

Masarykova univerzita v Brně

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie a ekologie

Dynamický věkově-strukturovaný model pro populační fluktuace hrabošovitých hlodavců

Diplomová práce

2004

Autor: Klára Kubošová

Vedoucí DP: doc. MVDr. Emil Tkadlec, CSc.

Poděkování

Děkuji doc. MVDr. Emilu Tkadlecovi za všechny cenné připomínky, rady a odkazy na vhodnou literaturu, které mi pomohli při tvorbě této práce a RNDr. Zdeňkovi Pospíšilovi, Dr. za veškerou pomoc a velmi přínosné konzultace.

Abstrakt

Na základě sezónně-senescenční hypotézy byl vytvořen věkově strukturovaný model propopulační fluktuace hrabošovitých hlodavců. Sezónně-senescenční hypotéza je založena na mateřském efektu, jejímiž hlavními předpoklady jsou bimodalita ve věku při první reprodukci a sezónnost prostředí. Na základě modelu lze říci, že mateřský efekt má destabilizační vliv na populaci, a proto může přispívat k pravidelným populačním cyklům. Geografická proměnlivost v populační početnosti nebyla v modelu zjištěna, což může být zapříčiněno nezahrnutím dalších důležitých proměnných do modelu.

.

Abstract

The age-structured model for population fluctuations of microtine rodents was designed on the basis of seasonality-senescence hypothesis. The seasonality-senescence hypothesis is based on the principle of maternal effect with the following main presumptions: the bimodality in a female's age at the first reproduction and seasonality of the environment. The proposed model demonstrates that maternal effects could destabilize the population and contribute to regular population cycles. The geographical variability in population density was not proved in the model, which may be caused by omitting of some important variables.

Obsah

1. Úvod.....	6
2. Definice populačních cyklů hrabošovitých hlodavců	7
2.1. Matematický popis populační dynamiky hrabošovitých	7
3. Populační dynamika	9
3.1. Rozdělení populačních dynamik	9
3.1.1. Kvalitativní typy deterministické dynamiky	9
3.1.2. Jednoduché populační dynamiky s šumem	11
3.2.1. Geografická proměnlivost v cykličnosti	14
3.2.2. Srovnání jednotlivých oblastí.....	15
4. Hypotézy populačních cyklů a matematické modely.....	17
5. Model populační dynamiky jedné populace	26
5.1. Diskrétní model věkové struktury populace	26
5.1.2. Věkové třídy a projekční matice	26
5.1.1. Chování modelu	28
5.2. Obecný model populace hraboše polního a jeho specifikace	30
6. Výsledky	35
7. Diskuse.....	37
8. Literatura	38
9. Přílohy	41
9.1. Obrazová příloha.....	41

1. Úvod

Populace hrabošovitých hlodavců rodu *Microtus*, *Clethrionomys* a *Lemmus* jsou charakteristické víceletými fluktuacemi v početnosti. Objasnění tohoto jevu by mohlo výrazně přispět k pochopení obecných principů regulace populační početnosti. Byla vytvořena celá řada hypotéz, snažící se vysvětlit tento zajímavý jev. Vedle zkoumání populací v jejich přirozeném prostředí a laboratorních experimentů, je matematické modelování dalším důležitým nástrojem pro zkoumání vlivu jednotlivých faktorů na populační dynamiku. Matematické modelování může zkoumat teoretické předpoklady a predikce jednotlivých hypotéz a také poukázat na další možnosti směřování experimentů a pozorování.

Cílem této práce bylo vytvořit dynamický věkově-strukturovaný matematický model, jehož základem jsou Leslieho matice, prošetřit vlivy jednotlivých parametrů (jako věk při první reprodukci, sezónnost prostředí apod.), popřípadě porovnat populační dynamiku s pozorovanými hodnotami naměřenými v přírodních populacích či získaných experimentálně.

2. Definice populačních cyklů hrabošovitých hlodavců

Populační cykly u hrabošovitých hlodavců se dají definovat biologicky nebo matematicky. Biologická definice cyklů je založená na biologických charakteristikách, jako je hmotnost zvířat, přežívání, věk při první reprodukci a demografické změny, které se mění v závislosti na fázích cyklu charakterizovaných vzrůstem, vrcholem („píkem“) a poklesem (Krebs 1996). Matematická definice je založena na hledání pravidelných změn v populačních fluktuacích početnosti a snaží se popsat populační cykly pomocí určitého stupně pravidelnosti nebo periodicity (Turchin a Hanski 2001).

2.1. Matematický popis populační dynamiky hrabošovitých

Protože rovnice popisující dynamické populace jsou většinou nelineární, je možno k popisu jevů využít teorii chaosu. Podle jedné z definic chaosu můžeme systém nazvat chaotickým, jestliže nepatrná změna počátečních podmínek vede k velmi rozdílnému vývoji systému v čase. Jiná definice chaosu (podle Lorenze 1963) je deterministické neperiodické proudění („deterministic nonperiodic flow“, deterministický chaos) (Gleick 1987). Neperiodické v matematickém slova smyslu znamená, že trajektorie se nikdy neopakují, lze však najít nedokonalé statisticky významné periody. Mnoho příkladů chaotické dynamiky pocházejících z ekologických modelů vykazuje silnou statistickou periodicitu.

Ljapunovovy exponenty určitého systému poskytují možnost měření protichůdných účinků roztahování, smršťování a přehýbání, odehrávající se ve fázovém prostoru atraktoru. Pokud je tento parametr kladný (znamená rozpínání), pak systém je chaotický a jeho vývoj nelze v delším časovém měřítku předpovědět. Pokud je tento parametr záporný (znamená kontrakci), systém není chaotický a malé perturbace (poruchy) nijak významně neovlivní jeho vývoj v čase - jsou to stabilní body a stabilní limitní cykly (Pazourek 1992, Gleick 1987).

Globální a lokální Ljapunovův exponent

Rozlišujeme globální a lokální Ljapunovův exponent. Globální Ljapunovův exponent je jednoduché číslo, obsahující informaci pouze o dlouhodobé průměrné míře

konvergence/divergence a ne o krátkodobých fluktuacích citlivých k počátečním podmínkám)(Výpočet viz dodatek) .

$$L_{\infty} = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log \|J_{t-1} \cdot J_{t-2} \cdots J_0\|$$

Lepším měřením citlivosti na počátečních podmínkách je rozdělení lokálního Ljapunova exponentu.

$$L_t = \frac{1}{t} \log \|J_{t-1} \cdot J_{t-2} \cdots J_0\|$$

Jinými slovy L_{∞} je dlouhodobý průměr míry divergence trajektorie a L_t krátkodobá míra (např. perioda jednoho roku).

ACF-autokorelační funkce

K analýze časových řad se často využívá autokorelační funkce. ACF je odhadnuta spočítáním korelačního koeficientu mezi dvojicí logaritmicky transformovaných populačních hustot $N_{t-\delta}$ a N_t , oddělených zpožděním δ kde $\delta = 1, 2, \dots$. Vykreslíme-li tyto korelační koeficienty do grafu jako funkce zpoždění δ , dostaneme graf, který je označován jako korelogram. ACF lze tedy využít k určení průměrné periody a k zjištění zda je periodicitu statisticky významná či nikoli (Chatfield 1989).

Další užitečnou charakteristikou k měření je amplituda populačních fluktuací. Amplitudu lze měřit pomocí standardní odchylky logaritmicky transformované populační hustoty

$$S = \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (Y_i - \bar{Y})^2$$

kde $Y_i = \log_{10} N_i$, \bar{Y} je průměr Y_i a n je počet pozorování (Stenseth & Framstad 1980).

Jednoduchým přístupem k odhadu řádu dynamiky v časových řadách populační hustoty hrabošů je spočítání parametru β_2 v regresním modelu

$$r_t = \beta_0 + \beta_1 \ln N_{t-1} + \beta_2 \ln N_{t-2} + \varepsilon_t$$

a určení, zdali je statisticky významný od 0.

3. Populační dynamika

3.1. Rozdělení populačních dynamik

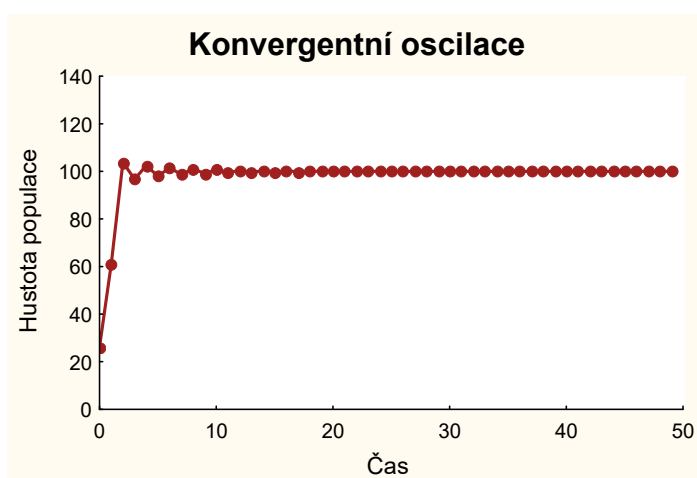
Ekologové zabývající se nelineární dynamikou se donedávna zaměřovali hlavně na chování deterministických modelů, kde jsou populační fluktuace zapříčiněny vnitřními faktory. Avšak na přírodní populace působí většinou také vnější vlivy, a proto by se do taxonomie modelů měly zařadit také deterministicko-stochastické modely, obsahující vnější vlivy (šum)(Turchin 2001).

Exogenní vlivy (vnější) jsou hustotně nezávislé faktory, které ovlivňují populační hustotu (není zde žádná zpětná vazba mezi faktory a populační hustotou). Jsou často modelovány jako stochastické procesy, ale nemusí být čistě náhodné. K nenáhodným exogenním faktorům patří trendy a periodické změny v životním prostředí (např. sezónnost).

Naproti tomu **endogenní vlivy** (vnitřní) jsou závislé na hustotě, tj. existuje zpětná vazba mezi faktory a populační hustotou (Krebs 2001, Turchin 1995).

