

# 7 Model kladení

## ▲ Popis

Mandelinky kladou vajíčka v různě velikých snůškách. V laboratoři bylo sledováno kladení jednoho druhu. Deset samic bylo umístěno jednotlivě do nádob s dostatečným prostorem a množstvím kořisti. Po dobu dvou týdnů byly 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
2	0
3	3.2
4	3.3
5	3.1
6	2.1
7	1.5
8	1
9	0.8
10	0.6
11	0.3
12	0.1
13	0
14	0
15	0

## ▲ Úkoly

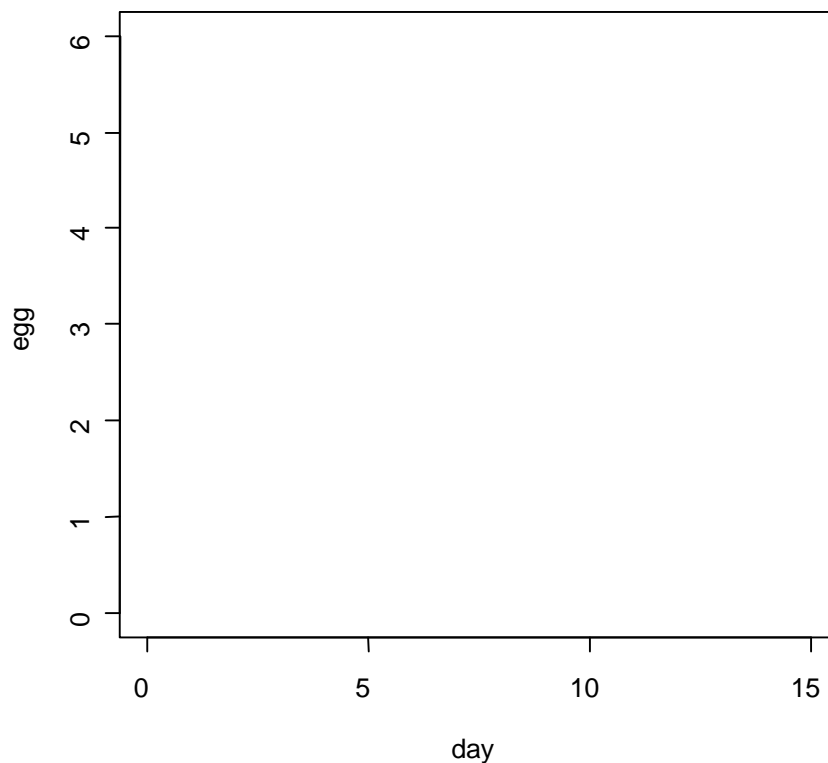
- 1/ Vytvořte graf kladení v čase. Popište průběh kladení modelem a odhadněte parametry modelu.
- 2/ Zjistěte, který den nastala maximální plodnost.

## ▲ Řešení

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

Překreslete graf do sešitu.

### Změna plodnosti v čase



K namodelování 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:  $y = xe^{-x}$ . 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  $d$ . Kombinace  $a$  a  $b$  udává výšku vrcholu,  $c$  definuje průsečík s vodorovnou asymptotou a  $d$  průsečík s osou  $y$ . Jaké ale budou startovací hodnoty všech parametrů? Navrhněte a zdůvodněte analyticky pro podmínky  $x = 0$  a  $x = \infty$ .

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

Před 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 data pro odhad modelu upravte: první záznam o snůškách i první den vypusťte. K proložení použijte funkci pro nelineární regresní model, příkaz **nls**, ve které startovací hodnoty definujete argumentem **start**. Výsledky odhadů zjistíte příkazem **coef**. Křivku modelu přidejte do grafu příkazem **curve**.

Model s odhadnutými parametry má tvar .....

Překreslete model do grafu výše.

**2/** Odhadovaný počátek kladení zjistíte nalezením kořene rovnice

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

Použijte příkaz **uniroot** z balíčku rootSolve.

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.

Derivace funkce je .....

Odhadněte lokální maximum pomocí příkazu **uniroot**:

Maximální plodnost nastala ..... den.

## ▲ Poznámka

Použitý odhad modelu ignoruje pravděpodobnou časovou závislost v datech (v důsledku měření stejných samic), proto pro přesnější odhad je nutné použít metodu jako je Non-linear Generalised Least Squares, která modeluje i autokorelaci (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), ve které je plodnost vztažena k několika fenotypovým charakteristikám, jmenovitě velikosti těla a velikosti gonád.

