

14. Trvale udržitelný lov

▲ Popis

V jednom mysliveckém revíru se po dobu 7 let lovili zajíci. Známe počty honů a počty ulovených zajíců pro každý rok. 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

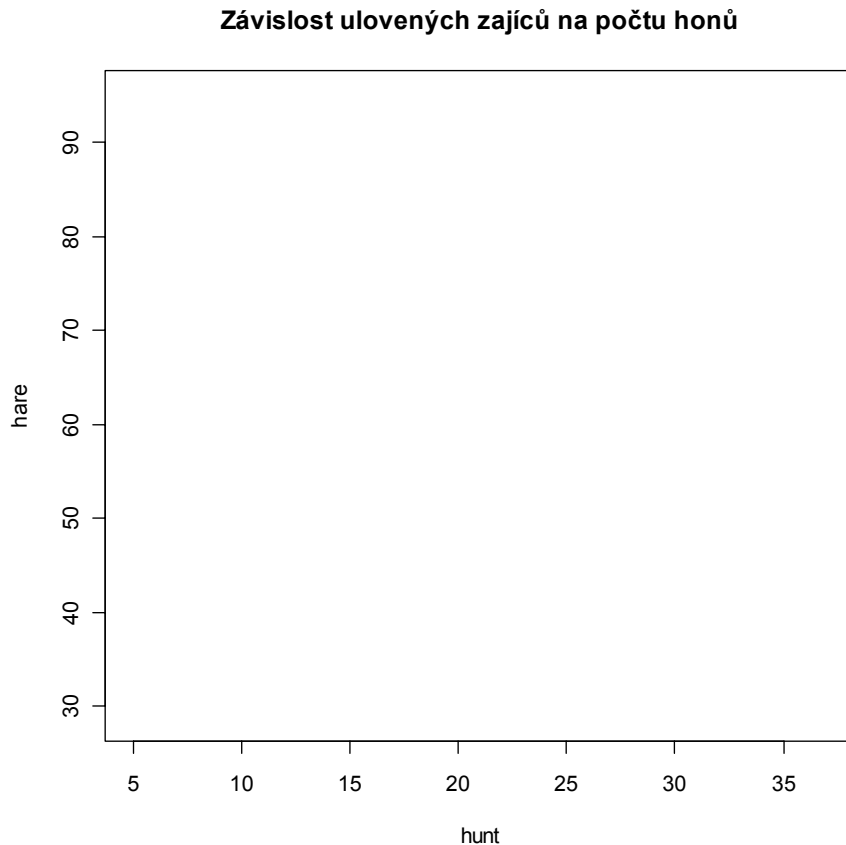
- 1/** Zjistěte hodnotu trvale udržitelného lovu pro zajíce přepočtenou na jeden hon.
- 2/** Odhadněte hodnotu maximálního trvale udržitelného odlovu (MSY) pro jelení zvěř a porovnejte s hodnotou skutečného lovu. Spočtěte také hodnotu MSH .

▲ 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 průsečíků) 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 hon 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 spočtete 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 spočtete podle vzorce

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

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

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

Odhad zapište 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 atd. (Sparre & Venema 1998).



Prostorové rozmístění populace

▲ Popis

V porostu mladé slunečnice byla sledována početnost síťových pavouků. Pavouci si staví sítě na spodní straně listů. Bylo prostudováno 5 rostlin, každá měla 5 listů. Početnost pavouků je uvedena 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.
- 2/ Pokud je rozmístění agregované, odhadněte stupeň agregace.

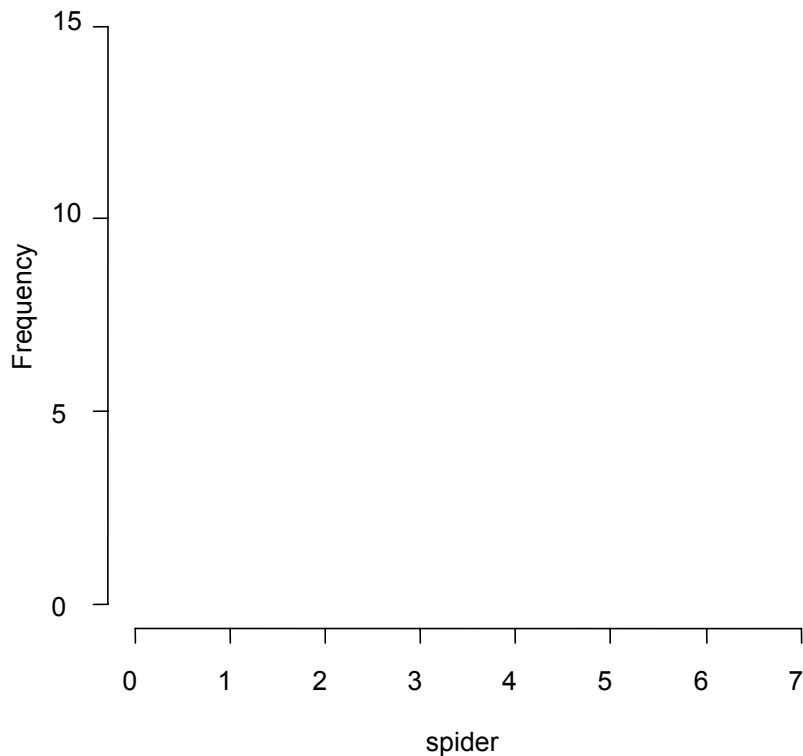
▲ Řešení

1/ Do vektoru s názvem `spider` vložte početnost pavouků. Rozložení pavouků na listech zobrazte histogramem, příkaz `hist`.

```
> 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)
```

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)**

Je rozmístění pavouků na listech náhodné?

