

Matematické modely v prostorové ekologii

Dizertační práce

Mathematical Models in Spatial Ecology

/Ph. D. Thesis/



Autor: Ing. Vojtěch Barták

Katedra: Katedra aplikované geoinformatiky a územního plánování, FŽP ČZU v Praze

Obor: Aplikovaná a krajinná ekologie

Školitel: prof. Ing. Jiří Zezulák, DrSc.

Konzultanti: Ing. Aleš Vorel, Ph. D.

RNDr. Vladimír Puš, CSc.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem předloženou dizertační práci na téma Matematické modely v prostorové ekologii vypracoval samostatně, pod vedením prof. Ing. Jiřího Zezuláka, DrSc. a konzultantů Ing. Aleše Vorla, Ph. D. a RNDr. Vladimíra Puše, CSc. a použil pouze pramenů, které uvádím v seznamu použité literatury.

V Praze dne

Poděkování

Děkuji, Aleši Vorle, za všechno, co víš o bobrech, a za spolupráci, která doufám jen tak neskončí.

Děkuji, Vlád'o Puši, za přátelství, matematiku a pravdu.

Děkuji, Petro Šimová, za kapitánskou podporu a organizaci mé nejmilejší ZOO.

Děkuji, Šárko, Katko, Vítku, Evo, Honzo, Honzo, Katko, Vrat'ko, Alčo, Tomáši, Dane, Milane, Petře, Vojto, Olgo, Jitko, Makovko a všichni ostatní z mé nejmilejší ZOO, kde se cítím doma.

Děkuji, Jirko Zezuláku, žes to celé zaštitil a nepřestával ses moudře usmívat.

Děkuji, Vlad'ko, že jsem se vedle tebe mohl proměnit,

děkuji, Františku, Adame, Josefe a Mikuláši, že vnášíte do mého života radost a světlo.

Summary

Presented thesis focuses on measuring and modeling spatial spread in river networks. Whereas mathematical theory of spatial spread of populations is generally well developed as well as various methods of measuring the rate of spread are routinely utilized, appropriate models and methods for spread operating in river networks are only currently being considered. In this thesis, I first suggest a novel method for measuring the rate of population spread in river networks. The method is based on the mathematical graph theory formalism and defines several spread rate measures including both the rate of range expansion and the rate of progress along one or several main streams. The method is demonstrated on the analysis of historical spread of Eurasian beavers (*Castor fiber*) in four distinct populations in the Czech republic. The data used describes the process of recolonization of the area by beavers since its first modern-history occurrence in the area in 1977. The suggested spread rate measures are proved to be useful and their importance is highlighted by comparing them with classical approach of counting the number of occupied quadrats. The new method, based on measuring distances along streams, resulted in roughly three times higher estimates of the velocity of leading expansion front in comparison with classical, quadrat-based method.

In the second part of the thesis, selected mathematical models of spread are applied on three of the mentioned beaver populations, including one model that has recently been developed for spread in river networks. I estimated parameters of the models using various independent data sets, as well as using the same data that were used for spread rate estimation. This allowed me to assess the overall performance of each model along with evaluation of their robustness to variations in parameter values. Most of the models, despite their one- or two-dimensional nature (i.e. the models have mostly been designed for spread over plane or along a line) showed a surprisingly good fit when compared with the spread rates estimated using the method suggested in the first part of the thesis. Deviation between predicted and observed spread rate values was for the best models usually below 1 km/yr, but often even as low as 0.3 km/yr, with the absolute rate of spread being around 10 km/yr. Moreover, the only model with rather poor performance was the one designed explicitly for spread in networks. Possible explanations of this unexpected model behaviors as well as strengths and weaknesses of different models and data used are discussed.

Obsah

1.Úvod.....	1
2.Cíle dizertační práce.....	6
3.Měření rychlosti šíření populací v prostoru.....	7
3.1Prezenčně-absenční data.....	8
3.2Bodová data.....	9
3.3Analýza map obsazených území.....	10
4.Matematické modely šíření.....	12
4.1Modely pohybu.....	14
4.1.1Tři úrovně popisu.....	14
4.1.2Difúze.....	19
4.1.3Ostatní modely.....	23
4.2Invazní fronty.....	24
4.3Makroskopické modely šíření.....	27
4.3.1Reakčně difúzní model.....	28
4.3.2Reakčně telegrafní model.....	32
4.4Mezoskopické modely šíření.....	34
4.4.1Integro-diferenční model.....	34
4.4.2Markovský reakčně transportní model.....	37
4.4.3Reprodukčně-disperzní jádro.....	38
4.5Modely šíření v říčních sítích.....	42
4.6Odhad parametrů modelu z dat.....	45
4.6.1Odhad reprodukčních parametrů.....	47
4.6.2Disperzní parametry.....	50
4.6.3Parametry reprodukčně-disperzního jádra.....	52
5.Ekologie bobra evropského.....	53
5.1Sociální struktura.....	53
5.2Rozmnožování.....	54
5.3Disperze.....	55
5.4Mortalita.....	60
5.5Populační dynamika.....	61
5.6Habitatové nároky.....	63
5.7Novodobé šíření.....	64
6.Analýza historického šíření bobra evropského v České republice.....	66
6.1Data.....	66
6.2Metoda měření rychlosti šíření v říčních sítích.....	68
6.3Výsledky.....	73
6.4Diskuze.....	77
7.Aplikace matematických modelů na šíření populací bobra evropského.....	84
7.1Výběr modelů.....	84
7.2Odhad parametrů.....	86
7.2.1Parametry reprodukce.....	86
7.2.2Parametry disperze.....	90
7.3Pozorované rychlosti šíření.....	93

7.4Výsledky.....	97
7.4.1Reakčně difúzní model.....	97
7.4.2Reakčně telegrafní model.....	99
7.4.3Markovský reakčně transportní model.....	100
7.4.4Integro-diferenční model.....	102
7.4.5R&D model.....	104
7.4.6Peano reakčně transportní model.....	106
7.5Diskuze.....	107
7.5.1Kalibrované modely.....	107
7.5.2Nezávisle parametrizované modely.....	112
7.5.3Limity použitého přístupu a směry dalšího výzkumu.....	116
8.Závěry.....	120
Literatura.....	122
Přílohy.....	132
P1. Seznam publikací autora.....	133
P2. Tabulky publikovaných populačních růstů.....	135
P3. Životní tabulky bobra evropského.....	137
P4. Tabulky disperzních vzdáleností odhadnutých z dat.....	138
P5. Skripty použité k výpočtům rychlostí invazní fronty.....	139
P6. Mapy rozmístění záznamů o bobřím osídlení.....	145

1. Úvod

Studium šíření populací v prostoru je tradičně svázáno s problematikou invazí nepůvodních druhů organismů (Shigesada & Kawasaki 1997), jejichž negativní důsledky na domácí ekosystémy (Crooks 2002) s přesahy i do ekonomiky (Van Wilgen *et al.* 2001) jsou již dlouhou dobu rozpoznány. Jinou klasickou a úzce související problematikou, v níž se studium a zejména modelování šíření uplatňuje, jsou epidemie (Okubo *et al.* 1989). Jde přitom vlastně o tentýž proces, kdy šířícím se druhem je příslušný patogen, jen se nutně nemusí jednat o nepůvodní druh. Konečně třetí oblastí je naopak opětovné šíření druhů původních, většinou chápané (na rozdíl od invazí) jako jev veskrze pozitivní (např. Lubina & Levin 1988). Ať už z kteréhokoli z výše uvedených důvodů, šíření populací v prostoru patří mezi intenzivně studované ekologické procesy, kde se uplatňuje jak ryzí aplikovaná věda, především spojená s ochranou přírody, tak i stejně ryzí teoretické přístupy, nemající s konkrétními živými organismy často příliš mnoho společného. Jak už tomu v ekologii bývá, to nejzajímavější se často odehrává na rozhraní (tj. v ekotonu), v tomto případě na rozhraní teorie a praxe.

Studium šíření populací je mimo jiné také oblastí dlouhodobě podněcující tvorbu nejrůznějších teoretických modelů šíření. Snad v žádné jiné oblasti ekologie však zároveň nebylo dosaženo takového pokroku a úspěchu v aplikaci matematických modelů při řešení praktických otázek a ochrannářských problémů (Turchin 1998). Výsledkem toho je, že v řadě i velmi prakticky orientovaných monografií zaměřených na biologické invaze lze najít alespoň stručnou kapitulu o reakčně difúzním modelu šíření (např. Blackburn, Lockwood & Cassey 2009; Lockwood, Hoopes & Marchetti 2013), jednom z prvních a nejjednodušších modelů úspěšně aplikovaných na šíření řady živočišných i rostlinných druhů (Skellam 1951, Andow *et al.* 1990), a to navzdory krajnímu zjednodušení, jehož se tento model při popisu pohybu a reprodukce organismů dopouští. Studium šíření se tak stalo exemplární oblastí plodné spolupráce matematiků a prakticky založených ekologů.

Přes zmíněnou dlouhou tradici modelování šíření, sahající přinejmenším do roku 1937, kdy své zásadní příspěvky publikovali R. A. Fisher a A. Kolmogorov, je drtivá většina teoretických modelů omezena na popis jednorozměrného či dvourozměrného šíření, tj. šíření v ploše či podél linie (např.

pobřeží; viz Lubina & Levin 1988). Přestože říční sítě představují životní prostředí - a tedy i prostředí pro šíření - velké řady druhů, od břehových druhů rostlin přes vodní bezobratlé, ryby až po semiakvatické savce, nebyla problematika šíření podél vodních toků až do nedávné doby prakticky vůbec řešena.

Větvící se geometrie říčních sítí představuje prostor, který není ani čistě jednorozměrný, ani dvourozměrný, ale spíše něco mezi tím (Campbell Grant, Lowe & Fagan 2007). Že tato specifická geometrie má také specifický vliv na ekologické procesy bylo v nedávné době dokázáno např. pro populační dynamiku (Goldberg *et al.* 2009) či biodiverzitu (Muneepeerakul *et al.* 2008). Otázka, jaký bude mít tato geometrie vliv na podobu a rychlost šíření populací, se přímo sama nabízí, přesto na sebe její položení dalo dlouho čekat. Tento "chybějící článek" v teoretických modelech šíření byl pravděpodobně způsoben značnou složitostí problému. Každá říční síť je specifická a je obtížné její strukturu zobecnit. Proto není překvapivé, že první pokusy o uchopení tématu měly podobu nikoli matematické formulace problému, ale počítačových simulací (Johnson, Hatfield & Milne 1995). Přesto se v poslední době objevily velmi nadějně pokusy o formulaci matematických, mechanistických modelů šíření, vycházející ze studia pohybu částic fraktálními strukturami (Méndez, Fedotov & Horsthemke 2010; Méndez, Campos & Bartumeus 2014), doprovázené praktickou aplikací těchto modelů na reálná data (Campos, Fort & Méndez 2006; Bertuzzo *et al.* 2008). Stále však platí, že problematika modelování šíření organismů v říčních sítích je takřikajíc "v plenkách" a čeká jak na další rozvoj matematických modelů, tak na jejich rozsáhlejší konfrontaci s ekologickými daty.

Zatímco v případě modelování šíření na říčních sítích již bylo prvních výsledků dosaženo, problematika adekvátních metod, jak rychlost šíření na říčních sítích měřit, nebyla do nedávné doby vůbec nastolena (Barták *et al.* 2013). Dosud používané metody měření rychlosti šíření (např. (Liebhold, Halverson & Elmes 1992; Sharov *et al.* 1995; Tobin, Liebhold & Roberts 2007; Gilbert & Liebhold 2010) jsou podobně jako zmíněné klasické teoretické modely navržené pro popis procesu šíření v ploše, případně podél linie, a jsou proto pro popis šíření v sítích nevhodné. Přitom pro konfrontaci výše uvedených teoretických modelů šíření v sítích s daty jsou odpovídající naměřené rychlosti reálného šíření zásadní.

Předložená dizertační práce se zaměřuje na obě uvedené oblasti, tj. jak na modelování, tak na měření procesu šíření organismů v říčních sítích. Z hlediska měření rychlosti šíření představuje tato práce novou metodu navrženou právě pro šíření v sítích, založenou na formalismu matematické

teorie grafů. Autor této práce spolu se svými kolegy metodu navrhli a otestovali na příkladu šíření bobra evropského (*Castor fiber*) v České republice (Barták *et al.* 2013).

Z hlediska modelů šíření si práce klade za cíl posoudit možnosti aplikace existujících matematických modelů opět na šíření bobra evropského, konkrétně na predikci rychlosti šíření tzv. "invazní fronty". Přístupů k modelování šíření je nepřehledné množství (viz Turchin 1998), práce je proto nutně omezena jen na vybrané typy modelů. Především se soustředím výhradně na modely mechanistické a deterministické. Mechanistické stochastické modely jsou díky zahrnutí prvku náhody a neurčitosti realističtější a umožňují modelovat i extrémní jevy jako vymírání v důsledku fluktuací parametrů prostředí. Z matematického hlediska je však studium těchto modelů velmi náročné. Naštěstí většinou platí, že základní chování popisovaného systému je v deterministických a stochastických modelech stejné, přičemž deterministické modely popisují "střední chování" odpovídajících modelů stochastických (viz např. Renshaw 1991; Mollison 1991). Dále v této práci zcela opomím modely empirické neboli statistické, kterým nejde o vystižení mechanistické povahy popisovaného procesu, ale snaží se pouze nalézt empirické vztahy či zákonitosti mezi jednotlivými veličinami. Nakonec jsem se také rozhodl v této práci nevěnovat modelům simulačním, z nichž zejména ty založené na přímé simulaci jedinců daného druhu (tzv. "individual-based přístup", do češtiny někdy překládaný jako "multiagentní modelování") představují pozoruhodnou a v poslední době velmi se rozvíjející alternativu k tradičním, matematickým přístupům (někteří autoři dokonce mluví o změně paradigmatu v teoretické ekologii a o tzv. "individual-based ecology"; viz Uchmański & Grimm 1996; Grimm & Railsback 2005). Přes uvedená omezení nicméně předkládaná práce zahrnuje většinu modelů standardně aplikovaných pro predikci rychlosti šíření, doplněnou o model navržený v nedávné době právě pro šíření na říčních sítích autory Campos *et al.* (2006).

Bobr evropský (*Castor fiber*), původně hojný domácí druh v celé Evropě a podstatné části Asie, byl během novověku na většině svého areálu prakticky vyhuben intenzivním lovem. Série reintrodukčních programů a ochranných opatření přijímaná řadou především evropských a některých asijských států během celého 20. století měly za následek postupný návrat bobrů do velké části původního evropského areálu, přičemž proces šíření stále pokračuje (Halley & Rosell 2002). V České republice se novodobé šíření bobrů datuje od konce 70. let 20. století (Vorel, Šafář & Šimůnková 2012), přičemž rozsáhlá databáze záznamů o tomto procesu, ačkoli jde o data různého původu a spolehlivosti, představuje ideální příležitost ke studiu šíření na říčních sítích, a to jak z hlediska měření rychlosti šíření, tak z hlediska jeho modelování.

Závěrem tohoto úvodu učiním ještě dvě poznámky, které se týkají terminologie. Jak bylo výše zmíněno, šíření organismů v prostoru je tradičně studováno zejména v souvislosti s nepůvodními invazními druhy, ačkoli se stejně dobře týká šíření druhů původních. V české terminologii se vžilo rozlišování mezi "invazí" u druhů nepůvodních (často hodnoceno negativně) a "expanzí" u druhů původních (často hodnoceno kladně). V zahraniční literatuře podobný úzus platí jen v některých kruzích a navíc k tématu probíhá živá diskuse. Vzhledem k tomu, že terminologie k problému jinak neutrálnímu je jednoznačně spjata s druhy invazními (stačí přehlédnout seznam literatury na konci práce), rozhodl jsem se používat tyto pojmy neutrálně, tj. v rozporu s českými zvyklostmi, ačkoli ve shodě s jistým názorovým proudem ve světě (viz např. Valéry et al. 2008). Mluvím-li proto dále např. o "invazní frontě" bobra evropského, je tím vyjádřen určitý aspekt jeho prostorového šíření, zcela nesouvisející s původností či nepůvodností druhu.

Další terminologická poznámka se týká anglického pojmu "dispersal" a jeho českého překladu. Tento pojem je z hlediska studia prostorové dynamiky populací zcela klíčový, neboť vyjadřuje pohyb jedinců (či např. semen rostlin) za "účelem" rozšíření populace dál do prostoru. U teritoriálních zvířat jako je bobr se jedná o životní fázi mladých, asi dvouletých jedinců hledajících nové teritorium a sexuálního partnera. Překlad pojmu dispersal naráží v českém prostředí na problém, že pojem "disperze", který je jako první po ruce, již je obsazen a používá se k překladu jiného anglického pojmu, a to "dispersion" (ve významu "rozmístění"). Autor české učebnice populační ekologie Emil Tkadlec (Tkadlec 2008) překládá pojem "dispersal" jako "rozptyl". To nicméně koliduje se zažitým a všudypřítomným pojmem rozptylu ve statistice. Stejný autor proto navrhl pojem "rozptylování" s příslušným adjektivem "rozptylovací" (Tkadlec, osobní komunikace). Výhoda tohoto pojmu je v jeho přímém odkazu k aktivnímu procesu, tj. pohybu, oproti statickému pojmu rozptyl. (Obdobně i anglický pojem "dispersal" popisuje proces, kdežto "dispersion" výsledek procesu.) Na druhou stranu nevýhodou pojmu "rozptylování" je jeho délka a jistá krkolomnost. Osobně příliš nevěřím v to, že by takový pojem mohl vytěsnit již postupně se (ačkoli striktně vzato nesprávně) ujímající překlad "disperze". Sám jsem si na použití "disperze" coby překlady "dispersal" zvykl a považuji ho za velmi praktický, neboť přímo odkazuje na svůj anglický vzor. Jediný problém je tedy s osiřelým pojmem "dispersion". K mému, snad možná trochu troufalému rozhodnutí zůstat nakonec u překladu "dispersal" slovem "disperze" přispěl malý průzkum databáze Web of Science. Zajímalo mě, kolik ekologických studií pracuje s pojmem "dispersal" a kolik s pojmem "dispersion". Byl jsem přitom veden úvahou, že je-li jeden z těchto pojmů v současné ekologii výrazně více studován a tedy používán, zaslouží si při výběru českého

ekvivalentu přednost. Šetření dopadlo poměrem 6993 ku 694 ve prospěch pojmu "dispersal". Směle proto navrhuji rezervovat pojem "disperze" pro pojem "dispersal" a pojmu "dispersion" najít uspokojivou náhradu, např. výše zmíněný pojem "rozmístění" (pojem "rozptýlení" by zbytečně evokoval mimovědecké asociace). Ať již tento můj návrh dopadne jakkoli, v této práci budu striktně používat pojem disperze (a příslušné adjektivum "disperzní") ve významu "dispersal".

2. Cíle dizertační práce

1. Navrhnout a na případové studii otestovat metodiku měření rychlosti šíření organismů v říčních sítích.
2. Zjistit možnosti aplikace matematických modelů na šíření bobra evropského (*Castor fiber*) v říční síti.

3. Měření rychlosti šíření populací v prostoru

Problematika jak měřit rychlost šíření populace v prostoru bývá často v souvislosti s modelováním šíření opomíjena (Turchin 1998) (světlou výjimkou je v tomto ohledu kniha autorů Shigesady a Kawasakiho (1997)). Vzhledem k tomu, že použitelnost jakéhokoli modelu závisí na jeho konfrontaci s reálnými daty, jde přitom o téma velmi důležité, a jak vyplývá z níže uvedeného přehledu, nikoli triviální. Způsob, jakým lze vyjádřit rychlost kolonizace nějakého území, závisí na dvou faktorech: 1) jak samotný proces kolonizace probíhá a 2) jaká jsou k dispozici data tento proces popisující.

Z hlediska podoby samotného procesu je zásadní, zda šíření probíhá spojitě či pomocí tzv. skokové disperze na dlouhé vzdálenosti. Drtivá většina teoretických modelů šíření (viz kapitolu 4) předpokládá spojitě šíření, tj. šíření pomocí disperzních "kroků", které jsou v porovnání s celkovým prostorovým měřítkem, v němž proces popisujeme, dostatečně malé. V takovém případě má obsazené území podobu kompaktní, postupně se rozšiřující plochy. Rychlost šíření pak znamená rychlost rozpínání této plochy, přičemž jak upozorňují Hastings et al. (2005), adekvátní jednotky této rychlosti závisí na tom, jak toto rozpínání probíhá. Vyjadřovat např. rychlost v km^2/rok nemá význam, pokud plocha neroste lineárně. U reálných invazí často lineárně neroste plocha, ale její poloměr (viz Hastings et al. 2005), což odpovídá konstantní rychlosti posouvání hranice obsazené oblasti. Odpovídající jednotkou je tedy délka/čas, většinou km/rok . Rozhraní mezi neobsazenou a již obsazenou plochou budu v této práci nazývat "invazní frontou", ve shodě s terminologií používanou teoretickými modely. Jejich predikce mají totiž zpravidla podobu právě konstantní rychlosti postupu invazní fronty.

V případě, kdy je proces šíření skokový a vzniká tak nespojitá mozaika obsazených a neobsazených míst, nemá pochopitelně smysl mluvit o "invazní frontě" a tedy ani odhadovat její rychlost. Spojitost či nespojitost obsazené plochy je však také otázkou časoprostorového měřítka, v jakém proces šíření studujeme (proces v jednom měřítku nespojitý se může jevit ve větším měřítku spojitý a naopak).

Z hlediska typu dat popisujících šíření můžeme rozlišit tři situace:

1. data představují údaje o výskytu druhu v daném území, postrádají však přesnější

- prostorovou lokalizaci (prezenční/absenční data na úrovni větších prostorových jednotek),
2. data představují časově i prostorově (více méně, tj. v porovnání s prostorovým měřítkem celého území) přesně lokalizované bodové záznamy o výskytu, případně i lokální abundanci druhu,
 3. data mají podobu časové řady map obsazeného území, tj. popisují dynamiku rozhraní mezi obsazenou a neobsazenou částí území.

3.1 Prezenčně-absenční data

První případ, tj. údaje o výskytu či absenci druhu na nějakém větším územním celku, je velmi častý zejména u botanických dat. Herbářová data v podobě soupisu druhů nalezených na daném území mají zejména v Evropě dlouhou tradici (Crawford & Hoagland 2009), umožňující rekonstruovat postupný proces šíření invazních druhů často v měřítku staletí (Pyšek & Prach 1995). Vzhledem k absenci přesnější prostorové informace je základní metodou, jak kvantifikovat rychlost šíření druhu, časová dynamika počtu záznamů. Pyšek se svými kolegy (Pyšek 1991; Pyšek & Prach 1995) navrhli jednoduchou metodu odhadu rychlosti invazí, která se následně rozšířila a stala standardem pro rostlinnou invazní ekologii (Crawford & Hoagland 2009). Metoda spočívá v zaznamenání prvního výskytu daného druhu v dané prostorové jednotce a následně vynesení kumulativního počtu obsazených územních celků v závislosti na čase (tzv. *invazní křivka*). Při stejné či alespoň podobně velkých územních jednotkách a předpokladu, že lokální růst populace je ve všech částech prostoru zhruba stejný, tak tato křivka odráží celkový populační růst. Vzhledem k tomu, že u invazních druhů bývá populační růst exponenciální (neprojevuje se dosud mezní únosnost prostředí), má i invazní křivka typicky exponenciální tvar. Díky tomu lze odhadnout rychlost invaze jako sklon regresní přímky proložené logaritmovanou invazní křivkou.

Nevýhodou floristických záznamů, pro něž se tato metoda nejčastěji používá, bývá značná variabilita mezi intenzitou botanického mapování - a tím i množstvím záznamů - mezi jednotlivými lety (Delisle *et al.* 2003), případně i prostorovými jednotkami (Mihulka & Pyšek 2001). K odstínění této odchylky navrhli Delisle *et al.* (2003) namísto pouhé informace o výskytu či absenci druhu v dané prostorové jednotce použít poměr mezi záznamy o tomto druhu a záznamy o ostatních, neinvazních druzích. Pro invazní druhy by přitom tento poměr měl stoupat, přičemž pokud je odchylka spojená s intenzitou průzkumu stejná pro invazní i neinvazní druhy, měl by zároveň tuto

odchylku odstranit. Další výhodou této tzv. *proporcionální křivky* je navíc skutečnost, že se na rozdíl od invazní křivky nezaměřuje jen na první záznam daného druhu na dané jednotce, ale popisuje kompletní časovou dynamiku včetně případných poklesů v početnosti. Podobně Crawford a Hoagland (2009) navrhli porovnat regresní sklon pro invazní křivku invazního druhu s obdobnou křivkou zkonstruovanou pro blízce příbuzný, nicméně neinvazní druh.

Základní nevýhodou prezenčně-absenčních dat je, že jejich převedení na růst obsazené plochy či jejího poloměru je zpravidla zatíženo velkou neurčitostí, zejména pokud jsou prostorové jednotky nestejně velké (Liebhold *et al.* 1992; Suarez, Holway & Case 2001; Mihulka & Pyšek 2001). Nicméně i v případě, kdy se jedná o pravidelnou kvadrátovou síť (Nash *et al.* 1995; Weber 1998), záleží spolehlivost výsledného odhadu rychlosti šíření na rozlišení sítě. Weber (1998) zaznamenal podstatný rozdíl v relativních odhadech rychlosti paralelního šíření různých druhů rostlin v závislosti na tom, zda rychlost odhadoval jako kumulativní počet záznamů či jako kumulativní počet obsazených kvadrátů. Jednoduše řečeno, čím větší je zrno kvadrátové sítě, tím větší neurčitost je spojena s považováním daného kvadrátu za "obsazený", zvláště pokud kritériem je pouhý jeden záznam.

Je-li rozlišení kvadrátové sítě dostatečně podrobné, je nicméně možné kumulativní množství obsazených kvadrátů vynásobením plochou kvadrátu převést na růst obsazené plochy a tu následně na lineární růst poloměru této plochy, resp. poloměru kruhové plochy stejné velikosti (Reynolds 1985; Okubo *et al.* 1989). Tento údaj pak lze - za přijetí patřičných předpokladů (viz kapitolu 3.3) - považovat za rychlost šíření invazní fronty.

3.2 Bodová data

Velmi často mají data o výskytu druhu v různých časech podobu bodových záznamů (Sharov *et al.* 1995; Veit & Lewis 1996; Fustec *et al.* 2001; Wehtje 2003; Tobin *et al.* 2007; Aikio, Duncan & Hulme 2010). Existují přitom dva způsoby, jak z takových dat odvodit lineární rychlost šíření, tj. buď jejich převedením na obsazenou plochu (a následně jejím převedením na poloměr), nebo měřením vzdáleností mezi jednotlivými záznamy.

První způsob, tj. převedení bodových záznamů na plochu, použili např. Veit a Lewis (1996) a Wehtje (2003). Ani jedna z těchto studií však neuvádí, jakým způsobem byla bodová data převedena na odhad obsazené plochy. Veit & Lewis (1996) pouze jednou větou konstatují, že

rychlost šíření "extrahovali" ze sčítacích záznamů (z článku tedy ve skutečnosti není ani jisté, jakou povahu původní data mají a zda byla převedena na plošný odhad, či byla rychlost odhadnuta nějak jinak a plošné vyjádření sloužilo jen mapové vizualizaci). Wehtje (2003) je podobně stručný, když proces převedení bodů na plochu popisuje jako "pomocí ArcView 3.0". S tímto přístupem kontrastuje studie autorů Sharov et al. (1995), kteří na případové studii šíření bekyně velkohlavé (*Lymantria dispar*) navrhli a otestovali hned tři rozdílné sofistikované metody, jak z bodových dat z feromonových pastí odhadnout hranici obsazeného území. Dvě z těchto metod jsou přitom založené na prostorové interpolaci bodových abundancí metodou krigingu a následném stanovení prahové hodnoty populační hustoty. Metody se liší ve způsobu, jakým je takto zjištěná hranice - která může v principu mít velmi komplikovaný tvar - zjednodušena. Třetí metoda využívá složitějšího postupu založeného na logistické regresi mezi počtem jedinců v daném bodě a vzdáleností bodu od předem stanovené linie zhruba souběžné s předpokládanou hranicí obsazeného území. Výsledky všech tří metod byly srovnatelné.

Zcela jiný přístup k bodovým datům navrhli Liebhold et al. (1992). Ti namísto odhadu hranice obsazeného území měřili vzdálenosti od jednotlivých bodových záznamů k předpokládanému počátku šíření a pomocí lineární regrese odhadli rychlost růstu této vzdálenosti v čase. Tento přístup je unikátní zejména v tom, že není založen na předpokladu spojitého, radiálně symetrického šíření. Předpokládá nicméně jeden bodový zdroj šíření, jehož poloha navíc musí být známa či odhadnuta. Tobin et al. (2007) porovnali tuto metodu z výše uvedenou metodou založenou na prostorové interpolaci (Sharov *et al.* 1995), přičemž obě metody vedly k podobným výsledkům, a to jak při použití méně přesných prezenčně-absenčních dat tak při použití husté sítě bodových záznamů z feromonových pastí (opět šlo o bekyni velkohlavou). Přístup založený na měření vzdáleností mezi body zvolili také Suarez et al. (2001), Fustec *et al.* (2001) a Aikio et al. (2010), kteří nicméně namísto vzdálenosti mezi bodem a počátkem šíření měřili vzdálenost od daného záznamu k předchozímu záznamu, o němž lze předpokládat, že představuje zdrojové místo pro daný záznam. Tento přístup není založen na žádných předpokladech ohledně počátku šíření (tj. z kolika a jakých míst šíření začalo), nicméně vyžaduje odhad individuálních disperzních trajektorií.

3.3 Analýza map obsazených území

Data v podobě map obsazených území s jasně vymezenou hranicí (tj. invazní frontou) mohou pocházet buď z přímého pozorování pohybu fronty nebo z odhadu obsazených území z prezenčně-

absenčních nebo bodových dat (viz předchozí kapitoly). Přímé pozorování pohybu fronty je pochopitelně ideální případ (Hastings *et al.* 2005), nicméně taková situace je velmi vzácná a v principu možná jen u některých, zejména rostlinných druhů (D'Antonio 1993; Lonsdale 1993) či v rámci prostorově omezených experimentů (Erickson 1971; Holway 1998).

Jak již bylo výše zmíněno, nejjednodušším způsobem, jak z růstu obsazeného území odvodit lineární rychlost postupu invazní fronty, je velikost plochy odmocnit (což odpovídá přechodu k poloměru kruhu o stejném obsahu) a rychlost fronty následně odhadnout jako sklon regresní přímky v grafu závislosti odmocněné plochy na čase. Tento postup použil Skellam (1951) ve své stěžejní práci o reakčně difúzních modelech šíření, přičemž se na dlouhou dobu stal v kontextu aplikace difúzních modelů standardem (Shigesada & Kawasaki 1997). Problém této jednoduché metody je v předpokladu radiálně symetrického šíření. Tento předpoklad nemusí být splněn jednak z důvodu heterogenity prostředí (šíření probíhá v různých směrech různě rychle) a jednak v případě zásadních fyzikálních bariér (např. hranice kontinentu).

V případě fyzikální bariéry je jednoduchým řešením (Andow *et al.* 1993) převod plochy obsazeného území ne na kruh stejného obsahu, ale pouze na část kruhu, odpovídající dané situaci. Tento přístup použili např. Veit & Lewis (1996) při analýze dat o šíření hýla mexického (*Haemorrhous mexicanus*) v Severní Americe. Vzhledem k tomu, že počátek šíření tohoto druhu byl na pobřeží kontinentu, autoři poloměr obsazené plochy neuvažovali jako poloměr kruhu, ale pouze půlkruhu. Podobný postup je vhodný i v případě, že na části území data o výskytu druhu chybí.

V případě výrazně asymetrického šíření jsou k dispozici dvě možnosti, obě navržené autory Andow *et al.* (1993). První spočívá v rozdělení celé oblasti na sektory v podobě kruhových výsečí a měření rychlosti pouze v rámci těchto výsečí (podobný přístup použili Morin, Liebhold & Gottschalk 2009). Alternativní postup je založen nikoli na měření celé plochy a její převod na příslušnou část kruhu, ale na lokálním měření vzdálenosti hranice plochy (tj. fronty) od hranice v předchozím období (zpravidla roce). Tato vzdálenost je přitom definována jako nejkratší možná vzdálenost z daného místa na hranici v předchozím období k nějakému místu na hranici v následujícím období. Andow *et al.* (1993) doporučují zprůměrovat maximální a minimální vzdálenost mezi hranicemi, přičemž uvažují nejen aritmetický průměr, ale i průměry jiných stupňů. Podobný postup, nicméně v mnohem podrobnějším prostorovém měřítku a za použití sofistikovanějších statistických metod, použili i Sharov, Liebhold a Roberts (1997).

4. Matematické modely šíření

Přehled různých přístupů k modelování šíření a obecněji pohybu organismů podávají např. Turchin (1998) a Hastings et al. (2005). Jak již bylo zmíněno v úvodu, tato práce se zaměřuje na deterministické, mechanistické modely. Ačkoli jsou tyto typy modelů zdaleka nejstudovanější a ruku v ruce s tím i v praxi modelování šíření populací nejpoužívanější, je třeba zmínit alespoň dva další, odlišné přístupy, konkrétně modely stochastické a modely empirické, tj. statistické (viz Hastings et al. 2005).

Statistické modely jsou založené na hledání empirického vztahu mezi vysvětlovanými (tj. tzv. "závislými") a vysvětlujícími ("nezávislými") veličinami, aniž by nutně cílily na jeho mechanistické pozadí. Nejjednodušším příkladem může být prostá lineární regrese odmocniny z plochy obsazeného území na čase zmíněná v kapitole 3. Nalezený regresní vztah není jen pouhým způsobem, jak rychlost šíření změřit, ale je i modelem, který můžeme přímo použít pro predikci dalšího šíření, zvláště pokud jej doplníme příslušným predikčním intervalem. Platnost takové predikce je nicméně omezena dvěma podmínkami (opět viz kapitolu 3.3): 1) proces šíření svou mechanistickou podstatou skutečně dává vznik lineárně se šířící invazní frontě (viz kapitolu 4.2) a nejde tedy jen o nepředvídatelný výsledek shody nahodilých okolností (např. některé faktory mohou vést ke zrychlování fronty, jiné ke zpomalování a jejich nahodilá kombinace k její konstantní rychlosti) a 2) klíčové vlastnosti a parametry prostředí i procesu šíření budou v čase, pro který provádíme predikci, stejné jako v čase, pro který byl model vytvořen. Pokud některá z uvedených podmínek neplatí, nezbyvá, než se uchýlit k mechanistickému popisu procesu. I zde však mohou statistické modely hrát důležitou úlohu, neboť poskytují kvantifikaci výsledku procesu (např. zmíněná lineární rychlost šíření fronty), kterou lze konfrontovat s predikcemi mechanistických modelů.

Ze složitějších statistických modelů (pro které samozřejmě stále platí výše uvedená omezení) aplikovaných na predikci šíření populací uveďme použití analýzy přežívání (*Survival analysis*; Jules et al. 2002) a logistické regrese (Havel, Shurin & Jones 2002). V obou případech byla vysvětlovanou proměnnou pravděpodobnost, s jakou se dané místo stane "obětí" invaze, a vysvětlujícími proměnnými nejrůznější environmentální charakteristiky. Druhá ze zmíněných prací

(Havel *et al.* 2002) je inspirativní v tom, že mezi vysvětlující proměnné zahrnuje i vzdálenost k ostatním již invadovaným místům a pravděpodobnost, že se odtud jedinec na dané místo dostane, tj. v podstatě se jedná o tzv. disperzní jádro, které je základem většiny mechanistických modelů (viz dále).

Oproti statistickým modelům je cílem jakéhokoli mechanistického modelu nalezení příčinného vztahu mezi individuální úrovní jedince a chováním celé populace. Stochastické modely přitom na rozdíl od deterministických poskytují nikoli pouze očekávané (tj. střední) chování systému, ale i pravděpodobnostní popis fluktuací kolem tohoto očekávaného chování. Tato kvantifikovaná neurčitost predikce je dána kvantifikováním neurčitosti vstupů, tj. základního popisu pohybu a reprodukce jedince, jež je pro jeho složitost zpravidla nemožné popsat deterministicky a je třeba jej uvažovat jako náhodný proces. Stochastické modely pak tuto základní neurčitost promítají i do celkové neurčitosti v chování celého systému. Poznamenejme, že podobné modely jsou extrémně složité a zpravidla lze analyticky řešit jen velmi zjednodušené situace (Durrett & Levin 1994). (O alternativě v podobě stochastických multiagentních modelů viz Grimm & Railsback 2005)

I deterministické mechanistické modely jsou nicméně takřka vždy založeny na stochastickém popisu individuálního pohybu (ačkoli reprodukce většinou bývá popsána deterministicky). Zdánlivý rozpor mezi stochastickým popisem pohybu a deterministickou povahou predikcí spočívá v rozdílném měřítku: zatímco stochastický popis se týká pohybu jedince, deterministické jsou závěry "zprůměrované" pro celou populaci (populace je zde vlastně reprezentována jakýmsi "průměrným jedincem"; viz Lewis & Pacala 2000; Méndez, Campos, & Bartumeus 2014). Tento vztah mezi rozdílnými měřítky popisu je podrobněji pojednán v kapitole 4.1.1.

