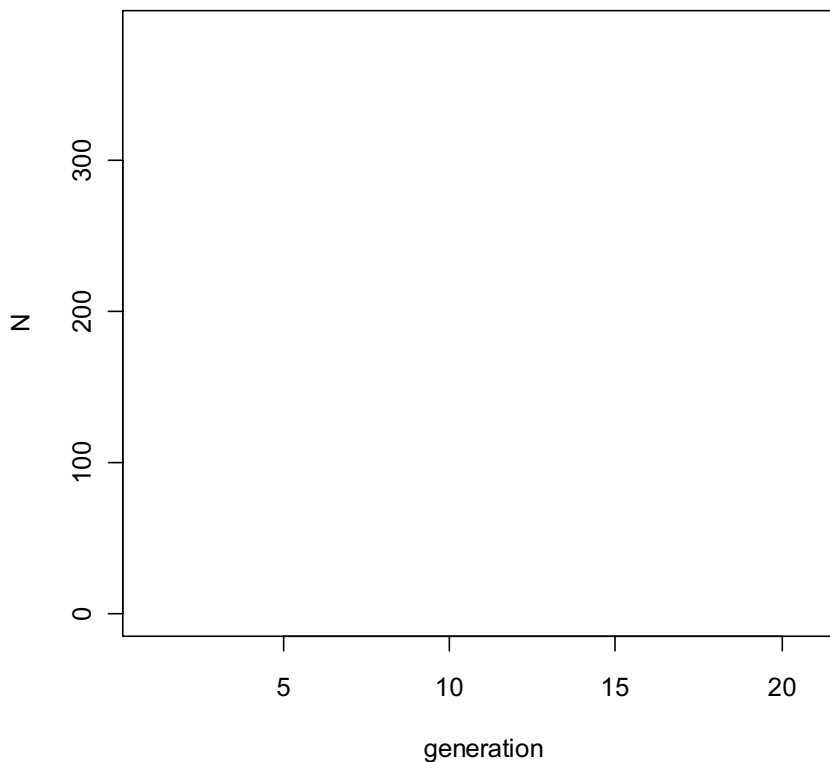
kde d je koeficient propustnosti neboli výměny jedinců mezi populacemi.

Vytvořte matici N_{12} složenou ze 2 vektorů délky 20. Na první pozici prvního vektoru umístěte hodnotu 100, u druhého 10, jako počáteční početnosti. Do objektu N_{12} ukládejte nasimulované početnosti obou populací. Pro izolované populace bude $d = 0$, tj. 0% propustnost. Simulaci proveďte příkazem **for** a početnosti vynesete do grafu příkazem **matplot**.

```
> N12 <- data.frame(N1=rep(0,20),N2=rep(0,20))
> N12[1,1] <- 100
> N12[1,2] <- 10
> d <- 0
> for(t in 1:20) {
+ N12[t+1,1] <- ((1-d)*N12[t,1]+d*N12[t,2])*0.8
+ N12[t+1,2] <- ((1-d)*N12[t,2]+d*N12[t,1])*1.2}
> matplot(N12,type="l",xlab="generation",ylab="N",lty=1:2,col=1)
> legend("topleft",legend=c("N1","N2"),lty=1:2)
```

Překreslete graf do sešitu.

Dynamika izolovaných populací



Popište, jaký je osud izolovaných populací?

.....

2/ Nyní proveďte simulaci dynamiky propojených populací. Použijte stejný systém rovnic se stejnou syntaxí, ale s malou hodnotou koeficientu propustnosti, například $d = 0.2$, tj. s 20% propustností.

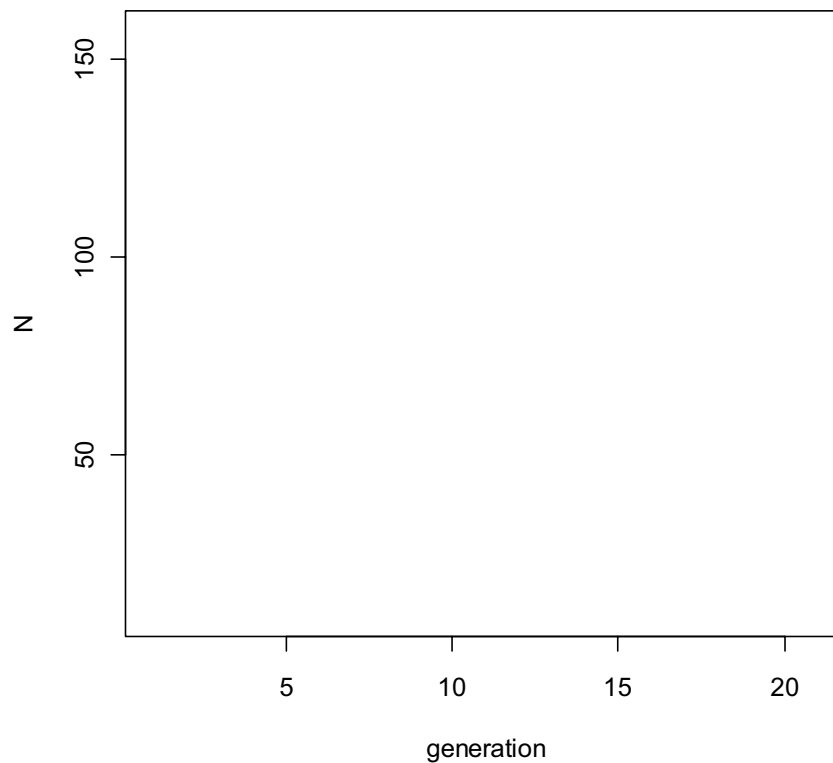

```

> d <- 0.2
> for(t in 1:20) {
+ N12[t+1,1] <- ((1-d)*N12[t,1]+d*N12[t,2])*0.8
+ N12[t+1,2] <- ((1-d)*N12[t,2]+d*N12[t,1])*1.2}
> matplot(N12, type="l", xlab="generation", ylab="N", lty=1:2, col=1)
> legend("topleft", c("N1", "N2"), lty=1:2)

```

Překreslete graf do sešitu.

Dynamika málo propojených populací



Pomohlo to k udržení obou populací?

.....

Nyní nasimulujte vysokou propojenost populací, například $d = 0.8$, tedy 80% propustnost.

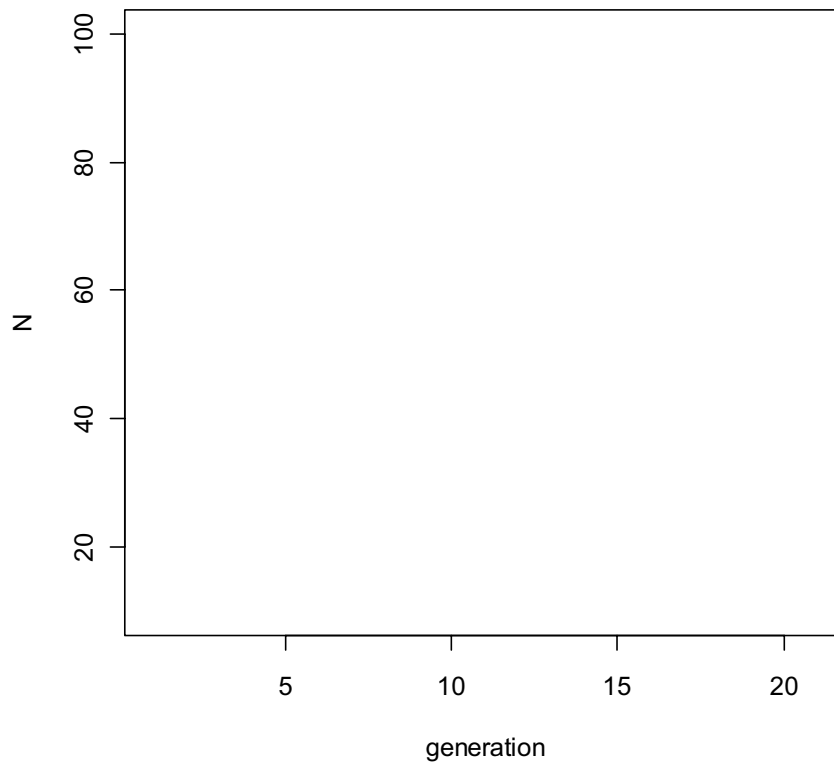
```

> d <- 0.8
> for(t in 1:20) {
+ N12[t+1,1] <- ((1-d)*N12[t,1]+d*N12[t,2])*0.8
+ N12[t+1,2] <- ((1-d)*N12[t,2]+d*N12[t,1])*1.2}
> matplot(N12, type="l", xlab="generation", ylab="N", lty=1:2, col=1)
> legend("topright", c("N1", "N2"), lty=1:2)

```

Překreslete graf do sešitu.

Dynamika hodně propojených populací



Jaká by měla být propustnost koridoru, aby obě populace vykazovaly stabilní dynamiku?

.....

18 Šířka niky

▲ Popis

V epigeonu pole se vyskytují dva druhy pavouků, jeden z rodu *Pardosa* a druhý z rodu *Pachygnatha*. Oba druhy jsou pravými predátory a konzumují pouze bezobratlé živočichy. Detailním pozorováním lovu kořisti v terénu bylo zjištěno, kterými druhy bezobratlých živočichů se oba pavouci živí. Kromě toho bylo zjištěno složení dostupné kořisti.

▲ Data

Relativní četnosti lovené kořisti z 5 skupin bezobratlých pro oba druhy pavouků, relativní dostupnost kořisti a počet pozorování (N) jsou uvedeny v tabulce:

	Collembola	Hemiptera	Ensifera	Diptera	Isopoda	N
<i>Pardosa</i>	0.61	0.15	0.12	0.07	0.05	100
<i>Pachygnatha</i>	0.93	0.05	0.01	0.00	0.01	100
dostupnost	0.60	0.10	0.10	0.10	0.10	50

▲ Úkoly

- 1/ Odhadněte šířku trofické niky pro oba druhy pavouků a otestujte, jestli jsou si podobné.
- 2/ Zjistěte, jak moc se jejich niky překrývají.

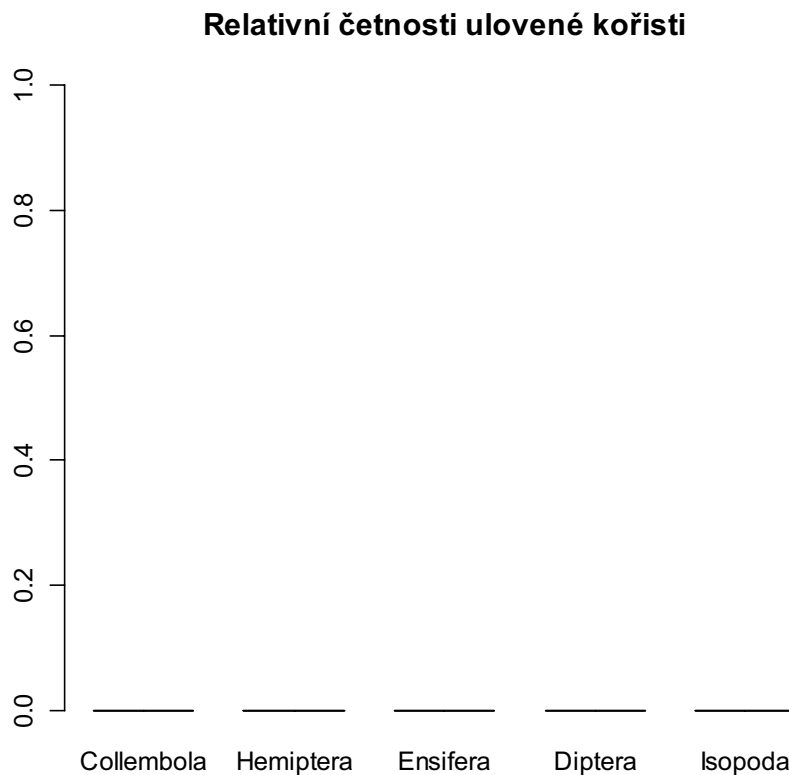
▲ Řešení

1/ Do vektoru s názvem `Par` a `Pach` umístěte relativní četnosti zastoupení jednotlivých řádů kořisti. Do vektoru s názvem `av` pak umístěte relativní četnost dostupné kořisti. Pak vektory `Par` a `Pach` spojte příkazem `rbind` do objektu `both` a relativní četnosti obou druhů pavouků vyneste do sloupcového grafu příkazem `barplot`.

```
> Par <- c(0.61,0.15,0.12,0.07,0.05)
> Pach <- c(0.93,0.05,0.01,0,0.01)
> av <- c(0.6,0.1,0.1,0.1,0.1)
> both <- rbind(Par,Pach)
```

```
> barplot(both,beside=T,ylim=c(0,1),legend.text=c("Pardosa","Pachygnatha"),
+ names.arg=c("Collembola","Hemiptera","Ensifera","Diptera","Isopoda"))
```

Překreslete graf do sešitu.



Pro odhad šířky trofické niky použijte Smithův index (Smith 1982):

$$FT = \sum_{k=1}^5 \sqrt{p_k q_k},$$

kde p_k je relativní četnost uloveného taxonu k a q_k je relativní dostupnost tohoto taxonu. Smithův index se interpretuje vzhledem k teoretické minimální (0) a maximální (1) šířce niky. Do objektu F1 vložte odhad šířky niky pro druh *Pardosa* a do objektu F2 odhad šířky niky pro druh *Pachygnatha*.

```
> F1 <- sum(sqrt(Par*av)); F1
> F2 <- sum(sqrt(Pach*av)); F2
```

Odhady indexů šířky niky jsou:

<i>Pardosa</i>	<i>Pachygnatha</i>

Který druh má širší niku a proč?

.....

Je rozdíl mezi druhy statisticky významný? K zodpovězení otázky je potřeba nejprve spočítat rozptyly obou odhadů podle vzorce:

$$\text{Var}(FT) = \frac{1 - FT^2}{4N},$$

kde N je celkový počet zaznamenaných jedinců kořisti. Do objektu V1 spočtete rozptyl šířky niky pro druh *Pardosa* a do objektu V2 rozptyl šířky niky pro druh *Pachygnatha*.

```
> v1 <- (1-F1^2)/400
> v2 <- (1-F2^2)/400
```

Nyní proveďte oboustranný test nulové hypotézy o rovnosti šířky nik. Testovou statistiku Z spočtete podle vzorce:

$$Z = \frac{FT_1 - FT_2}{\sqrt{\text{Var}(FT_1) + \text{Var}(FT_2)}}$$

Tato statistika má standardní normální rozdělení $Z \sim N(0,1)$. Pravděpodobnost chyby prvního druhu spočtete z distribuční funkce pro normální rozdělení (**pnorm**):

```
> z <- (F1-F2)/sqrt(v1+v2); z
> 2*(1-pnorm(abs(z)))
```

$$Z = \dots\dots\dots P \dots\dots\dots$$

Je rozdíl v šířce niky obou druhů i statisticky významný?