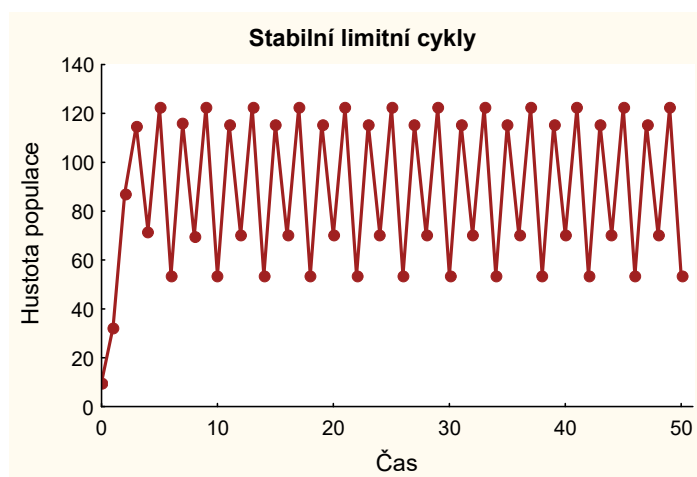
3.1.1. Kvalitativní typy deterministické dynamiky

Nejjednodušším případem čistě endogenní dynamiky je systém, konvergující k jednomu bodu (stav stability) ve fázovém prostoru (obr. 1). Konvergence k bodu stability může být buď monotónní (také známa jako exponenciální) nebo oscilační (tlumené oscilace). V diskrétních systémech nazýváno “undercompensation“ a “overcompensation“, přímá kompenzace nastává, vrátí-li se systém do stabilního stavu za jeden časový krok.



Obr. 1 Dynamika konvergující k jednomu bodu.

Poněkud složitějším dynamickým chováním jsou **limitní cykly** – stabilní oscilace s pevnou amplitudou a frekvencí nezávislé na počátečním stavu (trajektorie se vždy po určitém čase přesně opakuje = perioda)(obr. 2). V diskrétním modelu je limitní cyklus konečná množina bodů, navštěvovaných jeden po druhém trajektorií. U spojitých modelů je limitní cyklus ve fázovém prostoru uzavřená křivka, ke které jsou přitahovány všechny trajektorie.

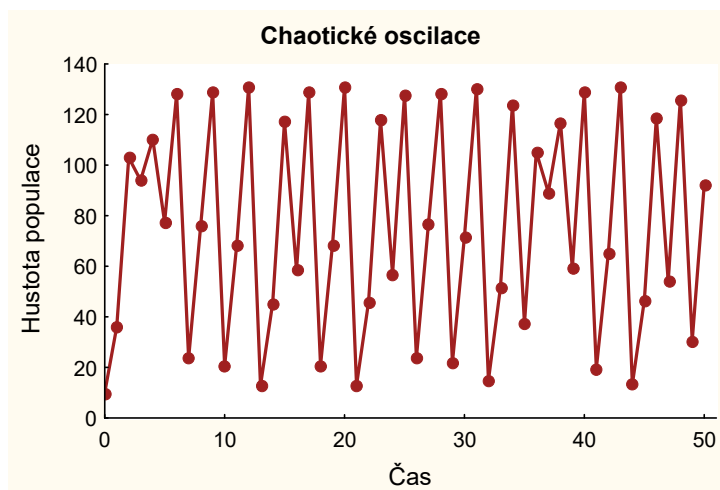


Obr. 2 Periodické oscilace.

Kvaziperiodicita je velmi podobné chování k limitním cyklům, s tím rozdílem, že trajektorie se nikdy přesně neopakuje. Kvaziperiodický atraktor, vyskytující se v diskrétních modelech musí být minimálně dvoudimenzionální a skládá se z konečné množiny bodů, ležících na uzavřené křivce. Ve spojitých modelech je kvaziperiodický atraktor ve stavovém prostoru uzavřená křivka ve tvaru pneumatiky - toroid.

Chaotický systém

Chaotický atraktor je obvykle fraktál. Chaotická trajektorie čistě deterministického systému se nikdy neopakuje (obr. 3). Dva body, které jsou těsně u sebe, mohou být za chvíli libovolně vzdáleny. Prostor je však ohraničený, proto se dvě trajektorie mohou od sebe vzdalovat jen lokálně. Nakonec se musí zase přiblížit. Oddalování a přibližování se neustále opakuje.



Obr. 3 Dynamický systém s chaotickými oscilacemi.

3.1.2. Jednoduché populační dynamiky s šumem

Nejednodušší stochastický model, který obsahuje pouze vnější vlivy, je **stochastický exponenciální růst/pokles**. Na míru procesu populačních změn nepůsobí žádné zpětné populační vazby, ale pouze vnější faktory.

Dalším jednoduchým modelem může být např. logistický model, kde je vnitřní faktor charakterizován monotónní konvergencí k rovnovážnému stavu. Přidáme-li vnější faktor, nedostaneme kvalitativní změnu v chování systému. V závislosti na relativním zastoupení každého faktoru se systém s šumem bude pohybovat blízko rovnovážného stavu (těsná regulace), nebo se od něj bude vzdalovat, ale vždy se vrátí zpět (slabá regulace).

Stochastická exponenciální dynamika a monotónní stabilita s šumem jsou definovány jako jednoduché populační dynamiky. Nemají statistické periody a nejsou ani chaotické. Tyto jednoduché dynamiky nultého řádu (exponenciální růst) a prvního řádu (monotónní stabilita) představují počáteční bod pro předpovědi v populační dynamice.

Stabilní periodické oscilace

Jestliže je vnitřní faktor smíšeného deterministicko-stochastického modelu charakterizován oscilačním ustalováním v rovnovážném stavu, bude vnější faktor bránit systému ustálit se v rovnovážném stavu. Trajektorie takového stabilního periodického systému budou vypadat jako šumové (**noisy**) **cykly**. Bez vnitřního faktoru by nebyly periody, bez šumu by se systém ustálil v rovnovážném stavu, ale dohromady vytvářejí trvalé oscilace.

Přidáme-li šum k limitním cyklům nebo kvaziperiodickému systému, bude statistický rozdíl v periodách, ale kvalitativně dostaneme stejnou dynamiku charakterizovanou *noisy-looking* fluktuacemi. Ljapunovův exponent je záporný a periody jsou statisticky významné.

Kvazichaotické oscilace

Jedná se o přechod mezi chaotickou a nechaotickou dynamikou. Důsledkem zahrnutí šumu (vnějších vlivů) do populačních dynamik zmizely ostré hranice mezi rozdílnými třídami dynamiky. Za kvazichaotické oscilace jsou považovány ty, kde je populační dynamika charakterizována globálním exponentem blízko 0. V rozmezí přibližně $-0,1 < L < 0,1$ (Turchin a Ellner 2000).

Chaotické oscilace

Mimoto, že je systém chaotický sám o sobě, je také možné transformovat deterministický atraktor v chaotický (šum indukující chaos) a naopak (Rand a Wilson 1991).

Šum indukující chaos

Ke vzniku tohoto chování může docházet, když je dynamický systém charakterizován chaotickými přechody, které v nepřítomnosti stochasticity mohou nakonec zaniknout (trajektorie dojde ke stabilnímu bodu nebo limitnímu cyklu). V přítomnosti stálé trošky šumu chaotické výkyvy nikdy nepřestanou, takže se systém chová jako chaotický. Vzniká tak paradox, kdy systém je stabilní bez šumu, a v jeho přítomnosti je chaotický. Šum je nezbytný pro spuštění systému ze stability k chaosu, ale systém je chaotický v obvyklém smyslu, pokud jsou všechny nepravidelnosti v trajektorii způsobeny vnitřními složkami systému.

3.2. Populační dynamika hrabošovitých hlodavců

Populace hrabošovitých hlodavců (jedná se o rody *Microtus*, *Clethrionomys* a *Lemmus*) se vyznačují cyklickými periodami většinou kolem 4 let.

Mimo této periodicity vykazují také výraznou sezónní proměnlivost v populační početnosti. Mají vysokou míru populačního růstu, krátký věk a většinou se dokáží rozmnožovat velmi brzy (př. *Microtus arvalis*, viz. Tab.1). Těmito vlastnostmi se řadí mezi r-strategie.

Tab.1 Bionomické údaje o hraboši polním

Rozmnožovací období	III. – X. (nejčastěji IV. – IX.) výjimečně v zimě
Délka březosti	19 – 21 dnů
Velikost vrhu	1 – 12 (nejčastěji 5 – 6 mlád'at)
Počet vrhů za rok u jedné samice	1 – 4
Začátek růstu srsti	5 dnů
Otevírání očí	10 dnů
Délka kojení mlád'at	14 dnů
Pohlavní dospívání ve věku	Min. 2 týdny, max. po přezimování ve věku 6 – 10 měsíců
Průměrná délka života	2,5 měsíce
Maximální délka života	14 měsíců

(Zapletala et al. 2001)

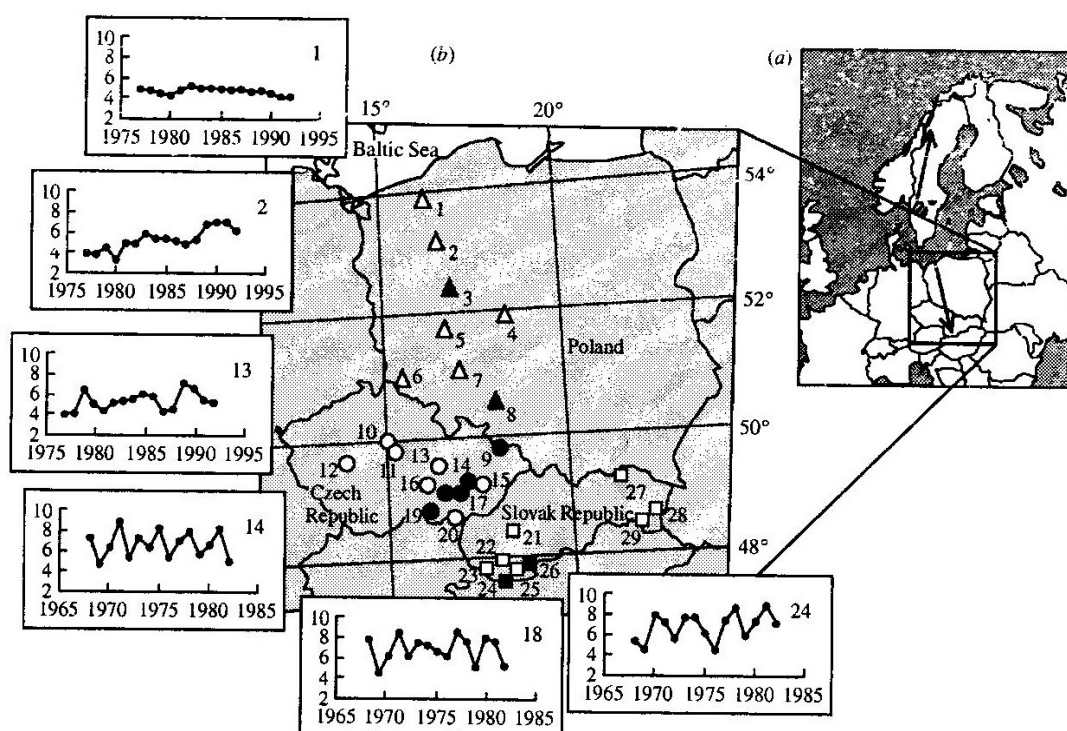
3.2.1. Geografická proměnlivost v cykličnosti

Zvláštním jevem dynamiky hrabošovitých hlodavců jsou víceleté periodické fluktuace.