Jak již bylo naznačeno, společným rysem všech mechanistických modelů šíření je, že se skládají ze dvou, často (ale ne vždy) nezávislých částí: modelu pohybu a modelu reprodukce resp. lokální populační dynamiky. Populační dynamika patří mezi učebnicové příklady ekologického modelování, proto zde podrobnější kapitolu o těchto modelech nezařazují. Velmi stručný přehled některých základních populačních modelů uvádím v kapitole 4.2 v souvislosti s jejich vlivem na chování invazní fronty, podrobnější přehled lze nalézt téměř v jakékoli učebnici teoretické populační ekologie (např. Kot 2001; Renshaw 1991).

Predikce deterministických mechanistických modelů jsou dvojího druhu: 1) popisují očekávané prostorové rozložení populační hustoty v určitém čase t (včetně případu $t \rightarrow \infty$) a 2) popisují časoprostorovou dynamiku této hustoty, resp. pohyb tzv. *invazní fronty* (viz kapitolu 4.2). Z

hlediska aplikovatelnosti daného modelu pro predikci šíření reálné populace je přitom zásadní, zda existuje explicitní vztah pro rychlost postupu invazní fronty, jehož parametry je možné rozumným způsobem odhadnout z dat o pohybu a rozmnožování jedinců daného druhu.

V této kapitole se nejprve stručně zabývám nejdůležitějšími modely pohybu (tj. bez uvažování reprodukce), kdy základním modelem je model difúze (kapitola 4.1). Dále v kapitole 4.2 popisují vztah mezi empirickou invazní frontou jak je definována v kapitole 3 a její analogií v matematických modelech a zaměřuji se na obecné kvalitativní rysy vlivu různých typů populačního růstu na rychlost jejího postupu. V kapitolách 4.3, 4.4 a 4.5 probírám jednotlivé modely šíření se zvláštní kapitolou o výsledcích na poli modelování šíření v (říčních) sítích. U každého modelu uvádím řešení pro rychlost invazní fronty a shrnuji jeho dosavadní aplikace na reálná data o šíření organismů. Cílem není podat vyčerpávající přehled všech možných modelů, ale naopak vybrat pouze ty základní a z hlediska zaměření této práce, tj. modelování šíření bobrů podél vodních toků, perspektivní.

4.1 Modely pohybu

4.1.1 Tři úrovně popisu

Jak názorně vysvětlují Méndez et al. 2014, jakýkoli náhodný proces, tedy i proces pohybu jedinců v prostoru, lze popsat více alternativními způsoby lišícími se podrobností časového a prostorového rozlišení. Lze tak odlišit makroskopickou úroveň popisu od mezoskopické a mikroskopické, přičemž každá má své výhody i nevýhody. Dále uvádím stručné shrnutí zmíněných tří úrovní popisu, a to na příkladu pohybu jedinců v prostoru. V následující kapitole je koncept demonstrován na základním a nejjednodušším modelu pohybu, tj. na difúzi. Pro detailnější pojednání o zmíněných úrovních popisu s dalšími příklady odkazují na zmíněnou a v tomto směru ojedinělou publikaci Méndez et al. (2014), z níž také tento stručný výtah vychází.

Mikroskopická úroveň

Nejpodrobnější popis pohybu získáme zaměříme-li se na pohyb jednotlivých částic (ačkoli je při teoretickém popisu pohybu zvykem mluvit o částicích, v případě aplikace na pohyb organismů se částicí pochopitelně vždy myslí jedinec). Ideální model by měl být schopen predikovat polohu $\vec{x}(t)$ částice v libovolném čase t , tj. její trajektorii. Pohyb individuální částice je ovšem většinou stěží

možné popsat deterministicky, jelikož nejsou k dispozici hodnoty všech faktorů, které na něj mají vliv. V praxi je proto nutné pohyb částice považovat za náhodný proces, jinými slovy polohu $\vec{x}(t)$ za náhodnou veličinu. (Připomeňme zde, že náhodný proces je množinou náhodných veličin $X(t)$ popisujících stav nějakého systému v čase t .) Namísto predikce přesné polohy částice $\vec{x}(t)$ nezbyvá než se soustředit na její pravděpodobnostní rozdělení $P(\vec{x}(t))$, což je však již spíše makroskopická veličina, popisující stav celého systému. Vynásobíme-li totiž $P(\vec{x}(t))$ počtem jedinců v celé populaci N , obdržíme funkci hustoty populace $n(\vec{x}, t)$. (Zde je zjevně obsažen implicitní předpoklad, že se všechny částice pohybují stejně. Takový předpoklad lze z ekologického hlediska zcela právem napadnout, nicméně je důležité si uvědomit, že individuální proměnlivost je skrytě obsažena v charakteristikách $P(\vec{x}(t))$.)

Nejjednodušším modelem náhodného (ve výše uvedeném smyslu, tj. nedeterministického) pohybu je tzv. *Brownův pohyb* popisující neuspořádaný pohyb mikroskopických částic v kapalném nebo plynném prostředí. Langevin (1908, in Méndez et al. 2014) navrhl pro popis Brownova pohybu vztah

$$m \frac{d\vec{v}}{dt} = -\gamma \vec{v} + \sigma \epsilon(t), \quad (4.1)$$

kde m je hmotnost částice, $\vec{v} = d\vec{x}/dt$ je rychlost částice, γ je koeficient tření, $\epsilon(t)$ je tzv. gaussovský bílý šum (tj. náhodný proces, kde pro libovolné t platí $\epsilon(t) \sim N(0,1)$ a pro libovolné dva časy $t_i, t_j, i \neq j$ jsou $X(t_i), X(t_j)$ nezávislé) a σ je koeficient upravující rozptyl (tj. "velikost") šumu. Rovnice říká, že celková síla působící pohyb částice je součtem záporně vzaté třecí (či správněji odporové) síly a náhodné složky. Tato náhodná složka je většinou interpretována jako vliv náhodných nárazů okolních částic, v kontextu pohybu organismů ji však lze také interpretovat jako výsledek náhodných rozhodnutí změnit směr a rychlost pohybu. Pokud je tření dostatečně velké, můžeme předpokládat $m|d\vec{v}/dt| \ll |-\gamma \vec{v}|$ a po dosazení za rychlost \vec{v} nahradit vztah (4.1) vztahem

$$\frac{d\vec{x}}{dt} = \frac{\sigma}{\gamma} \epsilon(t). \quad (4.2)$$

Tento vztah říká, že při Brownově pohybu je rychlost částice v čase t náhodná veličina s normálním rozdělením, nezávislá na rychlosti v jiných časech. Její velikost je přitom nepřímo úměrná velikosti tření.

Vztahy (4.1) a (4.2) jsou příkladem tzv. stochastických diferenciálních rovnic, jejichž použití je při mikroskopické úrovni popisu typické. Zatímco v případě deterministické diferenciální rovnice by řešením byla funkce $\vec{x}(t)$ popisující trajektorii částice, přítomnost náhodné složky, jejíž konkrétní hodnotu předem neznáme, takové řešení znemožňuje. Není ani Je nicméně možné

- a) rovnici řešit pro konkrétní realizaci šumu (výsledkem je detailní popis trajektorie $\vec{x}(t)$),
- b) integrací rovnice (4.2) obdržet charakteristiky pravděpodobnostního rozdělení $\vec{x}(t)$.

Integrací rovnice (4.2) lze ukázat (viz opět Méndez et al. 2014), že pro střední hodnotu a rozptyl veličin $\vec{x}(t)$ platí $E(\vec{x}(t)) = \vec{x}(0)$ a $D(\vec{x}(t)) = (\sigma^2/\gamma^2)t$. První z uvedených vztahů říká, že střední poloha částice při Brownově pohybu zůstává stejná jako její počáteční poloha. Druhý z uvedených vztahů se v kontextu pohybu částic nazývá *střední kvadratická odchylka polohy* (MSD, *mean square displacement*) a při zavedení veličiny

$$D = \frac{\sigma^2}{2\gamma^2} \quad (4.3)$$

ji lze zapsat jako

$$MSD = 2Dt . \quad (4.4)$$

Tento vztah říká, že střední kvadratická odchylka polohy částice od její počáteční polohy při Brownově pohybu v čase lineárně roste (což lze intuitivně interpretovat tak, že lineárně roste velikost plochy "navštívené" částicí). Koeficient této přímé úměry D se nazývá *difúzní koeficient*.

Mezoskopická úroveň

Při mezoskopické úrovni se popis soustředí na nalezení přímého vztahu mezi pravděpodobnostním rozdělením $P(\vec{x}(t))$, tj. vlastně makroskopickou hustotou populace $n(\vec{x}, t)$, a mikroskopickým popisem pohybu jednotlivých částic. Tento mikroskopický popis pohybu se typicky provádí pomocí tzv. *disperzního jádra* (*dispersal kernel*) $k(\vec{x}, \vec{\xi}, t, \tau)$, což je pravděpodobnostní hustota popisující pravděpodobnost, že se částice nacházející se v čase t na místě $\vec{\xi}$ bude v čase $t + \tau$ nacházet v místě \vec{x} (jde tedy vlastně o podmíněnou pravděpodobnost).

Pomocí disperzního jádra lze vyjádřit vztah pro $n(\vec{x}, t+\tau)$ jako

$$n(\vec{x}, t+\tau) = \int_{R^2} n(\vec{\xi}, t) k(\vec{x}, \vec{\xi}, t, \tau) d\vec{\xi}. \quad (4.5)$$

Tato rovnice říká, že hustota populace v místě \vec{x} a čase $t+\tau$ je dána "sumou" příspěvků ze všech míst v prostoru, přičemž příspěvek z libovolného místa $\vec{\xi}$ je dán součinem lokální hustoty v (nějakém) předchozím čase t a pravděpodobnosti, že se částice během časového intervalu τ z tohoto místa přemístí do místa \vec{x} . Toto násobení pravděpodobností (jak jsme uvedli výše, hustotu populace lze interpretovat jako pravděpodobnost výskytu částice) přitom odpovídá předpokladu, že je pohyb nezávislý na populační hustotě.

Oproti mikroskopickému popisu pohybu pomocí veličin jako je hmotnost částice, její rychlost či síla odporu prostředí (viz rovnici (4.1)) je popis pomocí disperzního jádra značně zjednodušený a odvozený, vyjádřený řečí pravděpodobnosti. Na druhou stranu výše uvedené charakteristiky pohybu částice odvozené z mikroskopického popisu, tj. její střední poloha a střední kvadratická odchylka polohy, jsou vlastně charakteristikami disperzního jádra (*MSD* není nic jiného, než jeho druhý moment). Je tedy možné říct, že jednotlivým mikroskopickým popisům odpovídají různá disperzní jádra, tj. možnost volby jádra zachovává variabilitu možných popisů pohybu. Mezoskopický popis tak v jistém smyslu navazuje tam, kde mikroskopický popis skončil, oproti němu však již neumožňuje realizovat konkrétní trajektorii částice (jako tomu bylo v případě řešení stochastické diferenciální rovnice s konkrétní realizací šumu).

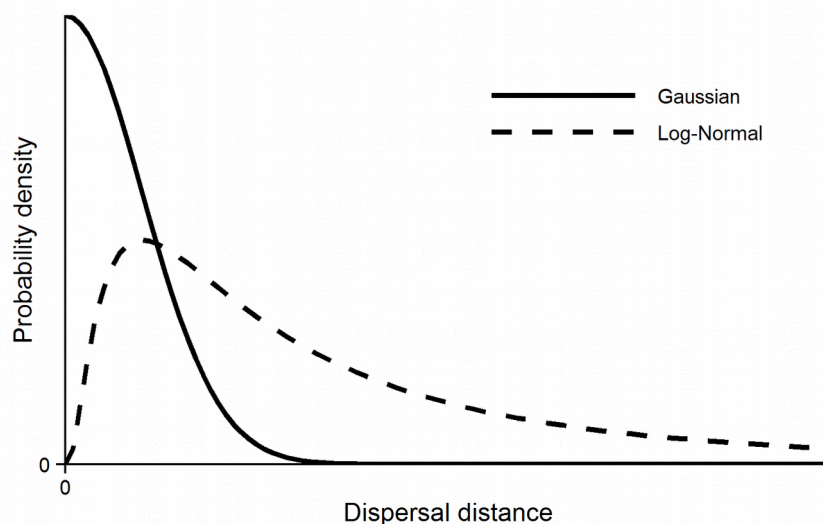
Disperzní jádro v podobě, jak je uvedené ve vztahu (4.5), je zcela obecné, tj. proměnlivé v čase i v prostoru. V praxi se většinou uvažuje jádro ve všech místech prostoru stejné, tj. tzv. homogenní (odpovídá pohybu v homogenním prostředí), dále rotačně symetrické, odpovídající pohybu bez přítomnosti advekce, a dále jádro stacionární, tj. jehož parametry se v čase nemění. Takové jádro lze pro konkrétní hodnotu časového kroku τ zapsat jako

$$k_\tau = k_\tau(\vec{x}), \quad (4.6)$$

tedy jako hustotu pravděpodobnosti, že se částice v časovém kroku τ přesune o vzdálenost odpovídající vzdálenosti bodu \vec{x} od počátku souřadnic. Vzhledem k symetrii se někdy alternativně disperzní jádro definuje jako funkce disperzní vzdálenosti $d = |\vec{x} - \vec{\xi}|$ (viz obrázek 4.1), tj. jako

$$k_{\tau} = k_{\tau}(d). \quad (4.7)$$

Často používaným jádrem je jádro gaussovské, považované za jakýsi základní "nulový model", neboť odpovídá Brownovu pohybu jak byl popsán v kapitole 4.1.1. Dalšími často používanými jádry mohou být jádro negativně mocninné, negativně exponenciální, gama jádro, či jádro logaritmicke-normální (viz obrázek 4.1). Alternativou může být jádro s tzv. "těžkým chvostem" ("*heavy-tailed*" či "*fat-tailed distribution*"), přisuzující větší pravděpodobnosti i relativně delším disperzním vzdálenostem a tedy umožňující modelovat disperzi na větší vzdálenosti (*long-distance dispersal*, viz např. Kot, Lewis & van den Driessche 1996).



Obrázek4.1: Gaussovské a log-normální symetrické disperzní jádro. Zdroj: vlastní.

Makroskopická úroveň

Makroskopický popis je typicky realizován pomocí diferenciálních rovnic popisujících vztah mezi proměnnými charakterizujícími celou populaci. V případě popisu pohybu je klasickým příkladem rovnice vedení tepla neboli rovnice difúze, která má ve dvou dimenzích tvar

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right), \quad (4.8)$$

kde $n = n(\vec{x}, t)$ je hustota populace a $\vec{x} = (x, y)$ je vektor souřadnic polohy. Tato rovnice je makroskopická, neboť nepopisuje pohyb jednotlivých částic, ale dynamiku celé populace, resp. její hustoty. Individuální proměnlivost pohybu částic je zde zcela zredukována do jediného, prostorově i časově konstantního difúzního parametru D .

Výsledkem redukce individuálních charakteristik jednotlivých částic na souhrnné parametry vztahující se k celé populaci je značné zjednodušení celého systému, z čehož vyplývá i relativní snadnost jeho matematické analýzy. Např. rovnice (4.8) má dobře známé analytické řešení v podobě explicitního vztahu pro $n(\vec{x}, t)$

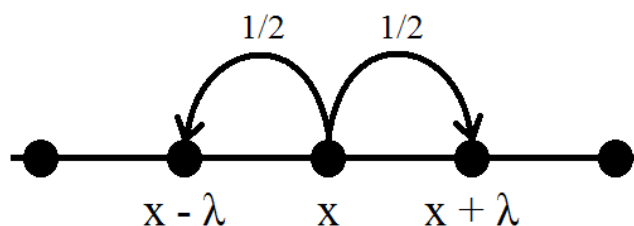
$$n(\vec{x}, t) = \frac{n_0}{4\pi Dt} \exp\left(-\frac{x^2 + y^2}{4Dt}\right), \quad (4.9)$$

kde n_0 je počáteční hustota v čase $t = 0$. Analytická "schůdnost" makroskopických rovnic je zpravidla vykoupena velmi silnými a nerealistickými zjednodušujícími předpoklady ohledně chování jednotlivých částic.

4.1.2 Difúze

Při odvozování rovnice (4.8) lze vycházet z mikro, mezo i makroskopické úrovně popisu. Konkrétně k rovnici (4.8) lze dospět nezávisle z rovnic (4.2) i (4.5), ačkoli zejména v prvním případě za použití značně pokročilého matematického aparátu (viz Méndez et al. 2014). Zde namísto toho uvedu velmi názorné a jednoduché odvození, které zejména s ohledem na ekologické aplikace navrhl (Turchin 1998). Odvození vychází z mikroskopické úrovně, uvažuje však extrémně jednoduchý model pohybu v jednorozměrném diskretním prostoru.

Uvažujme částici, která v daném diskretním časovém kroku může udělat právě jeden pohyb buď doleva nebo doprava, a to vždy právě o jednu prostorovou jednotku (viz Obrázek 4.2).



Obrázek 4.2: Schéma jednorozměrné náhodné procházky.

Pravděpodobnost pohybu na tu či onu stranu je navíc stejná, tj. 1/2 (popsaný model pohybu je nejjednodušší variantou tzv. náhodné procházky). Označíme-li pravděpodobnost výskytu částice v místě x a čase t jako $p(x, t)$, časový krok τ a prostorový krok λ , pak je možné pravděpodobnost výskytu částice v místě x a čase $t + \tau$ vyjádřit jako

$$p(x, t + \tau) = \frac{1}{2} p(x - \lambda, t) + \frac{1}{2} p(x + \lambda, t) \quad (4.10)$$

tj. jako součet pravděpodobností, že částice na místo x dorazila zleva (ta je dána pravděpodobností, že se v čase t nacházela o jeden prostorový krok nalevo od x , násobenou pravděpodobností pohybu vpravo) a pravděpodobností, že tam dorazila zprava (ta je analogicky dána pravděpodobností, že byla v čase t napravo od x , násobenou pravděpodobností pohybu vlevo). Odečtením $p(x, t)$ od rovnice (4.10) a jejím podělením τ dostaneme

$$\frac{p(x, t + \tau) - p(x, t)}{\tau} = \frac{1}{2\tau} [p(x + \lambda, t) - 2p(x, t) + p(x - \lambda, t)].$$

Dále úpravou pravé strany vytknutím 1/2 a rozšířením výrazem λ^2/λ^2 dostaneme

$$\frac{p(x, t + \tau) - p(x, t)}{\tau} = \frac{\lambda^2}{2\tau} \frac{p(x + \lambda, t) - 2p(x, t) + p(x - \lambda, t)}{\lambda^2}. \quad (4.11)$$

Jelikož

$$\frac{\partial p(x, t)}{\partial t} = \lim_{\tau \rightarrow 0} \frac{p(x, t + \tau) - p(x, t)}{\tau}$$

a

$$\frac{\partial^2 p(x, t)}{\partial x^2} = \lim_{\lambda \rightarrow 0} \frac{p(x + \lambda, t) - 2p(x, t) + p(x - \lambda, t)}{\lambda^2},$$

je možné při dostatečně malých τ a λ (v porovnání s celkovým časovým a prostorovým měřítkem) aproximovat diskrétní difference derivacemi a po zavedení

$$D = \frac{\lambda^2}{2\tau} \quad (4.12)$$

psát

$$\frac{\partial p}{\partial t} = D \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} \quad (4.13)$$

což je jednorozměrná verze difúzní rovnice (4.8).

V uvedeném odvození se explicitně přiznává, že difúze je jen spojitou aproximací jinak diskrétní náhodné procházky, přičemž adekvátnost této aproximace stojí a padá s předpokladem "dostatečně malých" τ a λ . Tímto přístupem se Turchin elegantně vyhýbá problémům, ke kterým vede matematicky rigoróznější odvození spočívající v aplikaci limit $\tau \rightarrow 0$ a $\lambda \rightarrow 0$ na rovnici (4.11). Abychom dospěli k rovnici (4.13), je v takovém případě třeba definovat difúzní koeficient jako

$$D = \lim_{\tau \rightarrow 0, \lambda \rightarrow 0} \frac{\lambda^2}{2t}. \quad (4.14)$$

Taková definice má ovšem smysl pouze pokud existuje příslušná limita a je konečná. To nastane, jsou-li τ a λ^2 řádově stejně velké. Tento požadavek přitom nemá jednoznačnou biologickou interpretaci.

Turchin ovšem uvádí ještě další důvody, proč je intuitivní přístup pomocí explicitní aproximace pro ekologické aplikace vhodnější než matematický limitní přechod. Požadavek $\tau \rightarrow 0$ a $\lambda \rightarrow 0$ totiž vede k paradoxním jevům v souvislosti s pohybem individuálních částic. Konkrétně jestliže je D z definice (4.14) konstantní, pak rychlost $v = \lambda/\tau$ částice je při $\tau \rightarrow 0$ a $\lambda \rightarrow 0$ nekonečná, neboť

$$\lim_{\lambda, \tau \rightarrow 0} \frac{\lambda}{\tau} = \lim_{\lambda, \tau \rightarrow 0} \frac{\lambda^2}{\tau \lambda} = D \lim_{\lambda \rightarrow 0} \frac{1}{\lambda} = \infty. \quad (4.15)$$

Dále pokud čas mezi změnami směru částice τ jde k nule, pak v libovolném konečném časovém intervalu vykoná částice nekonečně mnoho otočení. Podobné "podivné" chování může být vhodným způsobem jak popsat Brownův pohyb velmi malých částic, u nichž je v praxi opravdu nemožné určit charakteristickou rychlost a jejichž trajektorie vykazuje fraktální povahu, v případě organismů je ale konečná rychlost pohybu snadno měřitelná a tudíž neslučitelná s předpokladem $\tau, \lambda \rightarrow 0$.

K podobným problémům dospějeme i v případě odvození difúzní rovnice z mezoskopické

rovnice (4.5) (Méndez *et al.* 2014). Přechod k makroskopické úrovni je zde realizován pomocí aproximace funkce (uvažujeme jednorozměrný případ) $n(x, t)$ v bodech (rozuměj v místech a časech) $x, t + \tau$ a $x - \lambda, t$ jejím Taylorovým rozvojem v místě x a čase t . Limitní přechod $\tau, \lambda \rightarrow 0$ pak zajistí vymizení členů vyšších řádů, aby však tento přechod skutečně vedl na rovnici (4.8), je opět třeba předpokládat, že při $\tau, \lambda \rightarrow 0$ zůstává poměr λ^2/τ konečný, tj. že jsou τ a λ^2 řádově stejně velké. (Turchin (1998) tento problém obchází tím, že provádí limitní přechod pouze v čase a odebrání prostorových členů vyšších řádů pojednává opět jako explicitní aproximaci. K difúzi (4.8) tak vede zanedbání všech členů počínaje kubickým, Turchin nicméně diskutuje i použití jemnějších aproximací zahrnující členy řádů vyšších.) Při aplikaci tohoto přístupu má difúzní koeficient podobu

$$D = \frac{1}{2t} \int_{-\infty}^{\infty} \lambda^2 k(\lambda) d\lambda = \frac{MSD}{2\tau} \quad (4.16)$$

Zde je vidět, že při přechodu z mezoskopické úrovně na makroskopickou se veškerá detailní informace o pohybu částic obsažená v disperzním jádře redukuje na pouhý difúzní koeficient, odrážející pouze druhý moment, tj. variabilitu jádra. Z toho mimo jiné plyne, že k difúzní rovnici je možné přejít makroskopickým limitním přechodem z libovolného disperzního jádra (majícího konečný druhý moment).

Pro úplnost uvedme, že difúzní rovnici lze odvodit i čistě na makroskopické úrovni, tj. uvažováním pouze veličin popisujících celou populaci. Pohyb je zde reprezentován fyzikální veličinou zvanou *populační tok*, která je definována jako vektor jehož směr odpovídá směru pohybu částic a velikost množství částic které tímto směrem "projdou" za jednotkový čas jednotkou prostoru. Dále se předpokládá, že tok se řídí tzv. *Fickovým zákonem*, který říká, že velikost toku odpovídá velikosti gradientu populační hustoty v příslušném směru. Z těchto předpokladů lze dospět (přesné odvození viz např. zde opakovaně citované knihy Turchin (1998) a Méndez *et al.* (2014)) k rovnici tzv. Fickovské difúze, která se od difúze (4.8) liší uvažováním prostorově proměnlivého difúzního koeficientu. Při uvažování prostorově konstantního difúzního koeficientu pak oba modely splývají.

4.1.3 Ostatní modely

Následující popis alternativních modelů k modelu difúznímu opět vychází z knihy Méndez et al. (2014), proto na ni nebudu v textu explicitně odkazovat.

Telegrafní model

Model pohybu částic skrytý za rovnicí difúze, tj. Brownův pohyb, předpokládá, že směr pohybu částice v daném čase je zcela nezávislý na její předchozí trajektorii. Důsledkem tohoto předpokladu jsou výše uvedené proti-intuitivní vlastnosti jako nekonečná rychlost částic a nekonečné množství "otoček" během jednotky času. Částice tak vykazuje zcela chaotický, impulsivní pohyb. V případě molekul jde o pohyb zcela určený srážkami s okolními molekulami, kdy reakce částice na vnější impuls je okamžitá bez jakékoli snahy částice setrvat v dosavadním směru pohybu (viz zanedbání $m|d\vec{v}/dt|$ ve vztahu (4.1); z makroskopického pohledu tomu odpovídá Fickův zákon, v němž je tok částic okamžitě určován gradientem populační hustoty). Alternativou je uvažování pohybu s určitou mírou zpoždění mezi impulzem a změnou směru. Takový model vede na časovou autokorelaci směrů pohybu, tj. částice má snahu po jistý čas setrvávat v dosavadním pohybu. Označíme-li dobu zpoždění reakce τ (představuje míru autokorelace pohybu), pak má tento model (v jednorozměrném případě) podobu

$$\tau \frac{\partial^2 n}{\partial t^2} + \frac{\partial n}{\partial t} = D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2}. \quad (4.17)$$

Jedná se tedy o difúzní rovnici s přidaným členem s druhou časovou derivací. Je-li doba zpoždění velmi malá vzhledem k časovému měřítku v němž je pohyb popisován, pak je tento člen v porovnání s ostatními zanedbatelný a výsledné chování systému přechází v difúzi. Model nicméně netrpí nepříjemnými vlastnostmi, jakými trpí difúzi, konkrétně předpokládá konečnou rychlost částic a díky tomu vede na populační hustotu rozloženou v konečné ploše.

Obecná Markovská disperze

Tento model vychází z mikroskopického popisu pohybu pomocí náhodné procházky se spojitým časem, tj. procesu, kde částice vykonává diskrétní "skoky", přičemž jak jejich délka tak čas mezi nimi jsou spojitě náhodné veličiny. Budeme-li předpokládat, že proces pohybu je Markovský, pak délka skoku v určitém čase stejně jako čas mezi dvěma skoky jsou nezávislé na délkách a časech v

minulosti, tj. pravděpodobnostní popis vzdáleností a časů lze oddělit, délky skoků reprezentovat stacionárním disperzním jádrem (4.6) a čas mezi skoky konstantní intenzitou výskytu skoků λ . Model má pak v jednorozměrném případě podobu

$$\frac{\partial n(x,t)}{\partial t} = -\lambda n(x,t) + \lambda \int_{-\infty}^{\infty} n(x-\xi, t) k(\xi) d\xi. \quad (4.18)$$

Poznamenejme, že model je makroskopický z hlediska času, ale mezoskopický z hlediska prostoru. Odvození z nekorelované (tj. Markovské) náhodné procházky z něj navíc činí mezoskopickou analogii difúze, s tím rozdílem, že díky mezoskopickému popisu není pohyb popsán pouze difúzním koeficientem, ale celým disperzním jádrem, což umožňuje explicitně modelovat vliv různých jader na výslednou podobu funkce $n(x, t)$. Navíc to, že model uvažuje makroskopickou limitu pouze v čase a nikoli v prostoru, znamená, že pohyb zůstává reprezentován jako sled vzájemně oddělených disperzních událostí, popsáných intenzitou jejich výskytu. To velmi dobře odpovídá povaze reálného pohybu řady organismů.

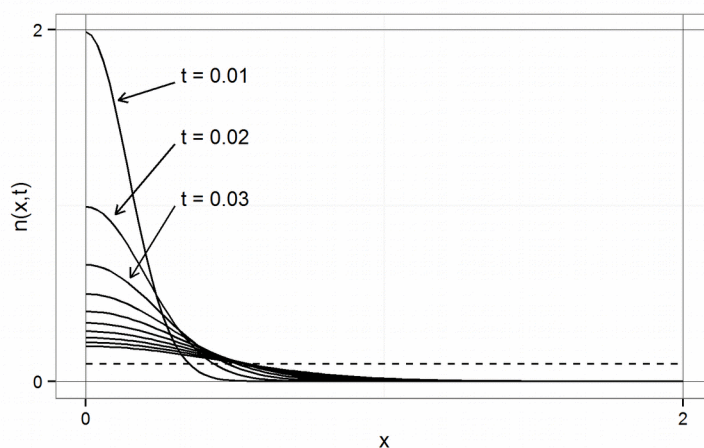
Uvedený výčet samozřejmě paletu možných přístupů k modelování pohybu nevyčerpává, uvádí pouze modely důležité v kontextu praktické části této dizertační práce. Pro přehled dalších modelů zahrnujících např. chemotaxi, difúzi s atrakcí a inhibicí mezi částicemi či přerušovanou difúzi odkazují opět na knihu Méndeze a jeho spolupracovníků (Méendez *et al.* 2014).

4.2 Invazní fronty

V kapitole 3 byla invazní fronta definována jako rozhraní mezi již invadovaným a ještě neinvadovaným územím. Z pohledu matematických modelů tomu odpovídá rozhraní mezi oblastí, kde $n(\vec{x}, t) > 0$ a oblastí, kde $n(\vec{x}, t) = 0$. Podobná definice ovšem naráží na problém, že některé modely (typicky modely založené na difúzi) predikují sice velmi malou, přesto ale kladnou hustotu pro libovolně vzdálený bod v prostoru (viz např. gaussovské řešení 4.21). V praxi je tedy výhodnější definovat invazní frontu jako rozhraní mezi oblastí, kde je $n(\vec{x}, t) \geq n_{krit}$ a oblastí, v níž $n(\vec{x}, t) < n_{krit}$, kde n_{krit} je zvolená kritická prahová hodnota hustoty (odpovídající hustotě, pod kterou již populace není prakticky zaznamenatelná). Rychlost fronty je pak definována jako rychlost pohybu tohoto rozhraní podél směru kolmého na rozhraní a směřujícího do oblasti $n(\vec{x}, t) < n_{krit}$.

Analytické vyšetřování pohybu fronty je z matematického hlediska značně složité a je nad rámec této práce (i matematické schopnosti jejího autora), pro stručný nástin odkazují na knihu Méndez et al. (2014). Zde se omezím na shora uvedené spíše intuitivní pochopení pojmu a jeho demonstraci na příkladu reakčně difúzního modelu (viz 4.19) inspirovanou knihou Shigesada a Kawasaki 1997.

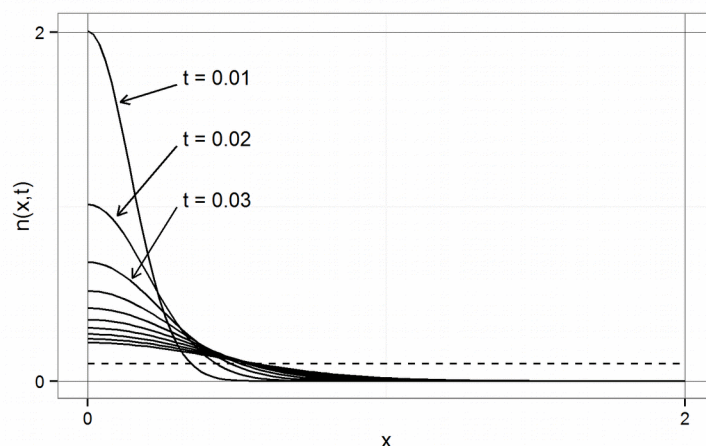
Obrázek 4.3 znázorňuje časový vývoj rozložení populační hustoty při pohybu jednorozměrnou difúzí, tj. jednorozměrnou verzi rovnice (4.9) pro různé časy od 0 do 1 (případně jej lze chápat jako vertikální rovinný řez dvourozměrným řešením, což je pro pochopení pojmu invazní fronty ještě názornější). Předpokládáme-li, že na začátku byla populace shromážděná v počátku, pak s přibývajícím časem se gaussovské rozložení stále více "zplošťuje", populace se "přelévá" (tj. expanduje) do stále větší vzdálenosti, ovšem její lokální hustota v každém bodě postupně klesá. V případě neomezeného prostoru tak bude postupně klesat až pod úroveň n_{krit} , tj. až zcela vymizí. Jinými slovy, uvažujeme-li pouze čistě difúzní pohyb, aniž by docházelo k rozmnožování jedinců, žádná invazní fronta se nevytváří.



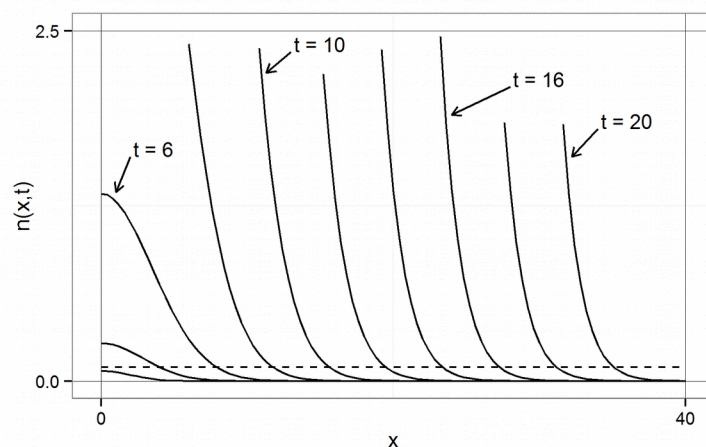
Obrázek 4.3: Řešení difúzní rovnice pro $t = 0,01$ až 1.

Pokud k difúznímu pohybu přidáme tzv. reakční člen, tj. budeme uvažovat rozmnožování jedinců, pak bude-li populační růst dostatečně rychlý, může se stát, že "rozptylování" jedinců do stále větší vzdálenosti vykompenzuje, takže se současně lokální hustota udrží na úrovni $n(\vec{x}, t) \geq n_{krit}$. Difúze ovšem bude stále pokračovat, což znamená, že se rozhraní mezi $n(\vec{x}, t) \geq n_{krit}$ a $n(\vec{x}, t) < n_{krit}$ bude vzdalovat, tj. vytvoří se postupující fronta. Na obrázcích 4.4 a 4.5 je vidět

časový průběh hustoty pro jednorozměrnou verzi tzv. Skellamova reakčně difúzního modelu (4.20), tj. difúzního pohybu doplněného exponenciálním populačním růstem (přerušovaná čára reprezentuje n_{krit}). Z porovnání obrázků je navíc zřejmé, že invazní fronta se vytváří postupně. Zobrazíme-li vývoj do času $t=1$ (obrázek 4.4), je časový vývoj prakticky shodný s čistou difúzí. Prodloužíme-li čas vývoje systému až do $t=20$ (obrázek 4.5), je vznik fronty již patrný. Obrázek 4.6 znázorňuje vytvoření invazní fronty u tzv. Fisherova modelu, tj. difúzního modelu s logistickou růstovou funkcí (rovnice (4.22)).



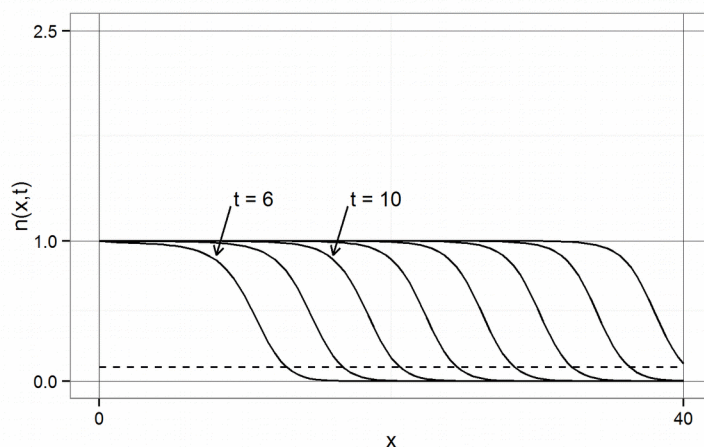
Obrázek 4.4: Skellamův, tj. reakčně difúzní model s exponenciálním růstem pro časy $t = 0,01$ až 1.