2/ Překryv nik pro oba druhy spočtete podle vzorce Hurlberta (1978):

$$L = \sum \frac{P_{1k}P_{2k}}{q_k}$$

Index je v rozmezí $[0, \infty)$, přičemž platí čím vyšší hodnota, tím větší překryv nik.

```
> sum(Par*Pach/av)
```

Odhadnutý překryv nik obou druhů je:

Poznámka

Existuje celá řada indexů pro měření šířky niky a překryvu nik. Liší se v několika aspektech: především v typu dat, ze kterých se počítají (kategorické či kontinuální dimenze niky), ale také v tom, jestli zohledňují dostupnou kořist (MacArthur & Levins 1967, Colwell & Futuyma 1971, Hurlbert 1978, Feinsinger et al. 1981).

19

Odhady parametrů modelu kompetice

▲ Popis

Dva druhy sekáčů, z rodů *Opilio* a *Phalangium*, se vyskytovaly společně na jednom stanovišti. Na vybrané ploše byly sledovány jejich početnosti jednou ročně po dobu 12 let. Chceme zjistit, zda mezi nimi dochází ke kompetici.

▲ Data

Byly zaznamenány tyto početnosti (N) sekáčů v průběhu 12 let:

Rok	N <i>Opilio</i>	N <i>Phalangium</i>
1	50	120
2	66	81
3	59	76
4	74	71
5	83	63
6	84	65
7	96	55
8	98	37
9	101	28
10	126	22
11	135	16
12	136	10

▲ Úkoly

- 1/ Odhadněte parametry míry populačního růstu, nosné kapacity prostředí a koeficientu kompetice pro oba druhy.
- 2/ Nasimulujte populační dynamiku obou druhů po dobu 20 generací s použitím odhadnutých parametrů a počátečními početnostmi 20 jedinců pro každý druh.

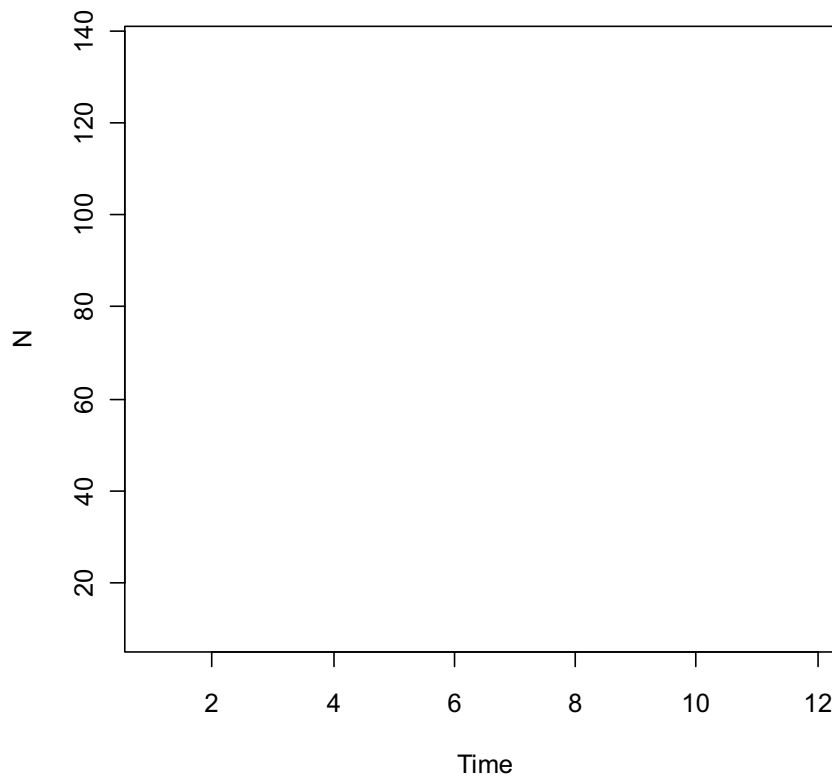
Řešení

1/ Do vektoru s názvem `opi` umístěte početnosti druhu *Opilio* a do vektoru s názvem `phal` početnosti druhu *Phalangium*. Oba vektory spojte do objektu `dat` příkazem `data.frame`. Do grafu vynesete početnosti pavouků v závislosti na čase příkazem pro časové řady `ts.plot`.

```
> opi <- c(50,66,59,74,83,84,96,98,101,126,135,136)
> phal <- c(120,81,76,71,63,65,55,37,28,22,16,10)
> dat <- data.frame(opi,phal)
> ts.plot(dat,ylab="N",lty=1:2)
> legend("bottomleft",legend=c("Opilio","Phalangium"),lty=1:2)
```

Překreslete graf do sešitu.

Početnosti sekáčů v průběhu 12 let



Jsou dynamiky obou druhů podobné? Popište, jaké jsou.

.....

.....

Předpokládáme, že sekáči se množí diskrétně. Proto použijte např. Rickerův model pro diskrétní růst závislý na hustotě pro dva konkurenční druhy:

$$N_{1,t+1} = N_{1,t} e^{r_1 \left(\frac{K_1 - N_{1,t} - \alpha_{12} N_{2,t}}{K_1} \right)} \quad \text{a} \quad N_{2,t+1} = N_{2,t} e^{r_2 \left(\frac{K_2 - N_{2,t} - \alpha_{21} N_{1,t}}{K_2} \right)},$$

kde r_i je vnitřní míra populačního růstu, K_i je nosná kapacita a α_{ij} je koeficient kompetice. Odhady parametrů r_i , K_i , a α_{ij} získáme tzv. dynamickou regresí. Ta zahrnuje nejprve linearizaci těchto rovnic (zvláště pro každý druh). Obecně:

$$\ln\left(\frac{N_{i,t+1}}{N_{i,t}}\right) = r_i - \frac{r_i}{K_i}N_{i,t} - \frac{r_i\alpha_{ij}}{K_i}N_{j,t} \quad \Rightarrow \quad \ln\left(\frac{N_{i,t+1}}{N_{i,t}}\right) = a_i + b_iN_{i,t} + c_{ij}N_{j,t}$$

pro $t = 1, \dots, 11$.

Je to rovnice roviny v prostoru s osami $N_{i,t}$, $N_{j,t}$ a $\ln\left(\frac{N_{i,t+1}}{N_{i,t}}\right)$. Pro grafické znázornění bychom potřebovali trojrozměrný graf. Pomocí regresního modelu se hledá nejlepší proložení roviny naměřenými body zvláště pro druh *Opilio* a *Phalangium*. Z regresních odhadů parametrů a_i , b_i a c_{ij} odvoďte odhady parametrů r_i , K_i a α_{ij} podle vzorců zvláště pro každý druh:

$$r_i = \hat{a}_i \quad K_i = -\frac{r_i}{\hat{b}_i} = -\frac{\hat{a}_i}{\hat{b}_i} \quad \alpha_{ij} = -\frac{K_i\hat{c}_{ij}}{r_i} = \frac{\hat{c}_{ij}}{\hat{b}_i} \quad \text{pro } i = 1, 2 \text{ a } j = 2, 1.$$

Nejprve proveďte regresi pro druh *Opilio*. Hodnoty $\frac{N_{1,t+1}}{N_{1,t}}$ si musíte nejprve dopočítat a uložit do vektorů `opi1`. Použijte lineární model, příkaz `lm`. V lineárním prediktoru budou početnosti obou druhů (bez poslední hodnoty). Odhady parametrů roviny zjistíte příkazem `coef`. Z nich spočtete odhady r , K a α .

```
> opi1 <- opi[-1]/opi[-12]
> m1 <- lm(log(opi1)~opi[-12]+phal[-12])
> coef(m1)
> -0.2827058214/-0.0019409899
> -0.0003509306/-0.0019409899
```

A nyní to samé pro druh *Phalangium*. Hodnoty $\frac{N_{2,t+1}}{N_{2,t}}$ vložte do vektoru `phal1`.

```
> phal1 <- phal[-1]/phal[-12]
> m2 <- lm(log(phal1)~phal[-12]+opi[-12])
> coef(m2)
> -1.253529913/-0.007836019
> -0.011631378/-0.007836019
```

Odhady parametrů запиšte do tabulky:

	<i>Opilio</i>	<i>Phalangium</i>
r		
K		
α		

Mají oba druhy podobnou hodnotu vnitřní míry populačního růstu a nosné kapacity prostředí?

.....

Jsou oba druhy podobně silní konkurenti?

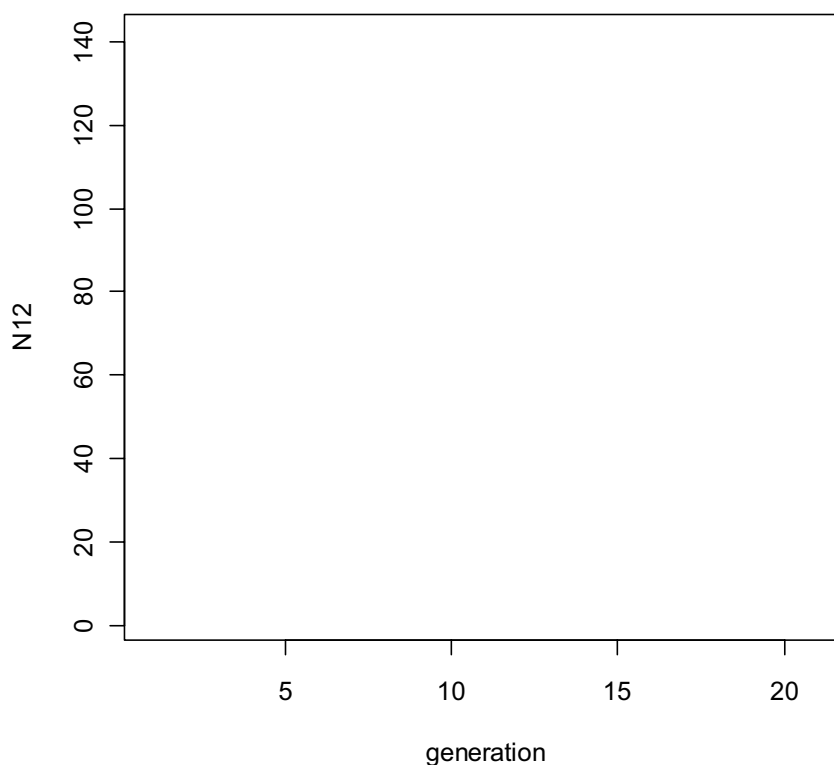
.....

2/ K simulaci dynamiky použijte systém rovnic diskrétního růstu populací uvedených výše s počátečními hodnotami početností 20 jedinců pro oba druhy. Výsledky simulací ukládejte do matice s názvem `N12`. Simulaci proveďte příkazem `for` a její výsledek vynesete příkazem `matplot`.

```
> N12 <- matrix(ncol=2,nrow=21)
> N12[1,] <- c(20,20)
> for(t in 1:20) {
+ N12[t+1,1] <- N12[t,1]*exp(0.28*(145.7-N12[t,1]-0.18*N12[t,2])/145.7)
+ N12[t+1,2] <- N12[t,2]*exp(1.25*(160-N12[t,2]-1.48*N12[t,1])/160)}
> matplot(N12,type="l",xlab="generation",lty=1:2,col=1)
> legend("right",c("Opilio","Phalangium"),lty=1:2)
```

Překreslete graf do sešitu.

Simulovaná populační dynamika kompetitorů



Jaké jsou osudy obou druhů?

.....

.....

▲ Poznámka

Dalšími metodami používanými k odhadu parametrů kompetice je tzv. statická regrese (Schoener 1974, Pfister 1995), která používá data o abundanci konkurentů z několika lokalit, nebo manipulativní experiment, ve kterém se sleduje početnost konkurentů a jejich míra populačního růstu po narušení jednoho z druhů (Bender et al. 1984). V dynamické regresi, kterou jsme si ukázali, by měl být odhad parametrů (především jejich chyb) proveden regresní metodou, která dokáže modelovat i časovou závislost v datech (třeba GLS nebo GEE, viz Pekár & Brabec 2012). Odhad parametrů z dynamické regrese je lepší než ze statické, ve které je nutné abundance standardizovat a zahrnout do modelu i faktory prostředí (Fox & Luo 1996).

▲ Popis

Na jedné lokalitě se začal šířit invazní druh mravence a zdá se, že vytlačí jeden z původních druhů mravenců. Předchozí studie ukázala, že oba druhy mají podobnou niku. Zjistěte, jestli je původní druh v ohrožení.

▲ Data

V předchozí studii byly zjištěny tyto hodnoty parametrů původního (1) a invazního (2) druhu:

	Původní	Invazní
r	0.8	0.7
K	200	300
α	1.6	2.1

▲ Úkoly

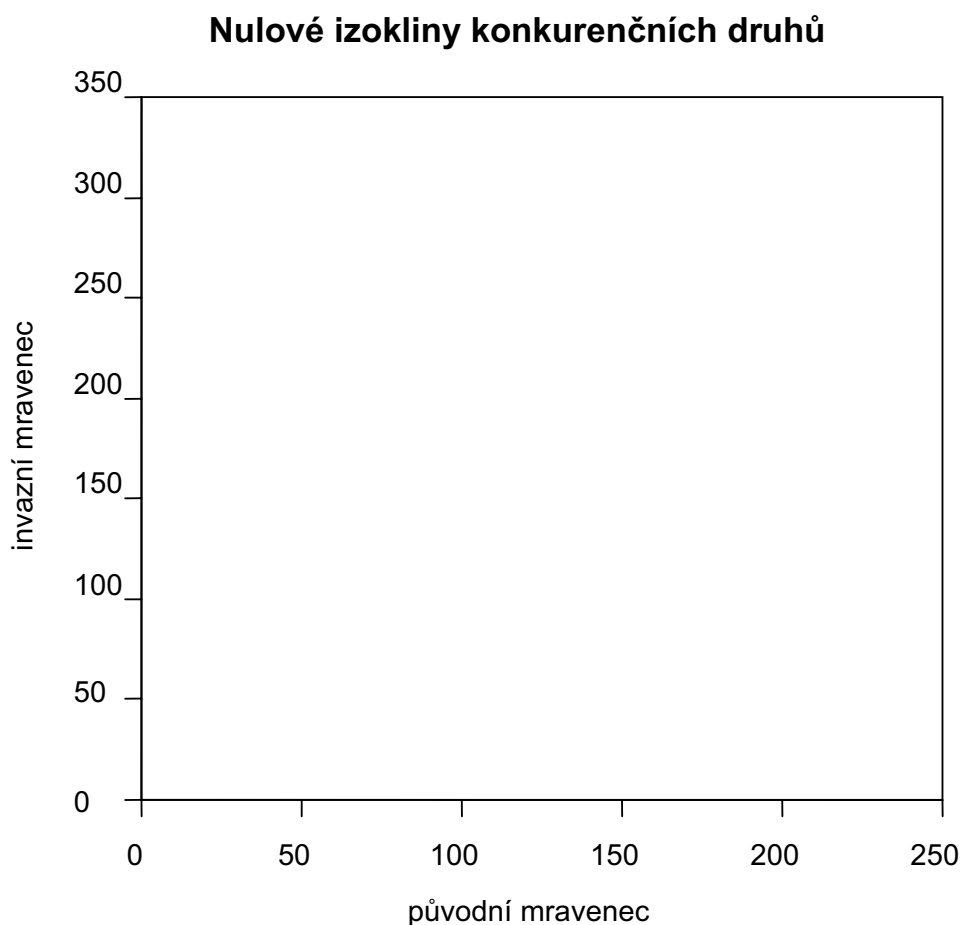
- 1/ Odhadněte výsledek interakce analyticky.
- 2/ Nasimulujte vývoj početnosti mravenců obou druhů, pokud má populace původního druhu počáteční početnost 20 jedinců a populace invazního druhu početnost 10 jedinců. Simulaci proveďte pro dobu 30 let.
- 3/ Jaký bude výsledek simulace, obrátí-li se počáteční početnosti ve prospěch invazního druhu (tj. $N_{1,t_0} = 10$, $N_{2,t_0} = 20$), např. na lokalitách, kde je původní druh málo hojný?