## ▲ Tahák

```
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))
day2<-2:15
egg2<-egg[-1]
m<-nls(egg2~a*(day2-c)*exp(-b*(day2-c))+d,start=list(a=5,b=1,c=2,d=0))
coef(m)
curve(5.49*(x-2)*exp(-0.57*(x-2))-0.03,xlim=c(1,15),add=T)
library(rootSolve)
start<-uniroot(function(x) 5.5*(x-2)*exp(-0.6*(x-2))-0.03,
lower=0,upper=10);start
mo<-expression(a*(day2-c)*exp(-b*(day2-c))+d)
D(mo,"day2")
max<-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);max
```

# 8

# Demografie věkově 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 ( $x$ ):

$x$	$l_x$	$m_x$
0	1.00	0.0
1	0.90	3.0
2	0.70	6.0
3	0.40	8.0
4	0.07	4.0

## ▲ Úkoly

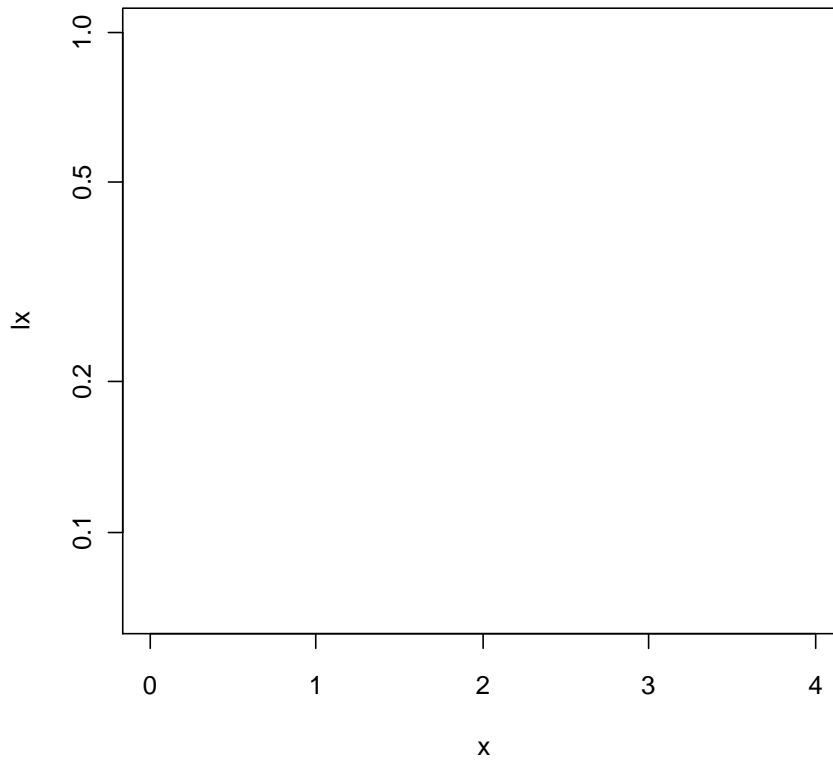
- 1/ Vykreslete do grafu standardizované přežívání v závislosti na věku.
- 2/ Odhadněte čistou reprodukční rychlost a generační dobu.
- 3/ Sestrojte Leslieho přechodovou matici.

## ▲ Řešení

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

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.

Čistá reprodukční rychlost,  $R_0 = \dots\dots\dots$ Generační doba,  $T = \dots\dots\dots$ 

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

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



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

0

1

2

3

4

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, který si představíme v následující kapitole. Sofistikovanější modelování přežívání je dostupné v příkazu **survreg** (balíček survival), která však vyžaduje individuální historii všech jedinců v populaci (viz. např. Therneau & Grambsch 2000).

## ▲ Tahák

```
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")
mx<-c(0,3,6,8,4)
R0<-sum(lx*mx);R0
T<-sum(x*lx*mx)/R0;T
lx[-1]/lx[-5]
lx[-1]/lx[-5]*mx[-1]
```



# 9

# Analýza věkově- strukturované populace

## ▲ Popis

Populace myši vykazuje přemnožení. Demografickou analýzou odhadněte osud populace. Myš se množí kontinuálně a má několik generací v roce. Při detailním studiu životního cyklu byly věkové kategorie 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
1	0.8	4
2	0.5	6
3	0.3	9
4	0	0

## ▲ Úkoly

- 1/ Porovnejte plodnost a reprodukční hodnotu každé kategorie. Nalezněte stabilní věkové rozdělení.
- 2/ Zjistěte hodnotu vnitřní míry růstu.
- 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:  $N_0 = (30, 20, 10, 5)$ .

## ▲ Řešení

- 1/ Do vektoru s názvem  $l_x$  vložte hodnoty standardizovaného přežívání. K výpočtu

reprodukční hodnoty potřebujete znát přechodovou matici **A**. Pro její sestavení je nutné spočítat  $p_x$  a  $F_x$ . Tyto se pro kontinuální rozmnožování počítají podle vztahů:

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

Hodnoty  $p_0$  a  $F_0$  nejsou definovány. Dále  $p_4 = 0$  a  $F_4 = 0$ .