Poprvé byl tento jev sledován ve Skandinávii a nazván jako severojižní gradient (Hettonen et al. 1985). Populace v severní Skandinávii mají tendenci být chaotické, vyznačují se mnohem vyšší amplitudou než jižní populace a také průměrná perioda oscilací se zmenšuje, pohybujeme-li se na jih. Cyklická amplituda a periodičita tedy stoupá se vzrůstající zeměpisnou šířkou.

Stejný geografický gradient byl nalezen také na japonském ostrově Hokkaido (Bjornstad et al. 1996).

Další geografický gradient byl pozorovaný ve střední Evropě, ovšem, na rozdíl od Skandinávie a Hokkaida, cyklicita v populacích ve střední Evropě vzrůstá s klesající zeměpisnou šířkou od Baltského moře na jih Slovenska (Tkadlec & Stenseth 2001) (obr. 4).



Obr. 4 Geografický gradient v populační dynamice hrabošů (*Microtus arvalis*) ve střední Evropě. (Tkadlec & Stenseth 2001)

3.2.2. Srovnání jednotlivých oblastí

K určení dynamiky v jednotlivých oblastech použijeme Ljapunovův exponent, ACF a regresní model.

Populace ve Skandinávii

Nejdéle sledovanou oblastí, co se týče početních fluktuací hrabošovitých (*Microtus* a *Clethrionomys*), je severní Evropa. Určení dynamiky v jednotlivých oblastech znesnadňuje fakt, že každý druh má vlastní vzor fluktuací, proto je okolo hlavního trendu dost variability. Podle odhadu Ljapunova exponentu a ACF –analýzy se dá říci, že hraboši v severní Evropě vykazují dynamiku 2. řádu. Také u lumíků byla v této oblasti zjištěná cyklická dynamika. Je však trošku odlišná od dynamiky ostatních hrabošovitých, vyznačuje se ostrými píky, vzácně více než s jednou pozorovanou periodou v píku (Turchin 2001).

Populace v Evropě

Analýza dat z Francie, Polska a Ruska ukázala, že populace hrabošovitých (hlavně *M. arvalis*) v těchto oblastech vykazují spíše dynamiku 1. řádu (Turchin 2001). Všechny odhady Ljapunovových exponentů byly záporné. Naproti tomu populace hryzce vodního (*Arvicola terrestris*) ve Švýcarsku (Saucy 1988), vykazují dynamiku 2. řádu, ovšem oproti polním hrabošům je průměrná perioda oscilací hryzce 6 let.

Pro populace hrabošovitých ve Střední Evropě byly provedeny analýzy pomocí autoregresivních modelů a ukazuje se, že i v této oblasti by se mohly vyskytovat populace s dynamikou 2. řádu (Tkadlec & Stenseth 2001). Také v severní Anglii se vyskytují cyklické populace; byly zde prováděny autokorelační analýzy na časových řadách populací hraboše mokřadního (*Microtus argensis*) a byla zjištěna hustotní závislost 2. řádu (Lambin et al 2000).

Severoamerické populace

Populace v Severní Americe (*Microtus* a *Clethrionomys*) jsou charakterizovány vysokou amplitudou; jsou převážně neperiodické a vykazují stabilní dynamiku 1. řádu (Turchin 2001).

Hokkaido

Populace hrabošovitých hlodavců (*Clethrionomys rufocanus*) na Hokkaidu se vyznačují geografickou variabilitou v početnosti; v severní a východní části Hokkaida se vyskytují periodické fluktuace, zatímco na západní a jižní části ostrova populace vykazují pouze sezónní dynamiku (Stenseth et. al 2002).

Shrnutí

Necyklické populace: *Microtus argensis* v jižní Anglii a jižním Švédsku, *Clethrionomys glareolus* v Polsku a většina severoamerických populací.

Cyklické populace: *Arvicola terrestris* ve Švýcarsku, *Clethrionomys rufocanus* na Hokkaidu, *Microtus argensis* v severní Anglii, *Microtus arvalis* a *Clethrionomys glareolus* v České republice, *Lemmus lemmus* v Norsku. *Microtus* a *Clethrionomys* v severní Evropě.

4. Hypotézy populačních cyklů a matematické modely

Populační cykly se vyskytují i u dalších vyšších obratlovců, a proto jsou zkoumány vědci z více oblastí, kteří se snaží tyto cykly popsat a vysvětlit. Následkem toho vznikla celá řada teorií tohoto pozoruhodného jevu.

Deset znaků, které by měla teorie cyklů hrabošovitých vysvětlit:

Druh nemusí projevovat cykly početnosti v celém svém areálu.

Ne všechny druhy hrabošovitých v oblasti musí nutně vykazovat cykly.

Cyklující druhy v oblasti nemusí nutně být navzájem ve stejné fázi.

Poměr maximální a minimální hustoty může být v řádu tisíců.

Perioda cyklu se jeví pravidelnější než jeho amplitudy.

Během období časného růstu populace se většina jedinců rychle rozmnožuje a rychle šíří, zatímco v období vysokých, ale klesajících hustot se většina jedinců málo rozmnožuje a málo se šíří.

Míra agresivity jedinců se během cyklu mění.

Specifická rychlost šíření závisí na velikosti populace i na rychlosti změn hustoty (tj. na pozici během cyklu).

Cyklus není symetrický. Projevují se v něm spíše tendence k rychlé explozi, na niž navazuje rychlý pokles; pak následuje několikaleté období o nízké hustotě.

Šíření (a především pak imigrace) jsou asi nutné pro normální průběh změn populace .

Hypotézy populačních cyklů můžeme rozdělit na tři skupiny:

1. skupina upřednostňuje vnější faktory, mezi něž patří např. klimatické změny, množství a složení potravy, predátoři, parazité a nemoci.
2. skupina se zabývá vnitřními faktory, jako je věková a genetická skladba populace, hustota populace, hormonální změny a změny v chování. Změny chování mohou být buď změnami genotypu (jeden genotyp jedinců je časem zaměněn jiným), nebo fenotypu (daný jedinec mění reakci na své prostředí).
3. skupina je založená na působení vnitřních i vnějších faktorů. (Begon et al. 1997)

Za nejdůležitější a nejvíce diskutované se však považují tři hypotézy - mateřský efekt, predace a potravní hypotéza (Batzli 1996)

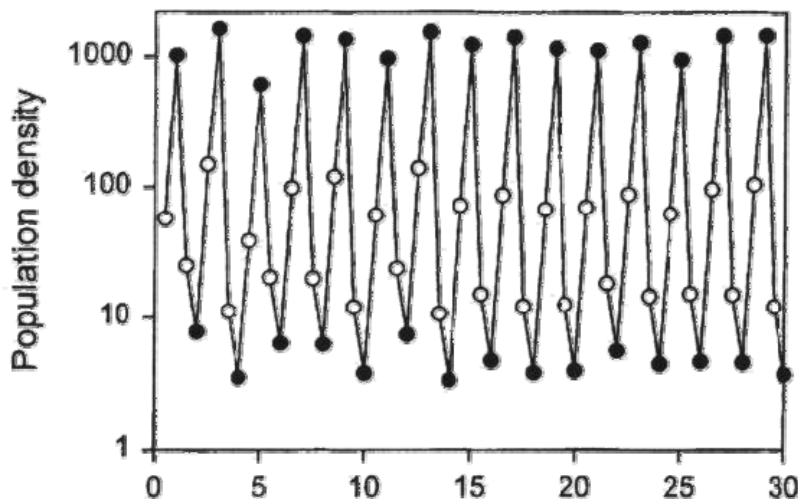
Potravní hypotéza (Interaction with food)

Potravní hypotéza je založená na klesající kvantitě a kvalitě potravní nabídky pro hraboše během cyklu. Touto teorií se zabývali hlavně finští badatelé, sledující, jak reagují hrabošovité na výživnou hodnotu potravy. Potravní nabídku lze modelovat “regrowth” modelem(1), který je založen na Rosenzweig-MacArthur modelu:

$$\begin{aligned}\frac{dV}{dt} &= u_0 \left(1 - \frac{V}{m}\right) - \frac{aVN}{b+V} \\ \frac{dN}{dt} &= \xi N \left(\frac{aV}{b+V} - \eta \right)\end{aligned}\quad (1)$$

kde V je objem biomasy, N je denzita spásáčů, u je lineární “regrowth” míra vegetace při $V = 0$.

Model je celkově stabilní pro všechny hodnoty parametru (je velmi stabilní, zvláště když dojde k rychlé obnově vegetace). Je tedy zřejmé, že nemůže generovat empiricky zjištěnou dynamiku 2. řádu (Turchin & Hanski 2001) (Obr. 5)



obr.5 Dynamika generovaná modelem pro potravní hypotézu (Turchin & Hanski 2001).

Experimentální důkazy potvrzují tento teoretický závěr (Klemola et. al 2001). Lze ovšem dosáhnout dynamiky 1. řádu, jestliže je zpětný nárůst vegetace vázaný sezónností. Takové dynamiky mohou být charakterizovány prudkým poklesem populace v zimním období v důsledku nedostatku potravy, po kterém následuje 1-2 roky exponencionálního růstu, dokud populační hustota nepřekročí jejich zimní potravní nabídku a znovu se nezhroutí

(3-letý cyklus). Proti této teorii svědčí také fakt, že podle experimentálních výsledků ani dodání potravy nezabránilo populačnímu krachu po píku. (Henttonen et al. 1987).

Potravní hypotéza může však hrát důležitou roli u lumíků, kteří žijí v troficky chudých oblastech, kde potravní zdroje mohou mít značný význam pro vznik populačních cyklů (Turchin 2001).

Predační hypotéza

Hypotéza je založená na rozdělení predátorů na specialisty a generalisty. Podle této hypotézy mají specializovaní predátoři (lasice) destabilizující vliv na populaci, zatímco nespecializovaní predátoři (hlavně lišky a dravci), stabilizující vliv na populační dynamiku. Touto hypotézou se zabývali hlavně finští badatelé na datech ze Skandinávie, kde v severských oblastech se vyskytují hlavně specializovaní predátoři, zatímco v jižních oblastech je převaha nespecializovaných predátorů.