▲ Řešení

- 1/ Pro analytické řešení využijte metodu nulových izoklin. Hodnoty K_1 , $\frac{K_1}{\alpha_{12}}$, K_2 a $\frac{K_2}{\alpha_{21}}$ určují 4 body, kterými jsou izokliny definovány. Spočítejte jejich hodnoty.

- > 200/1.6
- > 300/2.1

Vyneste izokliny do grafu:



Jaký bude výsledek interakce?

.....

2/ K simulaci použijte systém diferenciálních rovnic kompetičního modelu Lotky-Volterra:

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 r_1 \left(1 - \frac{N_1 + \alpha_{12} N_2}{K_1} \right) \qquad \frac{dN_2}{dt} = N_2 r_2 \left(1 - \frac{N_2 + \alpha_{21} N_1}{K_2} \right)$$

N_1 bude pro původní druh a N_2 pro invazní druh. Diferenciální rovnice vyčísluje změnu početnosti N_i za jednotku času. Výsledkem simulace má být ovšem očekávaná početnost v daném čase. Bylo by potřeba integrovat uvedené diferenciální rovnice, abyste získali funkci popisující přímo početnost (analytické řešení). To je často těžko řešitelný úkol. Proto zvolte cestu numerického řešení obyčejných diferenciálních rovnic (Ordinary Differential Equations, ve zkratce ODE). Numerický postup aproximuje výslednou početnost bez nutnosti integrování rovnic. Nejjednodušším typem numerického řešení je tzv. Eulerova metoda.

Výpočet postupuje po časových krocích typicky menších, než je základní časová jednotka (např. $\Delta = 0.1$ časové jednotky), aby nepřesnost způsobená aproximací nebyla zbytečně velká.

V každém kroku spočítejte změny početností $\frac{dN_1}{dt}$ a $\frac{dN_2}{dt}$ podle posledních známých početností a k těmto je přičtěte. Tím dostanete odhady početností v čase $t+\Delta$. Délku kroku musíte zohlednit i v připočtených změnách (za desetinu časové jednotky přibude/ubude jen desetina spočítané změny početnosti):

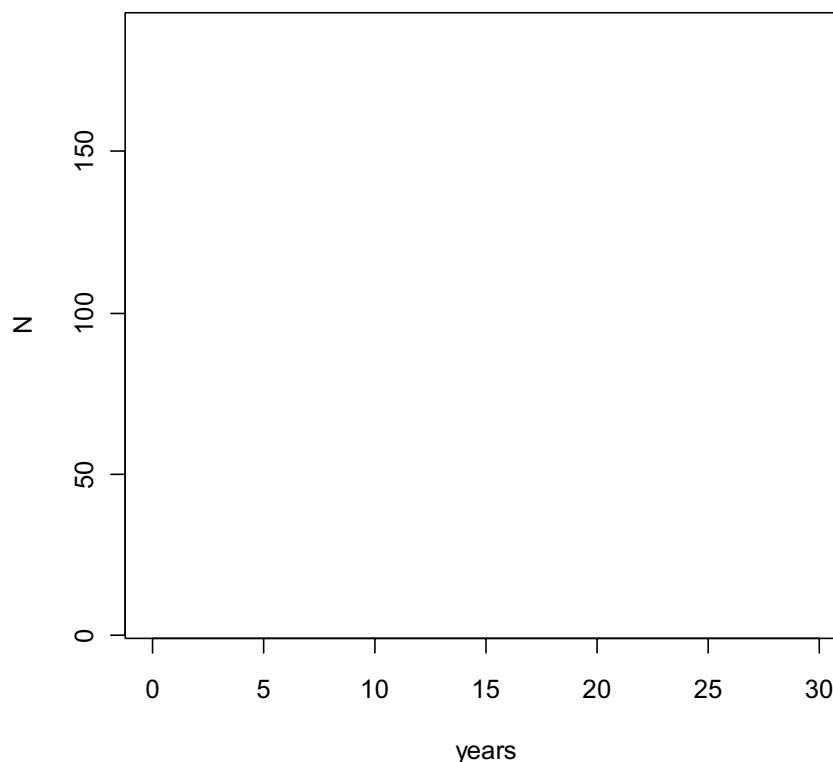
$$N_{i,t2} = N_{i,t1+\Delta} = N_{i,t1} + \Delta \cdot \frac{dN_i}{dt}$$

Do objektu `delta` vložte délku kroku. Ve vektoru `time` specifikujte čas pro simulaci, tj. 30 let. Definujte hodnoty všech parametrů (r_1 , r_2 , K_1 , K_2 , α_{12} , α_{21}) a vytvořte matici `N` se dvěma sloupci. Na jejich prvních pozicích budou počáteční početnosti (20 a 10 jedinců). Simulaci proveďte příkazem `for` a výsledek vynesete příkazem `matplot`.

```
> delta <- 0.1
> time <- seq(0,30,by=delta)
> r1 <- 0.8; r2 <- 0.7; a12 <- 1.6; a21 <- 2.1; K1 <- 200; K2 <- 300
> N <- matrix(ncol=2,nrow=length(time))
> N[1,] <- c(20,10)
> for(i in 1:(length(time)-1)) {
+ N[i+1,1] <- N[i,1]+delta*r1*N[i,1]*(1-(N[i,1]+a12*N[i,2])/K1)
+ N[i+1,2] <- N[i,2]+delta*r2*N[i,2]*(1-(N[i,2]+a21*N[i,1])/K2)
> matplot(time,N,type="l",xlab="years",lty=1:2,col=1)
> legend("topleft",c("N1","N2"),lty=1:2)
```

Překreslete graf do sešitu.

Simulace početnosti mravenců



Vytlačí invazní druh původního mravence?

.....

3/ Jak dopadne simulace, bude-li mít na počátku převahu invazní druh mravence? Použijte stejný systém rovnic, ale řešení tentokrát naleznete pomocí složitějších a přesnějších metod. Přístupné jsou v balíku **deSolve**. Příkaz **ode** je nejobecnějším řešitelem obyčejných diferenciálních rovnic. Výpočet probíhá ve dvou krocích. V prvním kroku specifikujte model, nazvěte jej **competition**, tj. vytvořte funkci, do které zapište potřebné diferenciální rovnice. Do kulatých závorek v definici funkce zapište trojici objektů, se kterými bude funkce počítat: **ti** bude čas; **ini** bude vektor s počátečními hodnotami stavových proměnných a **par** bude vektor se jmény a hodnotami parametrů. Příkaz **with** zpřístupní „mateřské“ funkci všechny parametry a proměnné pod jejich jmény ve formě seznamu (**as.list**). Zápis funkce zakončete příkazem **return**, který předá výsledky rovnic k dalšímu zpracování. Zde je důležité pořadí: výsledky **dN1**, **dN2** musí odpovídat pořadí N1, N2 ve vektoru počátečních hodnot.

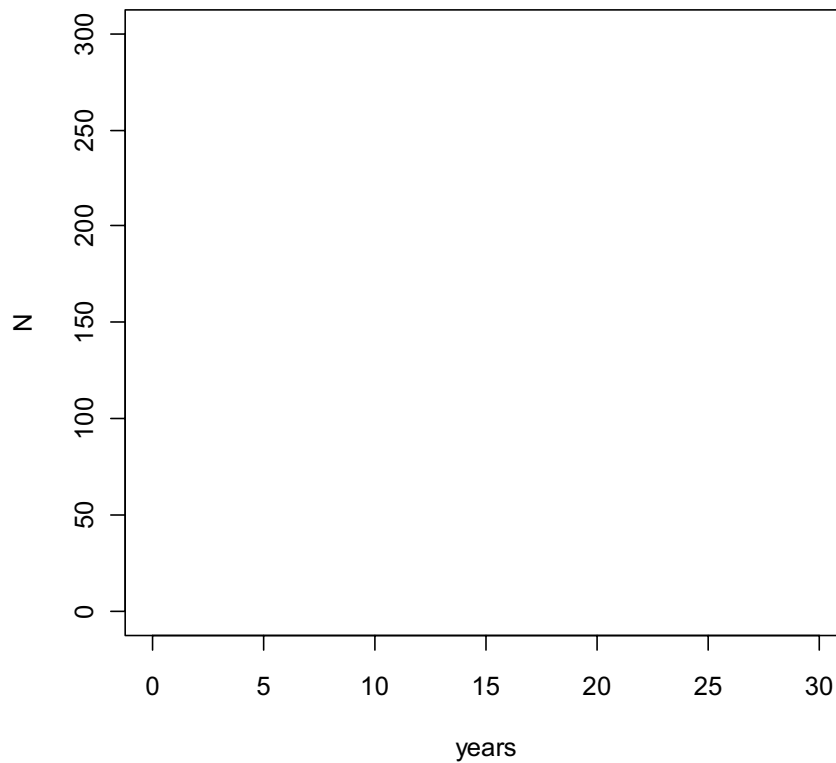
```
> competition <- function(ti,ini,par){
+ with(as.list(c(ini,par)),{
+ dN1 <- r1*N1*(1-(N1+a12*N2)/K1)
+ dN2 <- r2*N2*(1-(N2+a21*N1)/K2)
+ return(list(c(dN1,dN2)))})}
```

Zaveďte parametry a jejich hodnoty (do vektoru **param**) a zadejte jejich počáteční početnosti do vektoru **initial**. Načtěte balík **deSolve**. Definujte časy, ve kterých má být proveden výpočet (vektor **time**). Samotný výpočet obstará příkaz **ode**, který pojmenuje vstupní objekty jako (**y**, **times**, **func**, **parms**). Výslednou matici uložte do objektu **sim**. Výsledek simulace vykreslete příkazem **matplot**.

```
> param <- c(r1=0.8,r2=0.7,a12=1.6,a21=2.1,K1=200,K2=300)
> initial <- c(N1=10,N2=20)
> library(deSolve)
> time <- seq(0,30,by=0.1)
> sim <- ode(y=initial,times=time,func=competition,parms=param)
> matplot(time,sim[,-1],type="l",xlab="years",ylab="N",lty=1:2,col=1)
> legend("topleft",c("N1","N2"),lty=1:2)
```

Překreslete graf do sešitu.

Simulace početnosti mravenců



Vytlačí nyní invazní druh původního mravence? Pokud ano, jak dlouho to bude trvat?

.....

▲ Poznámka

Jak přesné je použití jednoduché Eulerovy numerické metody proti jiným složitějším metodám z příkazu `ode` (jako výchozí je nastavena metoda `lsoda`), lze zjistit třeba grafickým porovnáním výsledků simulace. Pokud to uděláte, uvidíte, že rozdíl je v podstatě zanedbatelný. O použití příkazu `ode` v simulačním modelování se lze dozvědět více např. v Petzold (2003).



Funkční odpověď

▲ Popis

Funkční odpověď střevlíků konzumujících semena byla zkoumána v miskách o ploše 10 cm^2 . Pro každou hustotu semen bylo uskutečněno několik opakování. Hustota semen byla konstantní po celou dobu experimentu, tj. 6 hodin, protože zkonzumovaná semena byla neustále nahrazována novými. Na konci experimentu byl stanoven počet sežraných a nesežraných semen.

▲ Data

Průměrné počty zkonzumovaných semen (H_a) pro jednotlivé hustoty semen (H) jsou uvedeny v následující tabulce:

H	H_a
1	2.5
5	6.1
10	7.9
20	10.5
40	12.3
50	11.8

▲ Úkoly

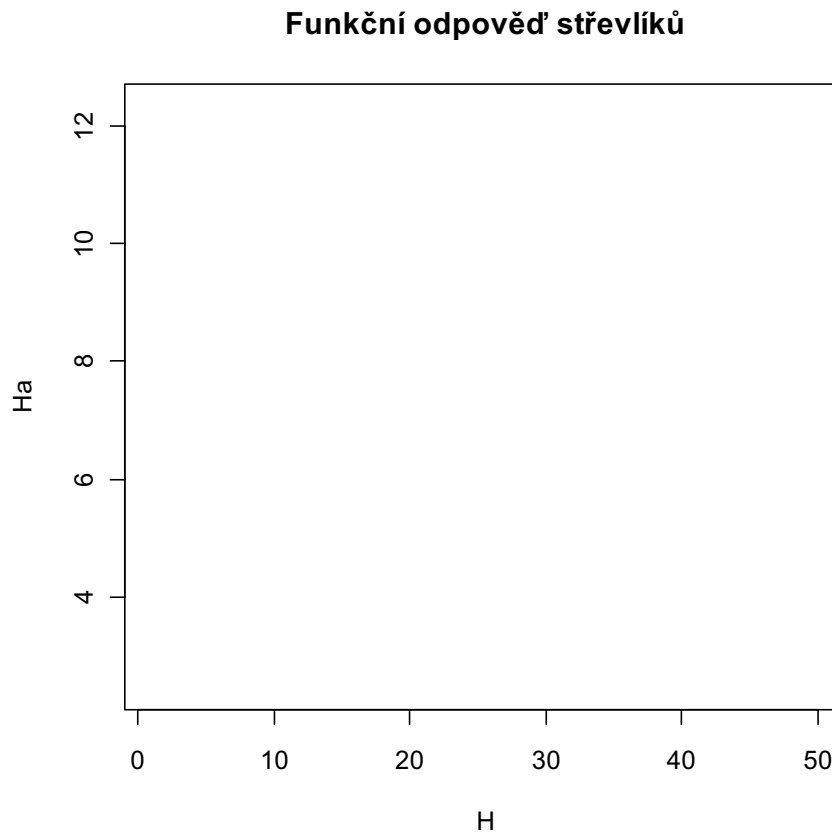
- 1/ Jaký typ funkční odpovědi mají střevlíci?
- 2/ Odhadněte parametry vyhledávací účinnosti, času zpracování a asymptoty nasycení.