Zakreslete odhady  $p_x$  a  $F_x$  do schématu životního cyklu:

1

2

3

4

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

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

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

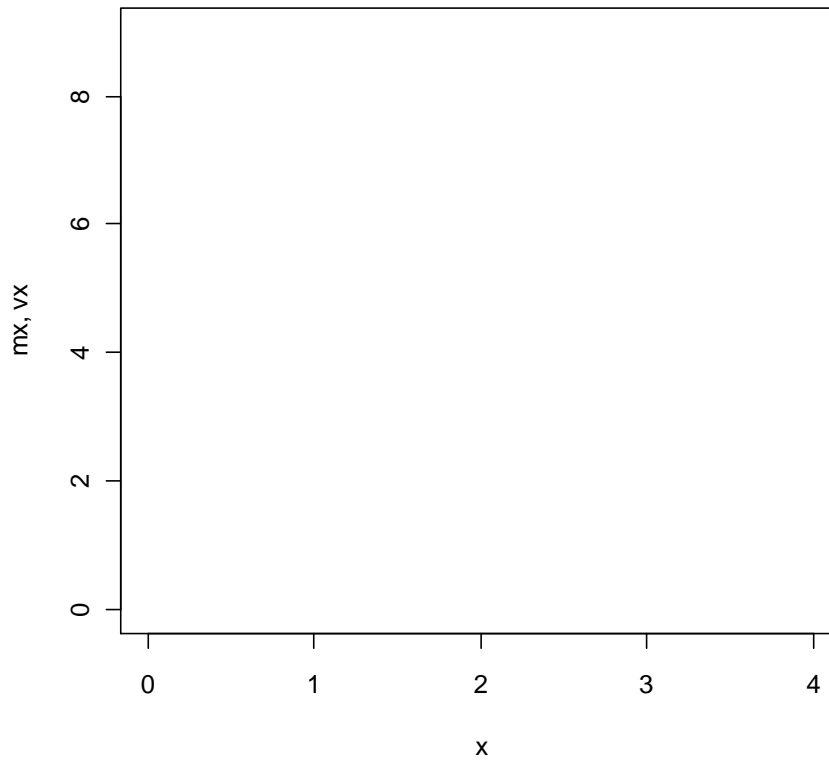
Načtěte balíček **Rramas**. Sestrojte matici **A** příkazem **rbind** a převed'te ji na přechodovou matici ( $\tau A$ ) příkazem **as.tmatrix**.

Vytvořte graf závislosti  $m_x$  a  $v_x$  na  $x$ . Hodnoty  $v_x$  zjistíte příkazem **summary** a jejich grafické zobrazení příkazem **plot**. Reprodukční hodnota  $v_x$  nejmladší věkové třídy je rovna 1 a hodnoty ostatních tříd jsou vyjádřeny v jednotkách reprodukční hodnoty nejmladší věkové třídy.



Překreslete graf do 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 stádií, se počítá z pravého charakteristického vektoru přechodové matice příslušející k dominantnímu charakteristickému číslu. Opište je ze sumarizačního výstupu této matice.

Odhady *SCD* zapište do tabulky:

$x$	$SCD$
1	
2	
3	
4	

**2/** Vnitřní míru populačního růstu za předpokladu stabilního věkového rozložení spočtete jako logaritmus dominantního charakteristického čísla ( $\lambda$ ) přechodové matice  $\tau A$ . Hodnotu  $\lambda$  vyčtete ze sumarizačního výstupu:

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

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

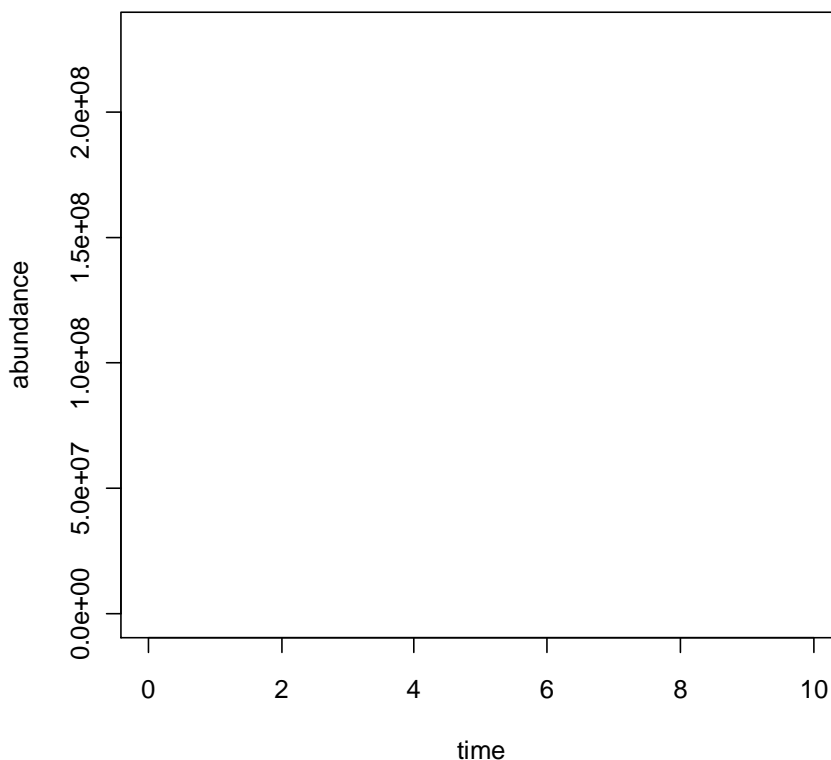
**3/** K simulaci velikosti populace po dobu 10 let použijte maticový model pro exponenciální růst:

$$N_t = A^t N_0, \quad t = 1, 2, \dots, 10.$$

Početnost v roce nula je  $N_0 = (30, 20, 10, 5)$ . K simulaci použijte příkaz **projectn**, ve které nastavíte čas. Příkazem **plot** a **legend** vytvořte graf.