Obrázek 4.5: Skellamův, tj. reakčně difúzní model s exponenciálním růstem pro časy $t = 2$ až 20.

Uvedený, krajně zjednodušený výklad pojmu invazní fronty demonstruje, že vznik invazní fronty je dán zahrnutím populačního růstu do modelu šíření. Z toho ovšem také plyne (viz Méndez

et al. 2014), že konkrétní podoba růstové funkce a zejména podoba její nelineární závislosti na hustotě má na chování invazní fronty zásadní vliv. To se týká zejména růstové dynamiky s tzv. Alleeho efektem (viz dále u jednotlivých modelů).



Obrázek 4.6: Fisherův model, tj. reakčně difúzní model s logistickým růstem pro časy $t = 6$ až 10 .

4.3 Makroskopické modely šíření

Makroskopické modely mají typicky podobu parciálních diferenciálních rovnic popisujících dynamiku proměnných vztahujících se k celé populaci. Na tyto populační proměnné je v nich redukována informace o chování jednotlivých částic, což je možné zpravidla jen za cenu značných zjednodušujících předpokladů ohledně tohoto individuálního chování. Makroskopické modely většinou vznikají kombinací makroskopického popisu pohybu - typicky např. difúze - a makroskopického popisu reprodukce, tj. diferenciální rovnice popisující populační dynamiku. Často bývá tato kombinace realizována aditivně, tj. příslušný člen reprezentující v parciální diferenciální rovnici populační dynamiku je jednoduše přidán (tj. přičten) k rovnici pohybu. Tento aditivní princip v sobě ve skutečnosti skrývá předpoklad, že reprodukce a disperze jsou vzájemně neprovázané a že všechny komponenty modelu jsou Markovské (Méndez *et al.* 2014). Typickým příkladem takového modelu je dále uvedený reakčně difúzní model.

4.3.1 Reakčně difúzní model

Nejjednodušší model šíření populace v prostoru lze obdržet prostým rozšířením rovnice difúze o reakční člen popisující reprodukci. Výsledkem je tzv. reakčně difúzní model, který má ve dvou dimenzích tvar (viz např. Shigesada and Kawasaki 1997)

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right) + f(n), \quad (4.19)$$

kde $n(\vec{x}, t)$ je populační hustota v místě $\vec{x} = (x, y)$ a v čase t , $f(n)$ je funkce popisující populační růst (tj. reakční člen) a D je tzv. difúzní koeficient. První člen na pravé straně tak reprezentuje disperzi jakožto difúzi, druhý populační dynamiku, přičemž populační růstu může být závislý na hustotě.

V modelu (4.19) je za $f(n)$ třeba dosadit konkrétní vztah pro populační růst. Pokud dosadíme $f(n) = rn$, tj. budeme uvažovat konstantní rychlost růstu populace (což odpovídá exponenciálnímu populačnímu modelu kde r je tzv. vnitřní rychlost růstu populace), je výsledkem model

$$0 \frac{\partial n}{\partial t} = rn + D \left(\frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right). \quad (4.20)$$

Tuto rovnici navrhl a řešil ve své pionýrské práci Skellam (1951). Jejím řešením (za počáteční podmínky šíření z jednoho bodu) je gaussovský tvar populační hustoty n v čase t

$$n(\vec{x}, t) = \frac{n_0}{4\pi Dt} \exp\left(rt - \frac{|\vec{x}|^2}{4Dt} \right), \quad (4.21)$$

kde n_0 je počáteční hustota v bodě počátku šíření a $|\vec{x}|$ je norma vektoru \vec{x} (tj. jeho vzdálenost od počátku šíření). Porovnáme-li toto řešení s řešením prosté difúze, je vidět, že (4.21) se od (4.9) liší členem rt v exponentu. Tento člen je při rostoucí populaci kladný a jedná se tak o zmíněný kompezační vliv populačního růstu na pokles populační hustoty způsobený difúzí (viz předchozí kapitolu).

Pokud budeme uvažovat hustotně závislý logistický populační růst, tj. dosadíme $f(n) = rn(1 - n/K)$, kde r je opět vnitřní rychlost růstu populace a K je tzv. únosnost prostředí (carrying capacity), přejde rovnice (4.19) v rovnici

$$\frac{\partial n}{\partial t} = rn \left(1 - \frac{n}{K} \right) + D \left(\frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right), \quad (4.22)$$

kterou pro jednorozměrný případ odvodil Fisher (1937) při studiu šíření genetických mutací v populaci obývajícím lineární habitat.

Pozoruhodným výsledkem prací obou těchto autorů je fakt, že oba modely (4.20) i (4.22) vedou ke stejnému výsledku v podobě asymptotické konstantní rychlosti šíření radiální invazní fronty, tj. k lineárnímu růstu poloměru obsazeného území v čase. Konkrétně označíme-li tuto rychlost c , pak

$$c = 2\sqrt{rD}. \quad (4.23)$$

Fakt, že tento výsledek není závislý na tom, zda se populace rozmnožuje exponenciálně či logisticky, je možné vysvětlit tím, že rychlost šíření je ovlivněna především růstem populace na okraji obsazeného území, tj. v oblasti s nízkou populační hustotou, kde se vliv omezené únosnosti prostředí dosud neprojevuje.

Již klasickým příkladem empirického potvrzení tohoto výsledku je lineární růst poloměru obsazené plochy v čase u šíření původně severoamerických ondatr pižmových (*Ondatra zibethicus*) (Skellam 1951), vypuštěných v počtu několika kusů v roce 1905 v zámeckém parku na Dobříši a dnes rozšířených prakticky v celé Evropě a velké části Asie (Skyriene & Paulauskas 2013).

Ve skutečnosti se uvedený výsledek konstantní rychlosti invazní fronty dá zobecnit na model (1) (Shigesada & Kawasaki 1997). Konkrétně pokud jsou splněny předpoklady

- 1) časově i prostorově konstantního difúzního koeficientu D ,
- 2) počáteční populační hustoty $n(\vec{x}, 0)$ distribuované v nějaké konečné ploše (namísto bodového zdroje),
- 3) kladné rychlosti růstu pro $n \in [0, K)$, kde K je konstanta pro kterou $f(K) = 0$ a
- 4) $df/dn \leq 0$ pro všechna $n \geq 0$,

pak je asymptotická rychlost invazní fronty $c = 2\sqrt{f'(0)D}$, kde $f'(n) = df(n)/dn$. Předpoklady 3) a 4) jsou typicky splněné právě v případě logistického růstu, kde K je únosnost prostředí. Předpoklad 4) přitom znamená, že při případné závislosti rychlosti růstu na hustotě tato rychlost s rostoucí hustotou klesá. Typickým porušením tohoto předpokladu (a tím i konstantní rychlosti šíření) je Alleeho efekt, při němž v počáteční fázi populačního růstu rychlost s hustotou roste.

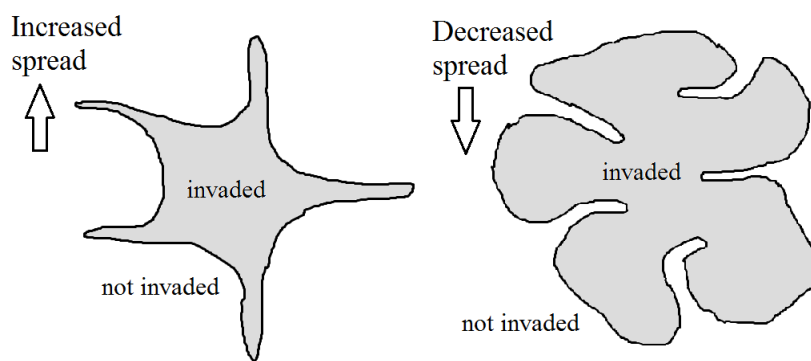
Výhodou modelu (4.19) resp. výsledného vztahu (4.23) je skutečnost, že jeho parametry mají jasnou biologickou interpretaci a jsou odhadnutelné z dat o populační dynamice a disperzi organismu (viz kapitolu Chyba: zdroj odkazu nenalezen). Většina studií aplikujících tento model na reálná data zjistila u některých druhů až překvapivou shodu předpovědí modelu s pozorováním (Skellam 1951; Lubina & Levin 1988; Andow *et al.* 1990; van den Bosch, Metz & Diekmann 1990; van den Bosch, Hengeveld & Metz 1992; Grosholz 1996; Shigesada & Kawasaki 1997), u jiných se však naopak předpovědi od skutečnosti značně lišily, přičemž většinou model skutečnou rychlost výrazně podhodnocoval (Skellam 1951; Andow *et al.* 1990; Liebholt *et al.* 1992). To je dáváno do souvislosti se značným zjednodušením, kterého se oproti reálným procesům reakčně difúzní modely typu (4.19) vedoucí k řešení (4.23) dopouštějí. Tato zjednodušení lze formulovat v podobě implicitních i explicitních předpokladů o populační dynamice a disperzi obsažených ve formulaci modelu:

- 1) populační dynamika nepřipouští $df/dn > 0$, tj. např. Alleeho efekt,
- 2) reprodukce a úmrtnost se předpokládá nezávislá na věku (tj. konstantní během celého života jedince),
- 3) reprodukce a úmrtnost se předpokládá ve všech místech prostoru stejná, resp. závislá pouze na populační hustotě a nikoli např. na faktorech prostředí (předpoklad homogenního prostředí),
- 4) disperze je aproximována náhodnou procházkou sestávající z velkého množství malých a zcela náhodných kroků (tzv. Brownovým pohybem),
- 5) disperze není závislá na věku, tj. jedinec se pohybuje během celého života,
- 6) disperze není závislá na populační hustotě,
- 7) disperze není závislá na variabilitě prostředí (resp. opět předpoklad homogenního prostředí).

Vliv Alleeho efektu na chování modelu (4.19) zkoumali Lewis a Kareiva (1993). V populační dynamice tzv. silná varianta tohoto efektu znamená existenci prahové populační hustoty, pod níž

není populace schopna růst (tj. stagnuje či vymírá). Matematicky lze silný Alleho efekt lze reprezentovat kubickou růstovou funkcí ve tvaru $f(n) = r(n/A - 1)(1 - n/K)$, A je kritická hustota potřebná k růstu populace. Zavedením členu $(n/A - 1)$ totiž zjevně pro $n < A$ platí $f(n) < 0$, pro $n = A$ platí $f(n) = 0$ a pro $n > A$ je $f(n) > 0$. Uvedení autoři ve své studii ukázali, že nutná podmínka pro vznik invazní fronty je $A < K/2$, tj. kritická hustota (která je vlastně mírou síly Alleho efektu) musí být menší než polovina maximální možné hustoty dané kapacitou prostředí. Rychlost fronty je přitom v porovnání z rychlostí bez Alleho efektu nižší, navíc velmi prudce klesá se zvyšující se kritickou hustotou. Je-li naopak kritická hustota větší než polovina kapacity prostředí, vzniká tzv. *vymírací fronta* (*extinction front*, viz též Méndez et al. 2014), tj. populace se z dosud obsazeného území postupně stahuje až do úplného vymření. Alleho efekt může také výrazně zpomalovat proces ustavení fronty s konstantní rychlostí, tj. na začátku může být šíření po relativně dlouhou dobu velmi pomalé a jen pozvolna se zrychlující směrem k asymptotické konstantní rychlosti. Tento scénář šíření přitom na reálných populacích pozoroval Okubo (1988, in Lewis & Kareiva 1993).

Další, o poznání složitější efekty vystupují do popředí uvažujeme-li šíření do dvourozměrného prostoru (Lewis & Kareiva 1993). K vytvoření invazní fronty zde totiž nestačí, aby $A < K/2$ a $n > A$, ale navíc musí populace touto hustotou obsadit dostatečně velké počáteční území, jinak populační růst nestačí vykompenzovat ztrátu způsobenou disperzí. Jak velká tato kritická oblast je přitom není snadné určit, neboť to závisí nejen na velikosti, ale i na geometrickém tvaru obsazeného území, resp. na tvaru jeho hranice. Numerickou analýzou modelu pro různé počáteční podmínky autoři zjistili, že je-li tvar obsazeného území takový, že sestává spíše z ostrých výběžků do neobsazeného území, rychlost fronty je zpomalena. Je-li naopak tvar takový, že do obsazeného území zasahují ostré výběžky neobsazeného území, šíření se výrazně zrychluje (viz schematické znázornění na obrázku 4.7).



Obrázek 4.7: Schematické znázornění vlivu Alleho efektu na rychlost šíření invazní fronty v reakčně difúzním modelu.

4.3.2 Reakčně telegrafní model

Zahrnutím populační dynamiky do telegrafního modelu (4.17) vznikne tzv. reakčně telegrafní model, který v kontextu ekologického modelování navrhla Holmes (1993). Model nelze odvodit prostým přidáním reakčního členu, jako tomu bylo v případě reakčně-difúzního modelu, neboť výsledná rovnice postrádá mikroskopickou interpretaci. Lze jej však odvodit např. z mikroskopické úrovně uvažováním korelované náhodné procházky (viz Holmes 1993; Méndez et al. 2014). Jeho výsledná podoba pro jednorozměrný případ je

$$\tau \frac{\partial^2 n}{\partial t^2} + \frac{\partial n}{\partial t} - \tau \frac{df(n)}{dn} \frac{\partial n}{\partial t} = D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + f(n). \quad (4.24)$$

(Uvedená podoba rovnice používá poněkud jinou parametrizaci, než jakou použila Holmes. Ta místo parametru τ použila rychlost pohybu částice a intenzitu změn směru pohybu. Obě parametrizace jsou nicméně ekvivalentní. Zde se držím parametrizace uvedené v Méndez et al. (2014) a Méndez et al. (2010).) Holmes při uvažování logistické růstové funkce odvodila také vzorec pro rychlost invazní fronty. Ten má (opět v parametrizaci pomocí τ) podobu

$$v = \begin{cases} \frac{2\sqrt{rD}}{1+r\tau}, & \text{pro } r\tau < 1 \\ \sqrt{\frac{D}{\tau}}, & \text{pro } r\tau > 1 \end{cases}. \quad (4.25)$$

Ze vzorce pro $r\tau < 1$ je na první pohled vidět vztah mezi rychlostí telegrafní a difúzní fronty (viz vzorec (4.23)). Telegrafní fronta je vždy pomalejší než fronta difúzní, což dobře odpovídá očekávání vzhledem k zavedení korelace do základního modelu pohybu a tím vzniku konečné rychlosti částic. Stejně tak není překvapivé, že velikost zpoždění telegrafní fronty oproti difúzní je dána charakteristickou dobou zpoždění pohybu τ . Vzhledem k $r\tau < 1$ není však rychlost difúzní fronty nikdy víc jak dvojnásobná oproti frontě telegrafní.

Kritérium $r\tau < 1$ lze interpretovat jako poměr mezi časovým měřítkem pohybu a časovým měřítkem reprodukce. Vnitřní rychlost růstu r je totiž definována jako počet nových jedinců vyprodukovaných za jednotku času vztažený na jednoho jedince. Její převrácenou hodnotu $1/r$ lze

tak interpretovat jako čas, který průměrný jedinec potřebuje k vyprodukování jednoho nového jedince, tj. jako časové měřítko reprodukce. Parametr τ má zase přímý vztah k průměrné době mezi dvěma změnami směru pohybu (označíme-li λ intenzitu změn pohybu, tj. jejich průměrné množství na jednotku času, pak $\tau = 1/(2\lambda)$). Kritérium $r\tau < 1$ pak znamená požadavek, aby relativní rychlost změn populační hustoty nebyla větší než relativní rychlost změn pohybu.

Jak je vidět ze vztahu (4.23), pro difúzní frontu platí, že její rychlost neomezeně roste s rostoucím r , tj. čím rychleji populace roste, tím rychleji se šíří. Tento vztah není ničím omezen, což opět koresponduje s teoreticky nekonečnou rychlostí částic. Na druhou stranu ze vztahu (4.25) plyne, že v telegrafním modelu je závislost rychlosti fronty na r shora omezená, neboť pro $r\tau > 1$ již na něm nezávisí vůbec. Vzorec $\sqrt{D/\tau}$ není navíc nic jiného než rychlost pohybu individuální částice (Holmes 1993). To znamená, že rychlost fronty v telegrafním modelu je shora omezena konečnou rychlostí individuálních částic, což odpovídá očekávání. V případě $r\tau > 1$, tj. pro organismy rychle se rozmnožující avšak se silně korelovaným (tj. usměrněným) pohybem, může být rozdíl rychlostí difúzního a telegrafního modelu velký a není v principu ničím omezen.

Holmes v uvedené práci rozdíl v predikcích obou modelů porovnal na reálných datech o šíření bělásky zelného (*Pieris rapae*), bekyně velkohlavé (*Lymantria dispar*), špačka obecného (*Sturnus vulgaris*), hrdličky zahradní (*Streptopelia decaocto*), moru (*Yersinia pestis*) a vztekliny, tj. na škále organismů pokrývající značný rozsah parametrů τ i r . U všech těchto organismů nebyl rozdíl v rychlostech difúzní a telegrafní fronty větší než 8%. To vedlo autorku k závěru, že pro většinu praktických aplikací je krajně zjednodušený difúzní model naprosto dostačující, přičemž tento závěr od ní přejala řada dalších autorů často autoritativních textů či učebnic (Shigesada & Kawasaki 1997; Turchin 1998). Turchin ve své knize považuje případ $r\tau > 1$ doslova za "biologicky nepřilíš zajímavý", jelikož podle něj je rychlost behaviorálních změn řídicích individuální pohyb řádově nesrovnatelně vyšší než populační změny spojené s reprodukcí. Že se v tomto ohledu mýlí a opomíjí řadu druhů zejména větších savců ale i ptáků, u nichž vysoce směrovaná disperze probíhá na srovnatelné časové škále jako reprodukce, často pouze jednou za život jedince, přičemž reprodukce probíhající někdy po celý dospělý život může i silně dominovat, potvrdili Méndez et al. (2010). Ti pomocí telegrafního modelu až překvapivě přesně popsali rychlost šíření neolitických zemědělců z Předního východu přes Evropu doložené archeologickými záznamy a revidovali i zmíněnou analýzu šíření hrdličky zahradní. V obou případech dospěli k jednoznačnému závěru, že telegrafní model vede k mnohem realističtějším předpovědím než model difúzní.

Přes o poznání realističtější předpoklady ohledně pohybu jedinců v porovnání s difúzí zůstává telegrafní model modelem makroskopickým, tj. především redukuje rozdělení disperzních vzdáleností na jejich druhý moment, tj. difúzní koeficient.

4.4 Mezoskopické modely šíření

Mezoskopické modely šíření používají k reprezentaci pohybu disperzní jádro neboli kompletní pravděpodobnostní rozdělení disperzních vzdáleností. Díky tomu disponují mnohem větší variabilitou v možnostech popisu pohybu jedinců a nezávisí tolik na zjednodušujících předpokladech jako modely makroskopické. Zásadním výsledkem studia těchto modelů je právě vliv různých tvarů jádra na rychlost invazní fronty.

4.4.1 Integro-diferenční model

Mezoskopické modely s diskretním časem neboli tzv. *integro-diferenční modely* uvedli do ekologického modelování Kot a Schaffer (1986). Tyto modely kombinují diskretní model populačního růstu (tj. model vhodný zejména pro organismy s nepřekrývajícími se generacemi) s disperzí explicitně popsanou disperzním jádrem. Přehled vývoje tohoto typu modelů lze nalézt v práci autorů Neubert & Parker (2004), z nichž také přebírám formulaci základního modelu v jednorozměrné verzi.

Model předpokládá jedince s oddělenými fázemi reprodukce a disperze, přičemž čas běží diskretně, tj. v oddělených časových krocích. V každém kroku se jedinec nejprve rozmnoží a následně se jeho potomci přemístí a usadí. V dalším kroku se tito potomci rozmnoží a jejich potomci se opět přemístí a usadí atd. Diskretní reprodukce je popsána diferenční rovnicí $n(x, t+1) = f[n(x, t)]$ vyjadřující závislost populační hustoty (v daném místě x) v časovém kroku $t+1$ na hustotě (v témže místě x) v čase t . Jak již bylo zmíněno, disperze je popsána explicitně pomocí disperzního jádra $k(x, y)$, definovaného obecně jako hustota pravděpodobnosti výsledné polohy x jedince dispergujícího z místa y . Budeme-li předpokládat homogenní prostředí, pak je jádro funkcí pouze relativní polohy x a y , tj. $k(x, y) = k(x - y)$. Hustotu jedinců, kteří se v časovém kroku mezi t a $t+1$ přesunuli z místa y do místa x lze pak vyjádřit jako $k(x, y)f[n(y, t)]$ (tj. jedná se o příspěvek k celkové hustotě v místě x v čase $t+1$ od jedinců z místa y). Celkovou hustotu

v místě x v čase $t+1$ lze pak vyjádřit integro-diferenční rovnicí ve tvaru

$$n(x, t+1) = \int_{-\infty}^{\infty} k(x-y) f[n(y, t)] dy. \quad (4.26)$$

Při řešení obecného chování modelu (4.26) se zpravidla uvažuje některá forma časově diskrétního hustotně závislého populačního růstu s vnitřní rychlostí růstu r a únosností prostředí K , tj. buď logistická diferenční rovnice $n(t+1) = (1+r)n(t) - [n(t)]^2 r/K$ či Rickerova rovnice $n(t+1) = n(t) \exp[r(1 - n(t)/K)]$ (Kot & Schaffer 1986; Andersen 1991). Zajímavým výsledkem je lokální časová i prostorová dynamika modelu. Jak ukázal Andersen (1991) numerickou analýzou několika modelů navržených pro popis šíření jednoletých rostlin, při rostoucím parametru r přechází lokální chování modelu od stabilizované populační hustoty přes cyklické chování až k deterministickému chaosu. Podobné komplexní chování logistické verze modelu (4.26) bylo potvrzeno i na případové studii šíření bzučivek *Chrysomia albiceps* v jižní Africe (Coutinho, Godoy & Kraenkel 2012), a to v čase (na pevně daném místě) i v prostoru (v pevně daném čase). Toto chování není příliš překvapivé, neboť odráží analogickou dynamiku dobře popsanou u diskrétních modelů bez časové složky (May 1976). Co je možná překvapivější je skutečnost, že navzdory této komplexní lokální dynamice má hustotně závislá varianta modelu (4.26) za dosti obecných předpokladů opět řešení v podobě invazní fronty šířící se konstantní rychlostí (Kot *et al.* 1996; Neubert & Caswell 2000; Neubert & Parker 2004). Konkrétně pokud platí, že

- 1) $f(n)$ monotónně klesá s rostoucím n (tj. není přítomen Alleeho efekt),
- 2) populace roste i v nízkých počátečních hustotách (tj. formálně platí $f'(0) > 1$, což, jak se lze snadno přesvědčit, v typickém případě logistické i Rickerovy rovnice znamená snadno splněnou podmínku $r > 0$) a
- 3) disperzní jádro je tzv. exponenciálně omezené, tj. jeho „konce“ směrem od středu jádra klesají tak rychle, že je možné je shora omezit exponenciální funkcí,

pak asymptotická rychlost invazní fronty je

$$c = \min_{s>0} \frac{1}{s} \ln[f'(0) M(s)], \quad (4.27)$$

kde $M(s)$ je tzv. *momentová vytvořující funkce* disperzního jádra definovaná v tomto případě jako

$M(s) = \int_0^{\infty} k(x) e^{sx} dx$ (tj. jedná se o Laplaceovu transformaci disperzního jádra).¹ Ze vztahu (4.27) je vidět, že rychlost závisí jednak na tvaru jádra (popsán momentovou vytvořující funkcí) a jednak na rychlosti populačního růstu v počáteční fázi $f'(0)$, tj. vlastně na r . Z toho vyplývá, že výsledek není závislý na konkrétní podobě hustotní závislosti populačního růstu a je stejný i pro lineární model (tj. pro geometrický růst).

Vliv různých jader na rychlost šíření, včetně jader nespĺňujících podmínku 3), zkoumali Kot et al. (1996). Jejich práce byla motivována skutečností, že ačkoli většina praktických studií pracuje s gaussovským či alespoň exponenciálně omezeným jádrem (viz podmínku 3)), skutečná empirická i mechanisticky odvozená disperzní jádra mají tento tvar jen zřídka. Jedním z mála jader umožňujících analytické řešení rovnice (4.26) je nicméně právě jádro gaussovské, které vede k řešení (4.23), přičemž model se celkově chová v podstatě identicky jako příslušný reakčně difúzní model. Při dosazení jiného jádra splňujícího podmínku 3) byly výsledné rychlosti, získané numerickým řešením vztahu (4.26), sice konstantní, ale značně odlišné. Podstatně jiné chování, s výslednou rychlostí rostoucí v čase, vykazovaly modely s jádry nespĺňujícími podmínku 3). V praxi se jedná o tzv. "fat-tailed" jádra, neboli jádra s „těžkými konci“, které přisuzují relativně velkou pravděpodobnost i dálkové disperzi (viz zmínku v kapitole 4.1.1). Základním výsledkem je, že jádra, která nejsou exponenciálně omezená, vedou na nikoli konstantní, ale zvyšující se rychlost invazní fronty.

Stejní autoři (Kot et al. 1996) také analyzovali variantu modelu (4.26) se zahrnutím Alleeho efektu pomocí po částech linearizované rychlostní funkce a zavedením tzv. Alleeho prahové hodnoty populační hustoty, nad níž je populace schopna růst. Pokud byla tato prahová hodnota příliš vysoká, invaze vždy skončila, tj. invazní fronta se obrátila směrem do středu. Při nižších hodnotách kritické hustoty však invaze probíhala, přičemž v případě modelu s konstantní rychlostí fronty byla tato rychlost snížena (až potud se jedná o analogický výsledek jako v případě reakčně difúzního modelu, viz Lewis & Kareiva 1993) a v případě modelu s rostoucí rychlostí fronty byla tato rychlost změněna na konstantní (z toho autoři v diskusi vyvozují problematičnost interpretace konstantních rychlostí pozorovaných u reálných populací, neboť není jisté, zda jsou výsledkem difúze či dálkové disperze v kombinaci s Alleeho efektem). Výsledky na případové studii potvrdili Veit a Lewis

¹ Momentová vytvořující funkce je způsob popisu pravděpodobnostního rozdělení alternativní k hustotě. Lze ukázat, že je s hustotou ekvivalentní, tj. že při transformaci hustoty do $M(s)$ nedochází ke ztrátě informace a hustotu lze z ní zpětně zrekonstruovat. Tento alternativní způsob reprezentace pravděpodobnostního rozdělení má určité matematické výhody, zejména při výpočtu momentů rozdělení. Integrál však musí existovat a být konečný, tj. ne všechna rozdělená však mají momentovou vytvořující funkci.

(1996), kteří integro-diferenčním modelem s Alleeho efektem úspěšně vysvětlili šíření pěnkav *Haemorrhous mexicanus* v Severní Americe. Dále byly tyto výsledky rozšířeny pro různé typy rychlostních křivek s Alleeho efektem (Wang, Kot & Neubert 2002), přičemž byla identifikována prahová velikost obsazeného území, kterou populace musí dosáhnout aby dále rostla. Tato kritická plocha navíc nezávisela na tvaru disperzního jádra, ale pouze na tvaru rychlostní křivky. Na tvaru disperzního jádra však na druhou stranu silně závisela rychlost následné expanze.

Významným rozšířením modelu (4.26) je zahrnutí věkové struktury populace (Neubert & Caswell 2000). Ve své studii tito autoři formulovali věkově strukturovaný model pomocí tzv. Leslieho matice (jinak také tzv. projekční matice populace, běžně používané v populační ekologii; viz např. Tkadlec 2008, str. 91). Formulace modelu je pak maticovou analogií modelu (4.26) a analytické řešení vede na asymptotickou rychlost invazní fronty analogickou vztahu (4.27). Autoři studii doprovázejí případovými studiemi šíření štetky lesní (*Dypsacus sylvestris*) a víceleté rostliny *Calathea ovandensis*. Zahrnutím věkové struktury se tak model stává značně univerzálním, díky diskrétnímu času a explicitnímu zahrnutí Leslieho matice však neumožňuje modelovat spojitě věkově strukturovanou populaci (tj. hodí se ideálně pro populace strukturované do životních stádií).

Modely založené na integro-diferenčních rovnicích typu (4.26) se v současné invazní ekologii stejně jako v matematice těší velké oblibě, a jsou tak jak dále teoreticky rozvíjeny, tak testovány na konkrétních datech (viz např. Jongejans et al. 2008; Coutinho et al. 2012). Z dalších modifikací modelu lze uvést např. modelování populačního vývoje za podmínky posunujícího se areálu rozšíření, což je aktuální téma zejména vzhledem k v současnosti pozorovaným změnám rozšíření druhů v důsledku globální změny klimatu (Zhou & Kot 2010). Řada studií se také zabývá chováním modelu v heterogenních podmínkách (Neubert, Kot & Lewis 2000; Dewhirst & Lutscher 2009).

4.4.2 Markovský reakčně transportní model

Markovský reakčně transportní model (název i popis přejímám z Méndez et al. 2014), vznikne rozšířením Markovského modelu náhodné procházky se spojitým časem, tj. rovnice (4.18), o reakční člen. Výsledný model má v jedné dimenzi podobu

$$\frac{\partial n(x,t)}{\partial t} = -\lambda n(x,t) + \lambda \int_{-\infty}^{\infty} n(x-\xi,t)k(\xi)d\xi + f(n) \quad (4.28)$$

kde λ intenzita výskytu kroků v náhodné procházce a $k(x)$ je disperzní jádro. Vzorec pro rychlost invazní fronty je (při uvažování logistického populačního růstu)

$$v = \min_{\mu > 0} \left(\frac{\lambda M(\mu) - \lambda + r}{\mu} \right) \quad (4.29)$$

kde $M(\mu)$ je momentová vytvořující funkce disperzního jádra a r je jako obvykle vnitřní rychlost růstu populace.

4.4.3 Reprodukčně-disperzní jádro

Fakt, že model (1) neumožňuje alternativní volbu disperzního jádra, spolu s tím, že uvažuje jak disperzi tak reprodukci jakožto nezávislou na věku (což zjevně u většiny alespoň živočišných druhů neplatí), vedl van den Bosche a jeho kolegy (van den Bosch, Metz, & Diekmann 1990) k formulaci modelu založeného na tzv. *reprodukčně-disperzním jádru* (*reproduction-and-dispersal kernel*). Autoři definují reprodukčně-disperzní jádro $B(a, \vec{x}, \vec{\xi})$ jako hustotu nových jedinců vyprodukovaných za jednotku času v místě \vec{x} jedincem věku a vzniklým (narozeným) v místě $\vec{\xi}$. Pomocí tohoto jádra tak elegantním způsobem kombinují populační dynamiku s disperzí již na úrovni jedince, a nikoli až na úrovni celé populace, jak to činí většina ostatních modelů. Jinými slovy jak disperze, tak reprodukce jsou posány mezoskopicky. Model pak používá reprodukčně-disperzní jádro k vyjádření závislosti počtu nově vzniklých jedinců v místě \vec{x} a v čase t na počtu všech jedinců vzniklých ve všech možných místech v minulosti. V následujících odstavcích nejprve přiblížím model detailněji, jak je popsán v práci van den Bosch, Metz, & Diekmann (1990), s tím, že se pokusím jej interpretačně zpřístupnit, a posléze uvedu jeho speciální případ a z něj odvozené přibližné vztahy pro rychlost invazní fronty, jak jsou shrnuty v práci van den Bosch et al. (1992).

Předpokládáme-li homogenní prostředí, pak je jádro B rotačně symetrické, tj. $B(a, \vec{x}, \vec{\xi}) = B(a, |\vec{x} - \vec{\xi}|)$. Jádro je možné znormovat jeho podělením očekávaným celkovým množstvím potomků vyprodukovaných jedním jedincem během celého jeho života (tzv. *net reproduction*) označovaným jako R_0 . V našem kontextu je $R = \int_0^\infty \int_{\mathbb{R}^2} B(a, x) dx da$ a normované jádro má tvar $\beta(a, |\vec{x} - \vec{\xi}|) = R^{-1} B(a, |\vec{x} - \vec{\xi}|)$. Díky normování lze jádro β interpretovat jako pravděpodobnost, že jedinec narozený v místě $\vec{\xi}$ zplodí ve věku a potomka v místě \vec{x} .

Normované jádro lze dále rozložit na dvě komponenty odpovídající oběma marginálním hustotám, totiž na tzv. reprodukční jádro $\beta^0(a) = \int_{\mathbb{R}^2} B(a, x) dx$ a disperzní jádro $D(x) = \int_0^\infty B(a, x) da$, přičemž se předpokládá jejich statistická nezávislost, tj. že platí $\beta(a, x) = \beta^0(a) \cdot D(x)$. Díky tomuto rozkladu lze konkrétní reprodukčně-disperzní jádro formulovat pomocí jeho dílčích jader, tj. zvlášť definovat disperzní jádro a zvlášť reprodukční. Reprodukční jádro lze přitom interpretovat jako hustotu pravděpodobnosti „věku otěhotnění“ jedince, tj. jako pravděpodobností popis věkově závislé reprodukce, zatímco disperzní jádro je hustotou pravděpodobnosti místa narození průměrného potomka, jehož rodič se sám narodil v počátku souřadnic.

Označíme-li počet nově vzniklých jedinců v místě \vec{x} a v čase t jako $b(t, \vec{x})$, pak lze model formulovat jako

$$b(t, \vec{x}) = \int_0^\infty \int_{\mathbb{R}^2} b(t-a, \vec{\xi}) \beta(a, |\vec{x} - \vec{\xi}|) d\vec{\xi} da. \quad (4.30)$$

Bude-li jednotkou času např. rok, pak součin $b(t-a, \vec{\xi}) \beta(a, |\vec{x} - \vec{\xi}|)$ vyjadřuje počet jedinců narozených před a lety v místě $\vec{\xi}$ násobený pravděpodobností, že takový jedinec v současnosti (tj. když mu je a let) zplodí potomka v místě \vec{x} . Jinými slovy součin vyjadřuje počet nových jedinců v místě \vec{x} zplozených rodiči narozenými před a lety v místě $\vec{\xi}$. Alternativně lze model formulovat pomocí celkového počtu jedinců $N(t, \vec{x})$ v místě \vec{x} v čase t jako

$$N(t, \vec{x}) = \int_0^\infty \int_{\mathbb{R}^2} b(t-a, \vec{\xi}) L(a, |\vec{x} - \vec{\xi}|) d\vec{\xi} da \quad (4.31)$$

kde $L(a, |\vec{x} - \vec{\xi}|)$ je pravděpodobnost, že jedinec ve věku a narozený v místě $\vec{\xi}$ je dosud živý a žije v místě \vec{x} .

Obecné řešení rovnice (4.30) vede minimálně pro rotačně symetrická jádra (a pravděpodobně i pro nesymetrická, viz van den Bosch et al. 1990) opět ke konstantní asymptotické rychlosti invazní fronty, podobně jako v případě modelu (4.19). Konkrétní rychlost je však pro každé reprodukčně-disperzní jádro jiná a je možné ji spočítat (zpravidla numerickým) řešením soustavy integrálních rovnic odvozených ve zmíněné práci (van den Bosch et al. 1990). Ačkoli podobný postup je pro

většinu prakticky orientovaných biologů neschůdný, ve skutečnosti tak rovnice (4.30) představuje velmi univerzální model schopný zahrnout nejrůznější modely věkově strukturované disperze i reprodukce, včetně diskretních. Navíc, ačkoli model (4.30) je lineární v tom smyslu, že implicitně předpokládá populační růst nezávislý na hustotě (tj. exponenciální resp. geometrický), jeho nelineární analogie zahrnující různé podoby populačního růstu závislého na hustotě vedou vždy ke stejné asymptotické rychlosti fronty jako příslušná lineární varianta. Tento výsledek je v zásadní shodě s chováním modelu (4.26), navíc existuje bohatá evidence, že podobná aproximace nelineárních modelů příslušnými lineárními platí zcela obecně (tzv. lineární domněnka, angl. „linear conjecture“, viz van den Bosch et al. 1990; Mollison 1991; Kot et al. 1996 ad.).