▲ Řešení

- 1/ Do vektoru s názvem H vložte hustoty semen a do vektoru s názvem H_a průměrné počty sežraných semen. Do bodového grafu vynesete počty zkonzumovaných semen v závislosti na jejich hustotě.

```
> H <- c(1,5,10,20,40,50)
> Ha <- c(2.5,6.1,7.9,10.5,12.3,11.8)
> plot(H,Ha)
```

Překreslete graf do sešitu.



Který typ funkční odpovědi střevlíci vykazují?

2/ Hodnoty parametrů odhadněte pomocí příslušné Hollingovy rovnice:

$$H_a = \frac{aHT}{1 + aHT_h}$$

Tato rovnice je inherentně nelineární. Abychom k odhadu parametrů mohli použít lineární regresi, musí se linearizovat. Lineární tvar rovnice získáte převrácením:

$$\frac{1}{H_a} = \frac{1}{aHT} + \frac{T_h}{T}$$

a substitucí:

$$\frac{1}{H_a} = \beta \frac{1}{H} + \alpha,$$

kde $\hat{\alpha} = \frac{T_h}{T}$ a $\hat{\beta} = \frac{1}{aT}$. Z nich hodnoty parametrů vyhledávací účinnosti, a , času zpracování, T_h , i asymptoty nasycení, max , zjistíte podle vzorců:

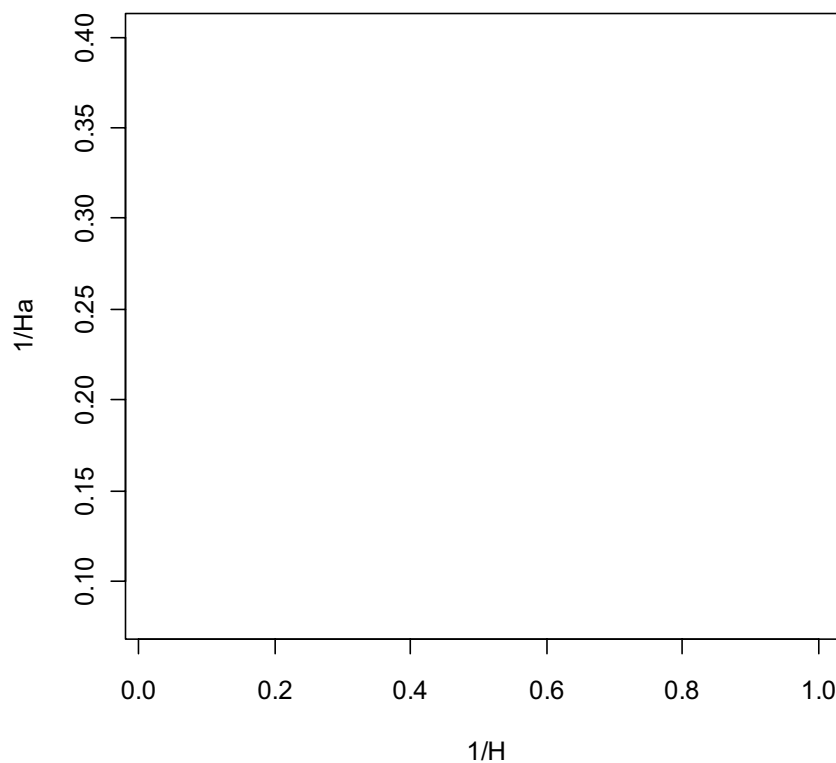
$$T_h = \hat{\alpha}T \qquad a = \frac{1}{T\hat{\beta}} \qquad max = \frac{T}{T_h} = \frac{1}{\hat{\alpha}}$$

Připravte převrácené hodnoty H a H_a a vynesete je do bodového grafu. Pak použijte lineární regresní model, příkaz **lm**. Výslednou přímku vynesete příkazem **abline**.

```
> y <- 1/Ha
> x <- 1/H
> plot(x,y,xlab="1/H",ylab="1/Ha")
> m <- lm(y~x)
> abline(m)
```

Překreslete graf do sešitu.

Závislost převrácených hodnot



Odhady parametrů modelu zjistíte příkazem **coef**. Vypočítejte z nich a , T_h a max podle vzorců uvedených výše, když víme, že $T = 6$.

```
> coef(m)
> 0.08445655*6
> 1/(0.31904090*6)
> 1/0.08445655
```

Odhady parametrů zaznamenejte do tabulky:

a	
T_h	h
max	

▲ Poznámka

Přesnější odhady parametrů pro funkční odpověď Typu II lze získat s pomocí GLM (viz Pekár & Brabec 2009). Pro popis funkčních odpovědí bylo navrženo několik nelineárních modelů (viz Juliano 2001). Jedním z obecných modelů je $y = a(1 - e^{-bx^c})$. Zde parametr a definuje asymptotu (nasyčení), kladné b určuje rychlost růstu a c prohnutí křivky. Touto funkcí můžeme modelovat funkční odpověď Typu II i III: pokud $c \leq 1$, jde o typ II, pokud $c > 1$, jde o typ III.

22 Numerická odpověď

▲ Popis

Saranče zkonzumují za svůj život určité množství potravy. V laboratorním experimentu byly chovány kohorty sarančí od vylíhnutí až po dospění a následné vykladení při různém konstantním množství biomasy. Chceme zjistit, jak množství potravy ovlivní jejich fitness.

▲ Data

Ze zjištěných dat o přežívání a plodnosti byla pro každé množství biomasy sestavena Leslieho matice a z ní spočtena míra populačního růstu (r), která vyjadřuje zdatnost sledované kohorty. Hodnoty vnitřní míry růstu v závislosti na množství potravy (V) jsou uvedeny v tabulce:

$V(\text{g})$	r
50	-1.0
100	-0.6
200	-0.1
500	0.3
1000	0.5
2000	0.7
4000	1.0

▲ Úkoly

- 1/ Zobrazte závislost vnitřní míry růstu (r) na množství zkonzumované potravy (V). Proložte data model přeměny potravy na potomstvo a odhadněte jeho parametry. Stanovte minimální množství potravy na jedince potřebné pro vitální populaci.

▲ Řešení

- 1/ Do vektoru s názvem r vložte hodnoty vnitřní míry růstu a do vektoru s názvem v množství zkonzumované potravy. Do bodového grafu vynesete závislost vnitřní míry růstu na množství potravy:

```
> v <- c(50,100,200,500,1000,2000,4000)
> r <- c(-1,-0.6,-0.1,0.3,0.5,0.7,1)
> plot(v,r)
```

Překreslete graf do sešitu.



Pro kolik hodnot je míra růstu kladná a pro kolik záporná?

kladné	záporné

Použijte Ivlevův model v modifikaci pro numerickou odpověď, který má tři parametry:

$$r = a(1 - e^{-fV}) - d$$

Parametr a popisuje vyhledávací účinnost konzumenta (search rate), f udává účinnost přeměny potravy na potomstvo (konverzní účinnost, typicky z intervalu $(0,1)$) a d je maximální mortalita konzumenta. Jelikož je tvar modelu nelineární v parametrech, k odhadu použijte nelineární regresi. Před tím musíte odhadnout startovací hodnoty všech parametrů. Odvoďte je analyticky pro podmínky $V = 0$, $V = \infty$ a $V = 1000$ a tedy $r = 0.5$.

Startovací hodnoty budou: $a = \dots\dots\dots$, $f = \dots\dots\dots$, $d = \dots\dots\dots$

Pro fit nelineární regrese použijte příkaz **nls**. Startovací hodnoty specifikujte argumentem **start**. Hodnoty parametrů zjistíte příkazem **coef**.

```
> m <- nls(r~a*(1-exp(-f*v))-d, start=list(a=2, f=0.001, d=1))
> coef(m)
```

Odhadnuté hodnoty parametrů zapište do tabulky:

a	
f	
d	

Modelovou křivku zakreslete do grafu použitím příkazů **lines** a **predict**.

```
> x <- seq(0, 4000, 1)
> lines(x, predict(m, list(v=x)))
```

Překreslete křivku do grafu výše.

Jaké je minimální množství potravy potřebné k nezápornému populačnímu růstu? Tuto hodnotu udává kořen Ivlevovy rovnice, tedy:

$$0 = a(1 - e^{-fv}) - d$$

Ten zjistíte příkazem **uniroot** z balíčku rootSolve.

```
> library(rootSolve)
> uniroot(function(x) 1.94*(1-exp(-0.003*x))-1.17, lower=0, upper=1000)
```

Minimální množství potravy je

▲ Poznámka

Další modely používané pro modelování numerické odpovědi, jmenovitě lineární a asymptotický, odvozený z Hollingovy rovnice funkční odpovědi Typu II, lze nalézt v Beddington et al. (1976).

▲ Popis

Ke kontrole skladištních roztočů rodu *Acarus* se používá jejich přirozený predátor roztoč rodu *Cheyletus*. Úspěšná inokulace predátora se vyplatí pouze za podmínek, kdy je schopný se dále množit. Chceme zjistit, jestli lze skladištní roztoče rodu *Acarus* regulovat pomocí přirozeného nepřitele.

▲ Data

Parametry k simulačnímu modelu byly získány z těchto experimentů:

Nosná kapacita prostředí (K_H) a vnitřní míra populačního růstu (r_H) roztočů rodu *Acarus* byly odhadnuty sledováním jejich množení bez přítomnosti predátora a při konstantním množství dostupné potravy. Bylo zjištěno, že $K_H = 2000$ jedinců/kg a $r_H = 0.23$.

Přirozená mortalita roztočů rodu *Cheyletus* (d), jeho vnitřní míra populačního růstu (r_P) a jeho účinnost přeměny biomasy na potomstvo (f) byly zjištěny experimentálně tak, že predátor byl sledován od vylíhnutí do vykladení při konstantní vysoké hustotě kořisti. Parametry byly odhadnuty na $d = 0.1$, $r_P = 0.15$ a $f = 0.14$.

Vyhledávací účinnost predátora (a) a čas zpracování kořisti (T_h) byly zjištěny postupem popsáním v kap. 21. Parametry byly odhadnuty na $a = 0.002$ a $T_h = 0.04$. Maximální míra predace, c , byla odhadnuta na 1.3 jedinců/den.

Oba druhy roztočů jsou partenogenetické, tudíž není potřeba zohledňovat poměr pohlaví.

▲ Úkoly

- 1/ Odhadněte, kolik jedinců predátora (*Cheyletus*) by mělo být vypuštěno, pokud kořisti (*Acarus*) je 900 jedinců na jednotku hmotnosti.
- 2/ Zjistěte, jestli je *Cheyletus* schopný snížit početnost roztočů rodu *Acarus* pod ekonomický práh, který byl stanoven na hodnotu 250 jedinců/kg (Armitage 2003)? Celý proces nasimulujte po dobu 200 dnů. Počáteční početnost roztočů rodu *Acarus* je 900 jedinců.

▲ Řešení

1/ Počet predátorů pro vypuštění odhadněte podle vzorce Sabelis et al. (2002):

$$\frac{P}{H} > \frac{r_H - r_P}{c},$$

kde P a H jsou počty predátorů a kořisti. Úpravou dostanete:

$$P > \frac{H(r_H - r_P)}{c}$$

> 900 * (0.23 - 0.15) / 1.3

Počáteční počet predátorů by měl být větší než jedinců.

2/ Abyste využili všechny zjištěné hodnoty parametrů, použijte upravený Rosenzweig-MacArthurův model (Rosenzweig & MacArthur 1963), který obsahuje závislost na hustotě v populaci kořisti (H), funkční odpověď typu II v populaci kořisti a numerickou odpověď predátora (P) na množství zkonsumované kořisti. *Acarus* i *Cheyletus* se množí takřka neustále, proto je k simulaci vhodný systém diferenciálních rovnic:

$$\frac{dH}{dt} = r_H H \left(1 - \frac{H}{K_H} \right) - \frac{aH}{1 + aHT_h} P$$

$$\frac{dP}{dt} = f \frac{aH}{1 + aHT_h} P - dP$$

Jako počáteční hodnotu pro počet vypuštěných predátorů použijte odhad zjištěný výše. Simulaci proveďte Eulerovou metodou, což znamená upravit systém rovnic na diskrétní podobu s krátkým časovým krokem, řekněme $\Delta = 0.1$:

$$H_{i,t2} = H_{i,t1} + \Delta \cdot \frac{dH_i}{dt} \qquad P_{i,t2} = P_{i,t1} + \Delta \cdot \frac{dP_i}{dt}$$

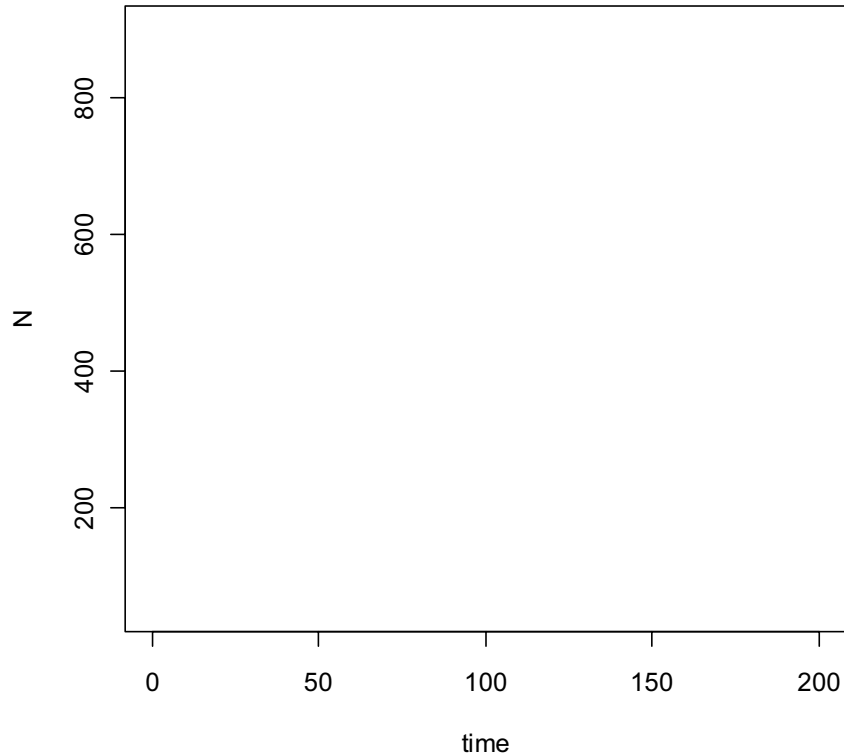
Do objektu `delta` vložte délku kroku. Ve vektoru `time` specifikujte čas pro simulaci. Definujte hodnoty všech parametrů a vytvořte matici `N` se dvěma sloupci. Na jejich prvních pozicích budou počáteční početnosti. Simulaci proveďte příkazem `for` a výsledek vynesete příkazem `matplot`.

```
> delta <- 0.1
> time <- seq(0,200,by=delta)
> rH <- 0.23; KH <- 2000; d <- 0.1; f <- 0.14; a <- 0.002; Th <- 0.4
> N <- matrix(ncol=2,nrow=length(time))
> N[1,] <- c(900,60)
> for(i in 1:(length(time)-1)) {
+ N[i+1,1] <- N[i,1]+delta*(rH*N[i,1]*(1-N[i,1]/KH) -
+ a*N[i,1]*(1/(1+a*N[i,1]*Th))*N[i,2])
+ N[i+1,2] <- N[i,2]+delta*(f*a*N[i,1]*(1/(1+a*N[i,1]*Th))*N[i,2]-d*N[i,2]) }
```

```
> matplot(time,N,type="l",lty=1:2,col=1)
> legend("topright",c("Acarus","Cheyletus"),lty=1:2)
```

Překreslete graf do sešitu.