Překreslete graf do sešitu.

### Simulace početnosti v průběhu 10 let



## ▲ Poznámka

U organismů s reprodukčními pulsy, 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 populace z přechodové matice v prostředí **R** doporučujeme balíček [popbio](#), který obsahuje mnoho dalších užitečných příkazů k uvedeným pracím.

## ▲ Tahák

```
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])
Fx<-sqrt(0.8)*(mx[2:4]+px*mx[3:5])/2
A<-rbind(c(Fx,0),diag(px,ncol=4))
library(Rramas)
tA<-as.tmatrix(A)
summary(tA)
x<-0:4
plot(x,mx,ylab="mx, vx")
```

```
plot(tA)
log(4.61773)
N0<-c(30,20,10,5)
sim<-projectn(v0=N0,mat=tA,time=10)
plot(sim,sum=F)
legend("topleft",legend=c(1:4),lty=1:4,col=1:4)
```

# 10

## Analýza stádiově- strukturované populace

### ▲ Popis

Populace vzácného druhu motýla vykazuje pokles. Byla provedena podrobná analýza životního cyklu tohoto druhu, aby se zjistilo, který faktor způsobuje nejvýraznější pokles početnosti. Na základě tohoto zjištění je 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	1.0	0	přezimování
Larva 1	0.7	0	parazitoidi
Larva 2	0.3	0	predace ptáky
Kukla	0.25	0	redukce biotopu
Dospělec	0.02	800	

### ▲ Úkoly

- 1/ Vytvořte přechodovou matici. Zjistěte hodnotu konečné míry růstu populace.
- 2/ Proveďte analýzu senzitivity a elasticity a určete nejdůležitější faktory. Navrhněte plán na ochranu motýle.

### ▲ 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:

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

Zakreslete odhady  $p_x$  a  $F_x$  do schématu životního cyklu:



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

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

Hodnota konečné míry růstu populace,  $\lambda$ , je dominantní charakteristické číslo přechodové matice ( $\lambda$ ). Načtěte balíček **Rramas**. Sestrojte matici **A** příkazem **rbind** a převedte ji na přechodovou matici ( $\tau A$ ) příkazem **as.tmatrix**. Hodnotu  $\lambda$  zjistíte příkazem **summary**.

Konečné míra růstu  $\lambda = \dots\dots\dots$

**2/** Sensitivita, neboli míra změny v populačním růstu  $\lambda$  vzhledem ke změně v přechodové matici **A**, se počítá pro každý z elementů  $a_{ij}$  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 sensitivity se pak spočte elasticita **e**, která měří relativní příspěvky k populačnímu růstu  $\lambda$ . Hodnoty sensitivity i elasticit vyčtete ze sumarizačního výstupu.

Přepište hodnoty elasticit pro jednotlivé parametry přechodové matice do tabulky:



	$e_{ij}$
$p_1$	
$p_2$	
$p_3$	
$p_4$	
$F_4$	

Který faktor ovlivňuje růst populace nejvíce? .....

Popište možný záchranný plán:

.....

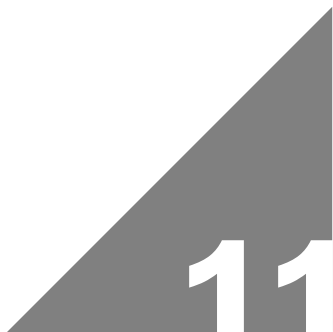
.....

.....

## Tahák

```
lx<-c(1,0.7,0.3,0.25,0.02)
mx<-c(0,0,0,0,800)
px<-lx[2:5]/lx[1:4]
Fx<-px[1]*mx[2:5]
A<-rbind(c(0,Fx),diag(x=px,ncol=5,nrow=4))
library(Rramas)
tA<-as.tmatrix(tA)
summary(tA)
```





# Lineární teplotní model

## ▲ Popis

V laboratorních podmínkách byl sledován vývoj žlabatky v závislosti na teplotě. Z rozmezí odpovídajícím 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 imágo, 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/ Proložte daty lineární model. Určete spodní práh vývoje a sumu efektivních teplot.
- 2/ Zjistěte, za kolik dnů se objeví imágo 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  $\tau$  umístěte teploty a do vektoru s názvem  $d$  délku vývoje. Pro každou teplotu spočítejte rychlost vývoje,  $v$ , podle vztahu:

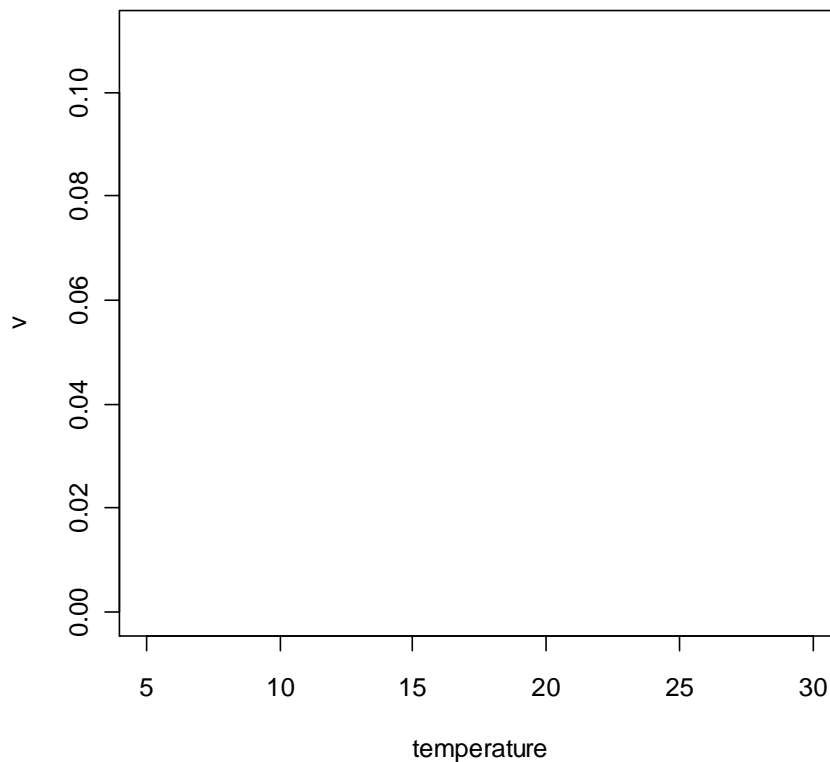
$$v = \frac{1}{d}.$$

Rychlost vývoje pak vyneste do grafu v závislosti na teplotě. Pro teplotu 5 °C bude rychlost vývoje 0.



Překreslete graf do sešitu.

### Závislost vývoje na teplotě



Daty proložte lineární model, příkaz **lm**. Přímkou do grafu vložíte příkazem **abline**. Hodnoty parametrů zjistíte příkazem **coef**.



Překreslete výsledný model do grafu výše. Z odhadnutého modelu spočítejte spodní práh a sumu efektivních teplot 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.

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

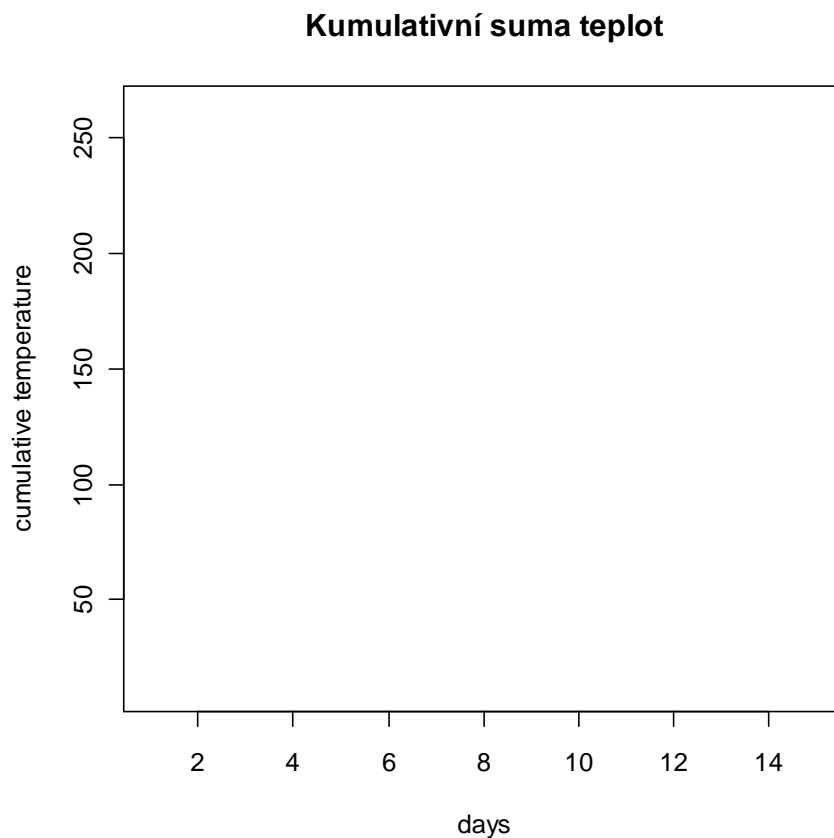
Suma efektivních teplot,  $S = \dots\dots\dots$  denních stupňů.