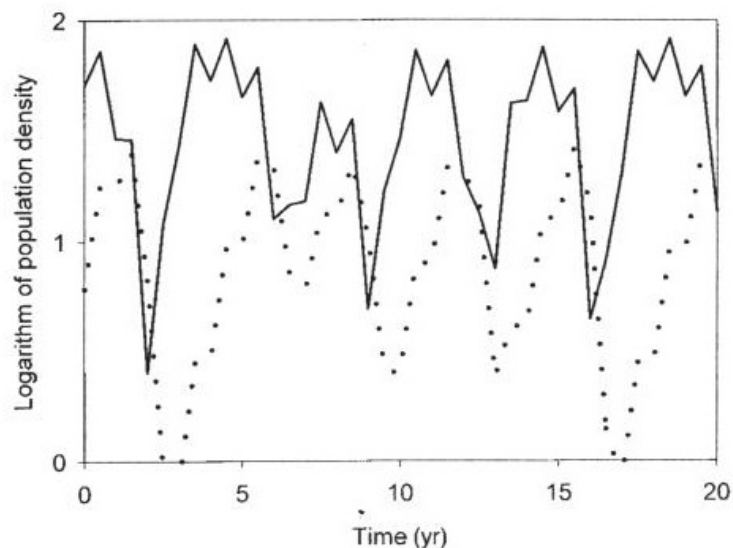
Predační hypotéza je velmi oblíbená, protože byl vytvořen matematický model, který generuje severojižní gradient a byl ověřen na datech ze Skandinávie (Hanski et al. 1991) (obr. 6).

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= r_0 N \left(1 - \frac{N}{k}\right) - \frac{cNP}{d + N} \\ \frac{dP}{dt} &= s_0 P \left(1 - q \frac{P}{N}\right)\end{aligned}$$

kde N je velikost populace kořisti, P je velikost populace predátora, r_0 a s_0 jejich vnitřní koeficient růstu, a k je kapacita prostředí, c determinuje maximální míru predace a d je míra vzrůstu predace se vzrůstající hustotou kořisti.

Bylo vytvořeno několik dalších modelů založených na původním Hanskiho modelu, které již obsahují také sezónnost (Hanski et al. 1993, Hanski et al. 2001).

Všechny tyto modely však mají stejné nevýhody.



Obr. 6 Dynamika generovaná predaním modelem pro určité druhy parametrů (tečkovaná čára je hustota predátora, nepřerušovaná hustota kořisti) (Hanski et al. 2001).

Zatím se nepotvrdilo, že by byl tento model vhodný i pro populace vyskytující se v jiných oblastech. Populace ve Skandinávii se totiž výrazně liší od populací ve střední Evropě, hlavně v hustotě jedinců dosahované v době přemnožení. V severských populacích se hustota pohybuje okolo 100-200 jedinců/ha (Hanski a Korpimäki 1995) zatímco u nás může populační hustota v době přemnožení dosáhnout až 2500 jedinců/ha (Bryja ?). Dosadíme-li do predančního modelu parametry odvozené ze středoevropských populací dojde k výrazné změně v charakteru generované dynamiky a 3-4 leté cykly vymizí, což naznačuje jen malou použitelnost daného modelu na situaci ve střední Evropě (Tkadlec et al. 1998).

Další námitkou proti predanční teorii je výskyt typicky cyklických populací na britských ostrovech, kde velkou část predátorů tvoří lišky, tj. nespecializovaní predátoři, tlak nespec. predátorů je příliš vysoký (300-400 hrabošů/ha za rok), model pro tyto parametry generuje stabilní dynamiku (Lambin et. al. 2000).

Senescenční a sezonně-senescenční hypotéza

Paří mezi vnitřní hypotézy hledající faktor s časově opožděnou závislostí na hustotě uvnitř populace. Důležitým předpokladem těchto hypotéz je mateřský efekt. Mateřským efektem se nazývá situace, kdy je individuální fenotyp jedince determinován nejen interakcí mezi jeho genotypem a podmínkami prostředí během života, ale také fenotypem nebo prostředím jeho matek.

U drobných hrabošovitých hlodavců jsou opakující se změny v řadě znaků životních historií asociovány s populačními cykly (jako je věk při první reprodukci a tělesná velikost), které nejsou založeny na genetickém základě, ale na mateřském efektu. Boonstra (1994), navrhl tzv. senescenční hypotézu, ve které předpokládá, že mateřský efekt může způsobovat cykly hlodavců, jestliže je zde výrazný posun ve věkové struktuře během cyklu, přičemž nejstarší samice, které mají nejmenší reprodukci (v důsledku fyziologických senescenčních změn) se nacházejí hlavně ve fázi poklesu (u dvou druhů *Microtus*).

Tuto teorii potvrdili empirickými daty Tkadlec & Zejda (1998) (u *Clethrionomys glareolus*). Vytvořili však novou hypotézu k vysvětlení tohoto jevu, založenou na mateřském efektu, podle které předpokládají, že hustotně závislé změny ve věkové struktuře jsou způsobeny bimodalitou ve věku při první reprodukci. Jejich model v sobě zahrnuje rovněž sezonalitu (tj. teplotní rozdíly mezi létem a zimou a délkou reprodukční periody v geografickém gradientu). Předpokládají, že sezónní prostředí je hlavním kandidátem k vysvětlení geografického gradientu v cyklicitě. Hlavní myšlenkou modelu je, že se vzrůstající hustotou populace hrabošů narůstá počet samic, které odkládají reprodukci do následujícího roku. To je důvod, proč je věk při první reprodukci bimodální- samice mohou vstoupit do první reprodukce jako velmi mladé v roce svého narození anebo v pokročilejším věku po přezimování.

Je tedy předpoklad, že hustotně závislá sociální zábrana, stres nebo chudé potravní podmínky během období s vysokou hustotou (pík) donutí mladé jedince k snížení (či zastavení) reprodukce. Důsledkem je, že jedinci narození v píku nedospějí okamžitě a v sezonním prostředí musí reprodukci odložit do příštího jara. Mimoto je předpoklad, že snížené přežití potomků během period populačního poklesu je výsledkem mateřského efektu zprostředkovaného:

- 1) matčíným stresem nebo nedostatkem potravní nabídky (mateřský stres),
- 2) matky jsou staré, když se množí (mateřský věk).

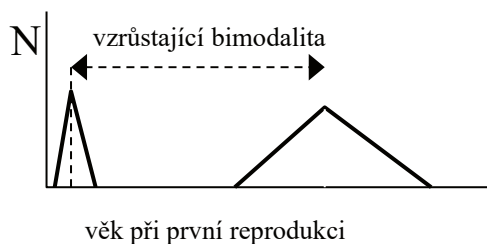
Sezonalita



kratší vegetační období



vzrůst variability ve věku při první reprodukci a v délce
plodného období



vzrůstající proměnlivost ve vnitřní míře populačního růstu a tudíž
v populační velikosti

(Tkadlec & Zejda 1998)

Do dalšího plodného období se tedy rodí potomci přezimovaným samicím narozeným na podzim předchozího roku spíše, než samicím narozeným na jaře, které mají největší reprodukci v roce jejich narození, ale málokdy se dožijí následujícího roku. Potomci jsou pak méně životaschopní a reprodukčně méně úspěšní, což je důvodem proč je ve fázi poklesu převaha starších samic. To byl důvod k předpokladu, že příčina poklesu je vnitřní. Jsou zde dva základní kritické předpoklady:

- 1) existuje bimodální distribuce ve věku při první reprodukci,
- 2) rozdílné životní podmínky získané brzo v životě mohou vyvolat různou vývojovou odpověď, vedoucí k rozdílu životních historií u hrabošů.

U cyklicky se přemnožujících hrabošů lze rozeznat dvě základní samičí životní historie (Schwarz *et al.* 1964, Boonstra 1989, Tkadlec & Zejda 1995, 1998):

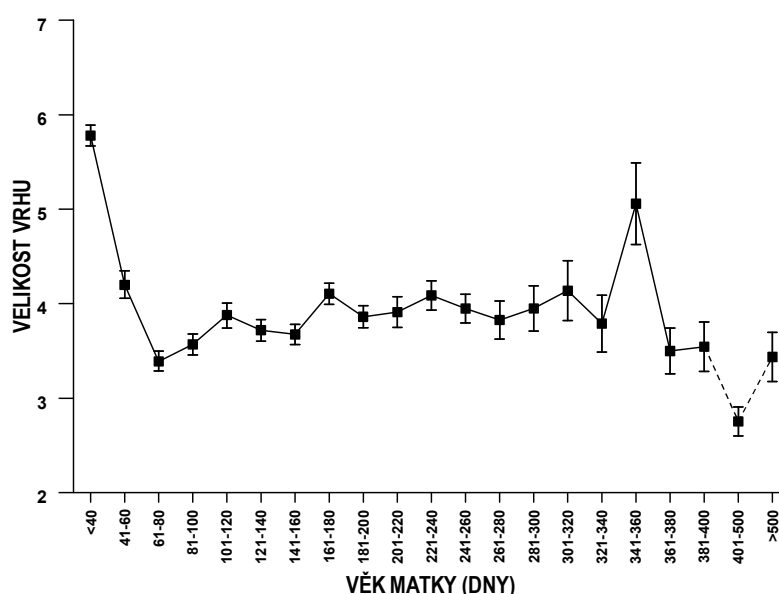
- (1) samice zrozené v první polovině rozmnožovacího období se vyznačují rychlým somatickým růstem a pohlavním vývojem a zpravidla vstupují do rozmnožování ještě v daném roce ve velmi mladém věku,

- (2) samice zrozené v druhé polovině rozmnožovacího období rostou naopak velmi pomalu (Zejsa 1971), do rozmnožování se zapojují až po přezimování v relativně pokročilém věku.

Populační míru růstu tedy determinují změny dvou parametrů - délka plodného období a věk při první reprodukci.

Hlavní použití sezónně-senescenční hypotézy k dalším savcím druhům klesá se snižující se mírou populačního růstu a vrůstající délkou života. U organismů s vysokou plodností je vnitřní míra populačního růstu r značně citlivá na změny ve věku při první reprodukci. Vyšší proměnlivost v r znamená vyšší proměnlivost ve velikosti populace, tedy nižší stabilitu populační početnosti.

Tato hypotéza byla testována pomocí empirických studií na norníku rudém (*Clethrionomys glareolus*), kde se snadněji odhaduje věk (na základě zubních stoliček), než u ostatních hrabošů. Na základě laboratorních experimentů bylo zjištěno, že ranně se množící samice měly větší vrhy než samice množící se později (obr. 7).



Obr. 7 Velikost prvního vrhu v závislosti na věku matky v laboratorním prostředí. (Tkadlec ?)

Nejsou však dosud známy žádné další experimentální studie, které by zkoumaly rozdíly v reprodukční produkci potomků narozených mladším a starším matkám (Rychnovský 1985).