.....

2/ 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.

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

$CD = \dots\dots\dots$

$k = \dots\dots\dots$

Popište, 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 spočtěte 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)
> var(plant)/mean(plant)
```

Jaká je hodnota CD vzhledem k rostlinám?

Jak tedy klasifikujete rozmístění pavouků na rostlinách?

.....

Poznámka

Příkaz pro výpočet CD 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 použité především mezi sedentárními jedinci (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
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 růstu, $\lambda = 1.4$.
- 2/ Namodelujte šíření pavouků s použitím Skellamova modelu a odhadněte, do jaké vzdálenosti se rozšíří za 5 let, pokud by na počátku z kokonů vylezlo 50 jedinců.

▲ Řešení

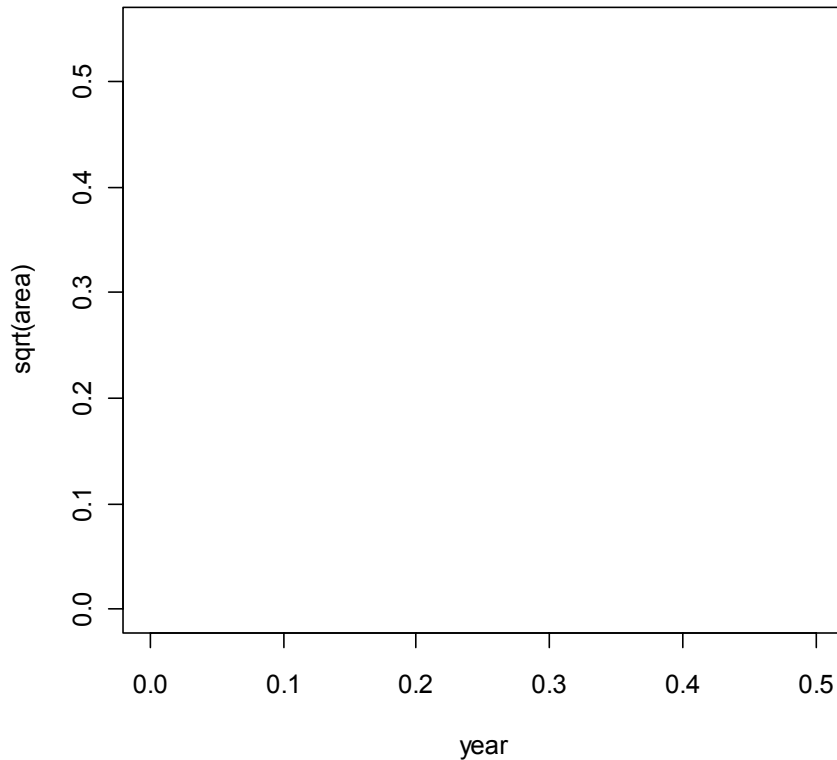
- 1/ Do vektoru s názvem `area` vložte plochu a do vektoru `month` měsíce. Ty však musíte přepočíst na rok (vydělit 12), protože později budeme pracovat s časovou jednotkou

rok. Vyneste závislost \sqrt{area} na čase t do bodového grafu.

```
> plot(month,sqrt(area),xlab="year")
```

Překreslete graf do sešitu.

Šíření pavouků za 6 měsíců



Koeficienty 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. Odhad β zjistíte příkazem **coef**. Odhadnutý model přidejte příkazem **abline**.

```
> month <- 0:6/12
> area <- c(0,0.02,0.05,0.11,0.17,0.26,0.3)
> m <- lm(sqrt(area)~month-1)
> coef(m)
> abline(m)
```

Odhad koeficientu šíření D spočítejte podle:

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