**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. Odhadněte za kolik dnů se objeví imága s použitím příkazu **cumsum**.

Překreslete graf do sešitu.



Imága se objeví za ..... dnů.

## Tahák

```
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")
m<-lm(v~t)
coef(m)
abline(m)
-(-0.022336/0.004351)
1/0.004351
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)
```

# 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
25	7.3
28	5.5
30	5
32	10.9

### ▲ Úkoly

- 1/ Vykreslete data do grafu a proložte je Lactinovým modelem. Odhadněte spodní a horní práh vývoje a optimální teplotu pro vývoj.

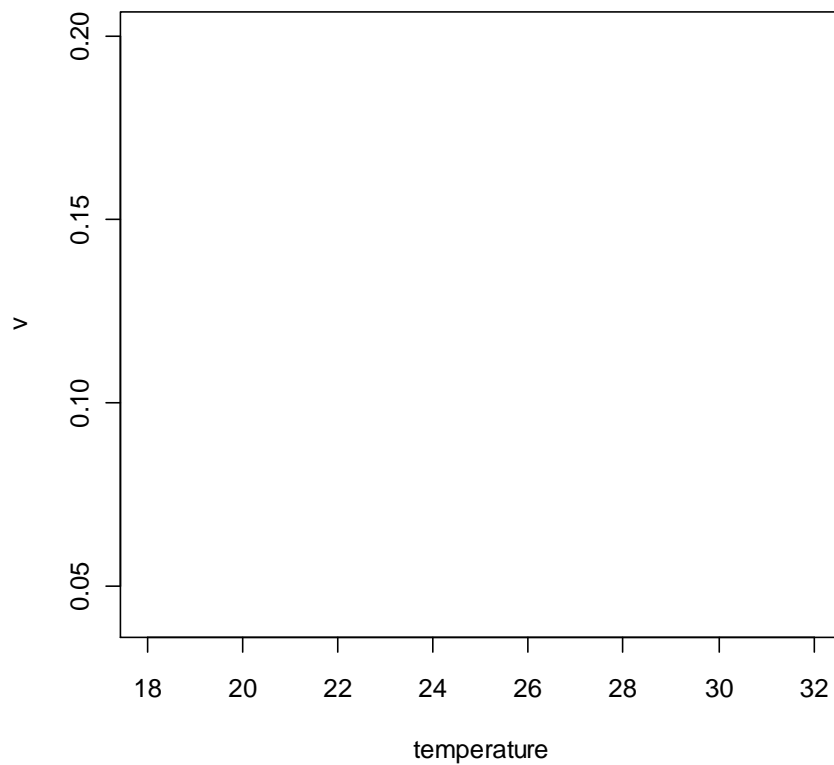
### ▲ Řešení

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

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

Překreslete graf do sešitu:

### Závislost rychlosti vývoje na teplotě



Rychlost vývoje modelujte jako funkci času pomocí Lactinova modelu se čtyřmi parametry ( $\rho$ ,  $T_{max}$ ,  $\Delta$ ,  $\varphi$ ).

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

Parametr  $\rho$  ovlivňuje míru růstu,  $T_{max}$  je teplota horního prahu vývoje,  $\Delta$  určuje tvar křivky a  $\varphi$  posunuje křivku po ose  $y$  a tím umožňuje odhadnout teplotu spodního prahu vývoje.

Z naměřených hodnot odvoďte startovací hodnoty parametrů  $T_{max}$  a  $\varphi$  analyticky.



Startovací hodnoty parametrů  $\rho$  a  $\Delta$  zjistíte iteracemi použitím příkazu **curve**:

Startovací hodnoty budou:  $\rho = \dots\dots\dots$ ,  $T_{max} = \dots\dots\dots$ ,  $\Delta = \dots\dots\dots$ ,  $\varphi = \dots\dots\dots$

K odhadu použijte nelineární regresi, příkaz **nls**. Odhady parametrů zjistíte příkazem **coef**. Odhadnutou křivku vložíte do grafu příkazem **lines** s argumentem **predict**.

Modelovou křivku přidáme do grafu výše.

Spodní a horní práh vývoje vypočítejte z odhadnutého modelu jako průsečíky s osou  $x$ , tedy teploty, při nichž je rychlost vývoje nulová ( $v(t) = 0$ ). Využijte balíček rootSolve a příkaz **uniroot.all**:

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

Spodní práh vývoje je  $\dots\dots\dots$  °C.

Horní práh vývoje je  $\dots\dots\dots$  °C.

Optimální teplotu vývoje odhadněte pomocí první derivace modelové funkce. Extrém funkce najděte pomocí příkazu **uniroot**:

$$\frac{\partial v(t)}{\partial t} = \rho e^{\rho t} - \frac{1}{\Delta} e^{\rho T_{max} - \frac{T_{max} - t}{\Delta}}$$

Optimální teplota je  $\dots\dots\dots$  °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).