Pro tuto hypotézu byly zatím vytvořeny dva matematické modely:

1. Inchausti-Ginzburg model (Inchausti & Ginzburg 1998) je modifikací Ginzburg a Taneyhil(1994) rovnic
2. model Jorde et al. (2002)

Inchausti	-Ginzburg	model:
$N_{A,t} = N_{S,t} \frac{R_S X_{S,t}}{1 + X_{S,t}}$		
$X_{A,t} = X_{S,t} \frac{M}{1 + N_{A,t}}$		
$N_{S,t+1} = N_{A,t} \frac{R_A X_{A,t}}{1 + X_{A,t}}$		
$X_{A,t+1} = X_{A,t} \frac{M}{1 + N_{S,t}}$		

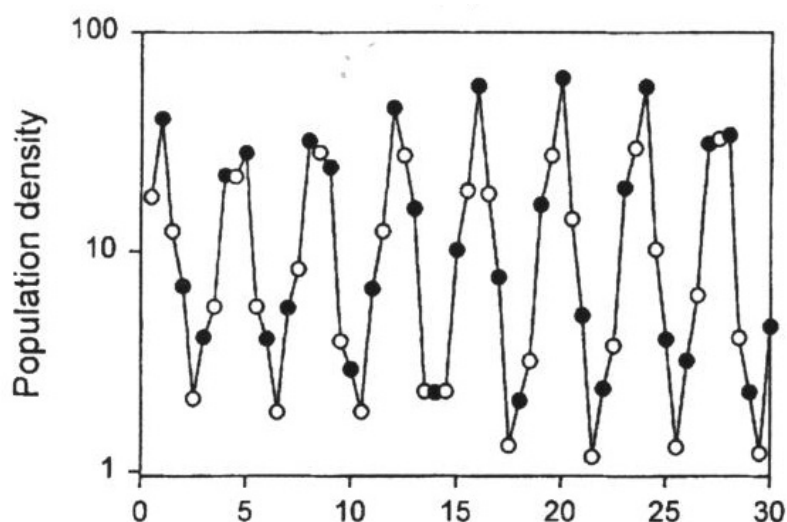
kde $N_{A,t}$ a $N_{S,t}$ je populační hustota hrabošů na podzim resp. na jaře roku t ,

$X_{A,t}$ a $X_{S,t}$ je průměrná kvalita matek na podzim a na jaře,

R_S , R_A – maximální reprodukční míra během jara a podzimu (reprodukčních sezon),

M – maximální míra vzrůstu průměrné mateřské kvality.

Tento model pokrývá generování dynamiky 2. řádu pro některé hodnoty parametrů (Obr. 8).



Obr. 8 Dynamika generovaná Inchausti-Ginzburg modelem (Hanski et al. 2001).

Má však dva závažné problémy:

- 1) populační dynamika je reprezentována dvěma diskrétními kroky za rok
- Výběr počtu kroků za rok široce determinuje délku predikovaných period.

Alternativou je vybrat časové kroky tak, aby korespondovaly s biologickými fakty a to odhadnutím T_c - generačního kohortového intervalu (cohort generation time). K odhadu T_c použijeme jednoduchý model pro populační růst hrabošů. Nižší a realističtější míra měsíčního přežití je 0,5 a vede k odhadu $T_c = 2$ měsíce. Pro $T_c = 6$ je přežití 0,95 (což není reálné), 6 generací za rok pak generuje cyklické periody 1-2 roky (Turchin 2001). 2) Nevysvětluje severojižní gradient v populacích, protože model generuje cykly pro všechny hodnoty parametru.

Navíc není zatím žádný způsob jak z reálných dat odhadnout hodnoty průměrné kvality matek

Jorde model (viz kapitola Obecný model populace hraboše polního a jeho specifikace)

Mým cílem bylo vytvořit matematický model na základě sezónně-senescenční hypotézy a zjistit, zda je tento model schopen generovat populační dynamiku blízcí se přírodním populacím; dále zjistit, zda zavedením sezónnosti do modelu lze generovat geografickou variabilitu v populační početnosti.

Rok je v tomto modelu rozdělen na rozmnožovací a zimní období. Věk při první reprodukci závisí jednak na období, kdy se samice narodila(jaro, podzim), a také na populační hustotě v době, kdy se narodila. Jedinci narození na podzim nebo ve vysoké populační hustotě odkládají reprodukci do dalšího plodného období. Přežívání potomků závisí na věku jejich matek při první reprodukci a počet potomků na velikosti populace. Tím se dosáhne časového zpoždění v závislosti kvality jedince (přežívání a reprodukce) na hustotě populace, protože kvalita jedince není závislá na populační hustotě v době jeho narození, ale na hustotě v době narození jeho matky.

Základem takového modelu je Leslieho věkově strukturovaný model. Model je založen na Leslieho maticích s diskrétními intervaly jeden měsíc. Tento interval byl vybrán, protože doba od narození k pohlavnímu dospívání je přibližně jeden měsíc.

5. Model populační dynamiky jedné populace

Populace je definovaná jako skupina jedinců stejného druhu žijící spolu na území dostatečné velikosti, které uspokojuje požadavky na reprodukci, přežívání a migraci (Huffaker et al. 1984). Při interakcích mezi jedinci této populace či při interakcích s prostředím dochází ke změnám v počtu jedinců populace. Během určitého časového intervalu může dojít k reprodukci, k smrti jednoho či více jedinců nebo k migraci určitého počtu jedinců vně nebo dovnitř oblasti ohraničující zkoumanou populaci.

Pod pojmem oblast přitom chápeme např. určitou lokalitu, geografickou oblast, ale skleník, izolátor v laboratoři apod. Souhrn těchto procesů dává vznik změně ve velikosti populace, jež může být vyjádřena symbolicky:

Změna populace = počet narozených + imigrace – počet uhynulých – emigrace.

Populační dynamiku určuje změna hustoty populace v čase (Dykyjová et al. 1989). Hustota populace je obvykle definována jako počet jedinců na jednotku plochy (Begon et al. 1997). Model populační dynamiky se snaží matematicky popsat zákonitosti, které řídí průběh určité populace, pomocí parametrů (např. natalita, mortalita, koeficient přežití, apod.). V této práci se budu zabývat diskretním modelem věkově strukturované populace.

5.1. Diskretní model věkové struktury populace

5.1.2. Věkové třídy a projekční matice

Spojitou věkovou proměnou x můžeme rozdělit do několika diskretních věkových tříd $i = 1, 2, \dots$, přičemž všechny věkové třídy jsou stejné délky. Definujeme projekční interval nebo časový krok stejné délky jako věkovou třídu. Populaci tedy můžeme podle věku rozdělit na různé věkové třídy neboli kohorty (skupina jedinců narozených ve stejném krátkém časovém rozmezí, Begon et al. 1997). V diskretních modelech pracujeme s diskretním časem a věkem. Tento model se skládá z konečného počtu n věkových skupin. Bude mít tvar soustavy n algebraických rovnic. V případě, že porodnost bude záviset jen na věku jedince (tj. je konstantní v dané věkové skupině), a to samé platí i pro úmrtnost, pak lze model věkové struktury populace odvodit následujícím postupem:

Nejdříve si vyjádříme počet jedinců v jednotlivých věkových třídách vektorem $\mathbf{N}(t) = (N_1(t), N_2(t), \dots, N_n(t))^T$, v němž $N_i(t)$, $i = 1, 2, \dots, n$ bude označovat počet jedinců i -té věkové třídy v čase t . Přitom skupiny jsou uspořádány podle vzrůstajícího věku jedinců. Budeme předpokládat, že za jednotku času jedinec i -té věkové skupiny dá vznik v průměru b_i novým jedincům a dále, že tento jedinec během jednotkového intervalu s pravděpodobností s_i přejde do $i + 1$ skupiny. Pravděpodobnost smrti jedince i -té věkové skupiny během jednotkového intervalu je tedy rovna $1 - s_i$. V uvedeném modelu implicitně předpokládáme, že:

1. časová jednotka je tak malá, že nemůže během ní dojít k přechodu jedince z i -té skupiny do $i + 2$ skupiny,
2. pravděpodobnost úmrtí jedince žádné věkové skupiny nezávisí na počtu jedinců této ani jiné věkové skupiny, tj. ani na celkovém počtu jedinců.

Za těchto předpokladů je počet jedinců 1. věkové skupiny v čase $t + 1$ určen vztahem:

$$N_1(t+1) = \sum_{i=1}^n b_i N_i(t)$$

Počet jedinců i -té věkové skupiny, $i = 2, 3, \dots, n$ vztahem:

$$N_i(t+1) = s_{i-1} N_{i-1}(t)$$

Uspořádáme parametry b_i, s_i , do následující matice:

$$L = \begin{pmatrix} b_1 & b_2 & b_3 & \cdots & b_{n-1} & b_n \\ s_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ & & \ddots & \ddots & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s_{n-1} & 0 \end{pmatrix}$$

Matice L je populační projekční matice. Tato speciální věkově-strukturovaná matice je nazývána Leslieho matice. Je nezáporná s kladnými prvky v prvním řádku (plodnosti nebo lépe reprodukční příspěvky dané třídy do nejmladší věkové třídy) a na subdiagonále (pravděpodobnost přežití) (Caswell 1989, Dykyjová et al. 1989).