Pro praktické účely navrhli autoři modelu (4.30) jeho speciální případ, umožňující odvození přibližných explicitních vztahů pro rychlost invazní fronty, zahrnujících biologicky dobře interpretovatelné parametry (van den Bosch *et al.* 1990, 1992). V tomto modelu jsou demografické charakteristiky popsány pomocí věkově specifické přeživací pravděpodobnosti $L(a)$ (tj. pravděpodobnosti, že se jedinec dožije věku a) a věkově specifické fertility $m(a)$ (tj. rychlosti s jakou jedinec ve věku a produkuje potomky). Disperzní charakteristiky jsou pak popsány pomocí disperzního jádra $D(a, |\vec{x} - \vec{\xi}| | \text{alive})$, což je podmíněná pravděpodobnost, že jedinec narozený v místě $\vec{\xi}$ žije ve věku a v místě \vec{x} , za předpokladu, že se věku a dožil. Pomocí těchto charakteristik lze reprodukčně-disperzní jádro formulovat jako

$$B(t, |\vec{x} - \vec{\xi}|) = L(a)m(a)D(a, |\vec{x} - \vec{\xi}| | \text{alive}), \quad (4.32)$$

přičemž rovnice (4.30) a (4.31) pak přecházejí v

$$b(t, \vec{x}) = \int_0^{\infty} \int_{\mathbb{R}^2} b(t-a, \vec{\xi}) L(a)m(a)D(a, |\vec{x} - \vec{\xi}| | \text{alive}) d\vec{\xi} da \quad (4.33)$$

$$N(t, \vec{x}) = \int_0^{\infty} \int_{\mathbb{R}^2} b(t-a, \vec{\xi}) L(a)D(a, |\vec{x} - \vec{\xi}| | \text{alive}) d\vec{\xi} da \quad (4.34)$$

Charakteristiky $L(a)$ a $m(a)$ mají tu výhodu, že jejich přibližné empirické hodnoty pro různé věky resp. životní stádia daného organismu bývají pro některé organismy k dispozici v podobě tzv. životních tabulek (life tables).

Autoři uvádějí tři zjednodušené varianty modelu (4.33), pro které je možné nalézt alespoň přibližné explicitní vztahy pro rychlost fronty:

1. Model s gaussovským dispersním jádrem (tj. předpokládající zcela náhodnou disperzi během celého života jedince). Tento model vede na rychlost invazní fronty odpovídající reakčně difúznímu modelu, tj. na vztah (4.23).
2. Model s pomalou reprodukcí (tj. při $R_0 \leq 1,5$). V tomto případě lze rychlost aproximovat přibližným vztahem

$$v = \frac{\sigma}{\mu} \sqrt{2 \ln R_0}, \quad (4.35)$$

kde σ je směrodatná odchylka marginálního dispersního jádra, což je dispersní jádro pro pohyb měřený pouze podél jedné (libovolné) prostorové osy, a μ je střední hodnota reprodukčního jádra.

3. Model se středně rychlou reprodukcí ($R_0 \leq 7$) a reprodukčním jádrem s variačním koeficientem $v/\mu \leq 0,06$. Přibližný vztah pro rychlost fronty nyní zahrnuje i podrobnější informaci o tvaru reprodukčního a dispersního jádra, konkrétně zahrnuje parametry v^2 , což je rozptyl reprodukčního jádra, γ , což je špičatost² dispersního jádra, a β , což je parametr popisující míru interakce mezi disperzí a rozmnožováním (pro organismy, které se po dispersní fázi v mladém věku usadí a po zbytek života nedispergují je $\beta=0$, pro organismy dispergující po celý život je $\beta=v^2/\mu^2$). Vzorec má tvar

$$v = \frac{\sigma}{\mu} \sqrt{2 \ln R_0} \left\{ 1 + \left[\left(\frac{v}{\mu} \right)^2 - \beta + \frac{1}{12} \gamma \right] \ln R_0 \right\} \quad (4.36)$$

Autoři (van den Bosch *et al.* 1992) dále rozebírají odhad parametrů z dat a demonstrují použití modelu na příkladu šíření hrdličky zahradní (*Streptopelia decaocto*) v Evropě, již zmíněné ondatry pižmové (*Ondatra zibethicus*) rovněž v Evropě, špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) v Severní Americe, volavky rusohlavé (*Bubulcus ibis*) v Jižní i Severní Americe a vrabce domácího (*Passer domesticus*) opět v Severní Americe. (Lensink 1997) model úspěšně aplikoval na data o šíření velkého množství druhů dravců ve Velké Británii a Nizozemí, kde se tyto druhy během druhé

² Špičatost je jedna z charakteristik funkce hustoty pravděpodobnosti založená na jejích vyšších momentech a popisujících (jak název napovídá) určitý aspekt jeho tvaru.

poloviny 20. století, tj. po zahájení jejich cílené ochrany a snížení koncentrací škodlivin typu DDT v prostředí, začaly rychle navracet do svého původního areálu.

4.5 Modely šíření v říčních sítích

Modelování šíření v říčních sítích pomocí jednoduchých modelů typu difúze pochopitelně v principu naráží na jejich složitost. Z hlediska dvourozměrného prostoru se šíření probíhající pouze podél složitě tvarovaných preferenčních cest jeví jako šíření extrémně heterogenním prostředím (Campbell, Blackwell & Woodward 2002), pokud naopak chápeme prostor říční sítě jako jednorozměrný, narážíme na problém s jeho větvcí se strukturou. Ve skutečnosti není říční sít' možné považovat ani za jednorozměrný, ani za dvourozměrný prostor, ale spíše za něco mezi tím (Campbell Grant *et al.* 2007).

Přes svou složitou větvcí se strukturu však přecijen říční sítě vykazují jistou geometrickou pravidelnost, již dlouhou dobu dobře známou hydrologům v podobě tzv. Hortonových zákonů. Tato pravidelnost spočívá v tzv. soběpodobnosti, neboli vlastnostech invariantních ke změně měřítka. Matematicky to lze vyjádřit tak, že říční sítě mají tzv. fraktální strukturu (resp. mají ji alespoň v jistém rozmezí měřítek; viz Tarboton, Bras & Rodriguez-Iturbe 1988). Fraktální objekty lze oproti obyčejným geometrickým objektům charakterizovat neceločíslnou dimenzí (tzv. fraktální dimenzí, která je zobecněním dimenze Euklidovské).

Studium transportních procesů na fraktálních strukturách, přestože má již poměrně dlouhou tradici zejména ve fyzice, kde se využívá k modelování transportu částic porézním prostředím, stále naráží na úskalí spojená se složitostí systému, díky čemuž řada empiricky zjištěných zákonitostí dosud postrádá teoretické vysvětlení (Méndez *et al.* 2014). Pro účely modelování šíření na říčních sítích však ve skutečnosti není třeba studovat proces na skutečných fraktálech, jdoucích v soběpodobnostních vlastnostech až do nekonečně malých měřítek, ale stačí se soustředit na tzv. hřebenovité (angl. "comb-like") struktury. I na nich je nicméně potřebný matematický aparát velmi pokročilý, proto se zde omezím pouze na stručnou prezentaci výsledků přímo aplikovatelných pro odhad rychlosti invazní fronty.

Prezentovaný přístup uvedli do ekologie Campos *et al.* (2006). Ti ve svém článku prezentují velmi univerzální, mezoskopický přístup ke studiu transportních procesů založený na modelu pohybu pomocí náhodné procházky se spojitým časem a demonstrují, jakým způsobem lze v rámci

něj řešit i transport na (nejen říčních) sítích (přístup je také podrobně vyložen v knize Méndez et al. (2010) včetně názorných biologických a ekologických aplikací).

Základními parametry náhodné procházky se spojitým časem jsou pravděpodobnostní rozdělení dob mezi jednotlivými kroky a pravděpodobnostní rozdělení vzdáleností kroků (mohou být kladné i záporné), tj. pravděpodobnostní hustoty $\varphi(t)$ a $k(l)$ (k není nic jiného než disperzní jádro). Pokud budeme uvažovat reakční člen (tj. populační dynamiku) v podobě logistického růstu, pak transportní proces lze vyjádřit pomocí tzv. Hamiltonovy-Jacobiho rovnice ve tvaru

$$\frac{1}{\hat{\varphi}(s)} = \hat{k}(p) + \frac{a}{s} \left(\frac{1}{\hat{\varphi}(s)} - 1 \right), \quad (4.37)$$

kde $\hat{\varphi}(s)$ a $\hat{k}(p)$ jsou momentové vytvořující funkce $\varphi(t)$ a $k(l)$. Označíme-li řešení této rovnice jako p' , pak pro rychlost invazní fronty platí

$$v = \min_s \frac{s}{p'(s)}. \quad (4.38)$$

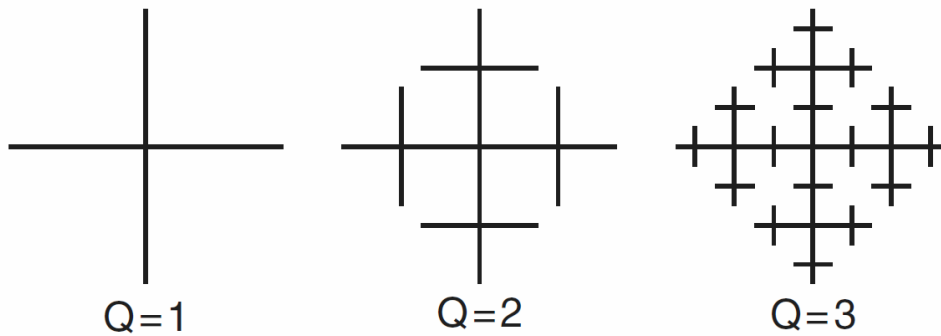
Pokud tedy známe $\varphi(t)$ a $k(l)$ pro konkrétní populaci resp. druh, lze je dosadit do rovnice (4.37), tu numericky vyřešit a dosadit do (4.38). V jednodušších speciálních případech je pak možné získat i analytické řešení (příkladem je vztah (4.29) u modelu (4.28)).

Použití tohoto přístupu na difúzi v síťových strukturách vychází z uvažování situace, kdy pohyb sítí posuzujeme v určitém jednom směru, např. podél nějaké hlavní větve sítě. Porovnáme-li rychlost pohybu částice podél této linie s pohybem podél obyčejné přímé linie bez postranních větví, bude pohyb sítí (měřený ve směru "hlavní větve" sítě) oproti přímému pohybu zpomalen "zachytáváním" se částice v postranních větvích. Toto zpoždění přitom můžeme vyjádřit pomocí pravděpodobnostního rozdělení dob mezi kroky měřeným pouze podél hlavní linie, do něhož toto zpoždění zakomponujeme. Pokud se nám podaří toto rozdělení nalézt, pak můžeme celý problém řešit jako obyčejný jednorozměrný transport dosazením tohoto rozdělení do (4.37).

Pro reprezentaci říčních sítí se často používají buď tzv. OCN sítě ("Optimal Channel Network", viz Rigon et al. 1993), nebo tzv. Peanovy sítě, což je příklad zmíněné hřebenové struktury. Oba dva typy mají podobné geometrické vlastnosti, které se navíc podobají vlastnostem reálných říčních sítí (Méndez et al. 2010). Vzhledem k tomu, že se oba typy sítí projevují při modelování šíření velmi

podobně, budu zde uvažovat pouze Peanovy sítě, které jsou jednak jednodušší, jednak dovolují kontrolovat stupeň rozvětvení sítě.

Peanova síť konstrukčního stupně $Q=1$, $Q=2$ a $Q=3$ je zobrazena na obrázku 4.8, z něhož je princip konstrukce této sítě zřejmý. Je vidět, konstrukční stupeň Q vyjadřuje stupeň rozvětvení a že při $Q \rightarrow \infty$ obdržíme fraktální strukturu.



Obrázek 4.8: Peanovy sítě konstrukčních stupňů 1, 2 a 3. Zdroj: (Méndez et al. 2010).

Jak ukazují Méndez et al. (2010), pro Peanovu síť, logistický populační růst a nevyčýlenou náhodnou procházku (tj. pravděpodobnost pohybu z daného místa "doleva" i "doprava" jsou stejné) platí v limitním případě velmi malých kroků a velmi krátkých dob mezi nimi vztah pro rychlost fronty

$$v = \sqrt{\frac{2l^2 r}{\langle t \rangle}}, \quad (4.39)$$

kde $\langle t \rangle$ je střední doba mezi kroky podél hlavní linie. Tento vztah není ničím jiným než vztahem pro difúzní rychlost (4.23), kde $D=l^2/\langle t \rangle$. Lze ukázat, že pro Peanovu síť $Q=1$ je $\langle t \rangle=3\tau$, kde τ je čekací doba mezi kroky (tj. uvažujeme-li skutečný pohyb částice včetně pohybu probíhajícího po postranních větvích). Obdobně pro $Q=2$ je $\langle t \rangle=9\tau$ (stejně lze získat vztahy i pro vyšší Q , výpočet se však postupně stává stále obtížnějším).

V případě, že makroskopická difúzní limita (tj. zmíněný předpoklad velmi malých a velmi častých kroků) představuje přílišné zjednodušení, lze z řešení Hamiltonovy-Jakobiho rovnice pro Peanovu síť odvodit obecný vztah (opět s uvažováním nevyčýlené náhodné procházky a logistického populačního růstu)

$$v = l \min_{s>r} \frac{s}{\cosh^{-1} \left[\frac{1}{\hat{\varphi}(s)} \left(1 - \frac{r}{s} \right) + \frac{r}{s} \right]}, \quad (4.40)$$

kde r je vnitřní rychlost růstu populace a kde pro $Q=1$ je $\hat{\varphi}(s) = \exp(-\tau s) / (2 - \exp(-2\tau s))$ a pro $Q=2$ je $\hat{\varphi}(s) = (4 \exp(-\tau s) - 3 \exp(-3\tau s)) / (8 - 7 \exp(-2\tau s))$.

Campos et al. (2006) demonstrovali použití popsaného přístupu na modelu šíření severoamerických přistěhovalců z východního pobřeží přes kontinent během 19. století, kdy přesvědčivě ukázali, že uvažováním říčních sítí jako preferenčních cest migrace a následnou aplikací výše uvedeného modelu lze dospět k mnohem realističtějším rychlostem, zhruba odpovídajícím historickým záznamům.

Uvedené výsledky dále rozšířili Bertuzzo et al. (2007) uvažováním disperze vychýlené ve směru proudu. Model aplikovali na Peanovy i OCN sítě, navíc však také na reálnou říční síť extrahovanou z digitálního modelu terénu. Na všech sítích byl model simulován, u Peanovy sítě bylo odvozeno i analytické řešení. Z výsledků plyne, že rychlosti invazní fronty velmi silně závisí na stupni vychýlení disperze ve směru toku (tj. na síle „advekce“) a na distribuci a počtu reakčních míst. Stejněmu autorskému kolektivu (Bertuzzo et al. 2008) se také pomocí uvedeného modelovacího přístupu podařilo úspěšně rekonstruovat a analyzovat mechanismy šíření cholery během epidemie v jižní Africe v letech 2000 až 2002.

4.6 Odhad parametrů modelu z dat

Různé přístupy k praktické aplikaci modelů šíření v závislosti na typu dat o pohybu jedinců a účelu modelování popisuje Turchin (1998), který také navrhuje následující, od jednodušších modelů ke složitějším postupující algoritmus při modelování šíření invazní fronty:

1. Odhadni parametry Fisherova reakčně difúzního modelu, tj. vnitřní rychlost růstu populace a difúzní koeficient, z dat o individuálním pohybu jedinců a vypočítej rychlost invazní fronty dle vzorce (4.23).
2. Ověř, zda použití nějakého podrobnějšího (a tedy i biologicky správnějšího) modelu založeného na reprodukčně-disperzním jádře nedává podstatně jiný výsledek. Pokud ano, použij výsledek podrobnějšího modelu.

3. Prozkoumej tvar disperzního jádra, zejména jeho konce, nakolik to dovolují dostupná data o disperzi na dlouhé vzdálenosti.
4. Porovnej předpovědi výše uvedených modelů s pozorovanou rychlostí šíření. Pokud se výrazně neshodují, ověř predikce analytických modelů pomocí simulací. Vzhledem k tomu, že analytické formule rychlosti invazní fronty představují asymptotické chování systému v čase $t \rightarrow \infty$, nemusí v praxi dosud nastat. Simulace procesu vzniku invazní fronty např. odpovídajícím multiagentním modelem může tento stav odhalit a navíc předpovědět, kdy k dosažení asymptotické rychlosti dojde.
5. V případě, že se modelové předpovědi stále výrazně neshodují s pozorováním, je možné, že je v modelu podhodnocena disperze na dlouhé vzdálenosti, která typicky chybí v datech (pozorování jedinci např. opustily oblast dosahu pozorování). V takovém případě použij tzv. *inverzní přístup* a použij pozorovanou rychlost šíření k odhadu disperzních parametrů (tj. difúzního koeficientu či disperzního jádra). (Inverzní přístup tímto způsobem použili Veit a Lewis (1996) k odhadu síly Alleeho efektu v modelu šíření hýla mexického v Severní Americe.)
6. Pokud ani po kalibraci disperzních parametrů nedává model rozumnou shodu s daty, pravděpodobně je za šíření zodpovědný jiný mechanismus, než jaký je obsažen v modelu. V takovém případě je třeba mechanismus - a tedy i model - změnit, např. uvažováním Alleeho efektu, heterogenního prostředí apod.

Pro aplikaci modelů je pochopitelně nezbytné odhadnout jeho parametry z dostupných dat o zájmovém druhu, tj. o jeho disperzi a reprodukci. Vyčerpávající pojednání o různých metodách odhadu populačních parametrů z nejrůznějších typů dat představuje kniha Hamishe McCalluma (McCallum 2000). Následující přehled se zaměřuje na metody týkající se modelů probíraných a aplikovaných v této práci.³

³ V celé práci pro jednoduchost nerozlišuji mezi parametry a jejich odhady z dat. Zda se jedná o teoretický parametr nebo jeho konkrétní odhad je jasné z kontextu.

4.6.1 Odhad reprodukčních parametrů

Pro odhad vnitřní rychlosti růstu populace r z časové řady populačního vývoje doporučuje McCallum (2000) jeden ze dvou následujících postupů. Jelikož z exponenciálního modelu populačního růstu vyplývá

$$\ln(N(t)) = \ln(N_0) + rt \quad (4.41)$$

je nasnadě odhadnout r jako sklon regresní přímky proložené logaritmovanými hodnotami velikosti populace v závislosti na čase. Legitimita tohoto postupu závisí na typu fluktuací skutečného pozorovaného populačního vývoje kolem teoretického modelu (4.41). Pokud jsou tyto fluktuace způsobeny především chybami měření - často bývá velikost populace pouhým odhadem - lze předpokládat, že jsou v jednotlivých časech vzájemně nekorelované a uvedená lineární regrese a její statistická významnost jsou korektní. Pokud jsou však fluktuace v časové řadě způsobené např. fluktuacemi v klíčových podmínkách prostředí (např. klimatické výkyvy, proměnlivá dostupnost zdrojů apod.), je velmi pravděpodobné, že je v nich obsažena jistá míra časové autokorelace. V takovém případě doporučuje McCullam přejít od velikostí populace k jejím rozdílům mezi dvěma následujícími záznamy, čímž se většinou autokorelace sníží. Odhad r je pak možné provést jako sklon regresní přímky (procházející počátkem)

$$\ln \frac{N_i}{N_{i-1}} / \sqrt{\tau_i} = r \sqrt{\tau_i} \quad (4.42)$$

kde τ_i je časový interval mezi N_i a N_{i-1} . Ať již však použijeme kterýkoli z uvedených přístupů, je třeba mít na paměti, že oba platí jen za předpokladu platnosti modelu (4.41), tj. u populací vykazujících exponenciální růst. To je ve shodě s definicí vnitřní rychlosti růstu populace jako růstu, kterého by populace v daném prostředí dosáhla bez jakýchkoli omezujících podmínek, jako např. konečnost plochy a zdrojů či interakce s jinými druhy. V praxi je tak nutné regresní vztah vyšetřovat pouze v té části časové řady populačního růstu, kde je zjevný exponenciální růst, a to ideálně u mladé populace s nízkou populační hustotou.

Vnitřní rychlost růstu populace lze také odhadnout lokálně pro daný časový úsek mezi časy t a $t-1$ jako (Tkadlec 2008)

$$r_t = \ln \frac{N_t}{N_{t-1}}. \quad (4.43)$$

Takový lokální odhad je sice pochopitelně zatížen velkou chybou, nicméně jeho výhodou je, že lze obdržet celou časovou řadu rychlostí a pomocí ní vyšetřovat možné nestandardní závislosti rychlosti růstu na populační hustotě (např. Alleeho efekt; viz Gregory, Bradshaw, and Brook 2010).

Konečně vnitřní rychlost růstu lze odhadnout i z životní tabulky populace (McCallum 2000; Méndez *et al.* 2014), resp. z funkce přežívání (*survival function*) $L(a)$, která udává pravděpodobnost, že se jedinec dožije věku a , a věkově specifické fertility $m(a)$ udávající očekávaný počet mláďat samice ve věku a . Myšlenka vychází z toho, že pokud populace s časem t exponenciálně roste s konstantou úměrnosti r , pak stejnou rychlostí musí růst i počet nově narozených samic. Označíme-li tento počet nově narozených samic $B(t)$, pak $B(t) = Ce^{rt}$ kde C je integrační konstanta. Dosazením tohoto vztahu do Lotkovy rekurentní integrální rovnice

$$B(t) = \int_0^{\infty} B(t-u)L(u)m(u)du \quad (4.44)$$

dostáváme vztah

$$\int_0^{\infty} e^{-rt} L(t)m(t)dt = 1, \quad (4.45)$$

což je tzv. Lotkova-Eulerova rovnice. Lze ukázat, že má jednoznačné řešení, jímž je právě r . Odtud lze odvodit vztah pro odhad r z životní tabulky udávající empiricky zjištěné hodnoty $L(a)$ a $m(a)$ pro daný druh (Méndez *et al.* 2014):

$$r = \sum_{i=1}^n L(a_i)m(a_i)(e^{-ra_{i-1}} - e^{-ra_i}), \quad (4.46)$$

kde n je počet záznamů v životní tabulce (odpovídá maximálnímu uvažovanému věku jedince), a_i je i -tý věk v životní tabulce, přičemž intervaly mezi a_i a a_{i-1} obecně nemusí být stejné. Vzhledem k tomu, že r v tomto vztahu vystupuje na obou stranách, je třeba rovnici řešit numericky (nejjednodušeji metodou "pokus-omyl").

Použití životních tabulek k odhadu r v sobě nicméně skrývá úskalí. Životní tabulky jsou totiž většinou konstruovány k popisu populací s ustálenou věkovou strukturou. Věková struktura se nicméně v počáteční fázi populačního vývoje mění (pro případ bobrů viz Heidecke 1984), tj. je neustálená. Parametr r by však měl popisovat právě počáteční, tj. exponenciální fázi růstu. Přesto tento způsob odhadu v kontextu modelování šíření převládá (např. van den Bosch *et al.* 1992; Méndez *et al.* 2014).

V některých modelech se k popisu reprodukce nepoužívá vnitřní rychlost růstu populace, ale tzv. míra reprodukce na hlavu, neboli střední počet mláďat vyprodukovaných za celý život jedince. Lze ji definovat pomocí $L(a)$ a $m(a)$ jako

$$R_0 = \int_0^{\infty} L(a)m(a)da. \quad (4.47)$$

Odtud plyne i způsob odhadu

$$R_0 = \sum_{i=1}^n L(a_i)m(a_i)(a_i - a_{i-1}). \quad (4.48)$$

Ze vztahů (4.45) a (4.47) je vidět vzájemný vztah mezi r a R_0 . Jak uvádí Méndez *et al.* (2014), pokud je splněno, že reprodukce se v populaci odehrává vždy jednou za generaci a čas mezi generacemi τ je konstantní, pak lze odvodit vztahy

$$r = \frac{1}{\tau} \ln R_0, \text{ neboli } R_0 = e^{r\tau}. \quad (4.49)$$

Uvedené předpoklady jsou typicky splněny pro integro-diferenční model, z čehož plyne, že známe-li r , můžeme v případě tohoto modelu odhadnout R_0 pomocí vztahu (4.49) namísto nutnosti zahrnovat do odhadu věkovou strukturu. Odhad životních tabulek může totiž být zatížen relativně větší chybou než odhad r z časové řady populačního vývoje. Navíc model (4.26) s věkovou strukturou nepracuje.

4.6.2 Disperzní parametry

Disperze ve většině modelů reprezentována difúzním koeficientem D , v některých podrobněji disperzním jádrem. Ve vztazích pro rychlost invazní fronty však nevystupuje přímo disperzní jádro, ale jeho momentová vytvořující funkce. Ačkoli samotná data popisující disperzi mohou vypadat různě, zde budu uvažovat pouze případ, kdy mají podobu buď přímo senzmau jednotlivých naměřených disperzních vzdáleností (měřených ve všech směrech kladně), nebo jejich souhrn v podobě histogramu.

Disperzní jádro je možné odhadovat pomocí proložení dat nějakou matematickou křivkou, resp. pravděpodobnostním rozdělením (viz kapitolu 4.1.1 a obrázek (4.1)). V takovém případě jde o úlohu odhadu parametrů tohoto rozdělení. Ačkoli je tento přístup tradiční (Kot *et al.* 1996), Méndez *et al.* (2014) názorně demonstrují zásadní vliv použitého rozdělení na výslednou invazní frontu. Na reálném příkladu porovnali odhady parametrů dvou parametrických disperzních jader a z nich plynoucí rychlosti invazních front, přičemž zjistili, že přestože obě jádra velmi dobře vystihovala naměřená disperzní data (v praxi je od sebe nešlo rozlišit a tudíž ani rozhodnout, které jádro "sedí" na data lépe), rychlost fronty byla u jednoho jádra zhruba dvojnásobná než u druhého. Tento efekt je zjevně způsoben tím, že ačkoli jsou obě jádra v dobré shodě s daty, na rychlost fronty má zásadní vliv "konec" disperzního jádra popisující pravděpodobnost dlouhých disperzních vzdáleností. Těchto dlouhých disperzních vzdáleností však v datech většinou bývá málo, proto právě odhad konce jádra bývá u parametrických jader velmi neurčitý a může jádro od jádra velmi lišit, aniž by to ovlivnilo celkovou shodu jádra s daty. Z tohoto důvodu autoři doporučují použít raději neparametrické odhady, které navíc často dávají lepší shodu s daty než jádra parametrická, jak demonstrují na klasickém případě šíření ondatry pižmové. V dalším textu vycházím z neparametrických odhadů uvedených ve zmíněné knize Méndez *et al.* (2014), včetně odhadů difúzního koeficientu.

Odhady disperzního jádra (resp. jeho momentové vytvořující funkce) i difúzního koeficientu se pochopitelně liší podle toho, zda uvažujeme jednorozměrné či dvourozměrné šíření. Tomu by samozřejmě měla odpovídat i data, tj. v případě jednorozměrného šíření se jedná o disperzní vzdálenosti měřené podél linie šíření, v případě dvourozměrného šíření o disperzní vzdálenosti měřené v prostoru jako Euklidovské vzdálenosti mezi místem začátku a konce disperze.

Jednorozměrný difúzní koeficient lze odhadnout z disperzních vzdáleností jako

$$D_{1D} = \frac{1}{2N\tau} \sum_{i=1}^N d_i^2, \quad (4.50)$$

kde τ je čas mezi generacemi, N je počet zaznamenaných disperzních délek a d_i jsou samotné disperzní délky. V případě histogramu disperzních délek má vzorec pro odhad D tvar

$$D_{1D} = \frac{1}{6\tau} \frac{\sum_{i=1}^L f_i(d_i^3 - d_{i-1}^3)}{\sum_{i=1}^L f_i(d_i - d_{i-1})} \quad (4.51)$$

kde L je počet tříd histogramu a f_i je relativní četnost záznamů s danou disperzní délkou d_i .

Pro odhad dvourozměrného difúzního koeficientu z dat v podobě disperzních délek platí

$$D_{2D} = \frac{1}{4N\tau} \sum_{i=1}^N d_i^2, \quad (4.52)$$

v případě dat v podobě histogramu

$$D_{2D} = \frac{1}{8\tau} \frac{\sum_{i=1}^L f_i(d_i^4 - d_{i-1}^4)}{\sum_{i=1}^L f_i(d_i^2 - d_{i-1}^2)}. \quad (4.53)$$

Vzorec pro neparametrický odhad jednorozměrné momentové vytvořující funkce disperzního jádra je

$$M_{1D}(\mu) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \cosh(\mu d_i), \quad (4.54)$$

v případě dat v podobě histogramu

$$M_{1D}(\mu) = \frac{1}{\mu} \frac{\sum_{i=1}^L f_i[\sinh(\mu d_i) - \sinh(\mu d_{i-1})]}{\sum_{i=1}^L f_i(d_i - d_{i-1})}. \quad (4.55)$$

Pro dvourozměrnou momentovou vytvořující funkci pak analogicky platí vztahy

$$M_{2D}(\mu) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N I_0(\mu d_i) \quad (4.56)$$

a

$$M_{2D}(\mu) = \frac{2}{\mu} \frac{\sum_{i=1}^L f_i [d_i I_1(\mu d_i) - d_{i-1} I_1(\mu d_{i-1})]}{\sum_{i=1}^L f_i (d_i^2 - d_{i-1}^2)}, \quad (4.57)$$

kde $I_0(x)$ a $I_1(x)$ jsou tzv. modifikované Besselovy funkce prvního druhu řádu 0 resp. 1.

4.6.3 Parametry reprodukčně-disperzního jádra

Model s reprodukčně-disperzním jádrem je z hlediska počtu parametrů nejsložitějším zde uváděným modelem (viz vztah (4.36)), přičemž jeho parametry jsou oproti ostatním modelům do značné míry specifické. Jejich význam i způsob odhadu shrnují (van den Bosch *et al.* 1992), z nichž následující přehled čerpá.

Odhad parametru R_0 byla probrán v kapitole 4.6.1.

Pro odhad střední hodnoty μ a rozptylu v^2 reprodukčního jádra platí

$$\mu = \frac{1}{R_0} \sum_{i=1}^n L(a_i) m(a_i) \frac{a_i + a_{i-1}}{2}. \quad (4.58)$$

$$v^2 = \frac{1}{R_0} \sum_{i=1}^n L(a_i) m(a_i) \left(\frac{a_i + a_{i-1}}{2} \right)^2 - \mu^2. \quad (4.59)$$

Rozptyl σ^2 a špičatost γ disperzního jádra lze pro organismy, které dispergují pouze jednou za život a po zbytek života žijí usedle, odhadnout pomocí vzorců

$$\sigma^2 = \frac{1}{2n} \sum_{i=1}^N d_i^2, \quad (4.60)$$

$$\gamma = \frac{3}{8n\sigma^4} \sum_{i=1}^N d_i^4 - 3 \quad (4.61)$$

5. Ekologie bobra evropského

Autoritativní monografií shrnující dosavadní poznatky o biologii a ekologii bobrů představuje kniha Dietlanda Müllera-Schwarzeho (Müller-Schwarze 2011). Je zaměřena jak na bobra evropského (*Castor fiber*), tak na bobra kanadského (*Castor canadensis*), přičemž vzhledem k autorově vědeckému zázemí lehce převažuje důraz na bobra kanadského. To je však možné přičíst i faktu, že bobr kanadský je oproti evropskému o něco více studován (jak vyplývá z porovnání záznamů na Web of Science, asi 60% studií zaměřených pouze na jeden ze zmíněných druhů se zaměřuje na bobra kanadského; stejný poměr lze zjistit i z databáze Google Scholar). Oba druhy jsou nicméně ve většině ohledů velmi podobné (viz uvedená kniha). Následující shrnutí ekologie bobra evropského se proto opírá i o údaje o bobru kanadském, u každého zdroje však explicitně uvádím, o který druh se jedná. Shrnutí pochopitelně není úplné, zaměřuje se pouze na ty aspekty, které jsou důležité z hlediska modelování šíření bobřích populací. Základním zdrojem pro tuto kapitolu je uvedená kniha (Müller-Schwarze 2011), na kterou proto dále nebudu explicitně odkazovat. Odkazy na jiné, původnější zdroje uvádím pouze u informací, které buď v této monografii nejsou zmíněny, případně ne dost podrobně, nebo jsou pro další části této práce zásadní.

5.1 Sociální struktura

Jak bobr evropský, tak bobr kanadský je sociálně monogamní. Z hlediska genetické monogamie je situace komplikovanější. U bobra kanadského zjistila genetická studie (Crawford *et al.* 2008), že víc jak polovina vrhů pochází od dvou a více otců. Naproti tomu genetická analýza populace bobra evropského potvrdila, že tento druh je nejen sociálně, ale i geneticky monogamní (Syrůčková *et al.* 2015). U obou druhů je však běžné, že se rodičovský svazek po několika letech rozpadne a jeden z rodičů je nahrazen např. nově příchozím mladším jedincem. Přesto je možné říct, že bobři žijí v ustálených rodinných uskupeních, sestávajících většinou z rodičovského páru a jedné či dvou generací potomků. Bobři mají také dobře vyvinutou schopnost rozpoznat blízce příbuzného jedince (např. vnuka), a to i v případě, kdy se s ním dosud nesetkali (Sun & Müller-Schwarze 1997). Naopak proti nepříbuzným jedincům bobři svá teritoria aktivně brání a značí pachovými značkami.

5.2 Rozmnožování

Rozmnožování je jedním z mála aspektů, v němž se tradičně uvádí bobr evropský jako odlišný od bobra kanadského, a to především z hlediska reprodukční schopnosti (tj. velikosti vrhu a věku pohlavní zralosti). Ani zde však rozdíl není příliš velký. Bobři se rozmnožují pravidelně jednou ročně, období říje začíná u bobrů evropských koncem prosince a trvat může až do března. K narození mláďat dochází zhruba v dubnu až červnu. Poměr pohlaví je u nově narozených bobrů 1:1.

Samci i samice dosahují pohlavní zralosti zhruba ve dvou až třech letech. V podrobné studii bobří populace (čítající stovky jedinců) žijící na farmě v polském Popielnu mělo 90% samic první mláďata nejpozději ve věku čtyř let (Doboszyńska & Zurowski 1983; viz tabulku 5.1). V přírodních populacích mají zřídka každý rok potomky všechny samice. (Fakt, že ve výše uvedené studii dává výsledný součet 100% lze vysvětlit buď tím, že autoři v těchto údajích uvažovali pouze samice, kterým se podařilo mít potomky, může to ale i souviset s nepřirozenými podmínkami farmy, kde je výrazně usnadněno párování a snížena mortalita.) Poměr gravidních samic daného věku během prvních několika let prudce stoupá a následně se drží na relativně stabilní úrovni, přinejmenším u bobrů kanadských. U novofundlandské populace byl tento poměr u šestiletých a starších samic zhruba 90% (viz tabulku 5.2). Oproti tomu Heidecke (1984) uvádí pro různé německé populace bobra evropského procento gravidních samic (resp. teritorií s nově narozenými mláďaty - data proto nemusí zahrnovat postnatální mortalitu) kolísající z roku na rok v rozmezí od 50 do 100%, přičemž za reprezentativní považuje hodnotu 66%. To je nicméně hodnota zprůměrovaná pro všechny věkové kategorie (věkově specifické údaje Heidecke neuvádí). Výrazně menší hodnoty, dokonce pouze kolem 10 - 20%, uvádí u bobra kanadského Dieter (1992), zde se však jedná o data z odlovů, patrně zatížená velkou chybou.

Věk první březosti	Procento samic
2	29
3	26
4	35
5	10

Tabulka 5.1: Věk první březosti samic u experimentální populace na farmě v polském Popielnu. Zdroj: Doboszyńska & Zurowski (1983).

Velikost vrhu (měřená jako počet embryí případně počet stop na placentě) je u bobrů evropských zhruba 3, u bobrů kanadských se uvádí o něco vyšší, zhruba 3,5 až 4. Heidecke (1984) uvádí průměrnou hodnotu u bobra evropského 2,93, na zmíněné polské farmě byla naměřena hodnota 2,7 a celkový rozsah 1 až 6 (Doboszyńska & Zurowski 1983). Vyšší hodnoty u bobra kanadského nemusí být pravidlem, např. u novofundlandské populace byla zjištěna průměrná hodnota 2,84 (Payne 1984a; viz tabulku 5.2). Mezi autory nicméně panuje obecná shoda na tom, že velikost vrhu se s pokračujícím věkem samic příliš nemění a spíše klesá celková fyzická zdatnost mláďat a stoupá jejich mortalita (Doboszyńska & Zurowski 1983; Heidecke 1984; Payne 1984; Müller-Schwarze 2011; Vorel, nepublikovaná data; viz také tabulku 6.2). Celková reprodukční úspěšnost přinejmenším u bobrů kanadských také pozitivně koreluje s kvalitou habitatu (Müller-Schwarze 2011).