Simulace početnosti kořisti a predátorů



Podaří se predátorům snížit početnost roztočů rodu *Acarus* pod požadovaný práh? Pokud ano, zjistěte pohledem do matice *N*, kdy to nastane.

```
> abline(250,0, lty=3)
> N
```

.....

▲ Poznámka

Model predátor–kořist lze po úpravě použít i pro diskrétně se množící predátory (jednou za rok), kteří ale loví kořist takřka neustále. To se týká mnoha členovců, jako jsou pavouci nebo hmyz.

24

Model intraguildové predace

▲ Popis

V hypotetické skupině dravých prvoků jsou dva druhy predátorů, velcí a malí, kteří loví stejnou kořist. Je to systém asymetrické intraguildové predace, takže tělesně větší prvoci loví kromě kořisti také malé prvoky. Malí prvoci však nikdy neuloví větší. Zajímá nás, jestli může být takový systém za daných podmínek stabilní.

▲ Data

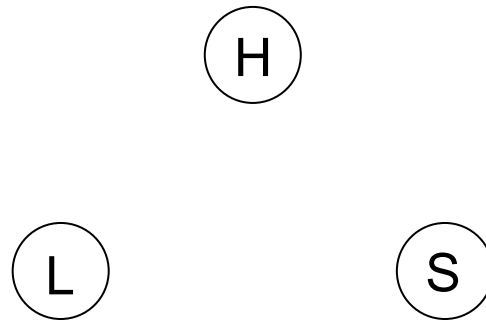
O celém systému máme pouze kusé informace. Víme, že populace kořisti (H) roste v závislosti na její hustotě s parametry $K_H = 200$ a $r_H = 1$. Velcí prvoci (L) mají poloviční efektivitu v lovu kořisti H než malí prvoci (S), tj. $a_{LH} = 0.5a_{SH}$, přičemž $a_{SH} = 0.04$. V lovu prvoka S je efektivita prvoka L poloviční ve srovnání s jeho lovem kořisti, tedy $a_{LS} = 0.5a_{LH}$. Ovšem uloveného prvoka S dokáže prvok L přeměnit na potomstvo dvakrát lépe než kořist, tedy $f_{LS} = 2f_{LH}$. Biomasu kořisti dokáže prvok S přeměnit na potomstvo dvakrát lépe než prvok L : $f_{SH} = 2f_{LH}$, přičemž $f_{SH} = 0.06$. Přirozená mortalita prvoků L (d_L) i S (d_S) je stejná, řekněme 0.1. Počáteční početnost prvoka S je dvojnásobkem početnosti L a početnost kořisti H je dvojnásobkem početnosti S .

▲ Úkoly

- 1/** Sestavte model popsaného systému. Vycházejte ze systému diferenciálních rovnic Lotky a Volterry pro predátora a kořist. Pro oba predátory uvažujte funkční odpověď typu I s jím příslušnou konstantní vyhledávací účinností (a) a jím příslušnou účinností přeměny živin (f).
- 2/** Výsledný model simulujte po dobu 100 dnů. Počáteční početnost prvoka L je 20 jedinců.
- 3/** S využitím Jacobiho matice stability zjistěte, je-li systém lokálně stabilní.

▲ Řešení

1/ Podle popisu situace načrtněte systém graficky:



Nyní sestrojte model ze systému diferenciálních rovnic:

$$\frac{dH}{dt} =$$

$$\frac{dS}{dt} =$$

$$\frac{dL}{dt} =$$

2/ Vytvořte funkci s názvem `igp` obsahující systém diferenciálních rovnic:

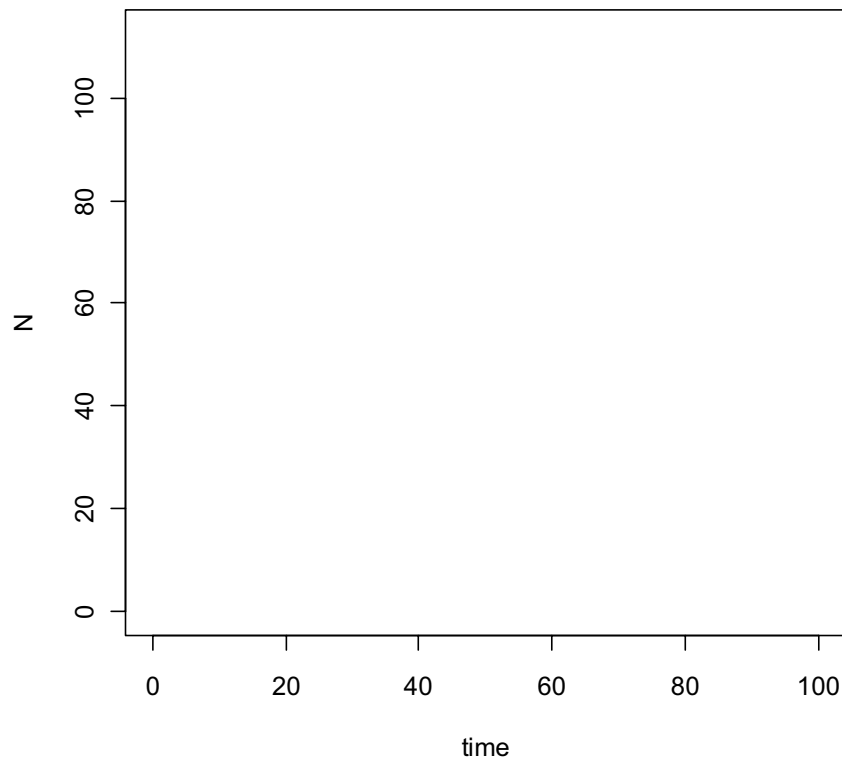
```
> igp <- function(t,y,param){
+ with(as.list(c(y,param)),{
+ dH.dt <- rh*H*(1-H/Kh)-alh*H*L-ash*H*S
+ dS.dt <- fsh*ash*H*S-als*S*L-ds*S
+ dL.dt <- flh*alh*H*L+fls*als*S*L-dl*L
+ return(list(c(dH.dt,dS.dt,dL.dt)))})}
```

Definujte hodnoty parametrů (`parametry`), počáteční početnosti (`initial`) a čas (`time`). Proveďte simulaci příkazem `ode` z balíčku `deSolve` po dobu 100 dnů a vložte ji do objektu `sim`. Graf dynamik sestrojte příkazem `matplot`.

```
> parametry <- c(rh=1,Kh=200,alh=0.02,ash=0.04,als=0.01,fsh=0.06,
+ flh=0.03,fls=0.06,ds=0.1,dl=0.1)
> initial <- c(H=80,S=40,L=20)
> time <- seq(0,100,1)
> library(deSolve)
> sim <- ode(y=initial,times=time,func=igp,parms=parametry)
> matplot(time,sim[,-1],type="l",ylab="N",col=1)
> legend("topright",c("H","S","L"),lty=1:3,col=1)
```

Překreslete graf do sešitu.

Simulace početnosti prvků



Popište, jak simulace dopadla.

.....

Konečné početnosti populací všech členů zjistíte pomocí příkazu **tail**.

```
> tail(sim)
```

Konečné početnosti jsou: $L = \dots\dots\dots$ $S = \dots\dots\dots$ $H = \dots\dots\dots$

3/ Jacobiho matici stability pro dynamický systém několika populací sestrojíme z parciálních derivací diferenciálních rovnic, které popisují změnu v jednotlivých populacích. V našem případě to budou tyto parciální derivace:

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} \frac{\partial dH/dt}{\partial H} & \frac{\partial dH/dt}{\partial S} & \frac{\partial dH/dt}{\partial L} \\ \frac{\partial dS/dt}{\partial H} & \frac{\partial dS/dt}{\partial S} & \frac{\partial dS/dt}{\partial L} \\ \frac{\partial dL/dt}{\partial H} & \frac{\partial dL/dt}{\partial S} & \frac{\partial dL/dt}{\partial L} \end{pmatrix}$$

Pomocí příkazu **D** získáte parciální derivace pro všechny prvky matice **J**:

- > **D(expression(rh*H*(1-H/Kh)-alh*H*L-ash*H*S), "H")**
- > **D(expression(rh*H*(1-H/Kh)-alh*H*L-ash*H*S), "S")**
- > **D(expression(rh*H*(1-H/Kh)-alh*H*L-ash*H*S), "L")**

```

> D(expression(fsh*ash*H*S-als*S*L-ds*S), "H")
> D(expression(fsh*ash*H*S-als*S*L-ds*S), "S")
> D(expression(fsh*ash*H*S-als*S*L-ds*S), "L")
> D(expression(flh*alh*H*L+fls*als*S*L-dl*L), "H")
> D(expression(flh*alh*H*L+fls*als*S*L-dl*L), "S")
> D(expression(flh*alh*H*L+fls*als*S*L-dl*L), "L")

```

Sestavte matici **J** z tvarů parciálních derivací:

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \end{pmatrix}$$

Dosadíme-li do výsledných výrazů parciálních derivací hodnoty parametrů a početnosti, které považujeme za stabilní, můžeme pomocí vlastních čísel výsledné číselné matice zjistit, je-li tento stav skutečně lokálně stabilní. Taková matice má všechny reálné části vlastních čísel záporné. Kladné vlastní číslo indikuje systém labilní.

Výpočet proveďte takto: definujte početnosti (z konce simulace), zpřístupněte jednotlivé parametry pomocí příkazu **attach** a spočtěte hodnoty parciálních derivací pomocí příkazu **deriv**. Ten umožňuje zadat více parciálních derivací najednou (písmena v uvozovkách spojená do vektoru). Výsledek proto uložte do zvláštní proměnné a vyvolejte jen číselný výsledek pomocí příkazu **eval**. Zajímá vás poslední řádek výpisu.

```

> H <- 42; S <- 19; L <- 0
> attach(as.list(parametry))
> dH <- deriv(~rh*H*(1-H/Kh)-alh*H*L-ash*H*S,c("H","S","L"))
> eval(dH)
> dS <- deriv(~fsh*ash*H*S-als*S*L-ds*S,c("H","S","L"))
> eval(dS)
> dL <- deriv(~flh*alh*H*L+fls*als*S*L-dl*L,c("H","S","L"))
> eval(dL)

```

Zapište zjištěné hodnoty do matice **JAK**:

$$\mathbf{JAK} = \begin{pmatrix} \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \end{pmatrix}$$

Sestavte matici **JAK** a spočtěte její vlastní čísla (příkaz **eigen**).

```

> JAK <- matrix(nrow=3,ncol=3, c(-0.2,-1.68,-0.84,0.0456,-0.0092,-0.19,
+ 0.0006,0.0006,-0.0634),byrow=T)
> JAK
> eigen(JAK)

```

Zapište hodnoty vlastních čísel matice **JAK**:

Je systém lokálně stabilní, nebo labilní?

.....

▲ Popis

Ve skladu potravin se rozmnožili zavíječi. Jejich hustota je 50 jedinců na 10 kg mouky. Na jejich kontrolu se jako bioagens používají parazitoidi. Firmy nabízejí tři druhy partenogenetických parazitoidů (označme je A, B, C), které se liší v hodnotách dvou parametrů. Vyberte nejvhodnější druh parazitoida.

▲ Data

Pro populaci zavíječe platí tyto hodnoty parametrů: konečná míra růstu populace $\lambda = 2.3$ a nosná kapacita prostředí $K = 600$. Pro tři druhy parazitoidů je známa vyhledávací účinnost (a) a průměrný počet samic vylíhnutých z jednoho hostitele (c):

	druh A	druh B	druh C
a	0.003	0.1	0.001
c	1	2	5

▲ Úkoly

- 1/ S použitím upraveného Nicholson-Baileyho modelu vyberte nejvhodnější druh parazitoida pro kontrolu zavíječe. Na počátku bude vypuštěn jeden parazitoid na 10 kg mouky. Simulaci proveďte pro 20 generací.

▲ Řešení

- 1/ Diferenční model upraveného modelu Nicholsona a Baileyho (Beddington et al. 1975) pro diskrétně se množícího parazitoida a hostitele s náhodným vyhledáváním a s populačním růstem hostitele závislým na hustotě má následující strukturu:

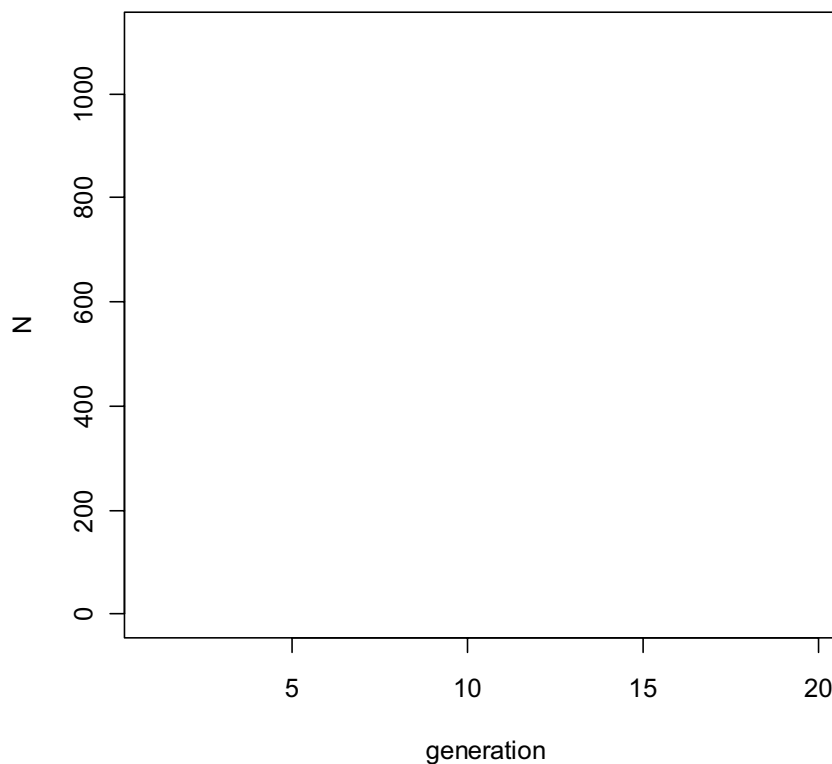
$$H_{t+1} = \lambda H_t e^{\left(1 - \frac{H_t}{K}\right) - aP_t} \quad P_{t+1} = cH_t \left(1 - e^{-aP_t}\right)$$

Pro první druh parazitoida (A) je $a = 0.003$ a $c = 1$. Specifikujte délku simulací (`time`). Sestavte matici HP, do které vložíte výsledky simulací. Na první pozici matice vložte počáteční početnosti. Definujte parametry. Simulaci proveďte příkazem `for`. Graf dynamiky sestrojte příkazem `matplot`.

```
> time <- 20
> HP <- data.frame(H=numeric(time), P=numeric(time))
> HP[1,] <- c(50,1)
> L <- 2.3; K <- 600; a <- 0.003; c <- 1
> for (t in 1:(time-1)){
+ HP[t+1,1] <- L*HP[t,1]*exp((K-HP[t,1])/K-a*HP[t,2])
+ HP[t+1,2] <- c*HP[t,1]*(1-exp(-a*HP[t,2]))}
> matplot(HP, type="l", xlab="generation", ylab="N", lty=1:2, col=1)
> legend("topright", c("H", "P"), lty=1:2)
```

Překreslete graf do sešitu.