```
> 1.195874/4
```

Odhadnutý koeficient šíření D (bez příspěvku množení) je km²/rok.

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

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

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

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

Odhadnutá míra expanze je km²/rok.

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

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

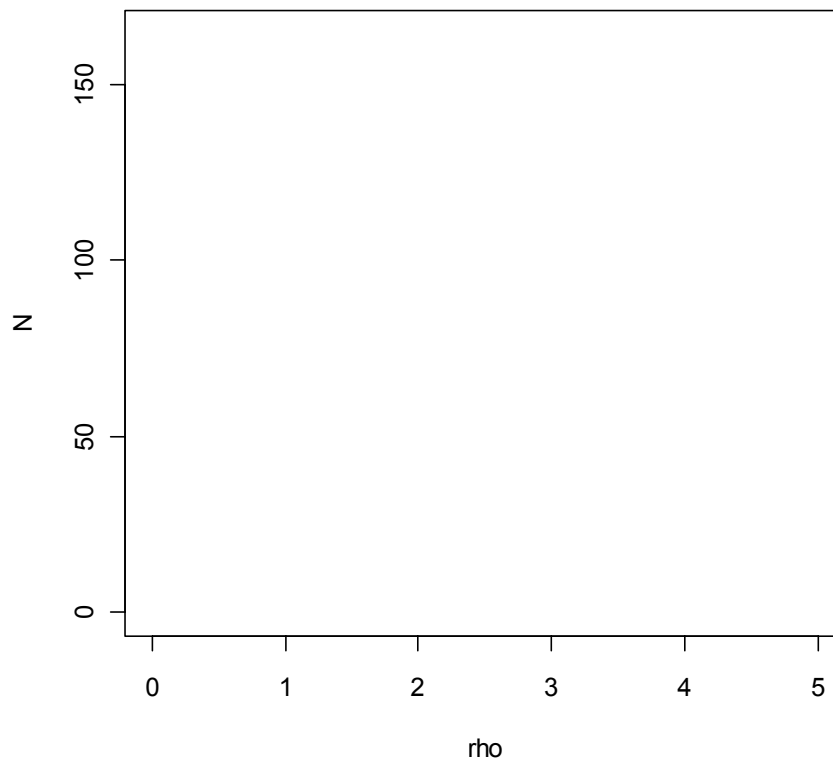
kde ρ je poloměr plochy rozšíření. Výsledkem Skellamova modelu je početnost populace v daném čase a vzdálenosti od počátku šíření.

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 ρ s rozsahem 0 až 5 km a vektor $months$ s rozsahem 0 až 5 let použitím příkazu **seq**. Simulaci proved'te 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.

```
> rho <- seq(0,5,by=0.2)
> months <- seq(0.083,5,by=1)
> N <- matrix(0,ncol=length(rho),nrow=length(months))
> r=0.34; D=0.3; i=1
> for(t in months){N[i,] <- 50*exp(r*t-rho^2/(4*D*t))/(4*pi*D*t);i=i+1}
> matplot(rho,t(N),type="l")
> legend("topright",c("1","2","3","4","5"),lty=1:5,col=1:5)
```

Překreslete graf do sešitu.

Simulace šíření pavouků



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

.....

▲ 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 pořádit 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.

17

Metapopulační dynamika

▲ 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 hustotně nezávislý model 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:

$$N_{1,t+1} = \lambda_1((1-d)N_{1,t} + dN_{2,t})$$

$$N_{2,t+1} = \lambda_2((1-d)N_{2,t} + dN_{1,t}),$$

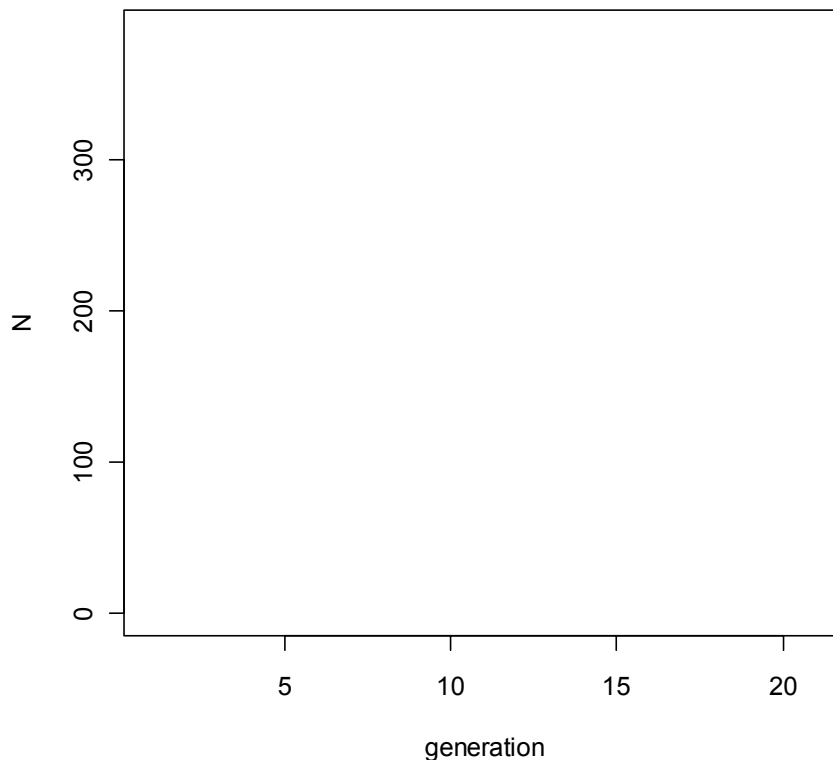
kde d je koeficient propustnosti neboli výměny jedinců mezi populacemi.

Vytvořte matici N_{12} složenou z 2 vektorů délky 20. Na první pozici jednoho 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)
> legend("topleft",legend=c("N1","N2"),lty=1:2,col=1:2)
```

Překreslete graf do sešitu.