Můžeme psát zkráceně:

$$\mathbf{N}(t+1) = \mathbf{L}\mathbf{N}(t).$$

5.1.1. Chování modelu

Chování Leslieho modelu lze popsat pomocí vlastních čísel Leslieho matice L . Vlastní čísla matice L nalezneme, položíme-li charakteristický polynom $p(\lambda) = \det(L - \lambda I)$ roven nule. Mějme matici $L_{n \times n}$ s n určitými vlastními čísly $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$, v tom případě existuje n lineárně nezávislých vlastních vektorů $\mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2, \dots, \mathbf{v}_n$, takových, že

$$L\mathbf{v}_i = \lambda_i \mathbf{v}_i,$$

pro $i = 1, 2, \dots, n$. Jestliže

$$V = (\mathbf{v}_1 \ \mathbf{v}_2 \ \dots \ \mathbf{v}_n),$$

potom

$$LV = (\mathbf{v}_1 \ \mathbf{v}_2 \ \dots \ \mathbf{v}_n) \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & \lambda_n \end{pmatrix} = VA.$$

Protože řádky V jsou nezávislé, V je invertibilní a dostáváme matici A :

$$A = VAV^{-1},$$

kde V obsahuje vlastní vektory matice L jako její sloupce a

$$A = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & \lambda_n \end{pmatrix}.$$

$$L^k = (V\Lambda V^{-1})^k = (V\Lambda V^{-1})(V\Lambda V^{-1}) \dots (V\Lambda V^{-1}) = V\Lambda^k V^{-1}, \text{ pro } k = 1, 2, \dots$$

Pro kterýkoliv počáteční vektor věkového rozložení $\mathbf{n}^{(0)}$ můžeme najít vektor věkového rozložení $\mathbf{n}^{(k)}$ po k letech nalezením $L^k \mathbf{n}^{(0)}$:

$$\mathbf{n}^{(k)} = L^k \mathbf{n}^{(0)} = V \begin{pmatrix} \lambda_1^k & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2^k & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \lambda_n^k \end{pmatrix} V^{-1} \mathbf{n}^{(0)}.$$

Definujeme vektor $V^{-1}\mathbf{n}^{(0)}$ jako

$$V^{-1}\mathbf{n}^{(0)} = \begin{pmatrix} c_1 \\ c_2 \\ \vdots \\ c_n \end{pmatrix}$$

a dostáváme

$$\mathbf{n}^{(k)} = \begin{bmatrix} v_1 & v_2 & \cdots & v_n \end{bmatrix} \begin{pmatrix} \lambda_1^k & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & \lambda_2^k & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \lambda_n^k \end{pmatrix} \begin{pmatrix} c_1 \\ c_2 \\ \vdots \\ c_n \end{pmatrix},$$

který můžeme napsat ve tvaru:

$$\mathbf{n}^{(k)} = c_1 \lambda_1^k \mathbf{v}_1 + c_2 \lambda_2^k \mathbf{v}_2 + \cdots + c_n \lambda_n^k \mathbf{v}_n.$$

Nyní předpokládejme, že λ_1 představuje největší (v absolutní hodnotě) vlastní číslo matice L (nazývá se dominantní vlastní číslo matice L). Podělme každou stranu rovnice λ_1^k

$$\frac{1}{\lambda_1^k} \mathbf{n}^{(k)} = \frac{\lambda_1^k}{\lambda_1^k} c_1 \mathbf{v}_1 + \frac{\lambda_2^k}{\lambda_1^k} c_2 \mathbf{v}_2 + \cdots + \frac{\lambda_n^k}{\lambda_1^k} c_n \mathbf{v}_n.$$

Jestliže $|\lambda_1| > |\lambda_i|$ pro $i = 1, 2, \dots, n$, pak $|\lambda_i| / |\lambda_1| < 1$ pro $i = 1, 2, \dots, n$, a proto

$$\left(\frac{\lambda_i}{\lambda_1} \right)^k \rightarrow 0 \quad \text{pro} \quad k \rightarrow \infty,$$

pro $i = 2, 3, \dots, n$. Pak platí následující limitní vztah:

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \left\{ \frac{1}{\lambda_1^k} \mathbf{n}^{(k)} \right\} = c_1 \mathbf{v}_1.$$

Pro $k \rightarrow \infty$, můžeme aproximovat $\mathbf{n}^{(k)}$:

$$\mathbf{n}^{(k)} \approx c_1 \lambda_1^k \mathbf{v}_1.$$

To znamená, že pro velké hodnoty času je vektor věkového rozložení skalár násobený charakteristickým vektorem a jeho největší příslušnou vlastní hodnotou. \mathbf{v}_1 tedy reprezentuje stabilní populační strukturu a λ_1 představuje dlouhodobou geometrickou

rychlost růstu. Je-li $\lambda_1 > 1$, pak populace bude vzrůstat, při $\lambda_1 < 1$ dojde k poklesu populace. Populace bude konstantní, jestliže $\lambda_1 = 1$ (Caswell 1989, Kot 2001, Křivý 1991).

5.2. Obecný model populace hraboše polního a jeho specifikace

Vývoj populace hrabošů budeme popisovat velikostí této populace v měsíčních intervalech. Vzhledem k tomu, že na reprodukci mají samice mnohem větší vliv než samci (demografická dominance samic), bude hlavním ukazatelem počet samic v každém měsíci. Označme tedy $N(t)$ počet samic v t -tém měsíci. Předpokládejme, že maximální délka života samice je M měsíců. V t -tém měsíci označme dále:

- $n_0(t)$...počet novorozených samic,
- $n_1(t)$...počet samic starých jeden měsíc,
- $n_2(t)$...počet samic starých 2 měsíce,
- .
- .
- .
- $n_M(t)$...počet samic starých M měsíců.

Každé z čísel $n_0(t), n_1(t), \dots, n_M(t)$ je nezáporné a samozřejmě platí:

$$N(t) = \sum_{i=0}^M n_i(t).$$

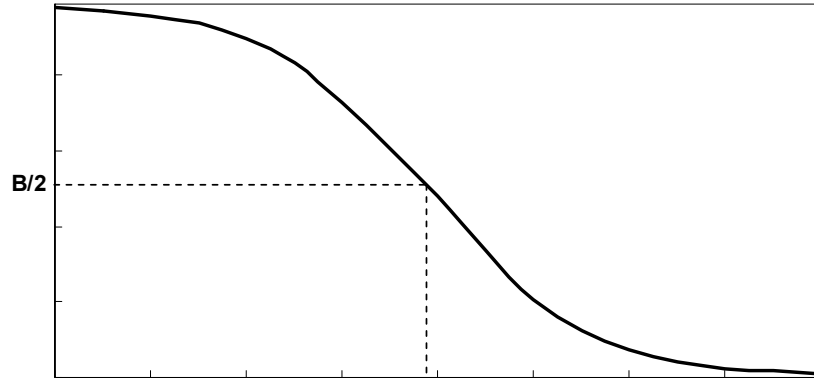
Budeme předpokládat, že samice stará i měsíců má v t -tém měsíci $b_i(t)$ dcer.

Počet dcer v každém měsíci závisí na hustotě, ve které se narodily:

$$b_i(t) = B \frac{e^{\beta_0 + \beta_1 N(t)}}{1 + e^{\beta_0 + \beta_1 N(t)}},$$

kde B je maximální počet dcer jedné samice, $\beta_0 = \log(p/(1-p))$ a $\beta_1 = -(1/\theta)\log((2-p)/(1-p))$, p je součástí B , které může být dosaženo za optimálních podmínek prostředí a θ je populační hustota, ve které hodnota $b_i(t)$ dosahuje poloviční hodnoty maxima.

Předpokládáme-li, že p je blízko jedné ($p = 0,99$), pak má funkční vztah mezi $N(t)$ a $b_i(t)$ sigmoidní tvar (obr. 9).

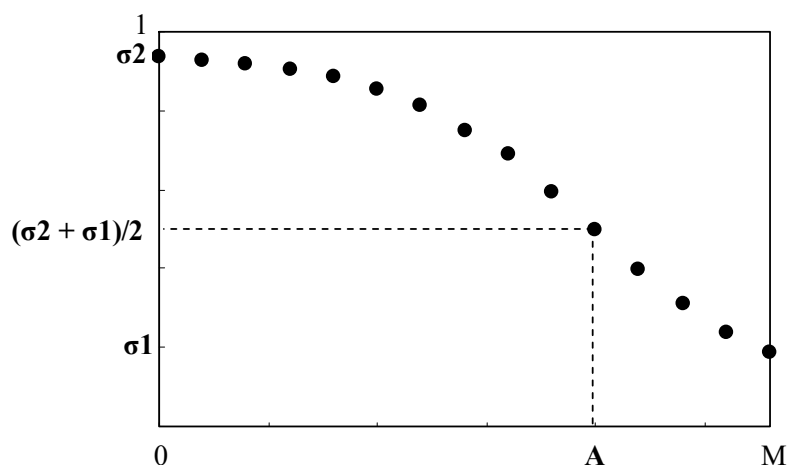


Obr. 9 Funkční vztah mezi $N(t)$ (osa x) a $b(t)$ (osa y).

Dále vztahem

$$s_0(t+1) = \sum_{i=1}^M \left[w_i(t) \left(\sigma_1 + (\sigma_2 - \sigma_1) \frac{e^{\gamma_0 + \gamma_1 a_i(t)}}{1 + e^{\gamma_0 + \gamma_1 a_i(t)}} \right) \right],$$

zavedeme koeficient přežití novorozených samic, kde σ_1 a σ_2 je minimální resp. maximální míra přežití z měsíce t do měsíce $t+1$. Proměnná $w_i(t) = b_i(t)n_i(t)/n_0(t+1)$ reprezentuje příspěvek samic jednotlivých kohort k celkovému počtu novorozenců, $\gamma_0 = \log(p/(1-p))$ a $\gamma_1 = -(1/A)\log((2-p)/(1-p))$, kde A je věk matky při první reprodukci, ve kterém mají její potomci přežití snižené na polovinu ($(\sigma_2 + \sigma_1)/2$) (obr. 10).



Obr. 10 Vztah mezi přežíváním potomků a věku jejich matek při první reprodukci.

Předpokládáme, že $s_i(t) = s_0(t)$, tedy koeficient přežití samic starých i měsíců z t -tého měsíce do $(t+1)$ -ního, zůstává konstantní po celý život samice. Čísla $b_i(t)$ a $s_i(t)$ zřejmě splňují nerovnosti

$$b_M(t) \geq 0, b_i(t) \geq 0, 0 \leq s_i(t) \leq 1, \quad i = 0, 1, \dots, M-1, t = 1, 2, \dots$$

Počet všech novorozených samic v t -tém měsíci bude

$$\sum_{i=0}^M b_i(t) n_i(t)$$

Za uvedených předpokladů můžeme vývoj populace hrabošů modelovat systémem diferenčních rovnic:

$$\begin{aligned} n_0(t+1) &= \sum_{i=0}^M b_i(t) n_i(t), \\ n_1(t+1) &= s_0(t) n_0(t), \\ &\vdots \\ n_M(t+1) &= s_{M-1}(t) n_{M-1}(t). \end{aligned} \tag{1}$$

Zavedeme-li označení

$$n(t) = \begin{pmatrix} n_0(t) \\ n_1(t) \\ n_2(t) \\ \vdots \\ n_M(t) \end{pmatrix}, \quad L(t) = \begin{pmatrix} b_0(t) & b_1(t) & b_2(t) & \cdots & b_{M-1}(t) & b_M(t) \\ s_0(t) & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & s_1(t) & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s_{M-1}(t) & 0 \end{pmatrix}.$$

lze model (1) zapsat v maticovém tvaru

$$\mathbf{n}(t+1) = L(t)\mathbf{n}(t).$$

Jedná se o neautonomní Leslieho model diskrétního růstu věkově strukturované populace.