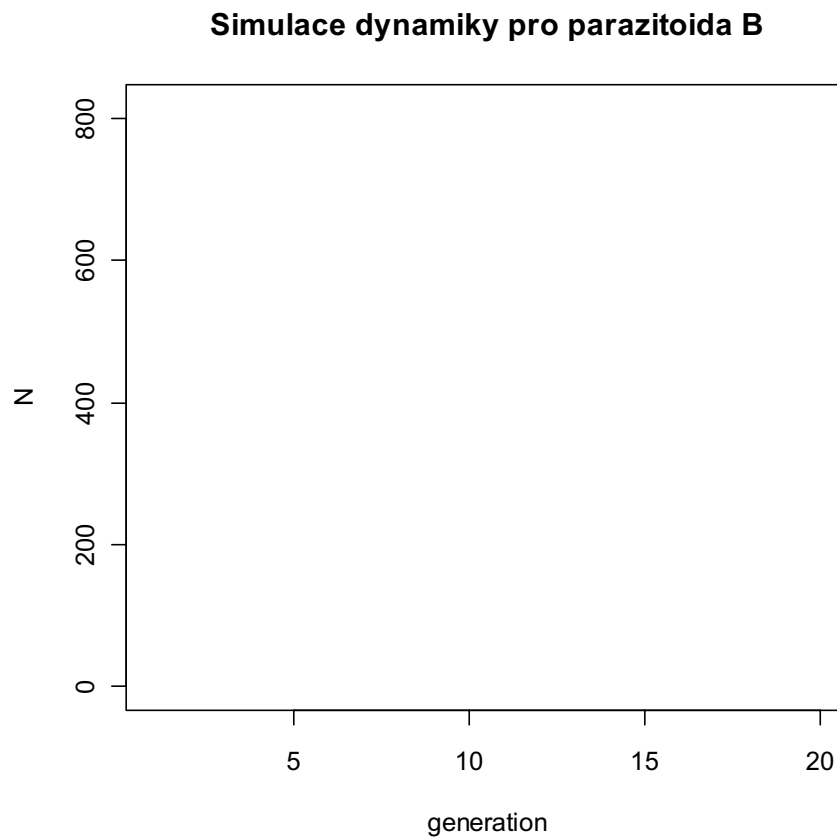
Simulace dynamiky pro parazitoida A



V simulaci pro parazitoida druhu B změňte hodnoty parametrů $a = 0.1$ a $c = 2$, jinak postupujte stejně jako u druhu A.

```
> a <- 0.1; c <- 2
> for (t in 1:(time-1)){
+ HP[t+1,1] <- L*HP[t,1]*exp((K-HP[t,1])/K-a*HP[t,2])
+ HP[t+1,2] <- c*HP[t,1]*(1-exp(-a*HP[t,2]))}
> matplot(HP, type="l", xlab="generation", ylab="N", lty=1:2, col=1)
> legend("topright", c("H", "P"), lty=1:2)
```

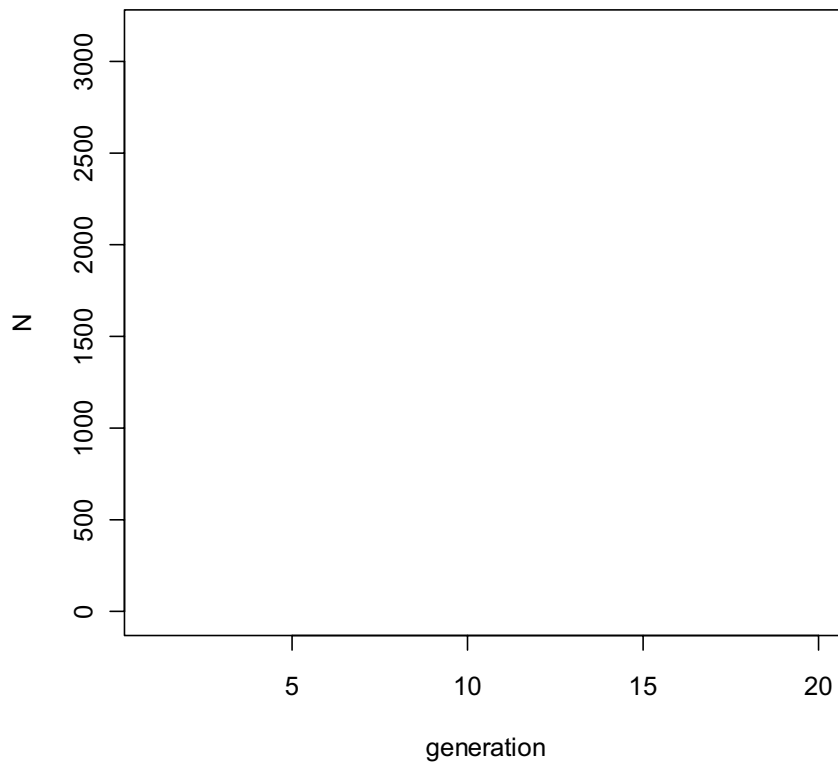
Překreslete graf do sešitu.



Podobně pro třetí druh parazitoida C změňte hodnoty parametrů: $a = 0.001$ a $c = 5$.

```
> a <- 0.001; c <- 5
> for (t in 1:(time-1)){
+ HP[t+1,1]<-L*HP[t,1]*exp((K-HP[t,1])/K-a*HP[t,2])
+ HP[t+1,2] <- c*HP[t,1]*(1-exp(-a*HP[t,2]))}
> matplot(HP,type="l",xlab="generation",ylab="N",lty=1:2,col=1)
> legend("topright",c("H","P"),lty=1:2)
```

Překreslete graf do sešitu.

Simulace dynamiky pro parazitoida C

Který druh parazitoida byste vybrali? Zdůvodněte proč.

.....

.....

▲ Poznámka

Tento typ modelu lze upravit pro nesespecializované parazitoidy např. nahrazením funkční odpovědi typu II typem III, který popisuje přepínání mezi typy kořisti (Hassell & Comins 1978).

▲ Popis

Ve dvou městech se objevila vzteklna. Přinesla ji liška, která nakazila v každém městě jednoho volně pobíhajícího psa. V prvním městě je většina psů očkovaná, a tudíž ke vzteklině imunní. Ve druhém městě je očkovaných pouze několik psů. Zajímá nás postup šíření vztekliny v obou městech.

▲ Data

V obou městech je stejný počet psů, 20 jedinců/km². Jejich přirozená mortalita (m) v průběhu studie je velice nízká a je stejná jako jejich natalita (n), řekněme $m = n = 0.001$. V prvním městě je 75 % psů očkovaných, ve druhém pouze 5 %. Pes se nakazí od druhého psa v průměru jednou za 10 dnů (T). Inkubační doba nemoci (U) je 10 dnů. Délka nemoci (D) je 5 dnů. Nemoc je smrtelná.

▲ Úkoly

- 1/ Sestavte diferenciální systém rovnic pro vztah patogen–hostitel s inkubační dobou a odhadněte parametry z uvedených charakteristik.
- 2/ Nasimulujte dynamiku systému pro každé město zvlášť po dobu 60 dnů. Zjistěte, jestli dojde v obou městech k epidemii, tj. bude-li nakaženo více než 50 % psů.
- 3/ Zjistěte, jak ovlivní šíření nemoci přísná izolace psů.

▲ Řešení

- 1/ Model SEIR zahrnuje náchylné (S), nakažené (E), tj. jedince kteří ještě nejsou infekční, infekční (I) a rezistentní (R) jedince. Znázorněte systém graficky:



System diferenciálních rovnic modelu bude následující:

$$\begin{aligned}\frac{dS}{dt} &= n(S + E + I + R) - \beta IS - mS \\ \frac{dE}{dt} &= \beta IS - \varphi E - mE \\ \frac{dI}{dt} &= \varphi E - \delta I - mI \\ \frac{dR}{dt} &= -mR\end{aligned}$$

kde β je parametr nakažlivosti, φ je parametr inkubace a δ je parametr úmrtnosti v důsledku nemoci. Hodnoty těchto parametrů odhadněte podle těchto vzorců:

$$\begin{aligned}\beta &= \frac{1}{T}, \quad \text{kde } T \text{ je doba, za kterou se nakazí další pes; } \beta = \dots \\ \varphi &= \frac{1}{U}, \quad \text{kde } U \text{ je inkubační doba; } \varphi = \dots \\ \delta &= \frac{1}{D}, \quad \text{kde } D \text{ je doba trvání nemoci; } \delta = \dots\end{aligned}$$

Natalita a mortalita jsou zanedbatelné: $n = m = 0.001$.

2/ Vytvořte funkci s názvem `seir` podle systému diferenciálních rovnic uvedených výše:

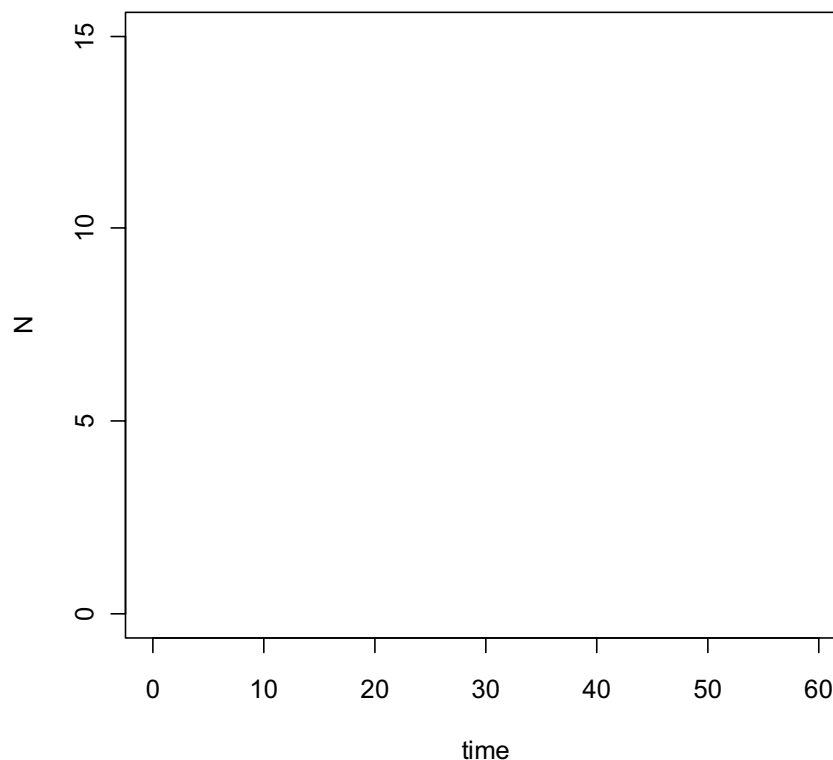
```
> seir <- function(t,y,param) {
+ with(as.list(c(y,param)), {
+ dS.dt <- n*(S+E+I+R) - b*I*S - m*S
+ dE.dt <- b*I*S - f*E - m*E
+ dI.dt <- f*E - d*I - m*I
+ dR.dt <- -m*R
+ return(list(c(dS.dt,dE.dt,dI.dt,dR.dt))) }) }
```


Definujte hodnoty parametrů (`parameters`), počáteční početnosti (`city75`) a času (`time`) pro první město se 75 % očkovaných psů. Proveďte simulaci příkazem `ode` z balíčku `deSolve`. Dynamiku vykreslete příkazem `matplot`.

```
> parameters <- c(n=0.001,m=0.001,b=1/10,f=1/10,d=1/5)
> time <- seq(0,60,0.1)
> city75 <- c(S=4,E=1,I=0,R=15)
> library(deSolve)
> sim1 <- ode(y=city75,times=time,func=seir,parms=parameters)
> matplot(time,sim1[,-1],type="l",ylab="N",lty=1:4,col=1)
> legend("right",c("S","E","I","R"),lty=1:4,col=1)
```

Překreslete graf do sešitu.

Simulace vztekliny v proočkovaném městě

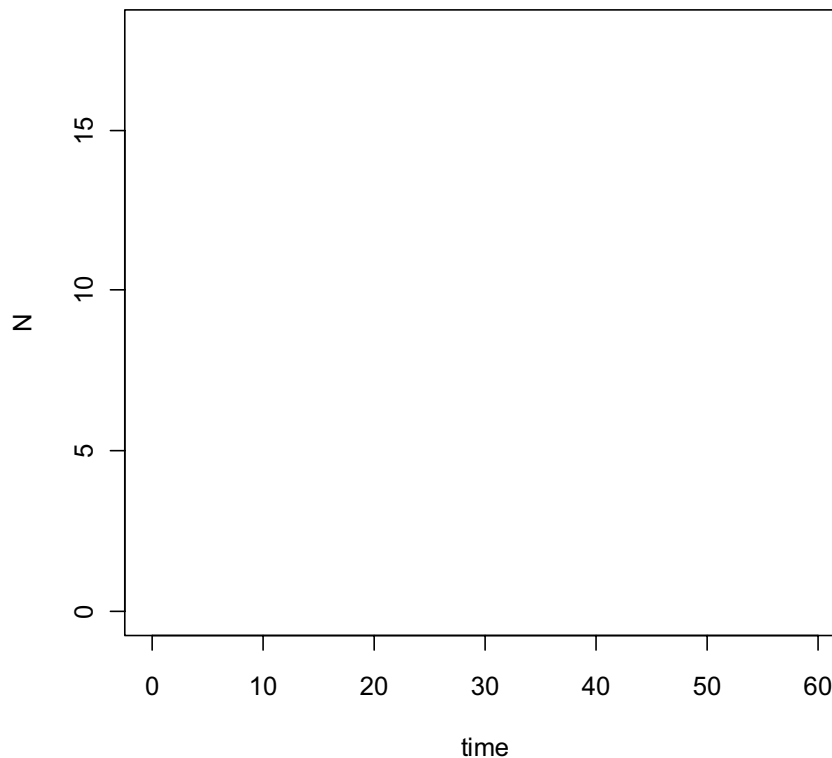


Nyní nasimulujte dynamiku ve druhém městě, kde je pouze 5 % očkovaných psů, s použitím stejného postupu jako v předchozím městě, ale za jiných počátečních početností pro S a R (`city05`).

```
> city05 <- c(S=18,E=1,I=0,R=1)
> sim2 <- ode(y=city05,times=time,func=seir,parms=parameters)
> matplot(time,sim2[,-1],type="l",ylab="N",lty=1:4,col=1)
> legend("right",c("S","E","I","R"),lty=1:4,col=1)
```

Překreslete graf do sešitu.