Dynamika izolovaných populací



Popište, jaký je osud izolovaných populací?

.....

.....

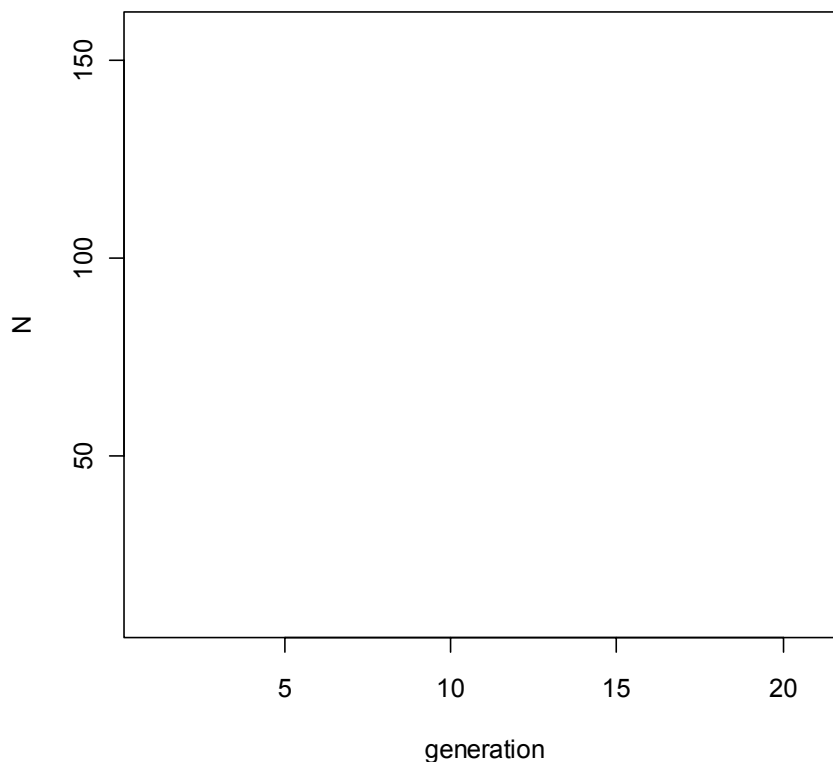
2/ Nyní proveďte simulaci dynamiky propojených populací. Použijte stejný systém

rovníc a stejnou syntaxi, 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)
> legend("topleft",c("N1","N2"),lty=1:2,col=1:2)
```

Překreslete graf do sešitu.

Dynamika málo propojených populací



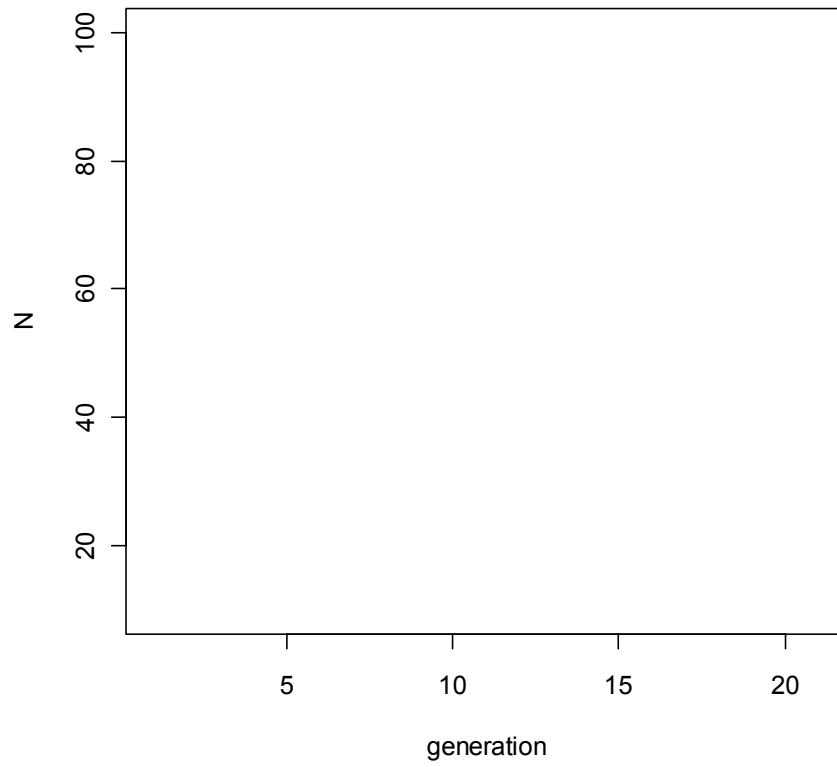
Pomohlo to k udržení obou populací?

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)
> legend("topright",c("N1","N2"),lty=1:2,col=1:2)
```

Překreslete graf do sešitu.

Dynamika hodně propojených populací



Jaká by měla být propustnost koridoru, aby obě populace byly životaschopné?

.....

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 a složením dostupné kořisti bylo zjištěno, kterými druhy bezobratlých živočichů se oba pavouci živí.