Věk	Velikost vrhu	Podíl březích samic (%)	Fertilita	N
1	2,1	24	0,504	70
2	2,6	32	0,832	38
3	2,8	58	1,624	38
4	2,8	88	2,464	33
5	3	80	2,4	15
6	2,7	93	2,511	15
7	3	100	3	7
8	3,2	92	2,944	13
9	3,5	80	2,8	5
10	3,4	100	3,4	5
11	3,3	87	2,871	8
12	3	100	3	1
13	1,5	100	1,5	2

Tabulka 5.2: Reprodukční parametry populace bobra kanadského na Novém Foundlandu. Velikost vrhu měřena jako počet stop na placentě. Fertilita je spočítána jako velikost vrhu násobená procentem březích samic. N je velikost vzorku, tj. počet sledovaných samic daného věku. Data pocházejí z let 1967-68. Zdroj: Payne 1984.

5.3 Disperze

Primární disperze, tj. přemístění mladých jedinců za účelem založení nového teritoria, probíhá u bobrů zpravidla ve věku dvou let. Někdy se primární disperze objevuje i u jednoletých, případně tříletých jedinců. Sun, Müller-Schwarze a Schulte (2000) zaznamenali u populace bobra kanadského ve státě New York 28 primárních disperzí, z nichž 4 (14,3%) nastaly ve věku jednoho roku, 18 (64,3%) ve věku dvou let a 6 (21,4%) ve věku tří let. V radio-telemetrické studii na

bobrech kanadských v jižním Illinois (McNew, Jr. & Woolf 2005) bylo sledováno 12 jedinců ve věku 12-24 měsíců (angl. "yearlings") a 17 jedinců ve věku 24-36 měsíců (angl. "subadults"), přičemž z prvně jmenovaných dispergovala polovina, z 2-3letých dispergovalo asi 73% procent. Saveljev et al. (2002) u bobrů evropských rovněž zaznamenali disperzi mladších i starších jedinců (v této studii je však určování věku nejasné). Konečně v radio-telemetrickém sledování devíti bobrů evropských byl věk disperze rovnoměrně rozprostřen v intervalu 11 až 23 měsíců (Hartman 1997). Co se týče primární disperze starších jedinců, ta se objevuje zejména při vyšších populačních hustotách z důvodu nedostatku volných míst s odpovídajícím habitatem, kdy mladí jedinci mohou odchod z mateřského teritoria o rok odložit (Müller-Schwarze 2011).

Disperze se zpravidla objevuje v období těsně před narozením nových mláďat v rodičovském teritoriu, tj. brzy na jaře, a může trvat až kolem třech měsíců. McNew, Jr. a Woolf (2005) zaznamenali i případy rané disperze začínající už v říjnu (viz také Hartman 1997) a trvající až 200 dní.

V naprosté většině případů bobří při disperzi plavou, tj. disperze je omezena na vodní toky. Jsou nicméně známy i ojedinělé případy bobrů překonávajících delší vzdálenosti po souši (Hartman 1994, 1995; Halley & Rosell 2000, 2002; Saveljev *et al.* 2002; Vorel, Mokřý & Šimůnková 2014). V takovém případě jsou však bobří vystaveni mnohem většímu riziku a trpí tak výrazně větší mortalitou.

V odborné literatuře se občas objevuje informace, že bobří preferují při migraci směr po proudu před směrem proti proudu. Jednoduchým vysvětlením je minimalizace energetických nákladů na pohyb využitím energie proudu. Této hypotéze nasvědčuje i studie distribuce pachových značek uvnitř bobřích teritorií, která prokázala větší koncentraci značek ve směru proti proudu, což může svědčit o očekávání zvýšeného přílivu "vetřelců", tj. jiných bobrů schopných potenciálně teritorium obsadit (Rosell, Bergan & Parker 1998). Na jiných datech však tento trend potvrzen nebyl (Vorel, nepublikovaná data). Navíc, jediná studie která přímo sledovala směr disperze bobrů byla studie autorů Sun et al. (2000). Ze 46 dispergujících jedinců (zahrnuje však i 18 sekundárních disperzí) se 17 (37%) usadilo směrem po proudu, 9 (20%) směrem proti proudu, 17 (37%) se nejprve vydalo po proudu, ale následně se vrátilo a usadilo směrem proti proudu a 3 (7%) se naopak nejprve vydali směrem po proudu a následně se vrátili a usadili ve směru po proudu. Z toho je zřejmé, že ačkoli bobří na začátku disperze preferují směr po proudu, výsledné rozložení disperzních směrů je dáno především dostupností vhodných habitatů (v případě uvedené studie se nakonec 57% bobrů usadilo

ve směru proti proudu.)

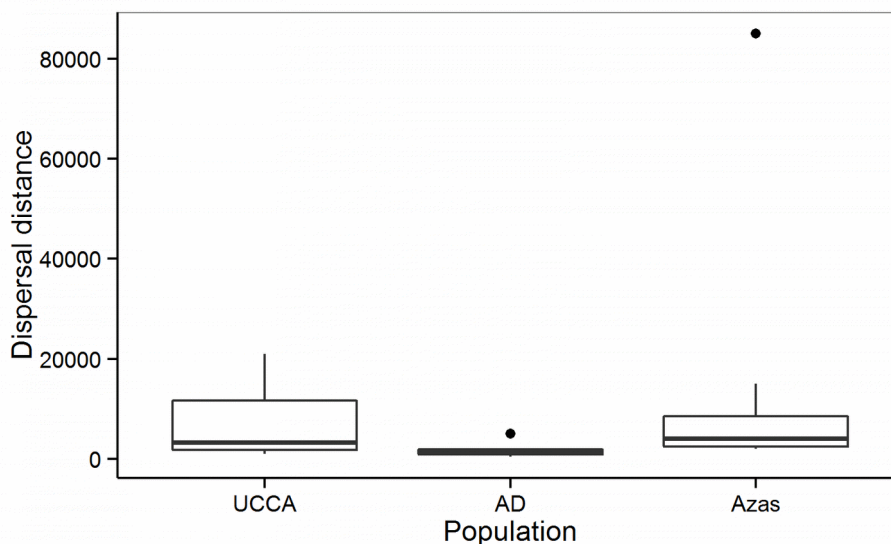
Vedle primární disperze se občas vyskytuje i disperze sekundární, spočívající v opuštění teritoria dospělým jedincem za účelem založení nového. Nejčastější příčinou je vyčerpání lokálních zdrojů potravy (jsou známy i případy, kdy se naráz přesune celá rodina), může však jít i o jedince vytlačeného z teritoria nově příchozím jedincem. Četnost sekundární disperze je obecně silně závislá na kvalitě habitatu, může však být poměrně vysoká (viz zmíněných 18 jedinců ze 46 sledovaných, tj. 39%; Sun et al. 2000).

Zdrojem dat o disperzních vzdálenostech bobrů jsou jednak údaje ze zpětných odchytů označených zvířat (Saveljev *et al.* 2002), případně v poslední době stále častěji podrobnější leč méně početná data z radio-telemetrického sledování (Sun *et al.* 2000; McNew, Jr. & Woolf 2005). Někdy bývá disperze odhadována také ze vzdáleností mezi novými teritorii od nejbližšího již existujícího osídlení (Heidecke 1984; Fustec *et al.* 2001; Barták *et al.* 2013). Ve srovnání se zpětným odchytům či radio-telemií je posledně jmenovaný způsob pochopitelně zatížen relativně větší chybou.

Zdroj:								
(McNew, Jr. & Woolf 2005)		(Saveljev <i>et al.</i> 2002)			(Sun <i>et al.</i> 2000)			
Lokalita, druh a typ vzdálenosti:								
UCCA, CC, euclid		AD, CC, euclid		Azas, CF, river			ASP, CC, euclid	
Vzdálenost (m)	Pohlaví	Vzdálenost (m)	Pohlaví	Vzdálenost (km)	Pohlaví	Třída vzdáleností (km)	Četnost	Pohlaví
4144	n	1597	n	85	m	0-5	22	m
2282	n	415	n	4	n	5-10	1	m
20931	n	1036	n	15	m	10-15	2	m
1622	n	2033	n	13	f	15-20	1	m
14156	n	4994	n	2	n	> 20	0	m
1028	n	813	n	4	f	0-5	8	f
				4	m	5-10	4	f
				3	f	10-15	1	f
				3,5	m	15-20	0	f
				2	f	> 20	5	f
				2	m			

Tabulka 5.3: Publikované disperzní vzdálenosti bobrů. Lokality: Amax Delta, jižní Illinois, USA (AD), Union County Conservation Area, jižní Illinois, USA (UCCA), povodí řeky Azas, Tuva (Azas) a Allegany State Park, stát New York, USA (ASP). Druhy: *Castor canadensis* (CC), *Castor fiber* (CF). Typ disperzní vzdálenosti: euklidovská vzdálenost počáteční a koncové polohy jednice (euclid), vzdálenost měřená podél vodního toku (river). U zdroje McNew & Woolf 2005 použity pouze údaje o jedincích, kteří úspěšně dokončili disperzi usazením v novém teritoriu, tj. záznamy označené v tabulce Table 1. původního zdroje jako "settled". V případě lokality ASP jsou hodnoty četností vizuálně odečteny z původního grafu.

Většina studií se shoduje na tom, že bobři mají tendenci osídlovat především bezprostřední okolí rodičovských teritorií, zhruba do 5 - 10 km. Na druhou stranu při nevhodném habitatu v okolí jsou schopni bobři překonávat úctyhodné vzdálenosti (i přes 80km, v ojedinělých případech dokonce stovky km; Heidecke 1984; Hartman 1994; Saveljev et al. 2002). Při posuzování naměřených vzdáleností je třeba rozlišovat situaci, kdy byly vzdálenosti odhadovány jako euklidovské a kdy byly měřeny podél vodních toků, ne vždy je však tento údaj uveden (viz např. Fustec et al. 2001). Naměřené disperzní vzdálenosti u tří populací bobra kanadského a jedné populace bobra evropského shrnuje tabulka 5.3. Průměrné vzdálenosti se v těchto studiích pohybovaly od 1,8 km (McNew, Jr. & Woolf 2005) do 12,5 km (Saveljev *et al.* 2002). Fustec et al. (2001) rozlišují na základě měření vzdáleností mezi nově vzniklými a již existujícími teritorií u populace bobra evropského na řece Loire bimodální rozdělení disperzních vzdáleností, odpovídající dvěma disperzním režimům: 1) disperze na krátké vzdálenosti, s průměrnou disperzní vzdáleností 3,2 km a směrodatnou odchylkou 2,14 km, a disperze na dlouhé vzdálenosti, s průměrnou vzdáleností 37,6 km a směrodatnou odchylkou 25,86 km. Pro oba režimy dohromady byla pak průměrná vzdálenost 8,9 km (směrodatná odchylka 12,89 km). Podobný bimodální charakter lze vysledovat i v datech autorů Sun et al. (2000) (viz obrázek 5.2). Výrazně delší disperzní vzdálenosti odvodil z měření vzdáleností mezi teritorií na labské populaci bobra evropského Heidecke (1984) (viz tabulku 5.4). Podle něj až 7% dispergujících jedinců muselo překonat vzdálenost větší než 100 km.

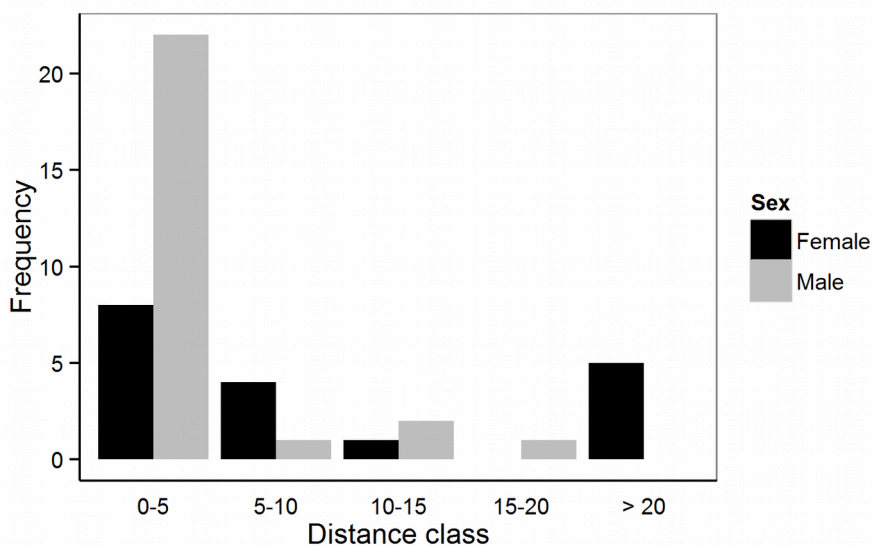


Obrázek 5.1: Rozdělení disperzních vzdáleností (m) tří bobřích populací. Konkrétní hodnoty a lokality viz tabulku 5.3.

Jak je z uvedených hodnot patrné, disperzní vzdálenosti se mohou velmi lišit mezi populacemi. Je třeba počítat s tím, že studie založené na zpětném odchytu a radio-telemetrii, ačkoli jsou sami o sobě velmi přesné, do jisté míry skutečné disperzní vzdálenosti podhodnocují, neboť nezahrnují jedince, jejichž disperze nebyla sledována až do konce. Z nich mohla část při disperzi zemřít, část ale velmi pravděpodobně opustila studovanou oblast. Velmi dlouhé disperzní vzdálenosti tak mohou v těchto datech chybět. Rovněž je u dlouhých disperzních vzdáleností jistá neurčitost u dat ve formě histogramu, neboť zde bývá poslední třída vzdáleností shora neomezená (např. Heidecke 1984; Sun et al. 2000).

Třída disperzních vzdáleností (km)	Relativní četnost
1-10	0,2
11-20	0,22
21-30	0,24
31-40	0,11
41-50	0,09
51-100	0,09
100 a více	0,07

Tabulka 5.4: Histogram disperzních vzdáleností bobra evropského odvozených z měření vzdáleností mezi teritorii. Zdroj: Heidecke (1984)



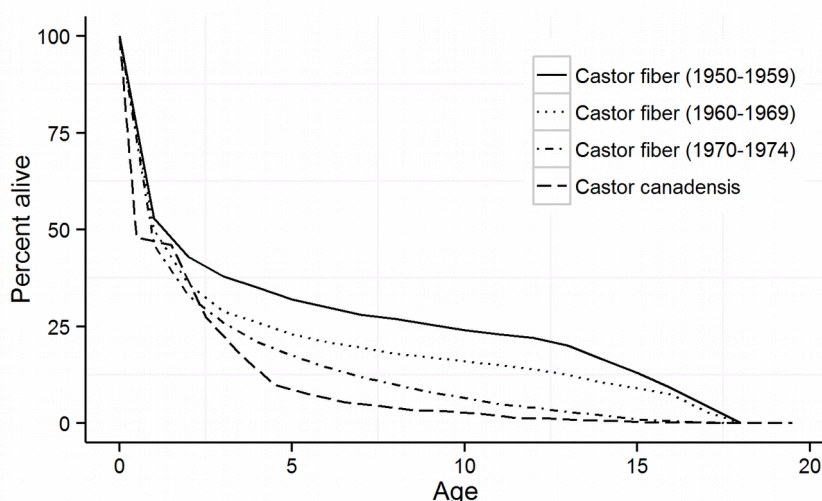
Obrázek 5.2: Histogram disperzních vzdáleností bobří (*Castor canadensis*) populace v Alleganském státním parku, stát New York, USA. Zdroj: Sun, Müller-Schwarze, and Schulte 2000. Hodnoty (viz Tabulka 5.3) vizuálně odečteny z původního grafu.

5.4 Mortalita

V rámci celého areálu osídlení jsou přirozenými nepřáteli bobra zejména vlk (*Canis lupus*), medvěd (*Ursus sp.*), rys (*Lynx sp.*) či rosomák (*Gulo gulo*), u bobra kanadského ještě puma (*Felis concolor*) či kojot (*Canis latrans*). Menší šelmy jako je liška (*Vulpes vulpes*) či vydra (*Lutra sp.*) jsou predátory bobřích mláďat. Z uvedeného výčtu je zřejmé, že v našich podmínkách bobr mnoho přirozených nepřátel nemá a hlavním faktorem úmrtnosti se tak stává člověk, tj. jednak lov a jednak srážky s dopravními prostředky. Lov, který u bobra kanadského redukuje populace řádově o desítky procent, je u nás až na výjimečné případy některých lokalit zakázán, přesto zcela jistě v omezeném měřítku ilegálně probíhá. Hlavní příčinou úmrtí dospělých jedinců je však pravděpodobně kromě věku a vnitrodruhové kompetice automobilová doprava.

Věk	$L(a)$	Věk	$L(a)$	Věk	$L(a)$	Věk	$L(a)$
0	1,000	5,5	0,074	11,5	0,014	17,5	0,001
0,5	0,480	6,5	0,055	12,5	0,012	18,5	0,001
1,5	0,460	7,5	0,045	13,5	0,007	19,5	0,000
2,5	0,275	8,5	0,034	14,5	0,006		
3,5	0,178	9,5	0,031	15,5	0,002		
4,5	0,100	10,5	0,024	16,5	0,002		

Tabulka 5.5: Životní tabulka bobra kanadského sestavená na základě populace na Novém Foundlandu. $L(a)$ je pravděpodobnost dožití se věku a . Zdroj: Payne (1984b).



Obrázek 5.3: Empirické křivky přežívání. Data viz tabulky 5.5 a 5.6.

Věk	$L(a)$ 1950-1959	$L(a)$ 1960-1969	$L(a)$ 1970-1974
0	1,000	1,000	1,000
1	0,530	0,500	0,460
2	0,430	0,360	0,330
3	0,380	0,290	0,260
4	0,350	0,260	0,210
5	0,320	0,230	0,175
6	0,300	0,210	0,145
7	0,280	0,195	0,120
8	0,270	0,180	0,100
9	0,255	0,170	0,080
10	0,240	0,160	0,065
11	0,230	0,150	0,050
12	0,220	0,140	0,040
13	0,200	0,125	0,030
14	0,165	0,105	0,020
15	0,130	0,090	0,010
16	0,090	0,075	0,005
17	0,045	0,030	0,002
18	0,000	0,000	0,000

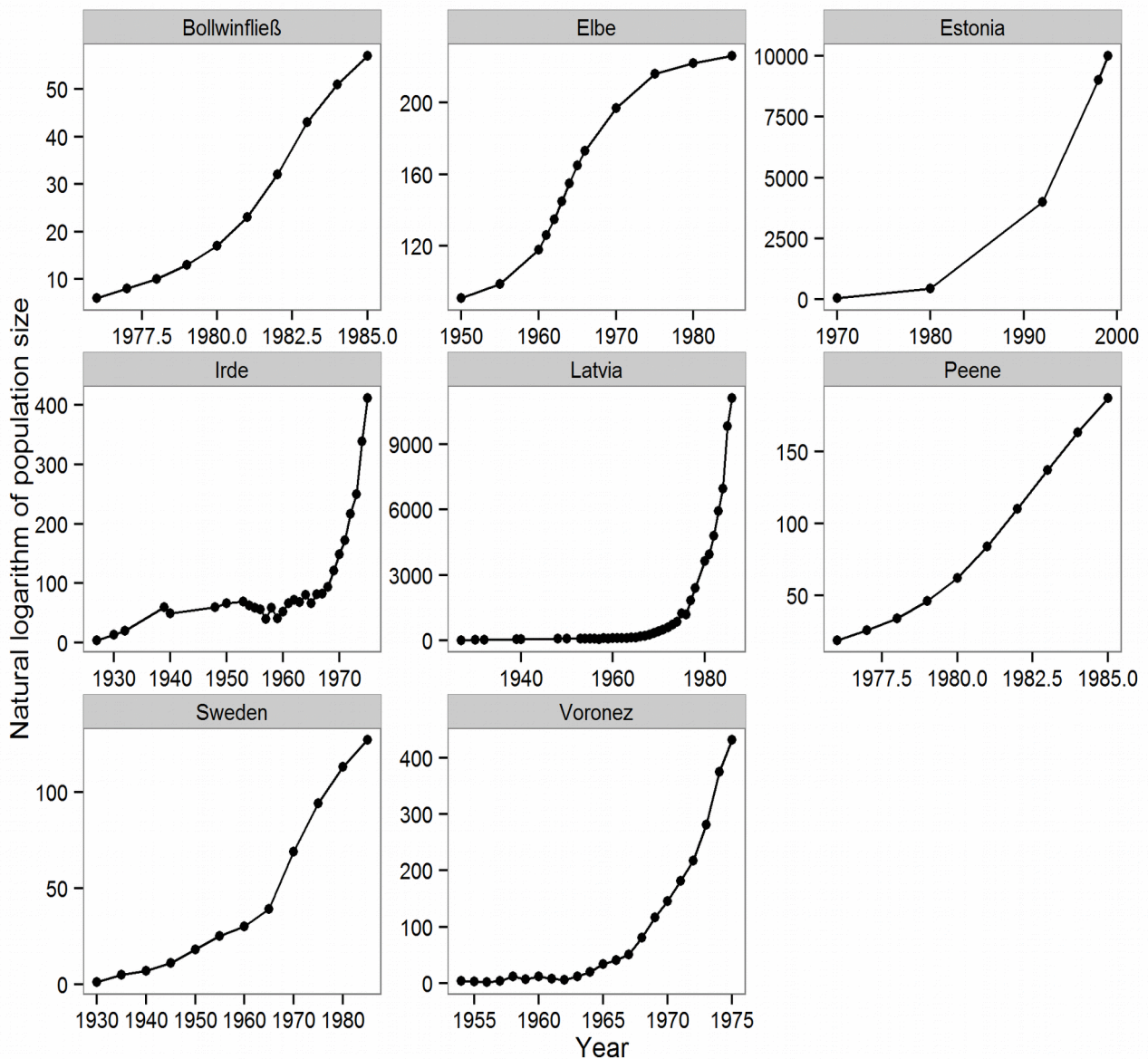
Tabulka 5.6: Životní tabulka sestavená pro různá období vývoje populace bobra evropského na Labi. $L(a)$ je pravděpodobnost dožití se věku a . Zdroj: Heidecke (1984).

V přírodě se bobři dožívají v průměru asi deseti až dvanácti let, ačkoli v zajetí se až zhruba dvaceti let. Křivku přežívání (s odseparovaným vlivem odlovu) sestavil pro bobra kanadského Payne (1984b) (viz obrázek 5.3 a tabulku 5.5). Pro bobra evropského sestavil na základě dlouhodobého sledování původní populace na Labi (tzv. labské refugium) tři různé křivky přežívání pro různě staré populace Heidecke (1984) (viz obrázek 5.3, tabulku 5.6 a přílohu P3). Z křivek sestavených pro bobra evropského je vidět zřejmý vliv populační hustoty na mortalitu. Data začínají rokem 1950, tj. krátce po výrazné redukci populací za druhé světové války, je tedy pravděpodobné, že popisují vývoj od poměrně mladé populace s malou populační hustotou až po relativně ustálenou populaci. Křivka sestavená pro bobra kanadského, u něhož se s velkou pravděpodobností jedná o relativně starou populaci, tuto interpretaci potvrzuje.

5.5 Populační dynamika

Datové řady populačního vývoje na devíti různých populacích bobra evropského shrnuje obrázek 5.4, příslušná data jsou uvedena v příloze P2. Vývoj populací vykazuje ve všech případech

exponenciální fázi, v některých případech následovanou zpomalením typickým pro logistický růst. Ten je charakteristický pro populace s absencí výraznějších mezidruhových interakcí (růst začíná exponenciální fází a postupně se se zvyšující populační hustotou zpomaluje z důvodu přibližování se mezní kapacitě prostředí).



Obrázek 5.4: Populační růst bobra evropského. Lokality a zdroje: Bollwinfließ, Německo (Heidecke 1991); Elbe, Německo (Heidecke 1984); Estonsko (Halley & Rosell 2002); Irde, Lotyšsko (Balodis 1990); Lotyšsko (Balodis 1990); Peene, Německo (Heidecke 1991); Värmland, Švédsko (Hartman 1994); Voronez, Lotyšsko (Balodis 1990).

Hartman (1994) a po něm Halley & Rosell (2002) zmiňují počáteční fázi stagnace následovanou

exponenciálním růstem, čehož možným vysvětlením by mohl být Alleeho efekt spojený s problematickým párováním při počátečních malých populačních hustotách. Jedná se však patrně pouze o chybnou interpretaci časové řady (viz řadu Sweden na obrázku 5.4), neboť tuto řadu lze velmi dobře proložit exponenciální křivkou (viz tabulku 7.1 a obrázek 7.3) a zdání dvoufázového vývoje je způsobeno pouze jedním datovým bodem (cca 1965 na obrázku 5.4). Oproti tomu výrazné počáteční stagnace patrně u lotyšských populací (viz řady Irde, Latvia a Voronez na obrázku 5.4) jsou snadno vysvětlitelné vlivem druhé světové války, během níž a po níž byly bobři masivně loveni jako zdroj masa (Aleš Vorel, ústní sdělení). Zhruba od roku 1960 je i v těchto řadách jasně patrný exponenciální růst.

5.6 Habitatové nároky

Z hlediska nároků na habitat je pro bobra limitujícím faktorem dostatek potravy a vhodných příležitostí k úkrytu, resp. ke stavbě obydlí.

Bobr je výhradní býložravec, specializující se na dřeviny, vodní rostliny a byliny rostoucí podél břehů. Nejdůležitějšími druhy ve skladbě bobřího jídelníčku jsou rody *Salix* sp. a *Populus* sp. doplněné dalšími druhy náležejícími do měkkých a tvrdých luhů (Fustec *et al.* 2001; Krojerová-Prokešová *et al.* 2010; Vorel *et al.* 2015).

Vedle potravy je pro bobra zásadně limitující vodní prostředí, na které je mnoha způsoby adaptován. Vyžaduje pomalu tekoucí nebo stojaté vody, přičemž je schopen obývat jak velké toky, menší řeky i potoky, tak i jezera, nádrže a rozsáhlé mokřadní systémy. Z hlediska vlastností toku není důležitá kvalita vody, ale především kolísání hladiny, které nesmí být moc velké a musí být celoročně nad určitou minimální hladinou. Pokud tomu tak není, bobr je známý svou tendencí vodní hladinu stabilizovat stavbou hrází. Hartman & Tornlov (2006) zjistili, že bobr staví hráze jen v případě, že je hloubka vody menší než cca 0,7 - 1 m.

Velikost teritoria se pohybuje zhruba v rozmezí 1 - 5 km vodního toku (přičemž bobři obývají oba břehy), průměr je asi 2,7 km (Nolet & Rosell 1994). Velikost teritorií je nicméně silně závislá na kvalitě habitatu, zejména množství a kvalitě potravních zdrojů, přičemž se s klesající kvalitou habitatu teritoria prodlužují (Fustec *et al.* 2001). Nolet a Rosell (1994) také pozorovali vliv populační hustoty u úplně nového osídlení, kdy dříve příchozí jedinci měli teritoria významně větší než jedinci v následných fázích kolonizace.

5.7 Novodobé šíření⁴

Bobr evropský byl zcela běžným druhem celé Evropy a značné části Asie, od Britských ostrovů po východní Sibiř, napříč zónou opadavých a jehličnatých lesů, jeho areál však zabíhal podél zalesněných říčních údolí daleko do tundry na severu a stepního pásma na jihu (Halley & Rosell 2002).

V průběhu 12. až 19. století byli bobři v Evropě masivně loveni (Vorel *et al.* 2012), především jako zdroj kvalitní kožešiny, ale i pro maso a kastoreum⁵, čímž se jejich původní areál redukoval na zhruba 1200 jedinců (to je asi polovina současné populace v České republice) roztroušených v osmi malých izolovaných refugiích ve Francii, Německu, Mongolsku a Číně, Norsku, Rusku a na Ukrajině (Nolet & Rosell 1998). Na počátku 20. století byli bobři na pokraji úplného vyhynutí. To nicméně v mnoha zemích nastartovalo záchranné programy, které vyústily v dlouhou řadu reintrodukcí, započatých ve 20. letech 20. století ve Švédsku, Rusku, Norsku a Lotyšsku a následně v řadě dalších států ve všech částech Evropy a velké části Asie (především Mongolsko a Čína; Nolet & Rosell 1998). V současné době bobr obývá značnou část svého původního areálu (Halley & Rosell 2002) a proces šíření stále pokračuje.

U nás shrnuje průběh šíření bobra evropského v novodobé historii Šafář (2002), Anděra a Červený (2004) a Vorel *et al.* (2012). V roce 1977 se objevují první jedinci na našem území, a to v oblasti nížinných lužních lesů mezi řekami Dyjí a Moravou na jižní Moravě. Tito jedinci pocházeli z rakouského reintrodukčního programu zahájeného v roce 1976 u Vídně. Je tedy zřejmé, že se muselo jednat o disperzi na značnou vzdálenost. Jihomoravská populace se etablovala a začala se rychle šířit podél řek Moravy, Dyje a Svratky a jejich přítocích.

Následovala řízená reintrodukce asi dvaceti jedinců na střední Moravě (vojenský újezd Libavá a CHKO Litovelské Pomoraví) v letech 1990 - 1996. Tato zvířata pocházela z populací v Polsku a Litvě. I zdejší populace se začala úspěšně šířit a zhruba koncem 90. let se plynule propojila s jihomoravskou populací postupující proto proudu Moravy.

Jiná spontánní kolonizační vlna probíhala v západních Čechách jedinci z bavorské populace masivně reintrodukované v 60. až 80. letech 20. století. Na naše území začali bobři pronikat přes

⁴ Tato kapitola se zaměřuje výhradně na bobra evropského.

⁵ Kastoreum je výměšek análních pachových žláz používaný bobry ke značení teritorií a využívaný lidmi k výrobě parfémů.

rozvodnici (což indikuje vysokou populační hustotu zdrojové populace) již někdy v polovině 80. let 20. století. První jedinci byli zaznamenáni na řece Radbuze, hlavní kolonizační vlna však přišla nezávisle z několika směrů až počátkem 90. let 20. století a šíření dále probíhalo po proudu povodím Berounky a jejích přítoků.

Třetí nejstarší populací je severočeská populace na Labi. Ta vznikla spontánním šířením z labského refugia přes Sasko-Anhaltsko a Sasko, převážně podél řeky Labe. Výpady pionýrských bobrů jsou na tomto území zaznamenávány již od roku 1968, trvalé osídlení labské nivy je však evidováno až od roku 1992 Děčína. Šíření labské populace je na našem území omezeno přítomností jezu ve Střekově, který pro bobry představuje téměř nepřekročitelnou bariéru. To je podpořeno tím, že řeka zde protéká údolím s relativně strmými svahy, takže zdejší přítoky Labe jsou pro bobra prakticky neobyvatelné. První úspěšné pokusy o překonání jezu jsou známy až z nedávné doby (Aleš Vorel, ústní sdělení).

Vedle uvedených hlavních populací existují ještě doklady menších osídlení, a to zejména v Orlických horách (bobři pocházejí z reintrodukce v jihozápadním Polsku) a v povodí Odry ve Slezku (zde se jedná o kombinaci spontánního pronikání bobrů z Polska a reintrodukce ve vojenském újezdu Libavá v 90. letech 20. století). Ze zcela současných evidencí je možné ještě zmínit výskyt bobrů na řece Orlici a začínající populaci na Šumavě (Vorel *et al.* 2012).

6. Analýza historického šíření bobra evropského v České republice

Metody měření rychlosti šíření populace v prostoru shrnuté v kapitole 3 jsou všechny navržené pro analýzu šíření v dvourozměrném, případně jednorozměrném prostoru (tj. v ploše či podél linie; druhý případ viz např. Lubina & Levin 1988). Navíc většina z nich předpokládá radiálně symetrické (tj. izotropní) šíření homogenním prostředím (viz diskuzi v Gilbert & Liebhold 2010). V případě šíření po říčních sítích však není ani jeden z těchto předpokladů splněn. Říční síť může pro některé druhy představovat preferenční disperzní cesty (viz např. Campbell et al. 2002; Jules et al. 2002) a v takovém případě šíření probíhá extrémně heterogenním prostředím. Na druhou stranu pokud disperze probíhá výhradně či téměř výhradně podél vodních toků, jako je tomu u ryb či právě u bobrů, jde sice o šíření prostředím homogenním, ale s komplikovanou geometrií. Díky větvení se struktura přítoků není možné říční síť považovat ani za prostředí jednorozměrné, ani za dvourozměrné, ale spíše za cosi mezi tím.

Přestože se šíření podél vodních toků týká velkého množství druhů, počínaje vodními a břehovými druhy rostlin, přes vodní bezobratlé, ryby, až po na vodu vázané savce, adekvátní metoda pro měření rychlosti takového šíření nebyla až do nedávné doby popsána. Tato kapitola prezentuje výsledky výzkumu autora této práce a jeho kolegů publikované v článku Barták et al. (2013), v němž jsme takovou metodu navrhli a otestovali na příkladu šíření čtyř populací bobra evropského v České republice během jeho novodobé evropské rekolonizace. S výjimkou rozšířené diskuze obsahuje kapitola výhradně původní výsledky v tomto článku publikované, z toho důvodu nebudu dále na tento článek výslovně odkazovat.

6.1 Data

Data použitá pro analýzu sestávala z historických záznamů shrnutá Šafářem (2002) a Anděrou a Červeným (2004) (viz kapitolu 5.7), doplněných o vlastní databázi založenou na dlouhodobém monitoringu všech čtyř studovaných populací prováděném soustavně od roku 1998 Katedrou ekologie Fakulty životního prostředí České zemědělské univerzity v Praze pod vedením Aleše

Vorla. Tyto záznamy obsahovaly veškeré známky bobřího osídlení na území České republiky ve studovaném období, tj. přímo pozorovaná zvířata, zvířata usmrcená při srážce s automobilem, bobří stavby, poražené či okousané stromy, stopy, apod. Z těchto záznamů dále Moudrý (2006) vybral pouze ty svědčící o přezimování, tj. záznamy úkrytů, hrází, pozorovanou reprodukci a odchov mláďat, větší izolované shluky poražených stromů. Odstraněny byly veškeré neurčité záznamy svědčící spíše o disperzi či přechodném pobytu než o stabilním osídlení, jako např. jednotlivé poražené stromy či okusy, osamocení jedinci apod. Dále byly odstraněny záznamy s nedostatečnou přesností prostorového či časového určení, tj. použity byly pouze záznamy, u nichž bylo možné jednoznačně identifikovat místo blízko vodního toku a rok, kdy byl záznam pozorován.

Pro převedení záznamů do podoby digitální geodatabáze byla použita aplikace SurveyPro programu Janitor 1.0 (CENIA GIS Laboratory, <http://janitor.cenia.cz>, Žďár nad Sázavou, Česká republika). Následně byly v programu ArcGIS 9.2 (ESRI, Redlands, CA, USA) bodové záznamy umístěny na liniovou vektorovou vrstvu říční sítě poskytovanou Výzkumným ústavem vodohospodářským T. G. Masaryka v Praze (databáze DIBAVOD dostupná zdarma na <http://heis.vuv.cz>)

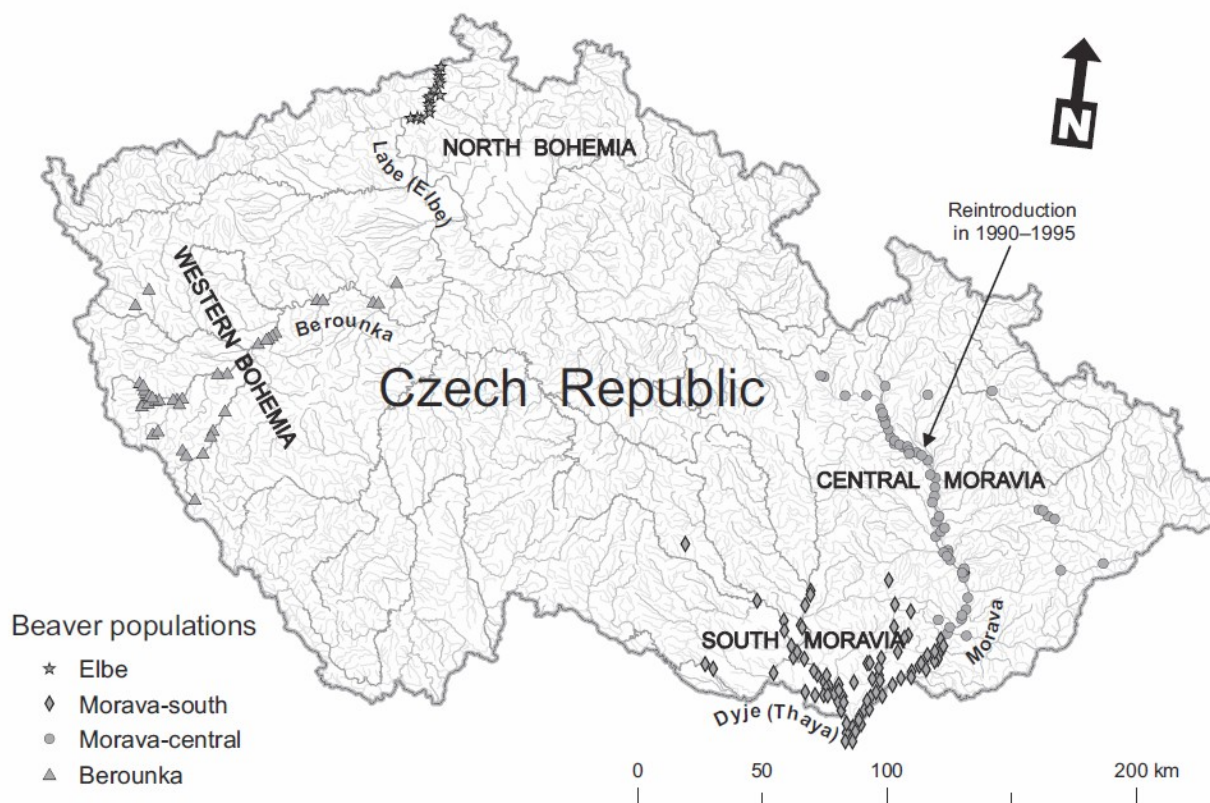
Výsledná databáze sestávala z následujících čtyř populací (viz obrázek 6.1 a přílohu P6):

1. populace na jižní Moravě, pocházející z rakouské populace na Dunaji,
2. populace na střední Moravě, pocházející z cílené reintrodukce,
3. populace na Berounce a
4. populace na Labi.