Simulace vztekliny v neočkovaném městě



Došlo v některém městě k epidemii? Pokud ano, ve kterém?

.....

Kolik psů přežilo v obou městech?

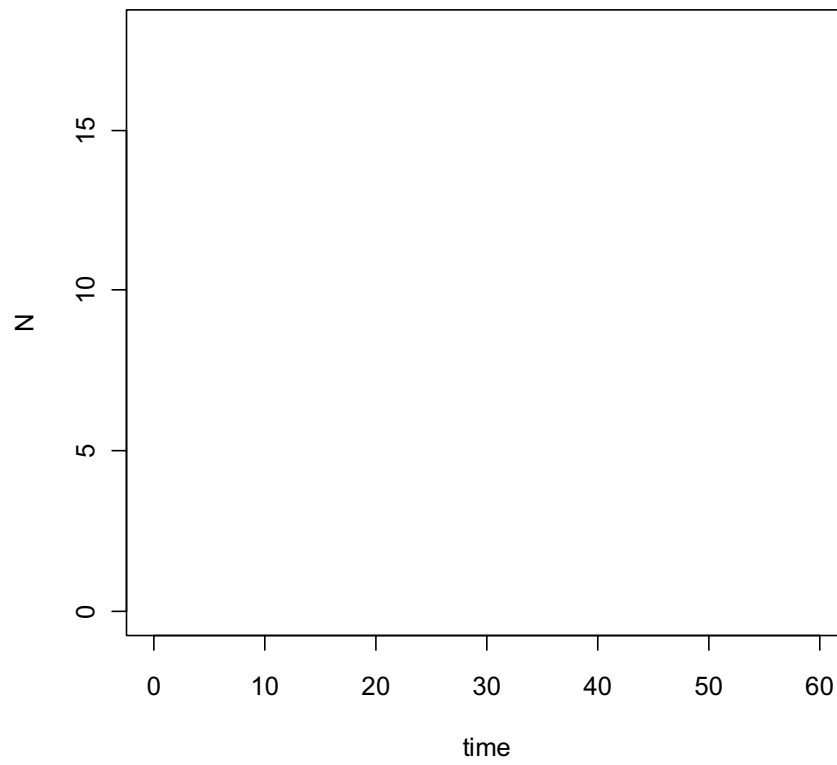
.....

3/ Zjistěte simulací, co se stane, když budou psi ve druhém městě izolováni do takové míry, že se infekční rychlost zmenší na 1 přenos za rok, tj.

$$\beta = \frac{1}{365}$$

```
> parametry <- c(n=0.001,m=0.001,b=1/365,f=1/10,d=1/5)
> sim3 <- ode(y=city05,times=time,func=seir,parms=parametry)
> matplot(time,sim3[,-1],type="l",ylab="N",lty=1:4,col=1)
> legend("right",c("S","E","I","R"),lty=1:4,col=1)
```

Překreslete graf do sešitu.

Simulace vztekliny v izolovaném městě

Zabránila izolace šíření? Byla účinnější izolace nebo vakcinace?

.....

.....

27 Projekty

Vyberte si jeden z deseti projektů, na kterém budete v průběhu semestru pracovat. Z výsledků experimentu pak ve skupině vypracujte prezentaci a protokol podle následující osnovy:

- Název projektu
- Jména autorů
- Cíle
- Metodika – představení zkoumaného organismu, podrobný popis průběhu experimentu
- Výsledky – uveďte nashromážděná data a popište jejich analýzu a výsledek analýzy
- Diskuze a závěr – zhodnoťte dosažené výsledky

▲ Demografická studie

V laboratorním chovu potměníka *Tenebrio molitor* Linnaeus stanovte počet živých imag, kulek, larev (rozdělených podle velikosti těla do několika instarů) a vajíček (S_x).

Sestavte statickou životní tabulku. Z ní odhadněte počet uhynulých jedinců (D_x), standardizovaný počet živých jedinců (l_x), stádiově specifické přežívání (p_x) a průměrný počet vajíček na imago (m_x). Nakreslete graf přežívání – závislost přežívání (p_x) na stadiu. Z dat v tabulce vypočítejte čistou reprodukční rychlost (R_0), konečnou míru růstu (λ) a stabilní věkové rozložení (SCD).

▲ Populační růst

Do každé z 10 lahvíček se směsí ovesných vloček a mouky vložte 10 stejně velikých jedinců roztočů *Acarus siro* Linnaeus. Stěny lahvíčky nad potravou natřete tenkou vrstvou vazelíny. Do víka vložte filtrační papír a velice jemně jej navlhčete. Každý týden stanovte počet jedinců v jedné z lahvíček. Roztoče počítejte živé po té, co obsah lahvíčky vysypete na misku s černým pozadím. Ostatní lahvíčky pravidelně kontrolujte, aby se neobjevila plíseň nebo aby roztoči nevyschli.

Zjištěná data vynesete do grafu jako závislost počtu jedinců na čase. Vypočítejte vnitřní míru populačního růstu (r) za předpokladu kontinuálního růstu nezávislého na hustotě. Odhadněte, jaké početnosti by roztoči dosáhli za další měsíc (30 dnů) za předpokladu konstantní míry populačního růstu.

▲ Mezigruhová kompetice

Do 3 malých uzavřených nádob umístěte ovesné vločky. Do jedné nádoby vložte 10 imag (obou pohlaví) druhu *Tribolium castaneum* (Herbst), do druhé 10 imag (obou pohlaví) druhu *Oryzaephilus surinamensis* (Linnaeus) a do třetí 5 imag (obou pohlaví) obou druhů. Jednou týdně zjistěte v každé nádobce počet jedinců (imag, kukel a larev) obou druhů tak, že obsah nádoby vysypete na misku s černým pozadím. Nádoby pravidelně kontrolujte (kvůli plísni) a jednou za měsíc přidejte nové vločky. Početnost jedinců sledujte po dobu 2 měsíců.

Zjištěná data vynesete do grafu jako počty jedinců obou druhů v čase. Vypočítejte vnitřní míru růstu (r_1 , r_2), nosnou kapacitu prostředí (K_1 , K_2) a koeficient kompetice (α_{12} , α_{21}) za předpokladu kontinuálního růstu závislého na hustotě pro každý druh a všechny nádoby.

▲ Funkční odpověď

Dvanáct podobně velikých jedinců pavouků rodu *Pardosa* odchycených na poli umístěte jednotlivě do zkumavek, navlhčete a nasýťte několika jedinci octomilek. Po 3 dnech bez potravy je přeneste pomocí exhaustoru jednotlivě do Petriho misek (průměr 6 cm) s bočním otvorem. Dva jedince pavouků přiřaďte ke každé z následujících hustot kořisti: 1, 3, 6, 9, 12 a 15 jedinců. Do misky s pavoukem vložte octomilky podle zvolené hustoty a udržujte jejich konstantní počet po dobu 4 hodin tak, že v 15minutových intervalech nahradíte mrtvé octomilky živými. Po 4 hodinách stanovte celkový počet ulovených a živých octomilek pro každého pavouka.

Zjištěná data vynesete do grafu jako závislost počtu ulovených jedinců na hustotě nabízených octomilek. Zjistěte, jaký typ funkční odpovědi pavouci vykazují. Odhadněte parametry modelu, vyhledávací účinnost (a) a čas zpracování (T_h), proložením dat vhodným modelem.

▲ Trofická nika

Pavouky rodů *Zodarion* a *Pardosa* umístěte jednotlivě do zkumavek, navlhčete a nasýťte několika jedinci octomilek (*Pardosa*) nebo jedním mravencem (*Zodarion*). Po 2 dnech hladu umístěte pavouky rodu *Zodarion* (10 jedinců) a *Pardosa* (10 jedinců) jednotlivě do Petriho misek (průměr 6 cm). Následující den jim nabídněte různé druhy kořisti v náhodném pořadí. Každému jedinci nabídněte každý typ kořisti z řady: mravenec (*Tetramorium*), moucha (*Drosophila*), brouk (*Tribolium*), chvostoskok (*Sinella*), pavouk (*Theridion*), a cvrček (*Acheta*). Velikost kořisti by měla být menší než velikost pavouka. Pro každý druh kořisti zaznamenejte, jestli ji pavouk ulovil/neulovil do 15 min. od vpuštění. Kořist nabízejte v 2denním intervalu. Pokud pavouk neulovil kořist po dobu 5 dnů, nabídněte mu octomilku (*Pardosa*) nebo mravence (*Zodarion*).

Porovnejte trofickou niku obou druhů pavouků, *Zodarion* a *Pardosa*, pomocí indexu šířky niky a indexu překryvu nik.

▲ Vývoj v závislosti na teplotě

Umístěte 25 larev octomilek *Drosophila melanogaster* Meigen do Petriho misky s živným médiem. Čerstvé kukly, které se objeví na víčku, odeberte, přeneste do jiné Petriho misky s vlhkým papírem a umístěte do termostatu s konstantní teplotou: 10, 15, 20, 25, 30, 32 a 35 °C. Pro každou teplotu použijte 3 kukly. Každý den kontrolujte líhnutí imag a vlhkost v miskách. Zaznamenejte počet dnů inkubace kulek pro každou teplotu.

Ze zjištěných dat vypočítejte rychlost vývoje (v) a vynesete do grafu v závislosti na teplotě (T). Proložte daty vhodný model a odhadněte spodní a horní práh vývoje a optimální teplotu.

▲ Rozmístění v prostoru

Na ploše 9 m² (3 m x 3 m) zaznamenejte početnost hibernujících sluněček (různých druhů). Plochu rozdělte provázkem na čtverce o velikosti 30 cm x 30 cm. V každém čtverci stanovte počet jedinců pod kameny. Počty zaznamenejte do síťové mapy. Rozmístění sluněček v prostoru zaznamenejte na 3 různých místech.

Zjistěte, jaké je rozložení populace sluněček pro plochy 0.09 m², 2.25 m² a 5.76 m². Pro každou velikost plochy spočítejte průměr, rozptyl a koeficient disperze.

▲ Velikost populace

V trávníku blízko budovy nasbírejte stínky druhu *Porcelio scaber* Latreille pod kameny podél transektu o délce asi 20 m. Stínky označte lakem na dorzální straně a pak je vypusťte do místa odchytu. Po 2 dnech stanovte počet označených a neoznačených jedinců. Neoznačené jedince označte jiným lakem. Odchyt zopakujte 3krát vždy ve 2denním intervalu.

Použitím Jolly-Seberova modelu odhadněte velikost populace stínek na sledované ploše.

▲ Numerická odpověď

Z chovu švábů *Pycnoscelus surinamensis* (Linnaeus) odeberte 30 větších nymf a umístěte je po pěti do nádob s navlhčeným filtračním papírem. Stěny nádob natřete vazelínou a misky umístěte do tmavého prostoru. Stanovte hmotnost jedné granule pro krmení a zvolte 6 úrovní dostupnosti potravy. Skupinu v každé nádobě krmte daným množstvím granulí. Potravu doplňujte pravidelně v intervalech 2, 4, 8, 12, 16 a 20 dnů až do vykladení samic. Pro každou nádobu zaznamenejte celkový počet uhynulých a živých jedinců a počet vajíček.

Pro každou misku stanovte vnitřní míru populačního růstu s použitím modelu pro exponenciální růst kontinuálně se množící populace. Odhadnuté hodnoty r vynesete do grafu

v závislosti na celkovém množství potravy (v mg). Proložte daty Ivlevův model a odhadněte jeho parametry.

▲ Populační dynamika

Do malé nádoby s vrstvou černé sádry vložte malé množství živného média a 10 jedinců chvostoskoků *Sinella curviseta* Brook. Sádru pravidelně vlhčete (2krát týdně) a jednou týdně stanovte počet živých jedinců. Jendou týdně vyměňte staré médium za nové o stejné hmotnosti. Počet živých jedinců zaznamenávejte po dobu 2 měsíců.

Zjištěná data vynesete do grafu jako závislost počtu jedinců na čase. Z dat vypočítejte maximální míru růstu populace (λ_{\max}) a nosnou kapacitu prostředí (K) za předpokladu diskrétního růstu populace závislého na hustotě.



Doporučená a použitá literatura

- Akcakaya H. R., Burgman M. A. & Ginzburg L. R. 1999. *Applied Population Ecology: Principles and Computer Exercises using RAMAS EcoLab*. Sinauer, Sunderland.
- Alstad D. 2001. *Basic POPULUS Models of Ecology*. Prentice Hall, Upper Saddle River.
- Armitage D. 2003. Grain sampling methods to achieve consumer confidence and food safety. *HGCA Research Review* no. 50: 1–36.
- Beddington J. R., Free C. A. & Lawton J. H. 1975. Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equations. *Nature* 225: 58–60.
- Beddington J. R., Hassell M. P. & Lawton J. H. 1976. The components of arthropod predation. II. The predator rate of increase. *Journal of Animal Ecology* 45(1): 165–185.
- Begon M., Harper J. L. & Townsend R. T. 1997. *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. Univerzita Palackého, Olomouc.
- Begon M., Mortimer M. & Thompson D. J. 1996. *Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants*. Blackwell Science, Oxford.
- Bender E. A., Case T. J. & Gilpin M. E. 1984. Perturbation experiments in community ecology: theory and practice. *Ecology* 65: 1–13.
- Bernstein R. 2003. *Population Ecology: An Introduction to Computer Simulations*. Wiley, Chichester.
- Bieri M., Baumgärtner J., Bianchi G., Delucchi V. & von Arx R. 1983. Development and fecundity of pea aphid (*Acyrtosiphon pisum* Harris) as affected by constant temperatures and by pea varieties. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 56: 163–171.
- Case T. J. 2000. *An Illustrated Guide to Theoretical Ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Caswell H. 2001. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. 2nd ed. Sinauer, Sunderland.
- Chapman D. G. 1951. Some properties of the hypergeometric distribution with application to zoological censuses. *University of California Publications on Statistics* 1: 131–160.
- Colwell R. K. & Futuyma D. J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567–576.
- Feinsinger P., Spears E. E. & Poole R. W. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology* 62: 27–32.
- Fox B. J. & Luo J. 1996. Estimating competition coefficients from census data: a re-examination of the regression technique. *Oikos* 77: 291–300.
- Gotelli N. J. 2001. *A Primer of Ecology*. 3rd edition. Sinauer, Sunderland.
- Hastings A. 1997. *Population Biology: Concepts and Models*. Springer, New York.
- Hrubý D. & Kubát J. 2010. *Matematika pro gymnázia: Diferenciální a integrální počet*. Prométheus, Praha.
- Hurlbert S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59(1): 67–77.
- Jarošík V. 2005. *Růst a regulace populací*. Academia, Praha.
- Jervis M. A. (ed.) 2005. *Insects as Natural Enemies: A Practical Perspective*. Springer, Dordrecht.