Specifikace modelu

V modelu jsou učiněny další předpoklady:

samice se dožívají maximálního věku 14 měsíců, tj. $M = 14$.

samice starší 10 měsíců již nemají potomky, tj. $\lambda_2 = 10$.

Model (1) lze tedy přepsat do tvaru:

$$n_0(t+1) = \sum_{i=0}^{M-4} b_i(t)n_i(t),$$

$$n_k(t+1) = s_{k-1}(t)n_{k-1}(t), \quad k = 1, 2, \dots, M.$$

Zavedení sezónnosti

Rok je rozdělen na dvě období – rozmnožovací a zimní. Označme délku zimního období (v měsících) symbolem z a předpokládejme, že $t = 1$ je prvním měsícem rozmnožovacího období. Pro rozlišení, zda je měsíc t měsícem rozmnožovacího období nebo nikoliv, zavedeme funkci $\mu: \{1, 2, \dots\} \rightarrow \{0, 1\}$ tak, že $\mu(t) = 1$, pokud měsíc t je z rozmnožovacího období a $\mu(t) = 0$ v opačném případě. Rozmnožovací období dále rozdělíme na jarní (J) a podzimní (P). Tedy

$$\mu(t) = \begin{cases} 1, & \text{J: } 1 \leq t \bmod 12 \leq (12-z)/2, \\ & \text{P: } (12-z)/2 < t \bmod 12 \leq 12-z, \\ 0, & \text{jinak.} \end{cases}$$

Samice narozené na podzim, odkládají reprodukci na další rozmnožovací období. V zimním období samice nemají potomky, tj. $b_i(t) = 0$ (tj. pokud měsíc t je měsícem zimního období).

Samice jsou schopny mít potomky hned v prvním měsíci života. Pokud je ale v populaci velká intraspecifická kompetice, odkládají reprodukci až na další rozmnožovací období. Jinak řečeno, je-li celková velikost populace větší než jistá prahová hodnota c , pak samice mají potomky na jaře následujícího roku (pokud ovšem nepřekročí stáří deseti měsíců). Věk při první reprodukci $a(t)$ závisí tedy nejen na období, ve kterém se samice narodila, ale také na populační hustotě v době narození.

$$a(t) = \begin{cases} \lambda_1, & ((t \bmod 12) + \lambda_1) \in \text{J} \wedge N(t) < c, \\ 12 - (t \bmod 12), & (((t \bmod 12) + \lambda_1) \in \text{J} \wedge N(t) \geq c) \vee ((t \bmod 12) + \lambda_1) \in \text{P}, \end{cases}$$

kde λ_1 je normální věk při první reprodukci (v měsících).

6. Postup modelování a výsledky

Model byl naprogramován v programu Delphi (Cantú 1996). K výpočtu modelu byly použity konkrétní hodnoty parametrů (tab. 2).

Tab. 2 Demografické parametry použité v modelu.

Parametr	Hodnota	Popis
B	2,5	Maximální počet dcer jedné samice za měsíc
θ	1000	Hustota, při které je $B = \frac{1}{2}$
λ_1	1	Obvyklý věk při první reprodukci
λ_2	10	Maximální věk při první reprodukci
c	500	Kritická hustota při které jedinci odkládají reprodukci do dalšího roku
σ_1	0,25	Minimální přežití
σ_2	0,95	Maximální přežití
A	10	Matčín věk při první reprodukci, ve kterém je přežití jejich potomků $(\sigma_1 + \sigma_2)/2$
k	14	Maximální věk v měsících

Pomocí modelu byl zkoumán vliv jednotlivých parametrů na populační dynamiku. Byly vygenerovány časové řady hustoty populací po jednotlivých měsících, a po letech spočítáním průměru z 9. a 10. měsíce (běžná praxe u přírodních populací). Byla tak možnost přesně sledovat sezónní i meziroční změny v početnosti populací generované modelem. Vždy byl odstraněn jeden z parametrů a zjišťován jeho vliv na změnu v početnosti populace. Hlavními sledovanými parametry byly:

- (a) přímá závislost reprodukce na hustotě (parametr θ),
- (b) zpoždění v reprodukci závislé na hustotě (parametr c),
- (c) mateřský efekt (parametr λ),
- (d) sezónnost prostředí.

Prvním sledovaným parametrem byla přímá závislost na hustotě v reprodukci. Na základě časových řad generovaných modelem lze říci, že přímá závislost na hustotě v reprodukci nemá vliv na charakter populační dynamiky, protože při odstranění vlivu tohoto parametru ($\theta = 10^8$) (obr. 13 a 14) se kvantitativně změnila pouze populační velikost (výška amplitudy) nikoliv však generovaná dynamika.

Dalšími sledovanými faktory byly na hustotě závislé zpoždění v reprodukci a mateřský efekt. Není-li přítomen mateřský efekt ($\lambda_2 = 1$, všechny samice mohou mít

potomky ve věku jednoho měsíce), ani zpoždění v reprodukci závislé na hustotě ($c = 5 \cdot 10^8$, nezávisí na velikosti populace v době narození mláďat)(obr. 11 d, 12 b, 13 d a 14 d), pak dostáváme konvergentní oscilace nebo periodické oscilace (jednoleté). Odstraněním jednoho z těchto faktorů má za následek stejný výsledek (obr. 11 b, 11 c, 12 a, 12 d, 13 b, 13 c, 14 b, 14 c). Pouze v přítomnosti mateřského efektu a hustotního zpoždění (hodnoty viz Tab. 2) je možné generovat dynamiku zjištěnou u některých přírodních populací (obr. 11 a, 12 c, 13 a, 14 a). Modely se chovají podobně se sezónností (obr. 11, 13) (zimní období = 6 měsíců) i bez ní (zimní období = 0 měsíců) (obr. 12, 14). Pro populační hustotu se sezónností a vlivu všech parametrů dostáváme cykly s periodou 5 let (obr. 11 a), bez sezónnosti s periodou 1-2 (obr. 12 c).

Konkrétní vliv sezónnosti byl zkoumán na základě různých délek zimního období (od 5 do 10 měsíců), avšak geografická variabilita v populační početnosti v modelu zjištěna nebyla.

7. Diskuse

8. Literatura

- Batzli, G.O. 1996 Population cycles revisited. *Trends Ecol. Evol.*, 11, 488-498.
- Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. 1997 Ekologie: jedinci, populace a společenstva. Univerzita Palackého, Olomouc.
- Bjørnstad, O.N., Champely, S., Stenseth, N.C., & Saitoh, T., 1996 Cyclicity and stability of grey-sided voles, *Clethrionomys rufocanus*, of Hokkaido: spectral and principal components analyses. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 351, 867-875.
- Boonstra, R., 1989 Life history variation in maturation in fluctuating meadow vole populations (*Microtus pennsylvanicus*). *Oikos* 54: 265-274.
- Boonstra, R., 1994 Population cycles in microtines: the senescence hypothesis. *Evol. Ecol.* 8, 196-219.
- Cantú, M. 1996 Mistrovství v DELPHI 2 – pro Windows 95/NT. Computer Press, Zlín.
- Caswell, H. 1989: Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation. Sinauer Ass., Sunderland, MA.
- Chatfield, C. 1989 The analysis of time series. An Introduction. 4th end. Chapman & Hall, London, UK.
- Dykyjová, D. a kol. 1989: Metody studia ekosystémů. ACADEMIA, Praha.
- Ginzburg, L.R. & Taneyhill, D.E., 1994 Population cycles of forest Lepidoptera: a maternal effect hypothesis. *J. Anim. Ecol.*, 63, 79-92.
- Gleick, J. 1987 Chaos: Vznik nové vědy. Ando Publishing, Brno.
- Greenman, J. V. & Benton, T. G., 2003 The Amplification of Environmental Noise in Population Models: Causes and Consequences. *The American Naturalist* 161
- Hanski, I., Hansson, L. & Henttonen, H., 1991 Specialist predators, generalist predators and microtine rodent cycle. *Journal of Animal Ecology*. 60, 353-367.
- Hanski, I., Henttonen, H., Korpimäki, E., Oksanen, L. & Turchin, P., 2001 Small-rodent dynamics and predation. *Ecology*. 82, 1505-1520.
- Hanski, I. & Korpimäki, E., 1995 Microtine rodent dynamics in northern Europe: parameterized models for the predator-prey interaction. *Ecology* 76, 840-850

- Henttonen, H., McGuire, A.D., & Hansson, L., 1985 Comparison of amplitudes and frequencies (spectral analyses) of density variations in long-term data sets of *Clethrionomys* species. *Ann. Zool. Fenn.* 22, 221-227.
- Henttonen, H., Oksanen, T., Jortikka, A. & Haukislami, V. 1987 How much do weasels shape microtine cycles in the northern Fennoscandian taiga? *Oikos*, 50, 353-365.
- Inchausti, P. & Ginzburg, L., 1998 Small mammals cycles in northern Europe: pattern and evidence for a maternal effect hypothesis. *Journal of Animal Ecology*. 67, 180-194.
- Krebs, C. J. 2001 Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. The University of Brithis Columbia, Canada.
- Krebs, C.J. 1996 Population cycles revisited. *J. Mammal*, 77, 8-24.
- Křivý, I. 1991: Modely v populační biologii a ekologii. ALEKO, Ostrava.
- Kot, M. 2001: Elements of mathematical ecology. The Cambridge University, United Kingdom.
- Lambin, X., Petty, S.J. & Mackinnon, J.L. 2000 Cyclic dynamics in field vole populations and generalist predation. *Journal of Animal Ecology*. 69, 106-118.
- Reichholf, J. 1996 Savci. Ikar, Praha.
- Pazourek, J. 1992 Simulace biologických systémů. Grada, Praha.
- Rychnovský, B., 1985 The reproduction of *Microtus arvalis* under various temperature and lighting conditions. *Acta Sc. Nat. Brno* 19(7), 1-37.
- Schwarz, S.S., Pokrowski, A.V., Istchenko, V.G., Olenjev, V.G., Ovtschinnikova, N.A., & Pjastolova, O.A., 1964 Biological peculiarities of seasonal generations in rodents, with special reference to the problem of senescence in mammals. *Acta Theriol.* 8: 11-43.
- Stenseth, N.C. & Framstad, E. 1980 Reproductive effort and optimal reproductive rates in small rodents. *Oikos*, 34, 23-34.
- Stenseth, N. C., Kittilsen, M. O., Hermann, D. Ø., Viljugrein, H. & Sitoh, T. 2002 Interaction between seasonal density-dependence structures and length of the seasons explain the geographical structure of the dynamics of voles in Hokkaido: an example of seasonal forcing. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269, 1853-1863.
- Tkadlec, E. & Stenseth, N. C. 2001 A new geographical gradient in vole population dynamics. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268, 1547-1552.
- Tkadlec, E. & Zejda, J., 1995 Precocious breeding in female common voles and its relevance to rodent fluctuations. *Oikos* 73: 231-236.