▲ Data

Relativní četnosti 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

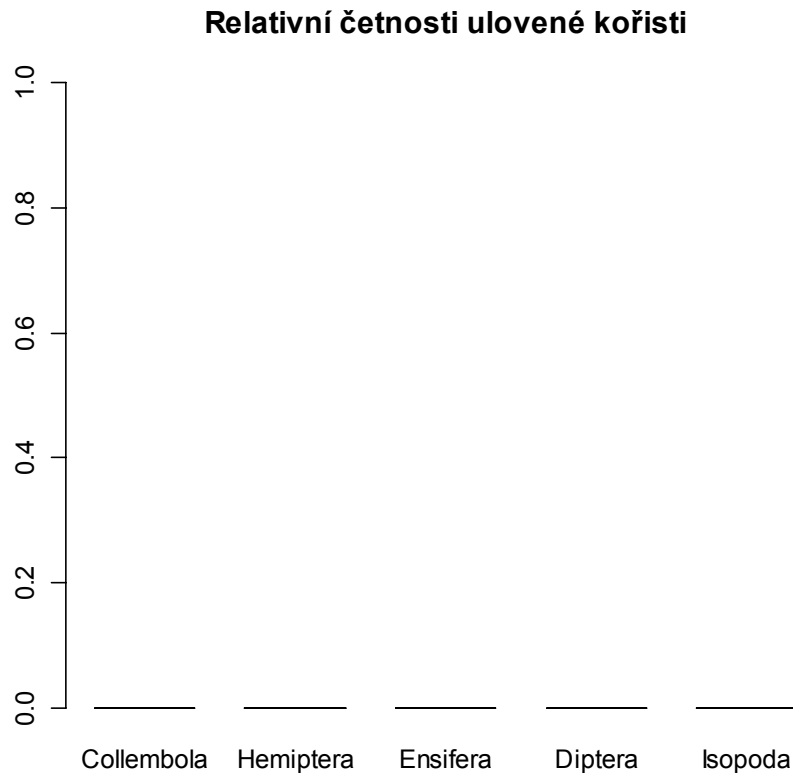
- 1/ Do vektoru s názvem `Par` a `Pach` umístěte relativní četnosti zastoupení jednotlivých řádů kořisti. Do vektoru s názvem `av` pak umístěte relativní četnost dostupné kořisti. Pak vektory `Par` a `Pach` spojte příkazem `rbind` do objektu `both` a relativní četnosti obou druhů pavouků vynesete do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

```

> 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.

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

Nyní proveďte oboustranný test nulové hypotézy o rovnosti šířky nik. Testovou statistiku Z spočítejte 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 spočítejte z distribuční funkce pro normální rozdělení (**pnorm**):

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

$P = \dots\dots\dots$

Je tento rozdíl mezi druhy i statisticky významný?

2/ Překryv nik pro oba druhy spočítejte podle vzorce Hulberta (1978):

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

```
> 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 liší se také v tom, jestli zohledňují dostupnou kořist (MacArthur & Levins 1967, Colwell & Futuyma 1971, Hurlbert 1978, Feinsinger et al. 1981).

▲ Popis

Dva druhy sekáčů, *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`. Do grafu vynesete početnosti pavouků v závislosti na čase příkazem `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")
```

Překreslete graf do sešitu.



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 (zvlášť pro každý druh):

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

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 zvlášť 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:

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

Hodnoty $\frac{N_{i,t+1}}{N_{i,t}}$ si musíte nejprve dopočíst a uložit do vektorů `opi1` a `phal1`. Použijte lineární model, příkaz `lm`, a odhady parametrů zjistíte příkazem `coef`.