- Jolly G. M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration – stochastic model. *Biometrika* 52: 225–247.
- Juliano S. A. 2001. Nonlinear curve fitting. Predation and functional response curves. In: *Design and Analysis of Ecological Experiments*, 2nd edition, Scheiner S. M. & Gurevitch J. (eds), Oxford University Press, Oxford, pp. 178–216.
- Kindlmann P., Dixon A. F. G. & Dostálková I. 2001. Role of ageing and temperature in shaping reaction norms and fecundity functions in insects. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 835–840.
- Kontodimas D. C., Eliopoulos P. A., Stathas G. J. & Economou L. P. 2004. Comparative temperature-dependent development of *Nephus includens* (Kirsch) and *Nephus bisignatus* (Boheman) (Coleoptera: Coccinellidae) preying on *Planococcus citri* (Risso) (Homoptera: Pseudococcidae): evaluation of a linear and various nonlinear models using specific criteria. *Environmental Entomology* 33(1): 1–11.
- Lubina J. A. & Levin S. A. 1988. The spread of a reinvading species: range expansion in the California sea otter. *American Naturalist* 131(4): 526–543.
- MacArthur R. & Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377–385.
- McCallum H. 2000. *Population Parameters: Estimation for Ecological Models*. Blackwell Science, Oxford.
- Morris W. F. & Doak D. F. 2002. *Quantitative Conservation Biology: Theory and Practice of Population Viability Analysis*. Sinauer, Sunderland.
- Neal D. 2006. *Introduction to Population Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Otto S. P. & Day T. 2007. *A Biologist's Guide to Mathematical Modeling in Ecology and Evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Pekár S. & Brabec M. 2009. *Moderní analýza biologických dat. 1: Zobecněné lineární modely v prostředí* R. Scientia, Praha.
- Pekár S. & Brabec M. 2012. *Moderní analýza biologických dat. 2: Lineární modely s korelacemi v prostředí* R. Masarykova univerzita, Brno.
- Petzold T. 2003. R as a simulation platform in ecological modelling. *R News* 3(3): 8–16.
- Pfister C. A. 1995. Estimating competition coefficients from census data: a test with field manipulations of tidepool fishes. *American Naturalist* 146(2): 271–291.
- Pinheiro J. C. & Bates D. M. 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer, New York.
- R Development Core Team 2011. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, URL <http://www.R-project.org/>.
- Ranta E., Lundberg P. & Kaitala V. 2006. *Ecology of Populations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Robinson J. & Redford K. 1991. Sustainable harvest of Neotropical forest animals. In: *Neotropical Wildlife Use and Conservation*, Robinson J. & Redford K. (eds), Chicago University Press, Chicago, pp. 415–429.
- Rosenzweig M. L. & MacArthur R. H. 1963. Graphical representation and stability of predator-prey interaction. *American Naturalist* 97: 209–223.
- Roy M., Brodeur J. & Cloutier C. 2002. Relationship between temperature and developmental rate of *Stethorus punctillum* (Coleoptera: Coccinellidae) and its prey *Tetranychus mcdanieli* (Acarina: Tetranychidae). *Environmental Entomology* 31(1): 177–187.
- Sabelis M. W., van Baalen M., Pels B., Egas M. & Janssen A. 2002. Evolution of exploitation and defense in tritrophic interactions. In: *Adaptive Dynamics of Infectious Diseases: In Pursuit of Virulence Management*, Dieckmann U., Metz J. A. J., Sabelis M. W. & Sigmund K. (eds), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 297–321.
- Schoener T. W. 1974. Competition and the form of habitat shift. *Theoretical Population Biology* 6: 265–307.

- Sharov A. 2011. *Quantitative Population Ecology: An Online Course*. URL <http://home.comcast.net/~sharov/PopEcol/popecol.html>
- Shigesada N., Kawasaki K. & Takeda Y. 1995. Modeling stratified diffusion in biological invasions. *American Naturalist* 146(2): 229–251.
- Shigesada N. & Kawasaki K. 1997. *Biological Invasions: Theory and Practice*. Oxford University Press, Oxford.
- Shultz S. M., Dunham A. E., Root K. V., Soucy S. L., Carroll S. D. & Ginzburg L. R. 1999. *Conservation Biology with RAMAS EcoLab*. Sinauer, Sunderland.
- Smith E. P. 1982. Niche breadth, resource availability, and inference. *Ecology* 63(6): 1675–1681.
- Southwood T. R. E. & Henderson R. 2000. *Ecological Methods*. Blackwell Science, Oxford.
- Sparre P. & Venema S. C. 1998. *Introduction to Tropical Fish Stock Assessment. Part I. Manual*. FAO Fisheries Technical Paper 306/1, Rome.
- Stevens M. H. H. 2009. *A Primer of Ecology with R*. Springer, Dordrecht.
- Therneau T. M. & Grambsch P. M. 2000. *Modeling Survival Data: Extending the Cox Model*. Springer, New York.
- Tkadlec E. 2009. *Populační ekologie: Struktura, růst a dynamika populací*. Univerzita Palackého, Olomouc.
- Vandermeer J. 1990. *Elementary Mathematical Ecology*. Krieger Publishing Company, Malabar.
- Vandermeer J. H. & Goldberg D. E. 2003. *Population Ecology: First Principles*. Princeton University Press, Princeton.
- Walgama R. S. & Zalucki M. P. 2006. Evaluation of different models to describe egg and pupal development of *Xyleborus fornicatus* Eichh. (Coleoptera: Scolytidae), the shot-hole borer of tea in Sri Lanka. *Insect Science* 13: 109–118.

▲ Obecný

balíček

BaSTA 33
BTSPAS 13
capwire 13
CARE1 13
demography 33
deSolve 88, 104, 112
Distance 13
lawstat 65
MigClim 70
mra 13
mrds 13
PL.popN 13
popbio 39
Rcapture 13
rootsolve 9, 51, 97
Rramas 33, 36
secr 13
SPACECAP 13
survival 33

census

postreprodukční 31
předreprodukční 41

derivace 9, 29, 52, 105

funkce

exponenciální 7
Gaussova 9, 69
goniometrické 6
lineární 3
logaritmická 8
lomená 6
mocninná 5
polynomická 4

index

šířky niky 76
překryvu nik 77
izoklina 85

koeficient

agregace 64
asymptoty nasycení 92
času zpracování 92, 99
čisté reprodukční rychlosti 32
disperze 64, 65
generační doby 32
horního práhu vývoje 51
inkubace 112
kompetice 80
konverzní účinnosti 96, 99
trvale udržitelného lovu 61
míry expanze 69
nakažlivosti 112, 114
nosné kapacity prostředí 55, 80, 99, 103, 107
optimální teploty 52
propustnosti 72, 73
spodního práhu vývoje 47, 51
šíření 68
trvání nemoci 112
úmrtnosti 112
vyhledávací účinnosti 92, 96, 99, 103, 107
kořeny rovnice 9, 29, 52, 97

matice

Jacobiho 105
přechodová (Leslieho) 33, 36, 42
vlastní číslo 106

míra populačního růstu

konečná 13, 42, 54, 107
vnitřní 22, 37, 80, 99, 103

model

diskrétní logistický 56, 57
exponenciální diskrétního růstu 13, 17
exponenciální kontinuálního růstu 20, 22
maticový exponenciálního růstu 37
Hollinga 92
Ivleva 96
Jolly-Sebera 12
kladení 28, 30
Lactina 50
lineární teplotní 46
Lotka-Volterra 86, 104
nelineární teplotní 52
Nicholson-Baileyho 107
Petersen-Lincolna 12
Rickera 80

- Rosenzweig-MacArthura 100
Schaefera 60
SEIR 112
Skellama 69
startified diffusion 70
- organismy
 brouci 118
 chvostokoci 120
 jeleni 59
 klopušky 49
 lišky 111
 mandelinky 27
 motýly 41
 mravenci 85
 mšice 53
 myši 35
 obaleči 23
 octomilky 119
 parazitoidi 107
 pavouci 63, 67, 75, 118
 ploštice 15
 potemníci 117
 prvoci 103
 psi 111
 roztoči 19, 99, 117
 saranče 95
 sekáči 79
 skokani 71
 sluníčka 119
 stínky 119
- střevlíci 91
šváby 11, 119
tchoři 31
zající 59
zavíječi 107
žlabatky 45
- průměr
 aritmetický 13, 65
 geometrický 17
- regrese
 dynamická 81
 GEE 22, 82
 GLS 22, 82
 GNLS 30
 lineární 20, 46, 55, 60, 81, 93
 nelineární 29, 51, 97
 statická 82
- reprodukční hodnota 36, 39, 42
rozptyl 65
- sensitivita 42
směrodatná odchylka 12
stabilní věkové rozdělení 37, 42
suma efektivních teplot 47
- test χ^2 64, 65

▲ Příkazy a argumenty

`^` 4, 12, 17, 60
`:` 8, 17, 22, 28, 82
`~` 8, 21, 46, 93
`[]` 16, 18, 25, 46, 81, 101
`{}` 88, 104, 112
`l` 60, 68

`abline` 46, 47, 51, 55, 68
`abs` 77
`add` 29
`as.list` 88, 104, 106, 112
`as.matrix` 36, 42
`attach` 106

`b` 16, 32
`barplot` 76
`besides` 76
`by` 20, 69
`byrow` 106

`c` 13, 16, 20, 28, 50
`chisq.test` 64, 65
`coef` 21, 29, 47, 51, 55, 81
`col` 55, 69, 72, 104
`cumsum` 47
`curve` 3-7, 29, 50

`D` 9, 29, 52, 105, 106
`data.frame` 72, 80, 108
`deriv` 106
`diag` 36, 42

`eigen` 106
`eval` 106
`exp` 7-9, 21-22, 29, 50
`expression` 9, 29, 52, 105, 106

`for` 18, 25, 56, 69, 72
`from` 20
`func` 88, 104, 112, 113
`function` 9, 29, 52, 88, 97, 112

`hist` 63

`i` 69
`in` 69, 72, 82, 87, 108

`l` 8, 69, 73, 82
`legend` 38, 69, 72, 73, 82
`legend.text` 76
`length` 69, 87, 100
`library` 9, 29, 36, 42, 51, 88
`lines` 51, 61, 97
`list` 29, 51, 61, 88, 97, 104
`lm` 3, 21, 46, 55, 60, 81
`log` 8, 20, 22, 32, 38, 61, 81
`log10` 24
`topleft` 87
`lower` 9, 29, 52, 97
`lty` 38, 47, 51, 69, 87

`mat` 38
`matplot` 69, 72, 73, 82, 101
`matrix` 69, 82, 87, 100, 106
`mean` 13, 65

`names.agr` 76
`ncol` 36, 42, 69, 82, 87
`nls` 3, 29, 51, 97
`nrow` 42, 69, 82, 87, 100
`numeric` 18, 25, 108

`ode` 88, 104, 112, 113, 114

`parms` 88, 104, 112, 113
`plot` 8, 16, 20, 28, 36, 46
`pnorm` 77
`predict` 51, 61, 97
`prod` 17
`projectn` 38

`rbind` 36, 42, 76
`rep` 72
`replace` 18
`return` 88, 104, 112
`right` 82, 112, 113, 114
`runif` 56

`s` 47
`sample` 18
`seq` 20, 51, 61, 69, 87
`sin` 6
`sqrt` 12, 36, 68, 76
`start` 29, 51, 97
`sum` 32, 38, 65, 76

summary 36, 42	upper 9, 29, 52, 97
survival 33	
t 69	var 65
T 106	v0 38
tail 105	
time 38	
times 88, 104, 112, 113, 114	with 88, 104, 112
title 38	
to 20	
topleft 38, 72, 73, 88	x 42
topright 69, 73, 101, 104, 108	xlab 16, 18, 25, 46, 47
ts.plot 80	xlim 3, 28, 29, 50
type 8, 16, 20, 25, 47	
	y 88, 104, 112, 113, 114
uniroot 29, 52, 97	ylab 20, 47, 80, 93, 104
uniroot.all 9, 52	ylim 3, 28, 50

Populační ekologie živočichů v příkladech

Stano Pekár, Kateřina Kintrová

Návrh obálky Visual Agency Prague, Stano Pekár

Grafická úprava Stano Pekár

Jazyková korektura Mgr. Petra Přečková

Vydala Masarykova univerzita v roce 2013

1. vydání, 2013

Tisk Reprocentrum, a.s., Bezručova 29, 678 01 Blansko

ISBN 978-80-210-5974-0

www.muni.cz/press

prof. Emil Tkadlec,
Univerzita Palackého
v Olomouci

„Tento učební text považují za velmi dobrý příspěvek k výuce populační ekologie na přírodovědeckých fakultách univerzit v České republice. Příručka je psána zkušeným a vyzrálým ekologem, který jí dal do vínku nejen hlubokou odbornost, ale také technické know-how. Je psána úsporně, ale přesto srozumitelně. Přispívá přesně a cíleně k tomu, co u nás při výuce ekologie tradičně postrádáme – k praktickému procvičování teorie, což vede k dovednostnímu rozvoji studenta, k posílení jeho schopnosti aplikovat ekologickou teorii na řešení praktických problémů.“

POPULAČNÍ EKOLOGIE ŽIVOČICHŮ V PŘÍKLADECH

STANO PEKÁR, KATEŘINA KINTROVÁ

Tato učebnice je primárně určena studentům, kteří absolvují předmět Cvičení z populační ekologie živočichů. Cílem učebnice je ukázat na konkrétních příkladech použití matematických postupů, které jsou teoreticky probírány na přednáškách. Učebnice obsahuje 24 příkladů z různých oblastí populační ekologie živočichů. Příklady jsou sestaveny interaktivně tak, aby čtenáře motivovaly k samostatnému postupu při výpočtech. Jsou řešeny ve volně dostupném softwarovém prostředí R, které poskytuje nejmodernější matematické a statistické metody. Jmenovitě jsou to například odhady velikosti populace, stanovení míry populačního růstu, odhady parametrů modelů ontogenetického vývoje v závislosti na teplotě, demografická analýza, modelování funkční a numerické odpovědi predátorů, šíření jedinců v prostoru a simulace interakcí mezi druhy jako je kompetice nebo predace. Příklady byly vybrány tak, aby reprezentovaly reálné situace z praxe jako jsou ochrana vzácných druhů, boj proti škůdcům, epidemiologie a udržitelný lov. Mají tudíž naučit studenty používat moderní empirické metody v managementu živočichů. Navíc učebnice obsahuje návrhy na řadu praktických projektů, na kterých se studenti učí překonávat praktické problémy související se studiem populací.

<http://www.muni.cz/press/books/populacni>

ISBN 978-80-210-5974-0



9 788021 059740