## ▲ Tahák

```
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, xlab="temperature")
curve(exp(1*x)-exp(1*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))
m<-nls(v~exp(rho*t)-exp(rho*Tm-(Tm-t)/delta)+phi,
start=c(rho=0,Tm=32,delta=1,phi=0))
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)
library(rootSolve)
tminmax<-uniroot.all(function(x) exp(0.011*x)-exp(0.011*33.681
-(33.681-x)/0.74)-1.195,lower=0,upper=40);tminmax
topt<-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);topt
```

# 13

## Diskrétní hustotně-závislý růst populace

### ▲ Popis

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

### ▲ Data

V jednotlivých letech byly zaznamenány následující početnosti ( $N$ ):

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

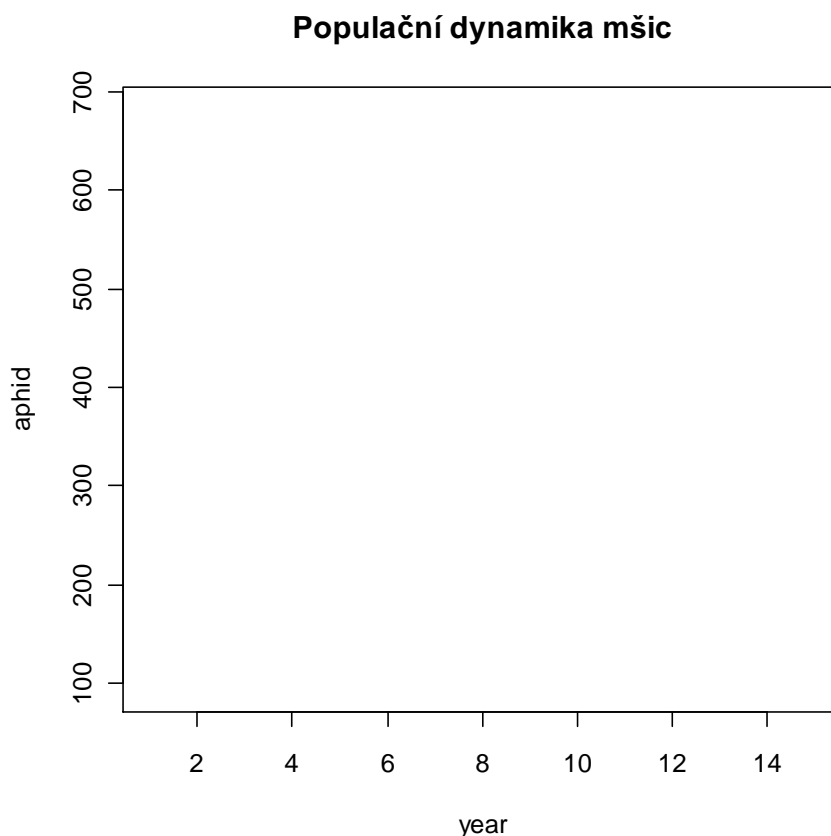
- 1/ Vytvořte graf populační dynamiky mšic a zjistěte, je-li početnost závislá na hustotě.
- 2/ Odhadněte maximální konečnou míru růstu a nosnou kapacitu prostředí.
- 3/ Nasimulujte dynamiku populace mšic po dobu 20 generací. Použijte model pro diskrétní růst populace závislý na hustotě s odhadnutou nosnou kapacitou prostředí. Hodnotu konečné míry růstu simulujte náhodně z odhadnutých hodnot. Početnost mšic z posledního roku použijte jako počáteční početnost.

## ▲ Řešení

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

R

Překreslete graf do sešitu:



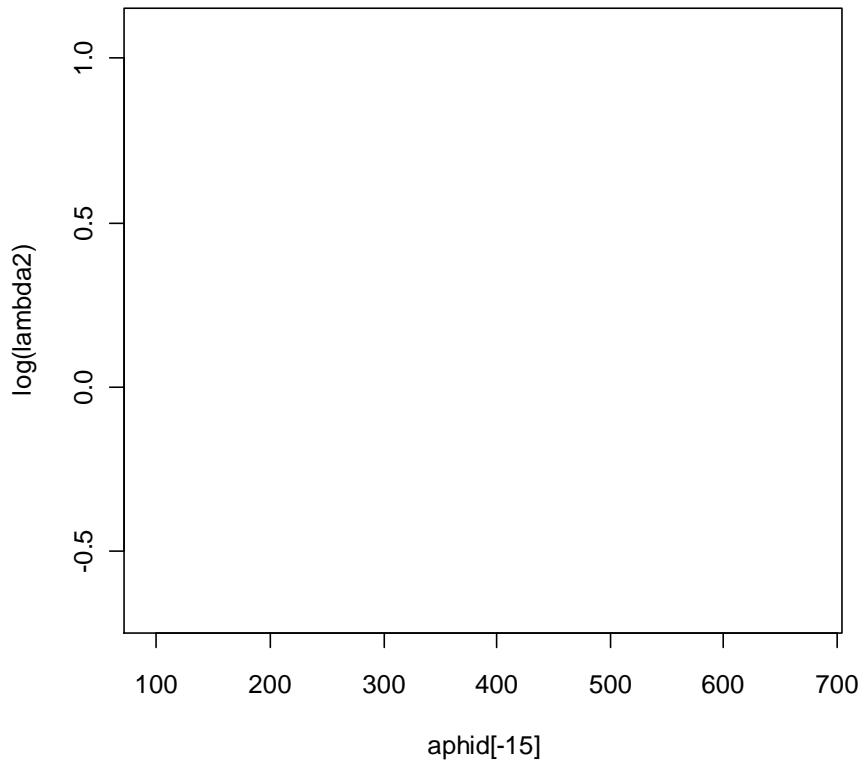
Ke zjištění závislosti početnosti na hustotě je potřeba vynést logaritmy roční populační míry růstu  $\lambda_t$  proti početnosti populace,  $N_t$ . Tu spočtete podle vztahu:

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

Daty pak proložte lineární regresní model, příkaz `lm`. Odhady parametrů zjistíte příkazem `coef`.

R

Překreslete graf do sešitu:

Závislost  $\ln(\lambda)$  na  $N$ 

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

.....

.....

**2/** Parametry  $\lambda_{\max}$  a  $K$  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  $\alpha$  a  $\beta$  jsou parametry lineárního modelu. Body proložte odhadnutý lineární model příkazem **abline**.

Hodnota maximální konečné míry růstu,  $\lambda_{\max} = \dots\dots\dots$

Hodnota nosné kapacity prostředí,  $K = \dots\dots\dots$

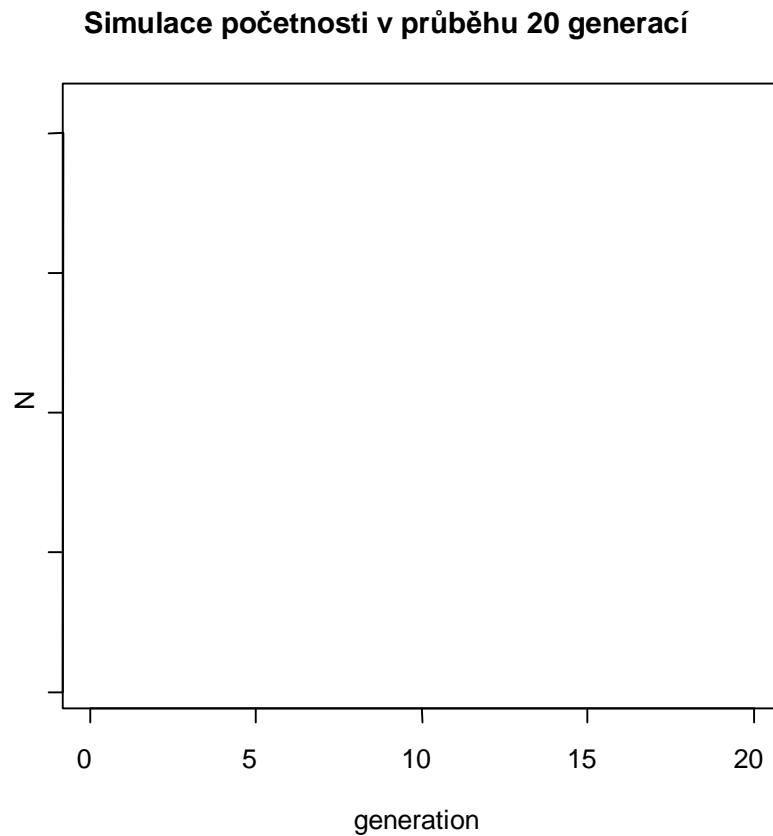
**3/** K simulaci populační dynamiky použijte model pro diskrétní logistický růst závislý na hustotě:

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

Míra populačního růstu  $\lambda$  se bude v každém kroku generovat náhodně z rovnoměrného rozdělení na intervalu  $(1, \lambda_{\max})$ . Využijte příkaz **runif**.



Překreslete graf do sešitu:



Jaký typ populační dynamiky simulace vykazuje?

.....

## ▲ Poznámka

K modelování hustotní závislosti 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 početnosti 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.

## ▲ Tahák

```
aphid<-c(95,134,180,531,277,296,528,329,397,572,625,318,567,681,386)
plot(aphid,type="b", xlab="yeras")
lambda2<-aphid[-1]/aphid[-15]
plot(aphid[-15],log(lambda2))
m<-lm(log(lambda2)~aphid[-15])
coef(m)
abline(m,col=2)
exp(0.903429139)
-0.903429139/-0.002033643
N<-1:21
N[1]<-386
for(t in 1:20) N[t+1]<-N[t]*runif(1,1,2.47)/(1+N[t]*(runif(1,1,2.47)
-1)/444)
plot(0:20,N,type="b", xlab="generation")
```