```
> opi1 <- opi[-1]/opi[-12]
> phal1 <- phal[-1]/phal[-12]
> m1 <- lm(log(opi1)~opi[-12]+phal[-12])
> coef(m1)
> -0.2827058214/-0.0019409899
> -145.6503*-0.0003509306/0.2827058214
> m2 <- lm(log(phal1)~phal[-12]+opi[-12])
> coef(m2)
> -1.253529913/-0.007836019
> -159.9702*-0.011631378/1.253529913
```

Odhady parametrů zapište do tabulky y:

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

Porovnejte odhady všech parametrů mezi druhy. Mají podobnou vnitřní míru růstu a nosnou kapacitu?

.....

Jsou oba druhy podobně silní konkurenti?

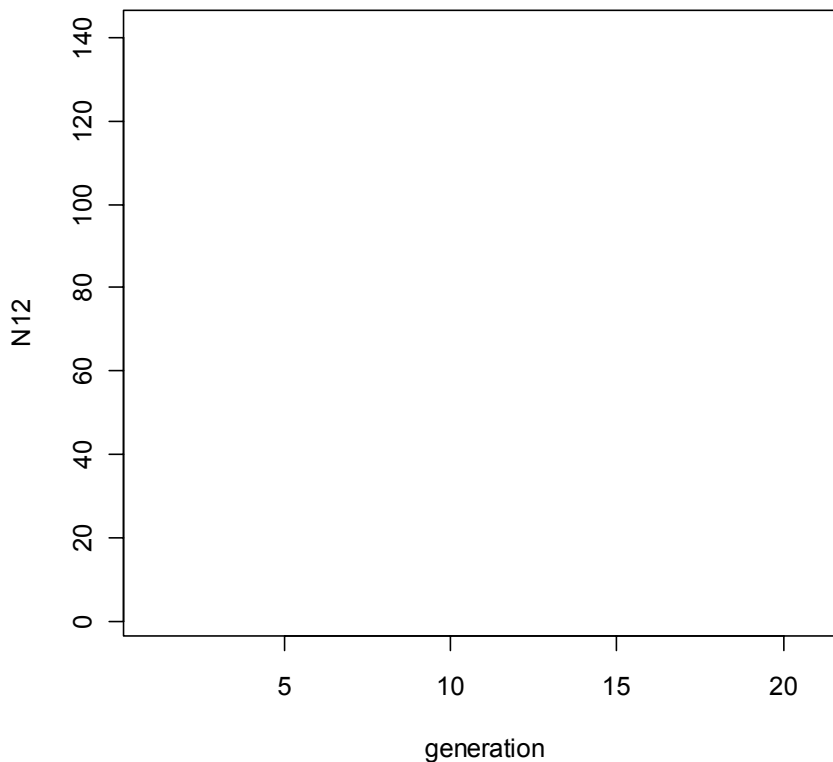
.....

2/ K simulaci dynamiky použijte systém rovnic 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)
> legend("right",c("Opilio", "Phalangium"),col=1:2,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 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 se zjistily 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. $N_{1,0} = 10$, $N_{2,0} = 20$), např. na lokalitách, kde je původní druh málo hojný?

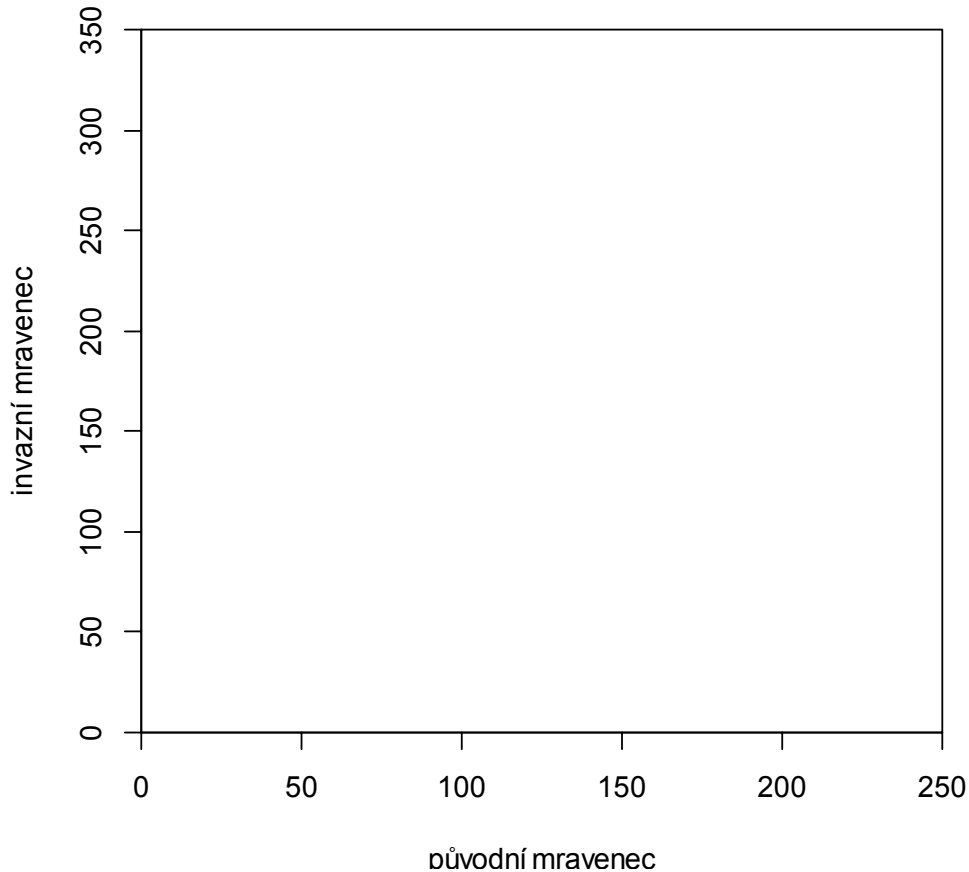
▲ Řešení

- 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. Spočtete jejich hodnoty.

- > 200/1.6
- > 300/2.1

Vyneste izokliny do grafu:

Nulové izokliny konkurenčních druhů



Jaký bude výsledek interakce?

.....

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

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

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 přičtete. 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):