- Tkadlec, E. & Zejda, J., 1998 Small rodent population fluctuations: the effects of age structure and seasonality. *Evol. Ecol.* 12,191-210.
- Turchin, P., 2001: Complex Population Dynamics. A Theoretical/Empirical Analysis. Princeton University Press, Princeton.
- Turchin, P. & Hanski, I. 2001 Contrasting alternative hypotheses about rodent cycles by translating them into parameterized models. *Ecology Letters*. 4, 267-276.
- Zapletal M., Obdržálová D., Pikula J., Zejda J., Beklová M., Heroldová M. (2001): Hraboš polní v České republice. – CREM, Brno.
- Zejda, J., 1971 Differential growth of three cohorts of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb. 1780. *Zoologické listy* 20, 229-245.
- Wikan, A., 1996 Four-Periodicity in Leslie Matrix Models with Density Dependent Survival Probabilities. *Theoretical Population Biology* 53, 85-97.

9. Přílohy

9.1. Obrazová příloha

Přehled nejdůležitějších druhů hrabošovitých hlodavců.

čeleď: **hrabošovití** (*Arvicolidae*), řád: **hlodavci** (*Rodentia*), třída: **savci** (*Mammalia*)



Lumík norský (*Lemmus lemmus*)



Hraboš mokřadní (*Microtus agrestis*)



Hraboš polní (*Microtus arvalis*)



Norník rudý (*Clethrionomys glareolus*)



Hryzec vodní (*Arvicola terrestris*)

Reichholf J. 1996

9.2. Tabulky

Tab.3 Výsledky analýz: hraboši v severní Evropě.

Location	Lat.	n	S	T	ACF[T]	P	q	A_{∞}
Finnmark	70	22	0.69	5	0.67**	3	1	0.18
Kilpisjärvi	69	44	0.63	5	0.46**	2	1	0.02
Pallasjärvi	68	23	0.73	4	0.50**	2	2	1.36
Kola	67	19	0.80	4	0.12*	2	2	0.70
Umeå	64	21	0.53	4	0.63**	2	2	0.16
Sotkamo	64	27	0.34	4	0.69**	3	2	0.52
Stromsund	64	19	0.53	4	0.41*	3	2	1.41
Ruotsala	63	20	0.62	3	0.77**	2	2	0.36
Alajoki	63	16	0.74	3	0.58**	2	1	-0.04
Loppi	61	21	0.27	6	0.57**	1	0	$-\infty$
Karelia	61	21	0.35	3	0.03	1	0	$-\infty$
Boda	61	28	0.54	4	0.63**	2	1	-0.16
Uppsala1	60	19	0.46	5	0.23*	2	1	-0.24
Uppsala2	60	17	0.46	4	0.37	3	1	0.07
Grimso	59	22	0.45	3	0.33*	2	2	0.02
Zvenigorod	57	31	0.31	3	0.29	2	1	-0.73
Revinge	56	13	0.15	-		1	0	$-\infty$
Tataria	56	23	0.34	4	0.24	1	0	$-\infty$
Kielder	55	15	0.25	3	0.33*	2	1	-0.14
Serpukhov	55	28	0.32	3	0.26	1	0	$-\infty$
Tula	54	23	0.25	2	0.06*	1	0	$-\infty$
Bialowieza	52	21	0.42	-		1	1	-0.11
Wytham	51	22	0.27	-		1	2	-0.79

Lat. -zeměpiná šířka, n –celkový počet sledování na jednotlivých lokalitách, S – měření(velikost) amplitudy, T –dominantní perioda, ACF[T] –autokorelace v dominantní periodě (*ACF[T] signifikantní v T , ** ACF[T] signifikantní v half-period), p –odhad “process order“, q –stupeň polynomu, A_{∞} -odhad dominantního Ljapunovova exponentu.

Tab.4 Výsledky analýz: *L. lemmus* a *L. Siberians* ve Skandinávii.

Location	n	S	T	ACF[T]	P	q	A_{∞}
<i>L. lemmus</i>							
Finse	25	1.25	3	0.37*	2	2	2.01
Kilpisjarvi	25	0.92	-	-	3	2	1.01
Finnmark	20	1.06	-	-	3	1	0.08
<i>L. Siberians</i>							
Barrow	18	0.77	-	-	2	2	0.53
Kolyma	12	0.79	4	0.85**	2	1	0.13
<i>Indirect indices</i>							

Pt Barrow	21	0.73	3	0.43*	2	1	0.05
Taimyr	39	0.97	3	0.56**	3	1	0.34

Tab.5 Výsledky analýz: *Arvicola terrestris* ve Švýcarsku.

Location	n	S	T	ACF[T]	P	q	A_{∞}
Ste-Croix	47	0.81	6	0.53**	3	2	0.06
Chenit	26	0.37	6	0.29*	2	1	-0.03
Brevine	27	0.37	6	0.16*	3	1	-0.03
Chateau d'Oex	34	0.53	6	0.29*	3	1	-0.32
Rougemont	41	0.39	6	0.46**	3	2	0.08
Bulle	20	0.34	5	0.40*	2	1	-0.61
Baraba	14	1.35	7	0.78**	2	1	0.23

Tab.6 Výsledky analýz: *Microtus arvalis*

Location	n	S	T	ACF[T]	P	q	A_{∞}
NW Tula	23	0.85	-	-	1	0	$-\infty$
SE Tula	23	0.84	3	0.22*	1	2	-0.54
Beauvoir	23	0.41	-	-	1	0	$-\infty$
Brioux	20	0.60	-	-	1	0	$-\infty$
Stupino	21	0.87	-	-	2	2	-0.32
Podole	17	0.63	-	-	1	0	$-\infty$
Zaraysk	21	0.61	-	-	1	0	$-\infty$
Odinzovsk	21	0.46	-	-	1	0	$-\infty$
Mozhaisk	21	0.61	-	-	1	2	-0.95
Potoschinski	21	0.66	-	-	1	0	$-\infty$
Verhnevolzhski	17	0.59	-	-	1	0	$-\infty$
Gorzow	16	0.42	-	-	1	1	-0.65
Pila	16	0.26	7	0.53*	3	1	-0.11
Poznan	16	0.41	4	0.24*	2	2	0.29
Leszno	16	0.30	-	-	1	0	$-\infty$
Opole	16	0.48	-	-	2	1	-0.46
Legnica	16	0.33	-	-	1	0	$-\infty$
Walbrzych	16	0.42	-	-	2	1	-0.73
Wroclaw	16	0.49	-	-	1	0	$-\infty$
Szczecin	16	0.33	-	-	1	0	$-\infty$

Tab.7 Výsledky analýz: *Microtus* a *Clethrionomys* v severní Americe.

Location	n	S	T	ACF[T]	P	q	A_{∞}
Ontario	36	0.38	-	-	1	1	-1.55
Wyoming	19	0.53	-	-	1	0	$-\infty$
California	19	0.44	-	-	1	0	$-\infty$
Illinois	24	0.75	-	-	1	0	$-\infty$
Yukon	13	0.57	4	0.24*	1	0	$-\infty$
Vermont	16	0.47	4	0.30*	2	1	-0.60

Turchin 2001

9.3. Dodatky

Atraktor (z angličtiny: attract = přitahovat) – určitá struktura, která se začne zvyrazňovat ve fázovém prostoru, necháme-li systém působit dostatečně dlouhou dobu (geometrický objekt, ke kterému jsou přitahovány všechny trajektorie). Množina bodů (stavů), které vedou ke stejnému atraktoru se nazývá oblast přitahování.

Fázový prostor – zaznamenává se v něm vývoj systému, je to zobrazení stavových veličin v závislosti na sobě samých. V každém časovém okamžiku dostaneme ve stavovém prostoru jeden bod. Spojením těchto bodů dostaneme **stavovou trajektorii**.

Výpočet Ljapunovova exponentu

Nejdříve se budeme zabývat stabilními body.

Mějme diskrétní deterministický systém

$$Z_t = F(Z_{t-1}), \quad (1.1)$$

kde Z_t je stavová proměnná (např. vektor skládající se z hustoty predátora a kořisti).

Rovnovážný stav (RS) rovnice 1.1 je dán hodnotou

$$Z^* = F(Z^*).$$

Rovnovážný stav je stabilní, jestliže přitahuje všechny sousední trajektorie a nestabilní, jestliže všechny trajektorie od tohoto stavu divergují. Mějme dvě trajektorie: $Z_t^0 = Z^*$, začínající

v RS a Z_t^1 , začínající velmi blízko RS. Vzhledem k tomu, že první trajektorie se nacházela v RS, zůstane v něm stále, zatímco druhá trajektorie se k tomuto stavu může přibližovat nebo se od něj vzdalovat.

Rozdíl mezi dvěmi trajektoriemi je

$$Z'_t = Z_t^1 - Z_t^0$$

Jestliže je Z_t^1 blízko RS, může být chování Z'_t popsáno rovnicí:

$$Z'_t = J(X^*) \cdot Z'_{t-1}, \quad (1.2)$$

kde \cdot je maticové násobení a J je Jacobiho matice, jejímiž komponentami jsou parciální derivace F .

Jacobián spočítaný ve stabilním bodě $J^* = J(Z^*)$ může být dvou typů. Jestliže se hodnota Z'_t opakováním rovnice (1.2) zvětšuje, pak Jacobián je typu “stretching“ (malé odchylky z RS jsou zesilovány) a RS je nestabilní. Jestliže se hodnota Z'_t iterací rovnice (1.2) zmenšuje, pak Jacobián je typu “shrinking“ a RS bude stabilní (stabilita může být zjištěna také analyticky spočítáním vlastních čísel J^*).

Tento postup použitý na stabilní body lze rozšířit na ostatní atraktory. Rozdíl bude v tom, že trajektorie Z_t^0 se bude vyvíjet v čase (např. limitní cyklus). Jacobián bude spočítán v každém následujícím bodě Z_t^0 , takže se bude měnit (v lineárním systému by Jacobián byl konstantní). Tedy

$$Z'_t = J_{t-1} \cdot J_{t-2} \cdots J_0 \cdot Z'_0,$$

kde $J_t = J(Z_t^0)$.

Bude záviset na Jacobiánech, zda hodnota Z'_t bude vzrůstat ve srovnání s hodnotou Z_t^0 .

Veličina

$$L_\infty = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log \|J_{t-1} \cdot J_{t-2} \cdots J_0\|$$

měřící průměrnou exponenciální míru růstu se nazývá Ljapunovův exponent ($\| \cdot \|$ je maticová norma).