Poslední dvě populace pocházejí ze dvou různých populací v Německu. Ačkoli je na území České republiky doloženo ještě několik dalších menších populací, tyto čtyři představují jediné populace, pro které byly k dispozici dostatečně dlouhé a přesné časové řady záznamů.

Z obrázku 6.1 (a podrobněji v příloze P6) je vidět, že obě moravské populace se vyskytují ve stejném povodí a jejich území se prolíná. Přitom na základně původních datových záznamů nelze tyto dvě populace oddělit (tj. nelze určit, do které z nich ten který záznam patří). Vzhledem k jejich výrazně odlišné historii (jihomoravská populace pochází z několika jedinců spontánně dispergujících z relativně vzdálené introdukované populace na Dunaji, kdežto populace na střední Moravě byla přímo založena introdukcí velké skupiny jedinců v centru oblasti) jsme se rozhodli považovat obě populace za odlišné. Za tím účelem jsme jednotlivé záznamy rozdělili mezi tyto dvě

populace na základě odhadu jejich "zdrojových" záznamů reprezentujících "rodičovské" teritorium. Za zdrojový záznam jsme přitom ve shodě s navrhovanou metodou měření šíření (viz kapitolu 6.2) považovali nejbližší již existující osídlení. Tímto způsobem bylo možné u každého záznamu vysledovat posloupnost zdrojových záznamů až k některému z prvních záznamů s jasným určením populace.



Obrázek 6.1: Prostorové rozmístění záznamů o výskytu bobrů ve čtyřech populacích: na Labi (Elbe), jižní Moravě (Morava-south), střední Moravě (Morava-central) a Berounce. Data z jednotlivých populací (v uvedeném pořadí) pokrývají období 1991-2003, 1977-2003, 1990-2003 a 1980-2011. Populace na jižní a střední Moravě byly uměle rozděleny technikou nejbližších sousedů, tj. aproximací neznámé disperzní trajektorie nejkratší spojnicí mezi daným záznamem a nejbližším již existujícím záznamem.

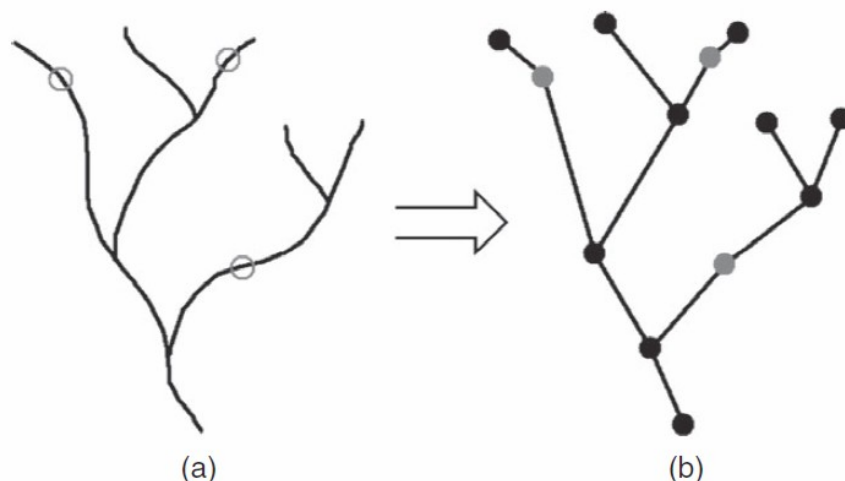
6.2 Metoda měření rychlosti šíření v říčních sítích

Reprezentace říční sítě

Základem navrhované metody měření rychlosti šíření je reprezentace říční sítě pomocí tzv. ohodnoceného grafu, což je obecně používaný matematický model sítě. Použití matematické teorie grafů k popisu a analýze nejrůznějších síťových struktur (např. potravních sítí) má v ekologii

dlouhou tradici (viz Bascompte 2007). Grafy k reprezentaci prostorových vztahů v krajině použili jako první Cantwell a Forman (1993) a po nich zejména Urban a Keitt (2001). V poslední době byly grafy použity i k reprezentaci říčních sítí coby prostředí pro disperzi organismů v kontextu problematiky konektivity krajiny (Schick & Lindley 2007; Erős, Schmera & Schick 2011; Erős *et al.* 2012).

Základní definice z teorie grafů použité v prezentované metodice jsou následující. *Graf* sestává z množiny *vrcholů* (někdy též nazývaných "uzly") $V(G)$, množiny *hran* $E(G)$ a zobrazení, které každé hraně přisuzuje právě jednu dvojici vrcholů (hrana reprezentuje spojnicu, která dané dva vrcholy spojuje). *Ohodnocený graf* je graf doplněný o zobrazení, které každé hraně e přisuzuje reálné číslo $w(e)$ nazývané ohodnocení hrany (někdy též "váha hrany", angl. "weight"). *Cesta* mezi vrcholy v_0 a v_n je posloupnost vrcholů a hran v podobě $v_0, e_1, v_1, e_2, v_2, \dots, e_n, v_n$, kde hrana e_i spojuje vrcholy v_i a v_{i-1} pro všechna $i = 1, 2, \dots, n$, a kde se žádný vrchol nevyskytuje více než jednou. *Délka cesty* v ohodnoceném grafu je součet všech ohodnocení hran této cesty, *nejkratší cesta* mezi danými dvěma vrcholy je pak taková cesta tyto dva vrcholy spojující, která má ze všech možných cest nejkratší délku. *Průměr grafu* je definován jako nejdelší ze všech nejkratších cest v grafu (tj. projdeme-li všechny možné dvojice vrcholů a zjistíme nejkratší cestu dané dva vrcholy spojující, pak průměr grafu je nejdelší z takto nalezených cest). *Podgraf* G' daného grafu G je graf, pro který platí $V(G') \subseteq V(G)$ a $E(G') \subseteq E(G)$.



Obrázek 6.2: Ilustrativní příklad reprezentace říční sítě pomocí váženého grafu. (a) Říční síť se třemi záznamy o výskytu bobrů. (b) Odpovídající graf se dvěma typy vrcholů, reprezentujícími konce říčních úseků (černé body) a bobří výskyty (šedé body), propojených hranami reprezentujícími říční úseky (černé úsečky). Váhy hran (neznázorněno) odpovídají délkám příslušných úseků.

Pro reprezentaci říční sítě jsme použili graf, v němž vrcholy jsou dvojího typu, reprezentující jak "jedince" (tj. záznamy o výskytu bobřího osídlení), tak konce říčních úseků (tj. prameny, ústí a soutoky). Hrany pak reprezentují samotné říční úseky, tj. úseky mezi vrcholy obou typů, jejich ohodnocení je definováno jako délka příslušného říčního úseku (viz obrázek 6.2).

Veškeré výpočty na takto zkonstruovaném grafu jsme prováděli pomocí vlastního autorizovaného počítačového programu Spread Analyst, napsaného v jazyce C# a spolu s veškerými zdrojovými kódy volně dostupného na <http://fzp.czu.cz/~bartakv/spreadanalyst>.

Míry rychlosti šíření

První, nepřímou mírou rychlosti šíření je růst velikosti šířící se populace. Ačkoli sám o sobě postrádá prostorovou informaci, poskytuje představu o množství dispergujících jedinců. Z tohoto důvodu jsme jako první míru rychlosti šíření uvažovali právě *populační růst*, přičemž velikost populace jsme aproximovali jako kumulativní počet záznamů. Jelikož tento růst byl ve většině případů alespoň v určité počáteční fázi exponenciální, vynesli jsme logaritmované hodnoty kumulativních počtů záznamů jako funkci času a identifikovali lineární část tohoto grafu. Sklon regresní přímky proložené touto lineární částí pak představuje odhad rychlosti populačního růstu. Identifikaci lineární fáze růstu jsme provedli pouhým vizuálním posouzením. Objektivnější

metodou by bylo použití metody regrese po částech (angl. "piecewise regression" případně "segmented regression"; viz např. Toms & Lesperance 2003), která umožňuje statistický odhad bodu zlomu. V našem případě však použití této metody nebylo možné, neboť body zlomu (tj. začátek a konec lineární fáze) ležely příliš blízko koncům časové řady, takže v počátečním a koncovém úseky nebyl dostatečný počet bodů pro proložení samostatné regresní přímky. (Stejně platí i pro všechny další lineární regrese v této studii, kde bylo třeba identifikovat lineární část růstu.)

Další mírou rychlosti šíření, tentokrát již explicitně prostorovou, je *expanze obsazené oblasti* (angl. *range expansion*), tj. časová dynamika velikosti obsazeného území. Jelikož jsme uvažovali organismy dispergující podél vodních toků a obývající jejich nejbližší okolí, definovali jsme *obsazenou oblast* (angl. *range*) jako sjednocení "obsazených úseků toku" a *velikost obsazené oblasti* (angl. *range size*) jako délku tohoto sjednocení. Přitom daný úsek toku (odpovídající hraně v grafu) jsme považovali za "obsazený", byl-li použit k disperzi nebo byl-li součástí teritoria. Taková definice vyžadovala odhad disperzních trajektorií a polohy teritorií. Jelikož informace o skutečných disperzních trajektoriích pochopitelně nebyla k dispozici, odhadli jsme disperzní trajektorii daného záznamu jako nejkratší cestu spojující tento záznam s nejbližším již existujícím (tj. starším) záznamem. Nejkratší cesty jsme identifikovali pomocí Dijkstrova algoritmu, který je v teorii grafů používán k efektivnímu hledání nejkratších cest v ohodnocených grafech. Za "teritorium" daného záznamu jsme považovali část toku o délce 2 km kolem daného záznamu, tj. 1 km na každou stranu.

Dále bylo třeba identifikovat "zdrojové" či "introdukované" jedince (tj. takové, které nemají v datové sadě žádný zdrojový či rodičovský záznam). Pro tyto záznamy jsme pochopitelně disperzní trajektorie neodhadovali. V případě jihomoravské a labské populace jsme za "zdrojové" záznamy považovali záznamy z prvního roku v datové sadě. Jinými slovy jsme předpokládali, že tito jedinci pocházejí ze zdrojových populací v Německu resp. Rakousku. U populace na střední Moravě jsme za "introdukované" jedince považovali všechny záznamy reprezentující řízenou reintrodukci člověkem, tj. všech osm záznamů z let 1990 a 1991 a jeden záznam z roku 1996. Na Berounce byla situace relativně nejsložitější, neboť zdejší populace prokazatelně pochází z několika nezávislých a prostorově i časově oddělených infiltrací ze zdrojové populace v Německu. Zde jsem tedy jako "zdrojové" označili všechny záznamy, u nichž případné odhadnuté disperzní trajektorie působily velmi nerealisticky.

Jelikož časový růst obsazené oblasti se ve většině případů zdál být zhruba exponenciální či

logistický (viz obrázek 6.4), použili jsme sklon regresní přímky proložené lineární částí tohoto (logaritmicky transformovaného) růstu jako relativní míru rychlosti expanze obsazené oblasti (tj. jedná se o stejný postup, jaký jsme použili v případě populačního růstu).

Časový růst velikosti obsazené oblasti (ve výše uvedené definici) odráží jak postup populace podél hlavního toku, tak i kolonizaci menších přítoků. Pro rychlost šíření je nicméně zajímavý i postup populace podél jedné či několika hlavních linií. Pro tyto účely jsme jako vhodnou míru navrhly *průměr obsazené oblasti*, definovaný jako průměr podgrafu reprezentujícího obsazenou oblast. Taková míra je pak grafovou analogií poloměru (resp. průměru) obsazené oblasti, jak jej používají klasické metody (viz kapitolu 3).

V grafu časové závislosti průměru obsazené oblasti (viz obrázek 6.5) jsme identifikovali (opět vizuálně) zlomový bod mezi iniciální fází velmi pomalého růstu a následnou fází rychlého, zhruba lineárního růstu, stejně jako případný zlomový bod mezi tímto lineárním růstem a následným zpomalením. Prostřední, lineární částí jsme pak proložili regresní přímku a její sklon opět považovali za odhad rychlosti šíření (v tomto případě v jednotkách km/rok). Jelikož růst poloměru obsazeného území má očekávatelný "terasovitý" charakter (viz obrázek 6.5), a jelikož podobná časová řada má typicky silně autokorelované chyby, použili jsme k regresi pouze ty body, v nichž došlo v porovnání s předchozím rokem ke změně hodnoty průměru.

Ve všech případech použití lineární regrese jsme porovnali sklony regresních přímek jednotlivých populace pomocí analýzy kovariance a postupného F-testu (incremental F-test), pomocí něhož jsme porovnali úplný model (tj. model s odlišnými sklony i počátky pro každou populaci) s modelem bez interakcí (tj. s modelem s jedním sklonem společným pro všechny populace). Pokud byly rozdíly mezi sklony statisticky významné, provedli jsme v dalším kroku vícenásobné porovnání k odhalení, mezi kterými dvěma populacemi lze prokázat rozdíl. K tomuto porovnání jsme použili analýzu kovariance a test významnosti interakčního členu zvlášť pro každou dvojici populací. Kvůli případné závislosti testů jsme použili Bonferroniho korekci požadované hladiny významnosti (tj. v případě čtyř regresí, tj. šesti testů pro jednotlivé páry, byla pro dosažení celkové hladiny významnosti 0,05 požadovaná P hodnota u jednotlivých testů $0,05/6=0,008$, a podobně v případě tří regresí byla požadovaná P hodnota 0,017).

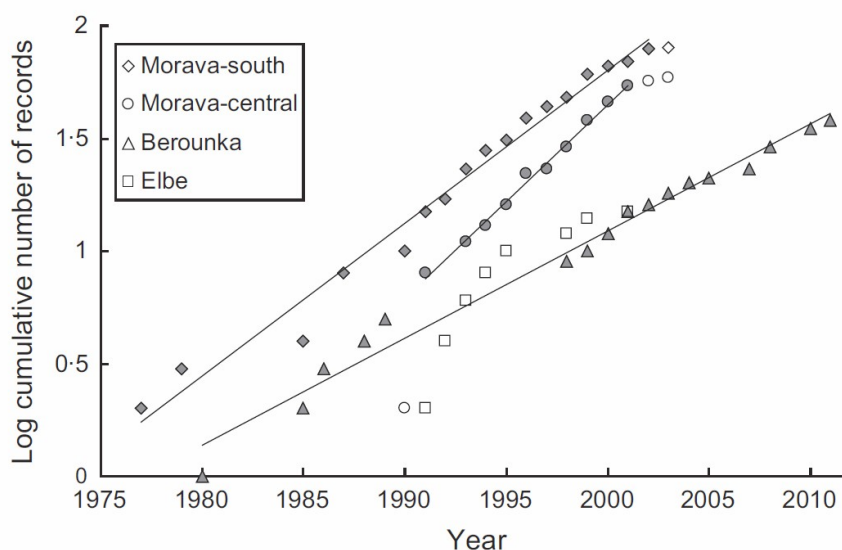
Porovnání s klasickými metodami

Růst průměru obsazené oblasti založený na grafové reprezentaci říční sítě jsme porovnali s růstem průměru obsazené oblasti ve smyslu klasických, dvourozměrných metod (viz kapitolu 3), tj spočítaného jako poloměr kruhu o stejné velikosti jakou má obsazená oblast (opět v klasickém, dvourozměrném smyslu) a vynásobený dvěma (pro přechod z poloměru na průměr). Velikost obsazené oblasti (v klasickém smyslu) jsme přitom odhadli jako kumulativní počet obsazených kvadrátů vynásobený velikostí kvadrátu. K tomu účelu jsme použili široce používanou kvadrátovou síť KFME (Niklfeld 1971). "Klasický" růst průměru obsazeného území byl pak odhadnut jako sklon regresní přímky v (opět vizuálně identifikované) lineární části grafu závislosti klasického průměru na čase.

6.3 Výsledky

Populační růst

Fáze exponenciálního populačního růstu byly vizuálně odhadnuty jako (viz obrázek 6.3) 1977-2002 pro jihomoravskou populaci, 1991-2001 pro populaci na střední Moravě a 1980-2011 (tj. celá časová řada) pro populaci na Berounce. V případě labské populace nebyla exponenciální fáze identifikována vůbec, proto tato populace nebyla zahrnuta do regresní analýzy.



Obrázek 6.3: Populační růst bobřích populací na jižní Moravě (Morava-south), střední Moravě (Morava-central), Berounce a Labi (Elbe). Šedé symboly označují datové body použité k proložení regresní přímky. Vzhledem k nepřítomnosti exponenciálního růstu u labské populace zde nebyla lineární regrese použita.

Sklopy regresních přímek pro logaritmované velikosti populací (použit byl dekadický logaritmus) se zhruba pohybovaly mezi 0,05 a 0,09, přičemž rozdíly mezi všemi dvojicemi sklonů byly statisticky významné (viz tabulky 6.1, 6.2 a 6.3). Populace na střední Moravě vykazovala nejrychlejší populační růst (regresní sklon 0,088), u nejpomalejší populace na Berounce byl sklon cca poloviční (0,048) a růst jihomoravské populace byl zhruba uprostřed mezi nimi (0,068).

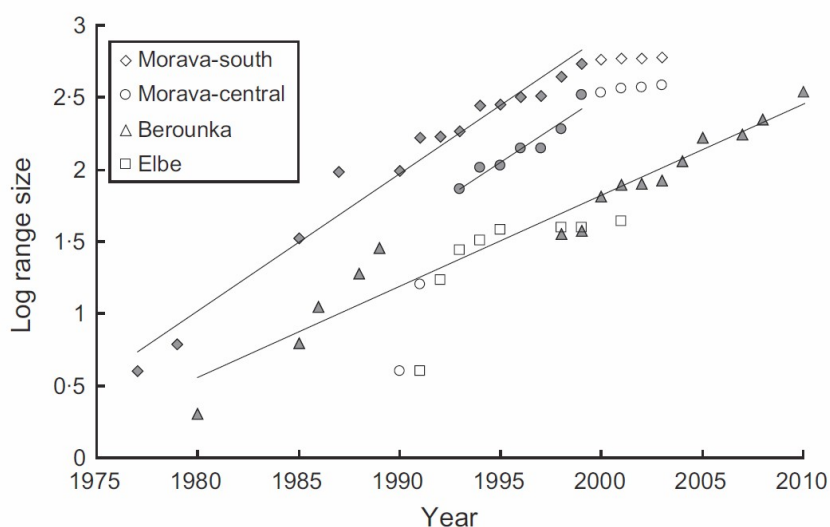
Rychlost šíření

Lineární části logaritmicky transformovaného růstu velikosti obsazené oblasti (obrázek 6.4) byly identifikovány následovně: 1997-1999 pro jihomoravskou populaci, 1993-1999 pro populaci na střední Moravě a 1980-2011 (tj. opět celá časová řada) pro populaci na Berounce. U labské populace opět nebyl zaznamenán exponenciální růst a populace byla z regresní analýzy vyřazena.

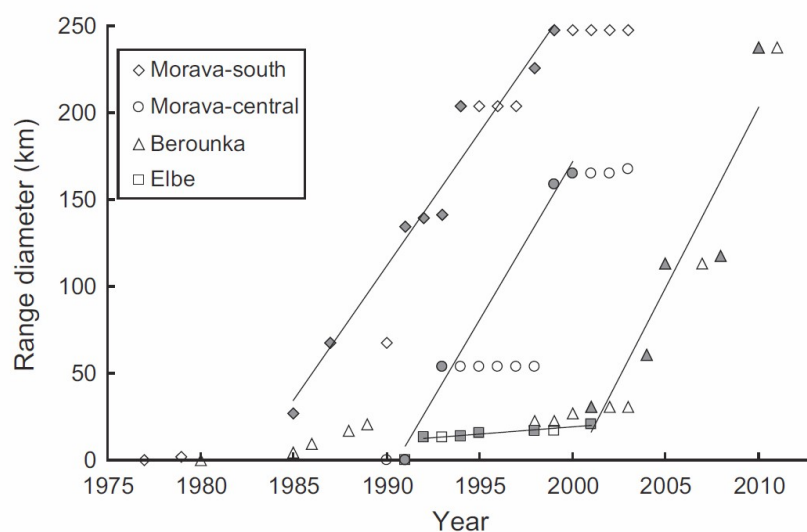
Populace	Populační růst		Expanze obsazené oblasti		Průměr obsazené oblasti		Průměr obsaz. obl. (kvadrátová metoda)	
	Sklon	R ²	Sklon	R ²	Sklon	R ²	Sklon	R ²
jižní Morava	0,0679	0,9801	0,0954	0,9653	15,4230	0,9648	2,3050	0,8848
střední Morava	0,0880	0,9930	0,0938	0,9115	18,1920	0,9885	3,3860	0,9880
Berounka	0,0475	0,9809	0,0633	0,9477	20,7640	0,8472	1,4510	0,8693
Labe	-	-	-	-	0,8190	0,9645	-	-

Tabulka 6.1: Výsledky lineární regrese. Všechny sklony byly statisticky významně rozdílné od nuly. Populace na Labi byla z lineární regrese u populačního růstu a expanze obsazené oblasti vynechána z důvodu absence exponenciálního růstu.

Regresní sklony, tj. rychlosti šíření, byly pro obě moravské populace téměř totožné (0,095 a 0,094), přičemž byly výrazně větší než rychlost šíření populace na Berounce (0,063). Jediný statisticky významný rozdíl (viz tabulku 6.3) byl nicméně prokázán mezi populací na jižní Moravě a na Berounce (rozdíl 0.032).



Obrázek 6.4: Exponenciální růst velikosti obsazeného území definovaného jako délka sjednocení disperzních trajektorií. Šedé symboly označují datové body použité k proložení regresní přímky.



Obrázek 6.5: Lineární růst průměru obsazené oblasti definovaného jako průměr příslušného podgrafu. Šedé symboly označují datové body použité k proložení regresní přímky.

V grafu časové závislosti průměru obsazené oblasti (obrázek 6.5) byly identifikovány následující lineární části: 1985-1999 pro jihomoravskou populaci, 1990-2000 pro populaci na střední Moravě, 2001-2010 pro populaci na Berounce a 1992-2001 pro populaci na Labi. Ačkoli byl prokázán statisticky významný rozdíl mezi regresními sklony (tabulka 6.2), při následném mnohonásobném porovnání se jako jediný statisticky významný ukázal rozdíl mezi populací na Labi a všemi ostatními populacemi (tabulka 6.3). Lineární rychlost šíření se u populací na střední a jižní Moravě a na Berounce statisticky nelišila a pohybovala se zhruba v rozmezí 15-20 km/rok (viz tabulky 6.1 a 6.3). Rychlost šíření na Labi se blížila stagnaci (0,8 km/rok).

Model	Populační růst (MS, MC, BE)		Expanze obsazené oblasti (MS, MC, BE)		Průměr obsazené oblasti (MS, MC, BE, EL)		Průměr obsaz. obl. (kvadrátová metoda) (MS, MC, BE)	
	DF	F	DF	F	DF	F	DF	F
1	42		36		20		37	
2	40	396,1***	34	154,8***	17	89,8***	35	72,2***
3	38	39,4***	32	13,4**	14	10,4**	33	17,4***

Tabulka 6.2: Výsledky postupných F-testů. Model 1 je model s jedinou regresí pro všechny populace, model 2 je model s různými počátky a model 3 je model s různými počátky a i sklony. U jednotlivých testů jsou uvedeny počty stupňů volnosti (DF) a hodnoty F-statistiky. Hvězdičky u F-statistik se indikují statisticky významné zlepšení modelu v porovnání s předchozím, ** odpovídá hladině významnosti 0,001, *** hladině významnosti 0,0001. Zkratky MS (jižní Morava), MC (střední Morava), BE (Berounka) a EL (Labe) odkazují na populace, které byly v daném testu srovnávány.

Populace	Populační růst		Expanze obsazené oblasti		Průměr obsazené oblasti		Průměr obsaz. obl. (kvadrátová metoda)	
	Rozdíl	P	Rozdíl	P	Rozdíl	P	Rozdíl	P
MS x MC	0,0177	0,0135	0,0121	0,5540	2,769	0,2400	1,424	0,0000
MS x BE	0,0204	0,0000	0,0322	0,0001	5,342	0,2066	2,000	0,0000
MS x EL	-	-	-	-	14,604	0,0001	-	-
MC x BE	0,0406	0,0000	0,0201	0,3830	2,573	0,6597	0,576	0,0173
MC x EL	-	-	-	-	17,373	0,0000	-	-
BE x EL	-	-	-	-	19,946	0,0077	-	-

Tabulka 6.3: Rozdíly mezi regresními sklony. Populace jsou kódovány jako MC (střední Morava), MS (jižní Morava), BE (Berounka) a EL (Labe). Sloupce "Rozdíl" obsahují absolutní rozdíly mezi regresními sklony, sloupce "P" obsahují odpovídající P-hodnoty z analýzy kovariance (tj P-hodnoty pro interakce mezi časem a populací). Významné hodnoty jsou zvýrazněny (se zahrnutím Bonferroniho korekce).

Srovnání s klasickými metodami

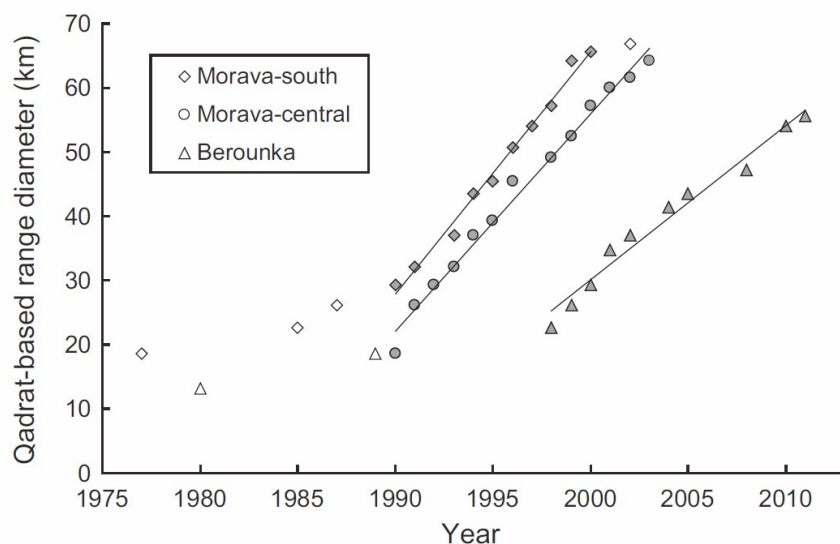
Pro lineární regresi klasického průměru obsazené oblasti založeného na kvadrátové metodě jsme použili následující vizuálně identifikované lineární části růstu (viz obrázek 6.6): 1992-1999 pro jihomoravskou populaci, 1998-konec datové řady pro populaci na Berounce na celou datovou řadu pro populaci na střední Moravě. Růst průměru u populace na Labi nebyl v žádné části lineární, proto tato populace nebyla pro porovnání metod použita. Rychlost růstu klasického průměru obsazené oblasti byl 2,3 km/rok pro jihomoravskou populaci, 3,4 km/rok pro populaci na střední Moravě a 1,5 km/rok pro populaci na Berounce, přičemž tyto hodnoty byly statisticky významně rozdílné.

6.4 Diskuze

Metoda

Prezentovaná metoda je založena na dvou důležitých předpoklad týkajících se dat a studovaného organismu, z čehož vyplývají i omezení její použitelnosti. Za prvé, metoda je navržena pro druhy dispergující výhradně podél říčních sítí, a to jak po tak proti směru toku. Za druhé, metoda pracuje pouze s bodovými záznamy.

K reprezentaci disperze probíhající pouze po (případně proti) proudu lze metodu snadno modifikovat použitím tzv. orientovaného grafu, tj. grafu, kde je u každé hrany definováno, který její vrchol je počáteční a který koncový (hrany tím mají definovaný směr). Jinou možností by bylo zahrnout preferenci pohybu po či proti proudu vážením vzdálenosti mezi jedinci během odhadu disperzních trajektorií (tj. vzdálenosti po proudu by měly jinou váhu než vzdálenosti proti proudu).



Obrázek 6.6: Růst průměru obsazené oblasti definovaný jako průměr kruhu o obsahu rovnajícímu se ploše obsazených kvadrátů. Použita kvadrátová síť KFME (Niklfeld 1971).

Omezení na pohyb pouze podél říční sítě je v této metodě zásadní, neboť je základem grafové reprezentace říční sítě. V případě bobra existuje evidence, že občas dochází i k disperzi po souši (např. přechod rozvodnice jedinci ze zdrojové německé populace a následné založení populace na Berounce), to se nicméně děje převážně v případě plně saturovaných populací (Hartman 1994, 1995). Navíc bobří trpí při pohybu ve větší vzdálenosti od toku výrazně vyšší mortalitou (Halley & Rosell 2002). Z těchto důvodů se domníváme, že zanedbáním této formy disperze se přinejmenším při popisu šíření v rané fázi populačního vývoje nedopouštíme velké chyby.

Použití bodových dat nepředstavuje výraznější omezení, neboť taková data jsou velmi častá (viz kapitolu 3.2). Ačkoli metoda nevyžaduje znalost disperzních trajektorií, její výsledky jsou silně závislé na jejich správném odhadu, resp. na předpokladech ohledně procesu disperze. My jsme použili nejjednodušší přístup, spočívající v odhadu disperzních trajektorií jakožto nejkratších spojnic s nejbližšími již existujícím osídlením. Tento přístup se zdá v případě bobrů jako relativně odpovídající skutečnosti (viz podobný přístup použitý na francouzské populaci bobra evropského v

práci Fustec et al. (2001), či odhady disperzních vzdáleností v práci Heidecke (1984)), ačkoli do jisté míry patrně podhodnocuje disperzní vzdálenosti v případě, kdy nový záznam ve skutečnosti nepochází z nejbližšího existujícího záznamu, ale z některého ležícího dále uvnitř již obsazeného území. Vzhledem k definici obsazeného území jako sjednocení disperzních trajektorií tím však nedochází k výraznějšímu podhodnocení (či nadhodnocení) celkové délky obsazených toků.

Jiným aspektem těchto disperzních předpokladů je, že daný záznam pochází vždy z jednoho jiného záznamu. Ve skutečnosti pochopitelně pochází ze dvou, tj. z mateřského a otcovského. Tato skutečnost se stává důležitou zejména v případě umělého rozdělení populací na jižní a střední Moravě na základě předpokládaných disperzních trajektorií. Je totiž docela dobře možné, že při setkání obou populací začalo docházet k jejich křížení a tedy faktickému spojení, aniž by bylo dále možné je oddělit. Toto umělé rozdělení je asi nejslabším místem aplikace námi navrhované metody na našich datech. Na druhou stranu doba, v níž dochází k přiblížení těchto uměle rozdělených populací (tj. kolem roku 2000), odpovídá v grafech populačního vývoje i rychlosti šíření (obrázky 6.3 a 6.4) poklesu rychlosti růstu zhruba odpovídajícímu závěrečné fázi logistické křivky. Navíc případná chyba způsobená zanedbáním efektu promíchávání obou populací stoupá s časem, tj. s přibližováním se populací k sobě, a lze ji proto alespoň v první části vývoje pokládat za zanedbatelnou.

Dalším zjednodušením je zanedbání případného přílivu nových dispergujících jedinců z území mimo sledovanou oblast, tj. především ze zdrojových populací. Po identifikaci "zdrojových" a "introdukovaných" záznamů metoda předpokládá, že veškeré nové záznamy pocházejí z některého z již existujících záznamů. Rozsah přílivu nových jedinců z okolních území může být proto velmi podhodnocen. Vzhledem k neexistenci jakýchkoli údajů o skutečných disperzních trajektoriích nelze však tento rozsah přílivu rozumně odhadnout a nezbyvá než přijmout zjednodušující předpoklady. Na druhou stranu většina studovaných populací byla založena buď pionýrskými jedinci, kteří museli překonat relativně dlouhou vzdálenost od své mateřské populace, nebo se jedná o jedince řízeně introdukované. Přinejmenším v první fázi vývoje tedy nelze očekávat výrazný příliv nových jedinců z okolí, který by zásadně zpochybnil naše předpoklady.

Základní otázkou spojenou s předkládanou metodou je, zda její použití vede opravdu k podstatně jiným výsledkům než použití jednodušších, klasických jednorozměrných či dvourozměrných metod, které nevyžadují informace o poloze říční sítě. Jak ukazuje námi provedené srovnání (viz tabulku 6.1), klasické metody vedly k odhadu rychlosti šíření, který byl

zhruba třetinový až poloviční v porovnání s odhadem metodou založené na říční síti. Je tedy zřejmé, že rozdíl obou metod je podstatný a použití té či oné by měklo vycházet z jejich adekvátnosti pro daný případ (tj. nakolik je proces šíření vázán na říční síť).

Ve skutečnosti každý z těchto dvou přístupů (tj. klasický a síťový) poskytují odlišný druh informace. Výsledek klasické, kvadrátové metody poskytuje odhad rychlosti (alespoň pokud platí její předpoklady, viz kapitolu 3), s jakou se populace šíří napříč plochou, měřeno přímo, tj. Euklidovskou vzdáleností od počátku šíření. Jelikož však proces ve skutečnosti neprobíhá v ploše, ale v síti, výsledek klasické metody se bude v různých geografických oblastech lišit podle specifické geometrie konkrétní sítě, a to i přesto, půjde-li v základu o tentýž proces (tj. pohyb jedinců se bude řídit stejnými zákonitostmi a bude stejně rychlý). Z toho důvodu je třeba proces šíření měřit způsobem, jehož výsledky budou ke konkrétní geometrii sítě invariantní, tj. který bude geometrii sítě brát explicitně v potaz. Takový způsob představuje právě námi navrhovaná metoda.

Data

Námi použitá data mají nepochybně velmi specifický charakter, neboť se z velké části nejedná o cílený monitoring, ale spíše o záznamy náhodných pozorování sebrané z nejrůznějších zdrojů. Ačkoli jsme při výběru záznamů použili poměrně přísná kritéria (viz kapitolu 6.1), stále je nutné vzít v potaz pravděpodobné podhodnocení hustoty bobřího osídlení, a to jak v čase tak v prostoru. Na druhou stranu populační růst byl u všech populací velmi podobný a vykazoval u bobra dobře popsaný typický vývoj (viz dále), což napovídá, že případné podhodnocení je v čase rozprostřeno relativně rovnoměrně a neliší se zásadně mezi populacemi, což umožňuje jejich relativní porovnání. Navíc velkou výhodou sledovaného druhu je fakt, že jeho pobytové známky jsou v krajině velmi nápadné a ve sledovaném období dostatečně pozoruhodné, aby byly nějakou formou zaznamenány. Domníváme se proto, že námi použitá data představují poměrně věrný obraz o tom, jak proces šíření těchto populací probíhal.

Populační růst

Lineární trendy ve většině řad na obrázku 6.3 (viz také tabulku 6.1) ukazují, že bobří populace (alespoň v určité fázi) sledují exponenciální růst, což je v souladu s předchozími studiemi (viz

kapitolu 5.5). Některé studie (např. Heidecke 1984, 1991) také zaznamenaly charakteristické zpomalení přicházející po exponenciální fázi populačního růstu. To znamená, že růst je ve skutečnosti logistický spíše než exponenciální, což je typické pro jakoukoli populaci bez výraznějších mezidruhových interakcí a je dobře zdokumentováno na velkém množství druhů (viz např. Krebs 1994; Mduma, Sinclair & Hilborn 1999; a mnoho dalších).