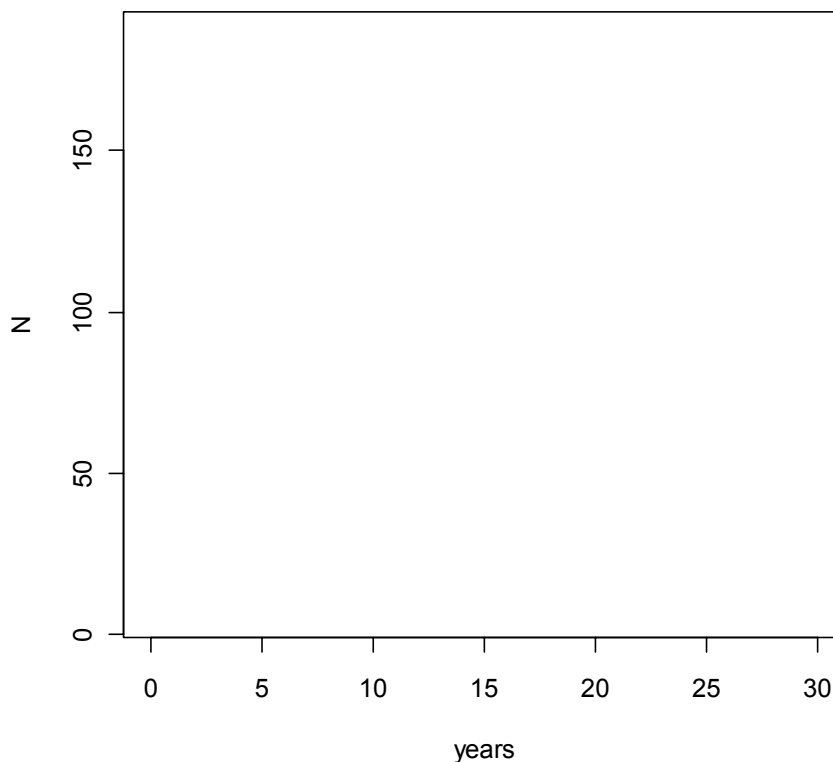
$$N_{i,t2} = N_{i,t+\Delta} = N_{i,t1} + \Delta \cdot \frac{dN_i}{dt}$$

Do objektu `delta` vložte délku kroku. Ve vektoru `time` specifikujeme čas pro simulaci. Definujeme hodnoty všech parametrů a vytvoříme matici `N` se dvěma sloupci. Na jejich prvních pozicích budou počáteční početnosti. Simulaci provedte 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? Pokud ano, jak dlouho to bude trvat?

.....

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 zapišete potřebné diferenciální rovnice. Do kulatých závorek v definici funkce zapišete 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.

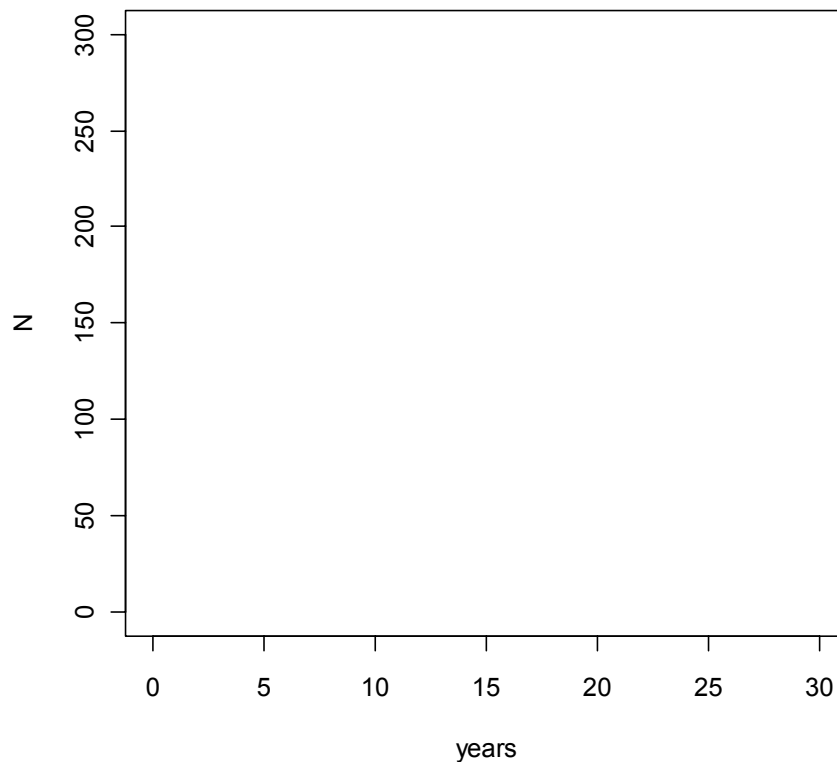
```
> competition <- function(ti,ini,par){
+   with(as.list(c(ini,par)),{
+     dN1 <- r1*N1*(1-(N1+a12*N2)/K1)
+     dN2 <- r2*N2*(1-(N2+a21*N1)/K2)
+     return(list(c(dN1,dN2)))})}
```

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)
> legend("topleft",c("N1","N2"),lty=1:2,col=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` (defaultně 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).

21

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.

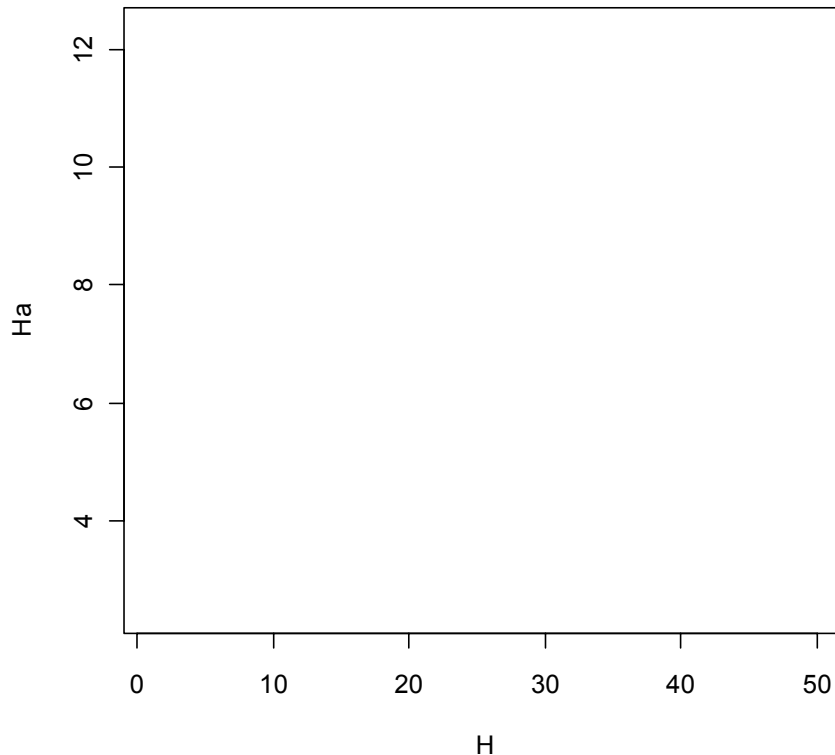
▲ Řešení

- 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.

Funkční odpověď střevlíků



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 úpravou:

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

Zjistěte hodnoty parametrů a , T_h i asymptotu nasycení (max) podle vzorců:

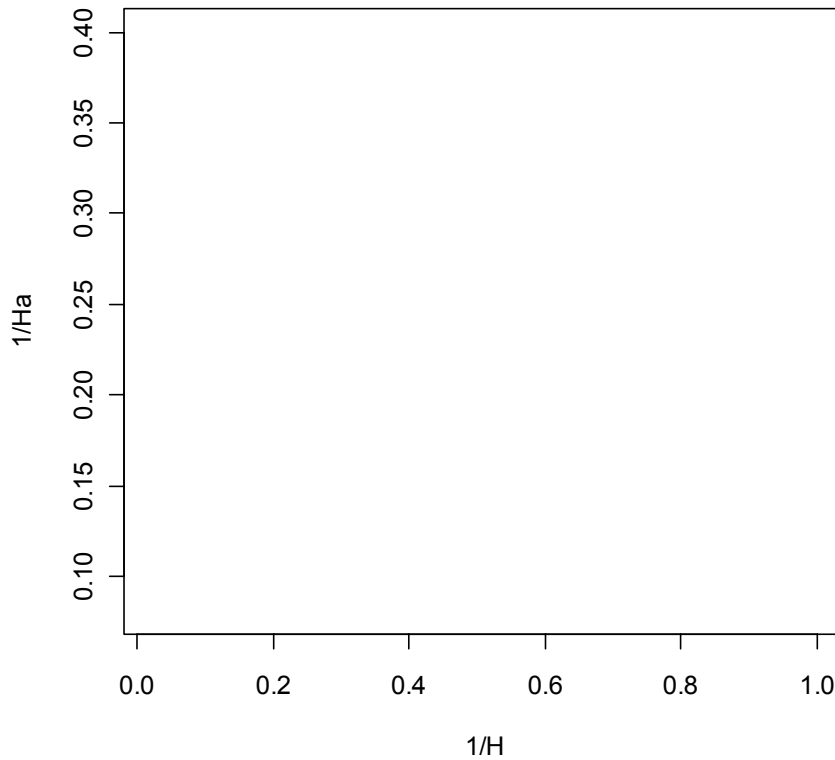
$$T_h = \hat{\alpha}T \qquad a = \frac{1}{T\hat{\beta}} \qquad max = \frac{T}{T_h} = \frac{1}{\hat{\alpha}}$$

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

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

Odhady parametrů zaznamenejte do tabulky:

a	cm^2/h
T_h	h
max	

▲ Poznámka

Přesnější odhady parametrů pro funkční odpověď Typu II lze získat s pomocí GLM (viz Pekár & Brabec 2009). Dále 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 (nasycení), 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 zkonsumují za svůj život určité množství potravy. V laboratorním experimentu byly chovány saranče 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). 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 zkonsumované potravy (V). Proložte daty 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 zkonsumované potravy. Do bodového grafu vynesete závislost 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) 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 pro $r = 0$.

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

Pro fit nelineární regrese použijte příkaz **nls**. 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 výše použitím příkazů **lines** a **predict**.

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

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).