My jsme závěrečné zpomalení růstu identifikovali u populací na střední a jižní Moravě v letech 2001 a 2002 (viz obrázek 6.4). Jak již byl zmíněno v předešlém odstavci, podobné načasování obou těchto zpomalení, i když by mohlo naznačovat i možné výkyvy v intenzitě pozorování, odpovídá době, kdy se tyto dvě populace navzájem přiblížily, stejně jako času, kdy populace na střední Moravě dosáhla hranice povodí Moravy. Proto zpomalení populačního růstu lze vysvětlit jako projev přiblížení se mezní únosnosti prostředí (carrying capacity). U populace na Labi se počáteční růst po krátké době 4 let zpomalil až téměř zastavil a poté zůstal neměnný. Zde je vysvětlení mezní kapacitou prostředí nasnadě, neboť jak růst velikosti populace tak růst obsazeného území byly omezeny fyzickými a orografickými bariérami (viz kapitolu 5.7).

Rozdílné rychlosti populačních růstů u jednotlivých populací je možné vysvětlit odlišnostmi v lokálních podmínkách šíření. Zatímco u populací na jižní Moravě a na Berounce měl začátek populačního vývoje podobu spontánního pronikání prvních pionýrských jedinců, u populace na střední Moravě šlo o nárazové vypuštění velké skupiny jedinců (viz kapitolu 5.7). Jak ukázala nedávná podrobná studie procesu šíření na jednotlivých menších populacích na přítocích Berounky (Vorel & Šimůnková *in press*), šíření zde probíhalo v několika vlnách, které lze zhruba rozdělit na dvě fáze. První fázi zhruba mezi lety 1980 a 1990 lze charakterizovat jako postupné pronikání pionýrských jedinců, vlivem malé populační hustoty a tím ztíženého párování se však tato populace příliš nemnožila. To je dobře patrné v grafu 6.3, kdy počáteční zdánlivě rychlý růst je způsoben nikoli reprodukcí, ale především pronikáním nových jedinců ze zdrojové populace v Německu. To je i vysvětlením, jak se tento růst mohl kolem roku 1989 zhruba na deset let zastavit (pokud by se populace normálně reprodukovala, nebyl by k podobné stagnaci žádný důvod). Teprve kolem roku 1998 se s novou vlnou jedinců z německé populace populační hustota zvýšila natolik, že populace začala růst a šířit se. Jinými slovy se zde v počáteční fázi projevoval Allee efekt. Nicméně i pokud proložíme regresní přímkou pouze část populačního vývoje od roku 1998, dostaneme hodnotu sklonu 0,0463 ($R^2=0,977$, $P<0,0001$), tj. téměř totožnou, jako pro celou časovou řadu. Jak vyplývá z dlouhodobého sledování všech studovaných populací, velikost vrhu je u všech zhruba stejná (počet mláďat ve vrhu je u všech tří populací po počáteční fázi postnatální mortality monitorován

jako zhruba 2; Vorel *et al.*, nepublikovaná data). Patrně se tedy jedná o zvýšenou mortalitu či nižší šance ke spárování (tedy opět - tentokrát slabý - Alleeho efekt). U populace na jižní Moravě by na podobný, ačkoli méně výrazný vliv Alleeho efektu mohla poukazovat počáteční fáze stagnace populačního růstu mezi lety 1977 a 1985.

Rychlost šíření

Jak je možné vidět na obrázku 6.4, růst obsazené oblasti se rovněž jeví jako zhruba exponenciální nebo logistický. Také zde jsme identifikovali závěrečná zpomalení po exponenciální fázi u obou populací na Moravě, stejně jako analogické zpomalení u populace na Labi. Ve skutečnosti tyto fáze zpomalení byly ještě zjevnější a trvaly déle než ty identifikované u populačních růstů, což naznačuje, že účinek mezní kapacity prostředí se nejprve projevuje ve zpomalení prostorového šíření, a teprve pak snižuje rychlost populačního růstu (tento vývoj dokumentuje u bobříků populací i Hartman (1995).

Zřejmým a očekávaným rysem křivek růstu průměru obsazené oblasti (obrázek 6.5) je terasovitý růst, a to zejména u obou populací na Moravě. To lze snadno vysvětlit povahou procesu postupu podél hlavní linie (tj. procesu, který je růstem průměru obsazené oblasti popisován), který zahrnuje i disperzi na delší vzdálenosti (viz kapitolu 5.3). Při hledání optimálního prostředí či případných partnerů mohou některá zvířata jednorázově překonávat i relativně dlouhé vzdálenosti podél hlavního toku a tím náhle zvýšit průměr obsazené oblasti, zatímco ostatní jedinci následně kolonizují zbývající stanoviště nacházející se podél této pionýrské disperzní trajektorie, přičemž ovšem celkový průměr obsazené oblasti zůstává nezměněn. Jinými slovy, terasovitý charakter růstu průměru obsazené oblasti odráží skokovou disperzi v menším časoprostorovém měřítku, zatímco celkový lineární trend růstu průměru odráží spíše spojitou disperzi pozorovanou na větším měřítku.

Fáze zpoždění nástupu lineárního růstu patrná na začátku datových řad populací na jižní Moravě a Berounce (v letech 1977-1985 na jižní Moravě a 1980- 2000 na Berounce; viz obrázek 6.5) zjevně souvisí s výše diskutovaným Alleeho efektem. Jak v případě populace na jižní Moravě tak v případě populace na Berounce se čas začátku rychlé fáze lineárního postupu fronty (viz obrázek 6.5) shoduje s koncem stagnace v populačním růstu (obrázek 6.3). Ve skutečnosti se zdá být lineární růst průměru obsazené oblasti mnohem lepším indikátorem přechodu mezi počáteční fází postiženou Alleeho efektem a následnou fází rychlého růstu než vývoj velikosti populace.

Naše výsledky nicméně naznačují, že při nepřítomnosti větších fyzických bariér (jako jsou ty popsané u populace na Labi) a po překonání počáteční stagnace je postup podél hlavního toku zhruba lineární s rychlostí přibližně 15-20 km/rok. Bylo by žádoucí toto zjištění ověřit i na jiných populacích, případně pomocí teoretických a simulačních modelů.

7. Aplikace matematických modelů na šíření populací bobra evropského

V této kapitole prezentuji aplikaci vybraných matematických modelů na predikci rychlosti šíření invazní fronty bobra evropského. Přestože se tento proces odehrává téměř výhradně podél vodních toků, rozhodl jsem se posoudit, nakolik jsou schopny jej aproximovat klasické, tj. jednorozměrné a dvourozměrné modely. Teprve případná demonstrace jejich neschopnosti proces popsat může být totiž dostatečnou motivací k hledání alternativ. Navíc Skellam (1951) svůj dvourozměrný reakčně difúzní model poprvé úspěšně použil na šíření ondatry pižmové (*Ondatra zibethicus*), což je semiakvatický savec dispergující vodními toky podobně jako bobr. (Je pozoruhodné, že ačkoli tento příklad patří mezi notoricky známé učebnicové příklady aplikace reakčně difúzního modelu, málokdo se nad faktem, že ondatra se ve skutečnosti šíří vodními toky, pozastavuje.)

K aplikací modelů jsem použil stejná data jako v kapitole 6, doplněná o publikovaná data o bobří životní historii a populační dynamice sloužící k nezávislé parametrizaci modelů. Jako pozorované rychlosti jsem tedy použil rychlosti zjištěné v kapitole 6, a to jak rychlost změřenou na říční síti nově navrhovanou metodou (dále tuto metodu nazývám "sít'ová metoda"), tak rychlosti změřené pomocí sčítání kvadrátů (dále "kvadrátová metoda"). Jednotlivé modely jsem parametrizoval jednak na zmíněných nezávislých datech o disperze a reprodukci bobra publikované v literatuře (tyto modely dále nazývám "nezávisle parametrizované"), jednak jsem použil odhad parametrů z dat naměřených na datech analyzovaných v kapitole 6, tj. na stejných datech, na nichž byly naměřeny pozorované rychlosti šíření. Tyto modely dále nazývám "kalibrované". Pochopitelně se u kalibrovaných modelů očekává mnohem větší shoda s daty než u modelů nezávisle parametrizovaných.

7.1 Výběr modelů

Výběr modelů vycházel ze snahy porovnat co nejvíc možných přístupů, lišících se především v úrovni detailu, s jakou popisují disperzi a reprodukci. Z tohoto důvodu jsem jako výchozí model zvolil nejjednodušší, tj. reakčně difúzní model (dále označovaný jako "R-Diff model"), a jeho o

něco realističtější, ale stále makroskopickou variantu, tj. reakčně telegrafní model (dále "R-Tel model"). Reakčně telegrafní model pracuje s konečnou rychlostí jedinců, přičemž tato rychlost do něj vstupuje v podobě parametru τ zohledňujícího střední dobu mezi změnami pohybu.

Dále jsem zvolil dvě varianty mezoskopických modelů pracujících s disperzním jádrem, ale používající makroskopický popis populační dynamiky. Jedná se o model integro-diferenční (dále "Int-D model"), který uvažuje diskrétní čas, a model Markovského reakčního transportu (dále "MRT model"), který pracuje se spojitým časem. Pro posouzení jaký vliv má uvažování věkové struktury jsem dále zvolil model s reprodukcí disperzním jádrem (dále označovaný jako R&D model), který je mezoskopický jak z hlediska disperze tak z hlediska reprodukce.

Model (označení)	Parametry	Vzorec
Reakčně difúzní model (R-Diff model)	r ... vnitřní rychlost růstu populace D_{1D} ... difúzní koeficient jednorozměrného šíření D_{2D} ... difúzní koeficient dvourozměrného šíření	(4.23)
Reakčně telegrafní model (R-Tel model)	r ... vnitřní rychlost růstu populace D_{1D} ... difúzní koeficient jednorozměrného šíření D_{2D} ... difúzní koeficient dvourozměrného šíření τ ... míra zpoždění pohybu	(4.25)
Markovský reakčně transportní model (MRT model)	r ... vnitřní rychlost růstu populace λ ... intenzita změn pohybu $M(s)$... momentová vytvořující funkce disperzního jádra	(4.29)
Integro-diferenční model (Int-D model)	R_0 ... míra reprodukce na hlavu $M(s)$... momentová vytvořující funkce disperzního jádra	(4.27)
Reprodukčně disperzní jádro (R&D model)	R_0 ... míra reprodukce na hlavu μ ... střední hodnota reprodukčního jádra v^2 ... rozptyl reprodukčního jádra σ^2 ... rozptyl disperzního jádra γ ... špičatost disperzního jádra	(4.36)
Peano reakčně transportní model (Peano model)	r ... vnitřní rychlost růstu populace τ ... střední doba mezi generacemi l ... střední disperzní vzdálenost	(4.40)

Tabulka 7.1: Seznam vybraných modelů aplikovaných na šíření bobra evropského, parametrů těchto modelů a vzorců použitých k výpočtu rychlosti invazní fronty.

Posledním zvoleným modelem byl model založený na obecné náhodné procházce se spojitým časem, tj. model (4.37), aplikovaný na Peanovu síť konstrukčního stupně 1 a 2. Tento model dále nazývám "Peano reakčně transportní model" případně jen "Peano model" a konstrukční stupně použité Peanovy sítě označuji jako Q1 resp. Q2.

Všechny uvedené modely kromě Peano modelu jsem parametrizoval jak pro případ jednorozměrného, tak pro dvourozměrné šíření, což se týkalo odhadu disperzních parametrů (viz kapitolu 4.6.2). Přehled použitých modelů, jejich parametrů a příslušných vzorců použitých pro výpočet rychlosti invazní fronty je uveden v tabulce 7.1.

7.2 Odhad parametrů

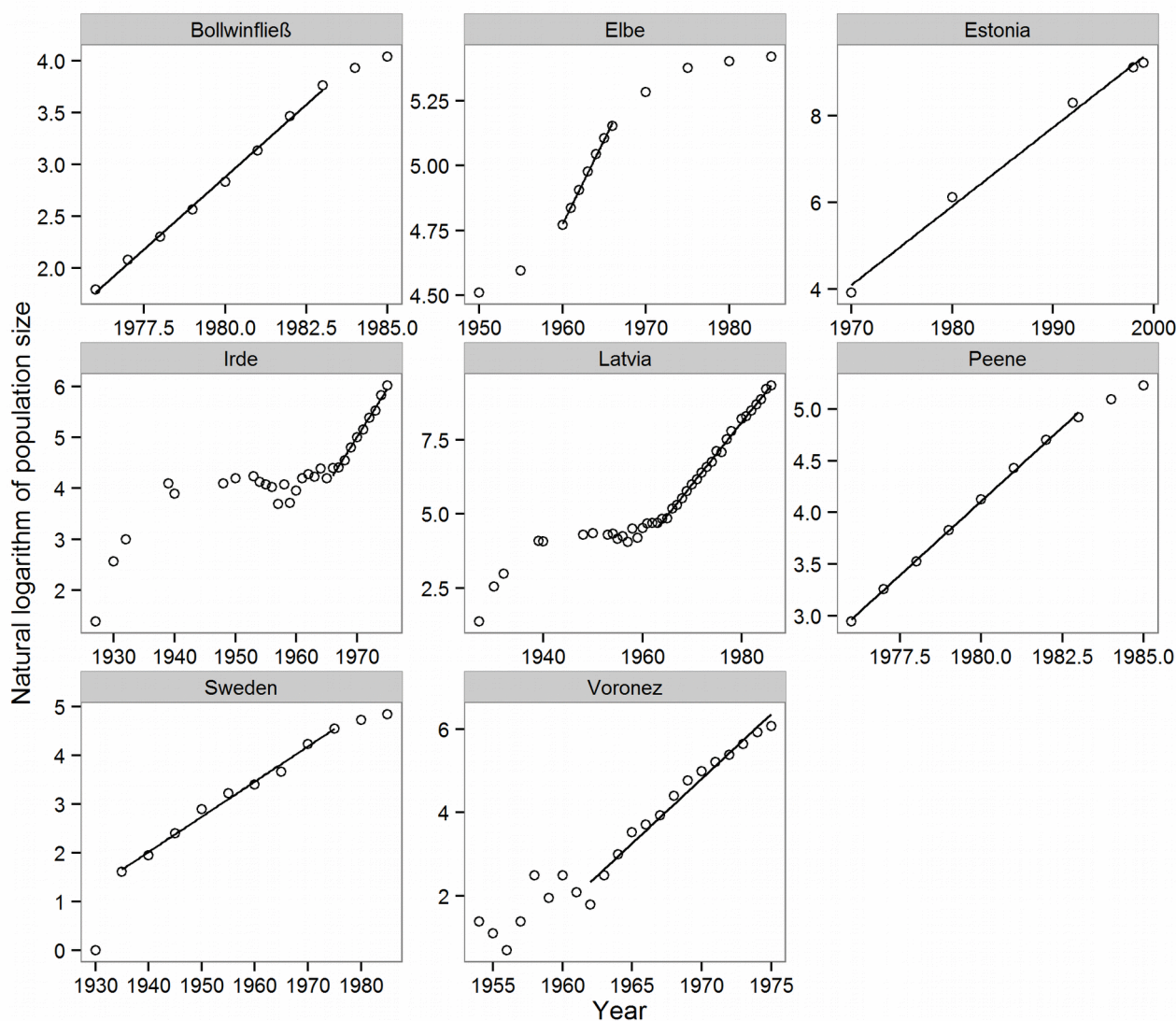
7.2.1 Parametry reprodukce

Vnitřní rychlost růstu populace byla odhadnuta jako sklon regresní přímky proložené logaritmovanými hodnotami populačního růstu (viz kapitolu 4.6.1). Použil jsem přitom jak časové řady uvedené v literatuře (viz obrázek 6.4 a přílohu P2), tak časové řady zjištěné na datech o šíření bobra evropského v České republice (viz kapitolu 6, obrázek 6.3 a tabulku 6.1).

U časových řad publikovaných v literatuře byly nejprve v semi-logaritmickém grafu (za použití přirozeného logaritmu) vizuálně identifikovány fáze exponenciálního růstu a následně byla touto částí proložena regresní přímka. Výsledky shrnuje obrázek 7.1 a tabulka 7.2. Hodnoty parametru r se pohybovaly v rozmezí od $0,0652 \text{ rok}^{-1}$ do $0,3102 \text{ rok}^{-1}$. Pro účely modelování šíření jsem se rozhodl použít medián jako reprezentativní hodnotu a minimum a maximum jako hodnoty reprezentující šíři spektra možných populačních vývojevů.

Lokalita	r	R^2	p	Zdroj dat
Lotyšsko	0,2084	0,9972	< 0,0001	Balodis (1990)
Irde	0,1901	0,9857	< 0,0001	Balodis (1990)
Voronez	0,3102	0,9702	< 0,0001	Balodis (1990)
Labe, Německo	0,0652	0,9973	< 0,0001	Heidecke 1984
Peene, Německo	0,2863	0,9986	< 0,0001	Heidecke 1991
Bollwinfließ, Německo	0,2796	0,9972	< 0,0001	Heidecke 1991
Värmland, Švédsko	0,0721	0,9904	< 0,0001	Hartman 1994
Estonsko	0,1818	0,9931	0,0002	Halley and Rosell 2002

Tabulka 7.2: Výsledky lineárních regresí logaritmicky transformovaných populačních růstů, viz obrázek 7.1. Sklon regresních přímek r odpovídá vnitřnímu růstu populace.



Obrázek 7.1: Semi-logaritmický graf populačních růstů publikovaných v různých zdrojích. Vizálně identifikovanými exponenciálními částmi byly proloženy regresní přímky (viz tabulku 7.2). Názvy lokalit i zdroje odpovídají obrázku 6.3.

Zdroj dat	Označení	r
Jižní Morava	r_{MS}	0,156
Střední Morava	r_{MC}	0,197
Berounka	r_{BE}	0,109
Literatura (minimum)	r_{min}	0,065
Literatura (medián)	r_{median}	0,190
Literatura (maximum)	r_{max}	0,310

Tabulka 7.3: Vnitřní rychlosti růstu populace použité v modelech šíření. První tři řádky uvádějí hodnoty z tabulky 6.1 transformované z dekadického na přirozený logaritmus. Řádky označené Literatura se vztahují k hodnotám uvedeným v tabulce 7.2.

Hodnoty změřené na českých a moravských populacích v kapitole 6 (viz tabulku 6.1) bylo třeba převést z dekadických logaritmů na logaritmy přirozené. Výsledný seznam všech použitých hodnot parametru r shrnuje tabulka 7.3.

Parametr R_0 , tj. míru reprodukce na hlavu, jsem pro R&D model odhadl z životních tabulek obsahujících empirickou funkci přežívání $L(a)$ a věkově specifickou fertilitu $m(a)$, tj. pomocí vztahu (4.48), pro integro-diferenční model pomocí vztahu (4.49).

a	$L(a)$	Litter	$P(\text{mature})$	$P(\text{breed})$	$L(a)m(a)$
0	1,000	0	0,000	0,660	0,000
1	0,530	0	0,000	0,660	0,000
2	0,430	2,9	0,290	0,660	0,119
3	0,380	2,9	0,550	0,660	0,200
4	0,350	2,9	0,900	0,660	0,301
5	0,320	2,9	1,000	0,660	0,306
6	0,300	2,9	1,000	0,660	0,287
7	0,280	2,9	1,000	0,660	0,268
8	0,270	2,9	1,000	0,660	0,258
9	0,255	2,9	1,000	0,660	0,244
10	0,240	2,9	1,000	0,660	0,230
11	0,230	2,9	1,000	0,660	0,220
12	0,220	2,9	1,000	0,660	0,211
13	0,200	2,9	1,000	0,660	0,191
14	0,165	2,9	1,000	0,660	0,158
15	0,130	2,9	1,000	0,660	0,124
16	0,090	2,9	1,000	0,660	0,086
17	0,045	2,9	1,000	0,660	0,043
18	0,000	0	0,000	0,000	0,000

Tabulka 7.4: Životní tabulka bobra evropského. Funkce přežívání $L(a)$ odvozena pro období 1950-1959. Význam jednotlivých sloupců a zdroje dat: a : věk, $L(a)$: pravděpodobnost dožití se věku a (Heidecke 1984), Litter: očekávaná velikost vrhu (Heidecke 1984), $P(\text{mature})$: pravděpodobnost, že samice ve věku a bude pohlavně zralá (Dobozsynska & Zurowski 1983), $P(\text{breed})$: pravděpodobnost, že pohlavně zralá samice bude mít ve věku a mláďata (Heidecke 1984), $m(a)$: věkově specifická fertilita (zahrnující pouze produkci samic) spočítaná jako $m(a) = \text{Litter} * 0,5 * P(\text{mature}) * P(\text{breed})$.

Funkce přežívání se podstatně liší pro bobra evropského a bobra kanadského (viz obrázek 5.3 a tabulky 5.5 a 5.6), proto jsem se rozhodl použít pouze údaje o bobru evropském. Heidecke (1984) publikoval rozdílné přežívací funkce podle stáří populace (viz tabulku 5.6). Rozhodl jsem se použít tyto funkce zvlášť a reprezentovat tak vliv stoupající populační hustoty na úmrtnost. Parametry odvozené z těchto křivek dále označuji H_{young} (křivka z let 1950-1959), H_{middle} (křivka z let 1960-

1969) a H_{old} (křivka z let 1970 - 1974). Údaje o věkově specifické fertilitě nebyly pro bobra evropského přímo dostupné, bylo třeba je proto odvodit ze souvisejících údajů. Základní informací bylo rozdělení věku pohlavní zralosti publikované autory (Doboszyńska & Zurowski 1983) (viz tabulku 5.1). Tato tabulka byla převedena na kumulativní pravděpodobnosti a rozšířena na celou škálu věkových kategorií (viz sloupec $P(mature)$ v tabulce 7.4.) Dále bylo třeba zahrnout informaci o velikosti vrhu a pravděpodobnosti, že bude daná pohlavně zralá samice mít v daném věku mláďata. Obě informace bohužel nejsou pro bobra evropského k dispozici ve věkově specifické podobě, proto jsem použil konstantní odhady zprůměrované na celý život jedince. Heidecke (1984) uvádí průměrnou velikost vrhu 2,93, Doboszyńska a Zurowski (1983) udávají hodnotu 2,7. Vzhledem k tomu, že Heidecke popisuje mladou expandující populaci, zatímco Doboszyńska a Zurowski populaci v nepřírozených podmínkách farmy, kde se dá očekávat vysoká populační hustota, rozhodl jsem se použít odhad Heideckeho a nastavit velikost vrhu jako 2,9 (sloupec *Litter* v tabulce 7.4). Jelikož fertilita by měla zahrnovat pouze produkci samic, byla velikost vrhu ve výpočtu vynásobena hodnotou 0,5 (odpovídá vyrovnanému poměru pohlaví). Poslední složkou fertility pak byla pravděpodobnost březosti (sloupec $P(breed)$ v tabulce 7.4). Ta byla nastavena podle Heideckeho na hodnotu 0,66. Fertilita byla z těchto hodnot vypočítána jejich vynásobením, tj. $m(a) = Litter \cdot 0,5 \cdot P(mature) \cdot P(breed)$. Postup výpočtu a použité hodnoty jednotlivých parametrů pro první dekádu vývoje populace shrnuje tabulka 7.4, pro druhou a třetí dekádu populačního vývoje viz přílohu P3.

Zdroj dat	Označení	R_0
Jižní Morava	R_0^{MO}	1,716
Střední Morava	R_0^{MS}	1,597
Berounka	R_0^{MC}	1,806
Heidecke 1984	H_{young}	3,248
Heidecke 1984	H_{middle}	2,257
Heidecke 1984	H_{old}	1,215
Literatura (minimum)	R_0^{min}	1,215
Literatura (medián)	R_0^{median}	1,768
Literatura (maximum)	R_0^{max}	2,535

Tabulka 7.5: Přehled odhadů parametru R_0 z různých datových zdrojů. H_{young} , H_{middle} a H_{old} jsou odhadnuty z životních tabulek pomocí vzorce 4.48, ostatní odhady jsou založeny na odpovídající hodnotě r a vzorci 4.49.

Pro integro-diferenční model byl parametr R_0 odhadnut pomocí vztahu (4.49), tj. na základě známých hodnot r . Vzhledem k tomu, že hodnoty r odhadnuté z literatury jsou tři, tj. minimum, maximum a medián (viz tabulku 7.3), vznikly obdobné tři hodnoty pro parametr R_0 , tj. R_0^{min} , R_0^{median} a R_0^{max} . Stejným způsobem byly odhadnuty i hodnoty parametru R_0 z parametru r pro populace v České republice. Výsledné hodnoty všech odhadů parametru R_0 shrnuje tabulka 7.5.

Mezi parametry reprodukce dále patří parametry reprodukčního jádra pro R&D model, tj. parametry μ a ν^2 . Ty jsem odhadl z výše uvedených životních tabulek na základě vztahů (4.58) a (4.59). Výsledkem byly opět různé hodnoty pro různě staré populace, označované dále jako H_{young} , H_{middle} a H_{old} . Hodnoty odhadů shrnuje tabulka 7.6.

Zdroj dat	Označení	μ	ν^2
Heidecke 1984	H_{young}	7,923	15,330
Heidecke 1984	H_{middle}	7,750	15,858
Heidecke 1984	H_{old}	5,876	10,114

Tabulka 7.6: Přehled odhadů parametrů reprodukčního jádra μ a ν^2 . Odhady jsou vypočteny z životních tabulek pomocí vzorců (4.58) a (4.59).

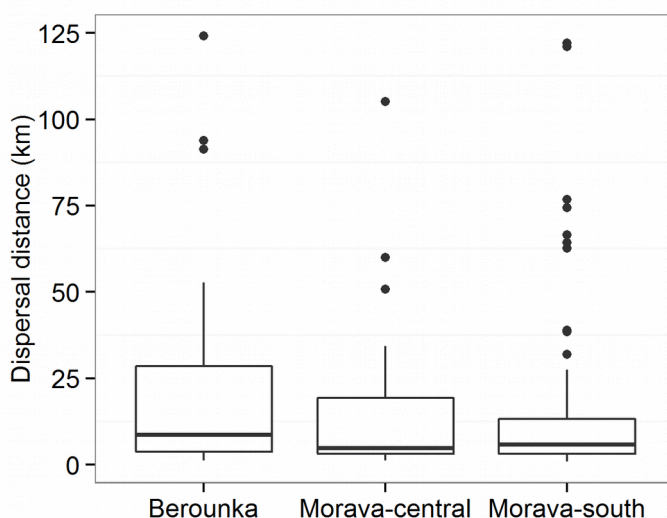
7.2.2 Parametry disperze

Disperzní parametry jsem odhadl jak pro případ jednorozměrného, tak pro případ dvourozměrného šíření. (U jednotlivých parametrů jsou tyto případy dále odlišeny indexem 1D resp. 2D.)

Pro odhad difúzního koeficientu jsem použil neparametrické vzorce (4.50) až (4.53). Použil jsem přitom všechna dostupná disperzní data, tj. data pro bobra evropského i bobra kanadského (tabulky 5.3 a 5.4). V případě dat v podobě histogramu nastal problém s poslední vzdálenostní třídou, která v obou případech, tj. jak u dat autorů Sun et al. (2000) tak u dat Heideckeho (1984), měla podobu otevřeného intervalu. V praxi bylo však pro výpočet nutné tento interval shora uzavřít maximální hodnotou disperzní vzdálenosti. U dat Heideckeho (tj. u populace označované jako Elbe) celý histogram pokrýval předpokládaný rozsah disperzních vzdáleností, proto byla poslední třída, tj. původně "nad 100 km", nastavena v souladu s předchozí třídou jako "101 - 150 km". V případě dat autorů Sun et al. (2000), tj. u populace označované jako ASP, mohla poslední třída zahrnovat velmi rozdílné vzdálenosti, neboť její spodní hranice byla pouhých 20 km. Rozhodl jsem se proto

uvažovat různé velikosti poslední třídy a zjistit tak míru vlivu, jaký velikost poslední třídy má na odhadované disperzní parametry. Velikost třídy, původně označené jako "20 km a více", jsem postupně uvažoval jako "20 - 30 km", "20 - 40 km", "20 - 50 km", "20 - 100 km" a "20 - 150 km".

Dále jsem odhadl difúzní koeficient i na základě dat pro populace v České republice. Disperzní vzdálenosti jsem z jednotlivých záznamů o bobřím osídlení odhadl metodou, která přímo koresponduje s metodikou použitou pro analýzu těchto dat v kapitole 6.2. V uvedené kapitole se disperzní trajektorie daného záznamu odhaduje jako nejkratší cesta mezi daným záznamem a nejbližším již existujícím záznamem. Délky těchto trajektorií byly extrahovány z dat o výskytů bobřího osídlení pomocí v kapitole 6 zmíněného programu SpreadAnalyst. Takto získané délky trajektorií jsem považoval za odhad disperzních délek pro příslušné populace, hodnoty jsou uvedeny v příloze P4 a shrnuty v grafu 7.2.



Obrázek 7.2: Rozdělení disperzních vzdáleností odhadnuté na základě vzdáleností mezi bodovými záznamy o bobřím osídlení měřenými podél vodních toků (tj. délky "disperzních trajektorií" ve smyslu kapitoly 6).

Parametr l , tj. střední disperzní vzdálenost, jsem odhadl jako průměr z naměřených disperzních vzdáleností. Parametry marginálního disperzního jádra σ^2 a γ jsem odhadl pomocí vzorců 4.60 a 4.61. Vzorec 4.61 pro odhad špičatosti je však v práci autorů van den Bosch et al. (1992) odvozen jen pro případ dvourozměrné disperze, tj. předpokládá se, že disperzní vzdálenosti odpovídají dvourozměrnému radiálnímu šíření. Z toho důvodu jsem pro jednorozměrný případ použil

neparametrický odhad špičatosti pomocí funkce *Kurt* z balíčku *DescTools* programu R (Signorell et al. 2015). Výsledné hodnoty difúzního koeficientu, střední disperzní vzdálenosti a rozptylu a špičatosti marginálního disperzního jádra, pro případ jednorozměrného i dvourozměrného šíření, shrnuje tabulka 7.7.

	D_{1D}	D_{2D}	l	σ_{1D}^2	γ_{1D}	σ_{2D}^2	γ_{2D}
MS	109,824	54,912	13,838	658,945	10,939	329,472	15,933
MC	132,710	66,355	16,485	796,258	5,390	398,129	9,661
BE	224,988	112,494	22,077	1349,928	3,333	674,964	7,265
<i>Castor fiber:</i>							
Elbe	873,025	818,325	33,039	2121,500	2,349	1060,750	3,858
Azas	116,670	58,335	13,550	700,023	4,037	350,011	11,548
<i>Castor canadensis:</i>							
UCCA	18,460	9,230	7,361	110,761	-1,572	55,381	1,736
AD	0,931	0,466	1,815	5,588	-0,641	2,794	2,181
ASP ₃₀	26,049	35,398	6,648	99,290	1,243	49,645	3,390
ASP ₄₀	56,474	66,758	7,216	130,540	1,850	65,270	5,470
ASP ₅₀	97,403	105,225	7,784	167,472	2,277	83,736	6,344
ASP ₁₀₀	464,974	418,971	10,625	437,358	3,154	218,679	8,582
ASP ₁₅₀	1108,144	940,029	13,466	849,290	3,391	424,645	9,345

Tabulka 7.7: Souhrn disperzních parametrů spočítaných z různých datových zdrojů. Význam jednotlivých označení je následující. MS: populace na jižní Moravě; MC: populace na střední Moravě; BE: populace na Berounce; Elbe: data z tabulky 5.4; Azas, UCCA, AD, ASP: data z tabulky 5.3. Indexy 30, 40, 50, 100 a 150 u populace ASP odkazují na různou volbu horní hranice poslední vzdálenostní třídy (km).

Hodnoty disperzních parametrů jsou zjevně velmi odlišné pro různé zdroje dat, zejména se liší pro data o bobru evropském a data o bobru kanadském (viz tabulku 7.7). To způsobují výrazně menší disperzní vzdálenosti naměřené u populací bobra kanadského, což lze vysvětlit velmi odlišnými podmínkami prostředí. Zatímco populace UCCA obývala rozsáhlou síť mokřadů a vodních toků v povodí řeky Mississippi, populace AD byla omezena na systém vodních ploch vzniklých po povrchové těžbě a byla obklopena intenzivně zemědělsky využívanou krajinou (McNew, Jr. & Woolf 2005). Z disperzních dat je zřejmé, že populace AD se prakticky nešířila. Populace UCCA vykazovala sice větší disperzní vzdálenosti, i ty byly však výrazně menší než u evropských dat. Zmíněná rozsáhlá síť mokřadů patrně poskytovala mnohem větší nabídku vhodných habitatů a disperze nebyla omezena pouze na vodní toky. Výsledkem je, že se populace oproti populacím obývajícím spíše říční systém obklopený pro bobry méně hostinnou krajinou (což je případ jak populací v České republice, tak případ populace Azas (Saveljev et al. 2002) a Elbe (Heidecke 1984)) výrazně méně šířila do svého okolí. Svou roli jistě hraje i fakt, že zatímco evropská data byla měřena podél říční sítě, data americká byla měřena euklidovskými.

Dále je z tabulky 7.7 zřejmý výrazný vliv horní hranice poslední vzdálenostní třídy u populace ASP. U jednorozměrného difúzního koeficientu se jednalo až o čtyřicetinásobný nárůst jeho hodnoty mezi ASP_{30} a ASP_{150} . To koresponduje s dobře popsáním silným vlivem konce tvaru disperzního jádra (Kot et al. 1996; Méndez et al. 2014; a mnoho dalších) na rychlost šíření.

Z uvedených důvodů jsem se rozhodl při aplikaci modelů šíření vycházet pouze z evropských dat. I zde je velký rozdíl mezi daty publikovanými Heideckem (1984; populace Elbe) a autory Saveljev *et al.* (2002; populace Azas), zde se však patrně jedná o vliv neurčitosti při odhadu disperzních vzdáleností pouze z polohy teritorií u populace Elbe. Může se ale jednat i o přirozenou variabilitu procesu šíření v závislosti na lokálních podmínkách.

Momentovou vytvořující funkci disperzního jádra jsem odhadl pomocí neparametrických odhadů (4.54) až (4.57). Tento odhad je zakomponován do skriptů v jazyce R vytvořených pro minimalizaci výrazů (4.27) a (4.29) (viz přílohu P5).

Parametr τ má v případě integro-diferenčního modelu význam času mezi generacemi. Vzhledem k tomu, že bobři opouštějí rodičovské teritorium zhruba ve dvou letech a následně jednu sezónu tráví disperzí a hledáním nového teritoria, odhadl jsem mezigenerační dobu jako 3 roky. V případě telegrafně difúzního modelu má parametr τ trochu jiný význam a lze jej z mezigenerační doby odhadnout (viz Méndez *et al.* 2014) jako její polovinu, tj. v tomto případě 1,5 let. Parametr λ , tj. střední intenzita změn pohybu, je v případě, kdy disperze probíhá jednou za život (což je při zanedbání sekundární disperze i případ bobrů), převrácenou hodnotou mezigeneračního času. Tuto hodnotu jsem proto uvažoval jako 0,3.

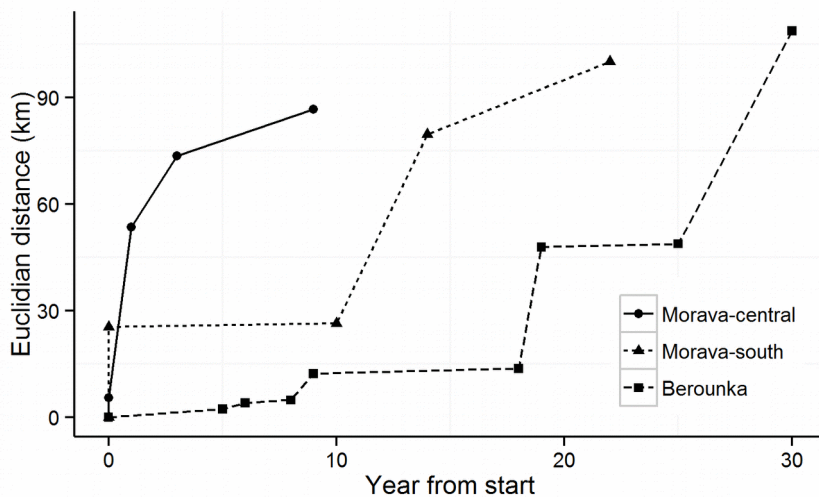
7.3 Pozorované rychlosti šíření

Pozorované rychlosti šíření jsou přejaty z výsledků uvedených v kapitole 6. Jelikož zde použité modely šíření jsou všechny zaměřené na predikci konstantní rychlosti invazní fronty, je podmínkou jejich úspěšné aplikace přítomnost lineárně se šířící fronty u reálné populace, která má být modelována. V případě zde studovaných populací byla v kapitole 6 jednak identifikována konstantní rychlost šíření průměru obsazené oblasti měřeného sítíovou metodou, jednak i zhruba konstantní růst poloměru obsazené oblasti měřeného kvadrátovou metodou. Obě tyto rychlosti proto lze použít pro porovnání s modelovými predikcemi. Jelikož rychlost invazní fronty predikovaná modely odpovídá (v případě radiálně symetrického šíření) růstu poloměru plochy, rozhodl jsem se

za ekvivalentní pozorovanou rychlost považovat rovněž poloměr a nikoli průměr. Z toho důvodu byly všechny rychlosti uvedené u průměrů (jak síťového, tak kvadrátového) v tabulce 6.1 vyděleny dvěma (viz tabulku 7.8).

Uvedené rychlosti jsem se dále pokusil doplnit o dvě další, založené na měření euklidovských vzdáleností mezi záznamy a počátkem šíření. Jedná se o klasický přístup alternativní ke kvadrátové metodě (viz kapitolu 3). Za počátek šíření jsem považoval první záznam v datové řadě. V každém roce jsem identifikoval maximální euklidovskou vzdálenost nových záznamů od tohoto počátku a pokud byla tato vzdálenost větší, než dosavadní největší euklidovská vzdálenost starších záznamů, tuto vzdálenost jsem spolu s příslušným časem zaznamenal. Výsledný růst maximální euklidovské vzdálenosti od počátku šíření je vidět na obrázku 7.3.

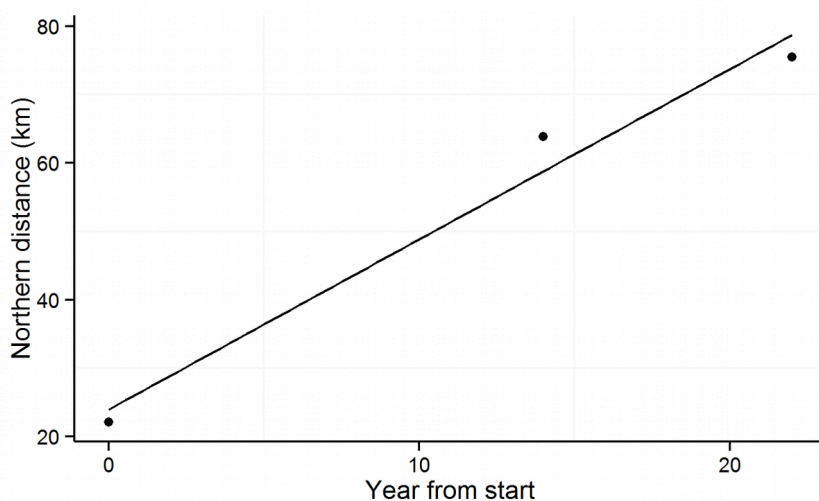
Bohužel zjištěný růst je dosti chaotický a nevykazuje jednoduchý lineární trend, z něhož by bylo možné odhadnout průměrnou rychlost šíření. Případné lineární regrese pouze v některých, linearitu vykazujících částech křivek by byly velmi subjektivním, těžko interpretovatelným řešením (např. u populace na střední Moravě je patrný rychlý růst, který se náhle po cca čtyřech letech zastavil).



Obrázek 7.3: Růst maximální euklidovské vzdálenosti od počátku šíření (měřeno od prvního záznamu).

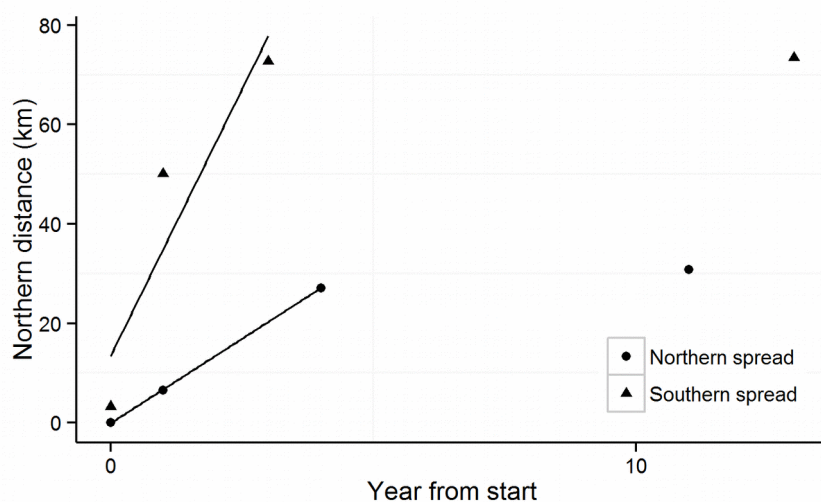
Dále mě zajímalo, jak se populace šířily pouze v jednom převažujícím směru (viz podobný přístup u Wehtjeho (2003) a Campose et al. (2006)). To by totiž mohlo mít význam zejména z hlediska modelu na Peanově síti, která modeluje jednorozměrné šíření podél hlavní linie. Při

modelování migrace severoamerických přistěhovalců Campos et al. (2006) podobným způsobem měřili migrační vzdálenosti pouze v západním směru. U mnou studovaných bobřích populací lze u populace na jižní Moravě identifikovat hlavní směr šíření jako zhruba severní, u populace na Berounce směr východní a u populace na střední Moravě jak jižní, tak severní směr. Vzdálenosti od počátečního záznamu jsem měřil vždy jako vzdálenosti mezi projekcemi záznamů na příslušnou souřadnicovou osu, tj. v praxi pomocí vždy pouze jedné, odpovídající souřadnice. Výsledky shrnují obrázky 7.4, 7.5 a 7.6.

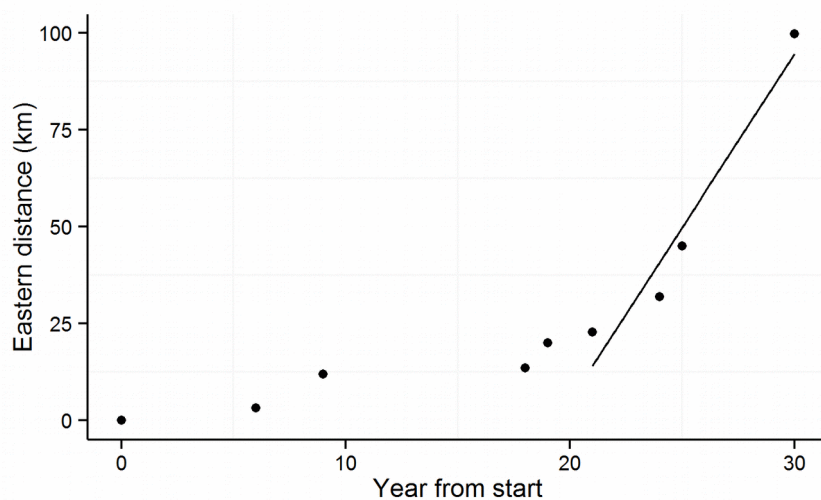


Obrázek 7.4: Růst maximální vzdálenosti od prvního záznamu měřené v severním směru u jihomoravské populace. Rychlost šíření měřená sklonem regresní přímky je 2,4878 km/rok ($R^2 = 0,9747$, $P = 0,102$).

Ani zde bohužel nevedlo toto měření k použitelným výsledkům. Ačkoli v některých případech byl růst podobný růstu průměru obsazené oblasti měřenému síťovou metodou (viz obrázek 7.6), tj. bylo možné odlišit lineární fázi růstu v místech, kde ji lze očekávat. V případě obou Moravských populací (obrázky 7.4 a 7.5) však zjištěné rychlosti byly jednak velmi rozdílné (od 2,5 do 21 km/rok) a jednak ve většině případů nebyl z důvodu malého množství bodů sklon regresní přímky statisticky významný. Z těchto důvodů jsem se rozhodl tyto míry založené na euklidovských vzdálenostech nepoužít a vycházet při posuzování modelových predikcí pouze z rychlostí růstu poloměru obsazené oblasti spočítané jednak síťovou, jednak kvadrátovou metodou.



Obrázek 7.5: Růst maximální vzdálenosti od prvního záznamu měřená jižním a severním směrem u populace na střední Moravě. Rychlosti šíření odhadnuté jako sklon regresní přímky v lineární části grafu jsou 6,8 km/rok ($R^2 = 0,9999$, $P = 0,0057$) pro severní směr a 21,476 km/rok ($R^2 = 0,8564$, $P = 0,247$) pro jižní směr.



Obrázek 7.6: Růst maximální vzdálenosti od prvního záznamu měřený východním směrem u populace na Berounce. Rychlost šíření odhadnutá jako sklon regresní přímky v lineární části grafu je 8,948 km/rok ($R^2 = 0,9419$, $P = 0,0295$).

U kalibrovaných modelů jsem pozorované rychlosti porovnal s rychlostí predikovanou modelem pro příslušnou populaci. U nezávisle parametrizovaných modelů bylo nutné získat pouze jednu reprezentativní pozorovanou rychlost (resp. dvě, jednu měřenou sítovou metodou a jednu kvadrátovou metodou). Tu jsem obdržel zprůměrováním hodnot pro jednotlivé populace. Přehled použitých pozorovaných rychlostí uvádí tabulka 7.8.

<i>Populace</i>	<i>Síťový poloměr (km/rok)</i>	<i>Kvadrátový poloměr (km/rok)</i>
jižní Morava	7,7	1,2
střední Morava	9,1	1,7
Berounka	10,4	0,7
<i>Průměr</i>	9,1	1,2

Tabulka 7.8: Pozorované rychlosti šíření měřené jako lineární růst poloměru obsazené oblasti síťovou a kvadrátovou metodou.

7.4 Výsledky

7.4.1 Reakčně difúzní model

Rychlosti šíření odhadnuté reakčně difúzním modelem pro jednotlivé kombinace parametrů shrnuje tabulka 7.9. Z tabulky je jasně patrný vliv jak vnitřní rychlosti růstu, tak difúzního koeficientu na výsledné rychlosti šíření (stejně platí i pro ostatní modely, ačkoli v různé míře). V obou případech rychlost výrazně roste s rostoucí hodnotou parametru. U parametru r se rychlost mezi r_{min} a r_{max} zhruba zdvojnásobila. Difúzní koeficient byl u dat z populace Elbe asi osmkrát vyšší než u dat z populace Azas, což vedlo ke zhruba trojnásobným rychlostem šíření. Podle očekávání byly rychlosti u dvourozměrného šíření o něco menší než u jednorozměrného šíření.

<i>Zdroje dat</i>		<i>Parametry</i>			<i>Rychlost fronty</i>	
<i>Reprodukce</i>	<i>Disperze</i>	r (rok^{-1})	D_{1D} (km^2/rok)	D_{2D} (km^2/rok)	v_{1D} (km/rok)	v_{2D} (km/rok)
r_{MS}	MS	0,156	109,824	54,912	8,278	5,854
r_{MC}	MC	0,197	132,710	66,355	10,226	7,231
r_{BE}	BE	0,109	224,988	112,494	9,904	7,003
r_{min}	Elbe	0,065	873,025	818,325	15,066	14,586
r_{median}	Elbe	0,190	873,025	818,325	25,758	24,938
r_{max}	Elbe	0,310	873,025	818,325	32,902	31,855
r_{min}	Azas	0,065	116,670	58,335	5,508	3,895
r_{median}	Azas	0,190	116,670	58,335	9,416	6,658
r_{max}	Azas	0,310	116,670	58,335	12,028	8,505

Tabulka 7.9: Rychlosti invazní fronty odhadnuté reakčně difúzním modelem pro jednotlivé kombinace parametrů a pro jednorozměrné (v_{1D}) i dvourozměrné (v_{2D}) šíření.

Porovnání predikcí kalibrovaných modelů s pozorovanými rychlostmi ukazuje tabulka 7.10. Z ní je vidět, že velmi dobré shody dosáhl jednorozměrný model při porovnání s rychlostí měřenou sítovou metodou. Průměrná odchylka⁶ pozorovaných a modelovaných rychlostí zde byla pouhých 0,73 km/rok, přičemž relativně nejhorší shoda nastala u populace na střední Moravě, kde byla pozorovaná rychlost o 1,1 km/rok nižší než rychlost predikovaná jednorozměrným modelem. Naopak u populace na Berounce byla odchylka dokonce jen -0,5 km/rok.

U dvourozměrného modelu byla shoda o něco horší, s průměrnou odchylkou 2,37 km/rok. Při porovnání dvourozměrného modelu s rychlostí měřenou kvadrátovou metodou byla shoda daleko nejhorší, průměrná odchylka byla 5,5 km/rok.

Zdroj dat	Modelované rychlosti		Pozorované rychlosti		Rozdíly		
	V_{1D}	V_{2D}	$V_{sít}$	$V_{kvadrát}$	$V_{1D} - V_{sít}$	$V_{2D} - V_{sít}$	$V_{2D} - V_{kvadrát}$
MS	8,278	5,854	7,7	1,2	0,578	-1,846	4,654
MC	10,226	7,231	9,1	1,7	1,126	-1,869	5,531
BE	9,904	7,003	10,4	0,7	-0,496	-3,397	6,303
Průměrná odchylka					0,73	2,37	5,50

Tabulka 7.10: Srovnání modelovaných a pozorovaných rychlostí invazní fronty pro kalibrovaný reakčně difúzní model.

Zdroje dat	Modelované rychlosti		Pozorované rychlosti		Rozdíly		
	V_{1D}	V_{2D}	$V_{sít}$	$V_{kvadrát}$	$V_{1D} - V_{sít}$	$V_{2D} - V_{sít}$	$V_{2D} - V_{kvadrát}$
r_{min} , Elbe	15,066	14,586	9,1	1,2	5,966	5,486	13,386
r_{median} , Elbe	25,758	24,938	9,1	1,2	16,658	15,838	23,738
r_{max} , Elbe	32,902	31,855	9,1	1,2	23,802	22,755	30,655
r_{min} , Azas	5,508	3,895	9,1	1,2	-3,592	-5,205	2,695
r_{median} , Azas	9,416	6,658	9,1	1,2	0,316	-2,442	5,458
r_{max} , Azas	12,028	8,505	9,1	1,2	2,928	-0,595	7,305
Průměrná odchylka					8,877	8,72	13,87

Tabulka 7.11: Srovnání modelovaných a pozorovaných rychlostí invazní fronty pro reakčně difúzní model a parametry modelu odhadnuté z nezávislých dat.

Při porovnání pozorovaných rychlostí s nezávisle parametrizovanými modely (viz tabulku 7.11) byla celkově shoda horší, ačkoli stále byla výrazně lepší v případě srovnání s rychlostí měřenou sítovou metodou. V případě, kdy byl difúzní koeficient odhadnut z dat populace Elbe, byly modelované rychlosti vždy výrazně nadhodnocené oproti pozorovaným rychlostem (v případě vnitřní rychlosti růstu populace r_{max} byly dokonce až zhruba 20 km/rok, při srovnání s rychlostí

6 Dále se "průměrnou odchylkou" vždy myslí průměrná absolutní odchylka.

měřenou kvadrátovou metodou až 30 km/rok). Naopak u populace Azas byla shoda mnohem lepší, nejlepšího výsledku bylo dosaženo při prostřední hodnotě vnitřní rychlosti růstu populace (r_{median}) a srovnání jednorozměrného modelu s rychlostí měřenou síťovou metodou (rozdíl predikované a pozorované rychlosti byl pouhých 0,32 km/rok).

7.4.2 Reakčně telegrafní model

Podle očekávání byly rychlosti odhadnuté reakčně telegrafním modelem (viz tabulku 7.12) o něco menší než rychlosti reakčně difúzního modelu, přičemž relativní rozdíly mezi různými parametrizacemi zůstaly zachovány. Při porovnání pozorovaných rychlostí s rychlostmi predikovanými kalibrovanými modely (tabulka 7.13) byla shoda nejlepší opět v případě jednorozměrného modelu a pozorované rychlosti měřené síťovou metodou (průměrná odchylka byla 1,36 km/rok). Při porovnání s nezávisle parametrizovanými modely byla shoda modelů obecně lepší ve srovnání s modely reakčně difúzními, průměrná odchylka (opět při srovnání jednorozměrného modelu a pozorované rychlosti měřené síťovou metodou) byla zhruba 6 km/rok (u reakčně difúzního modelu byla 9 km/rok). Relativně nejlepších predikcí bylo dosaženo opět u jednorozměrného modelu s difúzním koeficientem odhadnutým z dat populace Azas, při vnitřní rychlosti růstu r_{max} (odchylka -0,9 km/rok) a r_{median} (odchylka -1,8 km/rok).

Zdroje dat		Parametry				Rychlost fronty	
Reprodukce	Disperze	τ (rok)	r (rok ⁻¹)	D_{1D} (km ² /rok)	D_{2D} (km ² /rok)	v_{1D} (km/rok)	v_{2D} (km/rok)
r_{MS}	MS	1,5	0,156	109,824	54,912	6,709	4,744
r_{MC}	MC	1,5	0,197	132,710	66,355	7,894	5,582
r_{BE}	BE	1,5	0,109	224,988	112,494	8,512	6,019
r_{min}	Elbe	1,5	0,065	873,025	818,325	13,728	13,291
r_{median}	Elbe	1,5	0,190	873,025	818,325	20,046	19,407
r_{max}	Elbe	1,5	0,310	873,025	818,325	22,459	21,744
r_{min}	Azas	1,5	0,065	116,670	58,335	5,018	3,549
r_{median}	Azas	1,5	0,190	116,670	58,335	7,328	5,182
r_{max}	Azas	1,5	0,310	116,670	58,335	8,210	5,805

Tabulka 7.12: Rychlosti invazní fronty odhadnuté telegrafně difúzním modelem pro jednotlivé kombinace parametrů, pro jednorozměrné (v_{1D}) i dvourozměrné (v_{2D}) šíření.

Zdroj dat	Modelované rychlosti		Pozorované rychlosti		Rozdíly		
	V_{1D}	V_{2D}	$V_{sít}$	$V_{kvadrát}$	$V_{1D} - V_{sít}$	$V_{2D} - V_{sít}$	$V_{2D} - V_{kvadrát}$
MS	6,709	4,744	7,7	1,2	-0,991	-2,956	3,544
MC	7,894	5,582	9,1	1,7	-1,206	-3,518	3,882
BE	8,512	6,019	10,4	0,7	-1,888	-4,381	5,319
Průměrná odchylna					1,36	3,62	4,25

Tabulka 7.13: Srovnání modelovaných a pozorovaných rychlostí invazní fronty pro reakčně difúzní model a parametry modelu odhadnuté ze stejných dat, z nichž jsou odhadnuty pozorované rychlosti.

Zdroje dat	Modelované rychlosti		Pozorované rychlosti		Rozdíly		
	V_{1D}	V_{2D}	$V_{sít}$	$V_{kvadrát}$	$V_{1D} - V_{sít}$	$V_{2D} - V_{sít}$	$V_{2D} - V_{kvadrát}$
r_{min} , Elbe	13,728	13,291	9,1	1,2	4,628	4,191	12,091
r_{median} , Elbe	20,046	19,407	9,1	1,2	10,946	10,307	18,207
r_{max} , Elbe	22,459	21,744	9,1	1,2	13,359	12,644	20,544
r_{min} , Azas	5,018	3,549	9,1	1,2	-4,082	-5,551	2,349
r_{median} , Azas	7,328	5,182	9,1	1,2	-1,772	-3,918	3,982
r_{max} , Azas	8,210	5,805	9,1	1,2	-0,89	-3,295	4,605
Průměrná odchylna					5,95	6,65	10,30

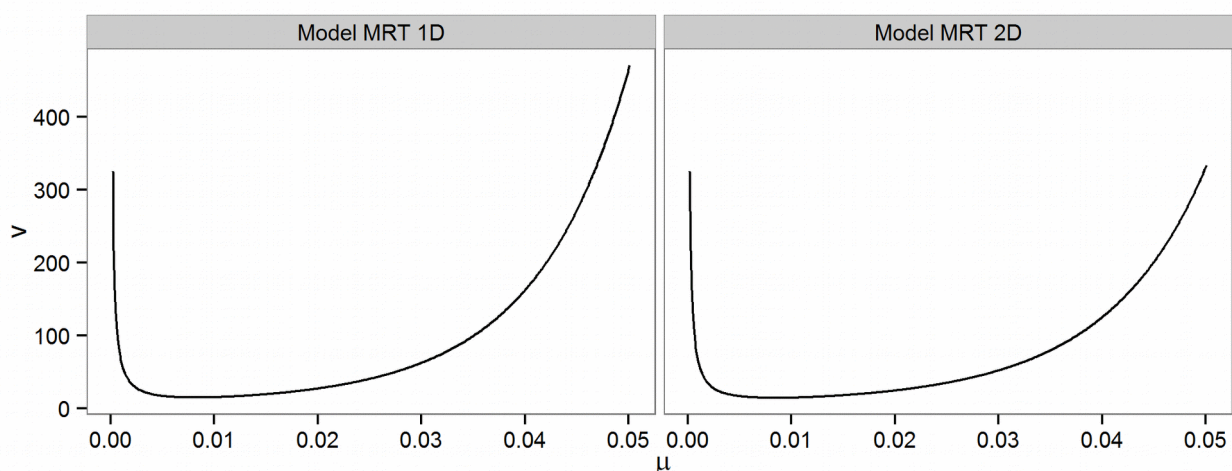
Tabulka 7.14: Srovnání modelovaných a pozorovaných rychlostí invazní fronty pro reakčně difúzní model a parametry modelu odhadnuté z nezávislých dat.

7.4.3 Markovský reakčně transportní model

Predikované rychlosti byly u MRT modelu odhadnuty minimalizací výrazu (4.29). K tomu účelu byl vytvořen skript v jazyce R⁷ (viz přílohu P5, skript MRT_model.R). V tomto skriptu bylo třeba metodou "pokus-omyl" postupně nastavovat velikost kroku a horní hranici proměnné, přes kterou probíhala minimalizace (proměnná *step* ve skriptu MRT_model.R), tak aby v grafu průběhu minimalizované funkce bylo jasně zřetelné minimum. Příklad této funkce ukazuje obrázek 7.7.

Rychlosti predikované MRT modelem (tabulka 7.15) se u kalibrovaných modelů pohybovaly zhruba od 10 do 12 km/rok pro jednorozměrné šíření a zhruba 8 - 9 km/rok u dvourozměrného šíření. Nejlepší shodu s pozorováním u kalibrovaných modelů (tabulka 7.16) představovaly dvourozměrné modely pro populace na jižní a střední Moravě při srovnání s rychlostí měřenou sít'ovou metodou. Odchylna těchto modelů byla pouhých 0,06 resp. -0,06 km/rok. Velmi dobrého výsledku také dosáhl kalibrovaný jednorozměrný model u populace na Berounce (odchylna 0,3 km/rok).

⁷ R Development Core Team (2008). Citaci dále neuvádím.



Obrázek 7.7: Ukázka minimalizovaného výrazu (4.29) při výpočtu rychlosti invazní fronty v Markovském reakčně transportním modelu.

Zdroje dat		Parametry		Rychlost fronty	
Reprodukce	Disperze	r (rok ⁻¹)	λ (rok ⁻¹)	v_{1D} (km/rok)	v_{2D} (km/rok)
r_{MS}	MS	0,156	0,3	10,082	7,640
r_{MC}	MC	0,197	0,3	12,147	9,160
r_{BE}	BE	0,109	0,3	10,717	7,917
r_{min}	Elbe	0,065	0,3	14,845	14,331
r_{median}	Elbe	0,190	0,3	26,785	25,776
r_{max}	Elbe	0,310	0,3	35,600	34,195
r_{min}	Azas	0,065	0,3	6,099	4,474
r_{median}	Azas	0,190	0,3	11,661	8,761
r_{max}	Azas	0,310	0,3	15,985	12,152

Tabulka 7.15: Rychlosti invazní fronty odhadnuté Markovským reakčně transportním modelem pro jednotlivé kombinace parametrů a pro jednorozměrné (v_{1D}) i dvourozměrné (v_{2D}) šíření.

U nezávisle parametrizovaných modelů se predikované rychlosti pohybovaly (tabulka 7.15) mezi 6 - 16 km/rok pro disperzní data populace Azas a jednorozměrné šíření a cca 4 - 12 km/rok pro stejnou parametrizaci u dvourozměrného modelu. Pro disperzní jádro odhadnuté z populace Elbe se predikované rychlosti pohybovaly mezi 14 a 36 km/rok. Nejlepší shoda s pozorováním byla dosažena (tabulka 7.17) při porovnání dvourozměrného modelu s rychlostí měřenou sítovou metodou, při parametrizaci Azas, r_{median} . Odchylka tohoto modelu byla -0,3 km/rok.

Zdroj dat	Modelované rychlosti		Pozorované rychlosti		Rozdíly		
	V_{1D}	V_{2D}	$V_{sít}$	$V_{kvadrát}$	$V_{1D} - V_{sít}$	$V_{2D} - V_{sít}$	$V_{2D} - V_{kvadrát}$
MS	10,082	7,640	7,7	1,2	2,382	-0,06	6,44
MC	12,147	9,160	9,1	1,7	3,047	0,06	7,46
BE	10,717	7,917	10,4	0,7	0,317	-2,483	7,217
Průměrná odchylka					1,92	0,87	7,04

Tabulka 7.16: Srovnání modelovaných a pozorovaných rychlostí invazní fronty pro kalibrovaný Markovský reakčně transportní model.

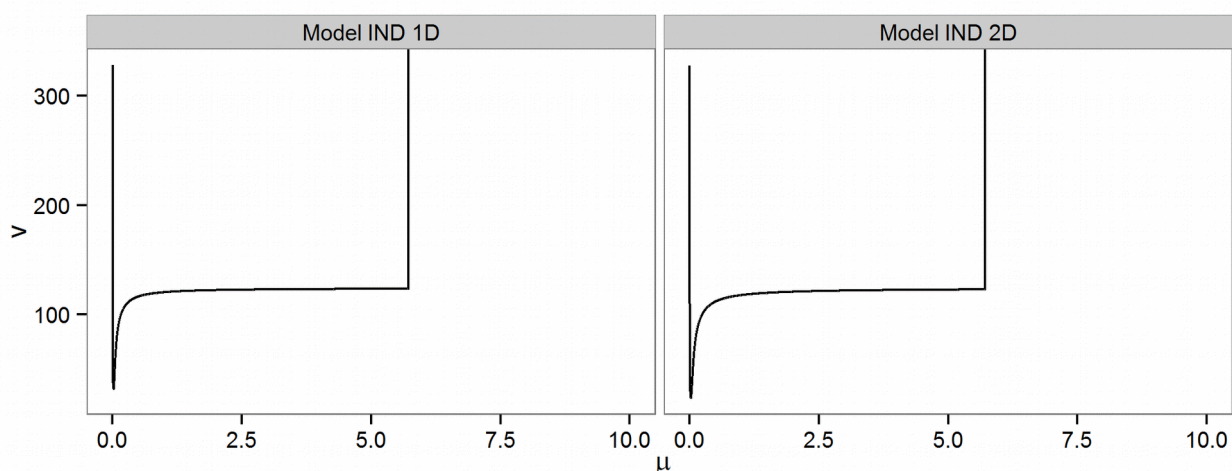
Zdroje dat	Modelované rychlosti		Pozorované rychlosti		Rozdíly		
	V_{1D}	V_{2D}	$V_{sít}$	$V_{kvadrát}$	$V_{1D} - V_{sít}$	$V_{2D} - V_{sít}$	$V_{2D} - V_{kvadrát}$
r_{min} , Elbe	14,845	14,331	9,1	1,2	5,745	5,231	13,131
r_{median} , Elbe	26,785	25,776	9,1	1,2	17,685	16,676	24,576
r_{max} , Elbe	35,600	34,195	9,1	1,2	26,5	25,095	32,995
r_{min} , Azas	6,099	4,474	9,1	1,2	-3,001	-4,626	3,274
r_{median} , Azas	11,661	8,761	9,1	1,2	2,561	-0,339	7,561
r_{max} , Azas	15,985	12,152	9,1	1,2	6,885	3,052	10,952
Průměrná odchylka					10,40	9,17	15,41

Tabulka 7.17: Srovnání modelovaných a pozorovaných rychlostí invazní fronty pro Markovský reakčně transportní model a parametry modelu odhadnuté z nezávislých dat.

7.4.4 Integro-diferenční model

Podobně jako u MRT modelu i u integro-diferenčního modelu bylo třeba frontu vypočítat numerickou minimalizací, tentokrát výrazu 4.27. K tomu účelu byl vytvořen skript IND_model.R (viz přílohu P5). Obsluha skriptu je analogická jako u modelu MRT. Ukázka minimalizace vztahu 4.27 je na obrázku 7.8.

Predikce integro-diferenčního modelu (tabulka 7.18) se u kalibrovaných modelů pohybovaly mezi 10 - 12 km/rok u jednorozměrných modelů a 8 - 9 km/rok u dvourozměrných modelů. U nezávisle parametrizovaných modelů byly predikované rychlosti v případě disperzních dat Azas 6 - 15 km/rok u jednorozměrného modelu a 5 - 12 km/rok u dvourozměrného modelu. Při disperzním jádru odhadnutém z populace Elbe byly rychlosti mezi 14 a 31 km/rok. Nejlepší shody s pozorováním dosáhl u kalibrovaných modelů (tabulka 7.19) dvourozměrný model pro populaci na jižní Moravě při srovnání s rychlostí měřenou síťovou metodou. Odchylka byla u tohoto modelu -0,1 km/rok. Podobně dobré predikce (odchylka -0,13 km/rok) dosáhl i dvourozměrný model pro populaci na střední Moravě. U nezávisle parametrizovaných modelů (tabulka 7.20) byla nejlepší shoda s pozorováním zaznamenána u dvourozměrného modelu při parametrizaci Azas, r_{median} , s odchylkou -0,5 km/rok.



Obrázek 7.8 Ukázka minimalizovaného výrazu (4.27) při výpočtu rychlosti invazní fronty v Markovském reakčně transportním modelu.

Zdroje dat		Parametry		Rychlost fronty	
Reprodukce	Disperze	R_0 (-)	τ (rok)	v_{1D} (km/rok)	v_{2D} (km/rok)
R_0^{MO}	MS	1,597	1,5	9,962	7,598
R_0^{MS}	MC	1,806	1,5	11,783	8,975
R_0^{MC}	BE	1,387	1,5	10,642	7,902
R_0^{min}	Elbe	1,215	1,5	14,912	14,390
R_0^{median}	Elbe	1,768	1,5	25,005	23,985
R_0^{max}	Elbe	2,535	1,5	31,277	29,850
R_0^{min}	Azas	1,215	1,5	6,169	4,535
R_0^{median}	Azas	1,768	1,5	11,306	8,575
R_0^{max}	Azas	2,535	1,5	15,027	11,607

Tabulka 7.18: Rychlosti invazní fronty odhadnuté integro-diferenčním modelem pro jednotlivé kombinace parametrů a pro jednorozměrné (v_{1D}) i dvourozměrné (v_{2D}) šíření.

Zdroj dat	Modelované rychlosti		Pozorované rychlosti		Rozdíly		
	v_{1D}	v_{2D}	$v_{sít}$	$v_{kvadrát}$	$v_{1D} - v_{sít}$	$v_{2D} - v_{sít}$	$v_{2D} - v_{kvadrát}$
MS	9,962	7,598	7,7	1,2	2,262	-0,102	6,398
MC	11,783	8,975	9,1	1,7	2,683	-0,125	7,275
BE	10,642	7,902	10,4	0,7	0,242	-2,498	7,202
Průměrná odchylka					1,73	0,91	6,96

Tabulka 7.19: Srovnání modelovaných a pozorovaných rychlostí invazní fronty pro integro-diferenční model a parametry modelu odhadnuté ze stejných dat, z nichž jsou odhadnuty pozorované rychlosti.

Zdroje dat	Modelované rychlosti		Pozorované rychlosti		Rozdíly		
	V_{1D}	V_{2D}	$V_{sít}$	$V_{kvadrát}$	$V_{1D} - V_{sít}$	$V_{2D} - V_{sít}$	$V_{2D} - V_{kvadrát}$
r_{min} , Elbe	14,912	14,390	9,1	1,2	5,812	5,29	13,19
r_{median} , Elbe	25,005	23,985	9,1	1,2	15,905	14,885	22,785
r_{max} , Elbe	31,277	29,850	9,1	1,2	22,177	20,75	28,65
r_{min} , Azas	6,169	4,535	9,1	1,2	-2,931	-4,565	3,335
r_{median} , Azas	11,306	8,575	9,1	1,2	2,206	-0,525	7,375
r_{max} , Azas	15,027	11,607	9,1	1,2	5,927	2,507	10,407
Průměrná odchylka					9,16	8,09	14,29

Tabulka 7.20: Srovnání modelovaných a pozorovaných rychlostí invazní fronty pro integro-diferenční model a parametry modelu odhadnuté z nezávislých dat.

7.4.5 R&D model

U R&D modelu bylo kalibrovaných modelů celkem 18, neboť zde byla pro každou populaci k dispozici parametrizace H_{young} , H_{middle} a H_{old} . Se stářím populace použité k odhadu reprodukčního jádra přitom klesaly i predikované rychlosti (viz tabulku 7.21). Nejlepší shody s pozorováním (viz tabulku 7.22) přitom dosáhl dvourozměrný model s parametrizací H_{young} (průměrná odchylka 1 km/rok), srovnatelně úspěšný byl i jednorozměrný model s parametrizací H_{middle} (průměrná odchylka 1,3 km/rok).

Zdroje dat		Parametry							Rychlost fronty	
Reprod.	Disperze	R_0 (-)	μ (rok)	ν (rok)	σ_{1D}^2 (km^2)	γ_{1D} (-)	σ_{2D}^2 (km^2)	γ_{2D} (-)	V_{1D} (km/rok)	V_{2D} (km/rok)
H_{young}	MS	3,248	7,923	15,330	658,945	10,939	329,472	15,933	11,743	10,027
H_{young}	MC	3,248	7,923	15,330	796,258	5,390	398,129	9,661	9,931	8,643
H_{young}	BE	3,248	7,923	15,330	1349,928	3,333	674,964	7,265	11,494	10,069
H_{middle}	MS	2,257	7,750	15,858	658,945	10,939	329,472	15,933	8,268	6,859
H_{middle}	MC	2,257	7,750	15,858	796,258	5,390	398,129	9,661	7,341	6,142
H_{middle}	BE	2,257	7,750	15,858	1349,928	3,333	674,964	7,265	8,715	7,302
H_{old}	MS	1,215	5,876	10,114	658,945	10,939	329,472	15,933	3,367	2,537
H_{old}	MC	1,215	5,876	10,114	796,258	5,390	398,129	9,661	3,431	2,573
H_{old}	BE	1,215	5,876	10,114	1349,928	3,333	674,964	7,265	4,337	3,243
H_{young}	Elbe	3,248	7,923	15,330	2121,500	2,349	1060,75	3,858	13,546	10,513
H_{middle}	Elbe	2,257	7,750	15,858	2121,500	2,349	1060,75	3,858	10,419	7,916
H_{old}	Elbe	1,215	5,876	10,114	2121,500	2,349	1060,75	3,858	5,359	3,874
H_{young}	Azas	3,248	7,923	15,330	700,023	4,037	350,011	11,548	8,631	8,775
H_{middle}	Azas	2,257	7,750	15,858	700,023	4,037	350,011	11,548	6,483	6,153
H_{old}	Azas	1,215	5,876	10,114	700,023	4,037	350,011	11,548	3,155	2,474

Tabulka 7.21: Rychlosti invazní fronty odhadnuté R&D modelem pro jednotlivé kombinace parametrů a pro jednorozměrné (V_{1D}) i dvourozměrné (V_{2D}) šíření.

Při porovnání kalibrovaných modelů s pozorovanou rychlostí měřenou síťovou metodou (tabulka 7.22) byly modely s parametrizací H_{young} a H_{middle} srovnatelně úspěšné (průměrné odchylky se pohybovaly od 0,3 do 3 km/rok), přičemž při parametrizaci H_{young} byl o něco lepší dvourozměrný model a při parametrizaci H_{middle} naopak jednorozměrný model. Odchylky u parametrizace H_{old} byly v průměru kolem 5 - 6 km/rok, ačkoli při srovnání s rychlostí měřenou kvadrátovou metodou byla odchylka pouhých 1,6 km/rok. U nezávisle parametrizovaných modelů (tabulka 7.23) byly u modelů srovnávaných s rychlostí měřenou síťovou metodou průměrné odchylky cca 3 km/rok, při srovnání s rychlostí založenou na kvadrátové metodě byla průměrná odchylka 5 km/rok. Nejlepší shody přitom dosáhla parametrizace H_{young} , Azas, a to jak pro jednorozměrné (odchylka -0,5 km/rok) tak pro dvourozměrné šíření (odchylka -0,3 km/rok).

Zdroj dat	Modelované rychlosti		Pozorované rychlosti		Rozdíly		
	V_{1D}	V_{2D}	$V_{sít}$	$V_{kvadrát}$	$V_{1D} - V_{sít}$	$V_{2D} - V_{sít}$	$V_{2D} - V_{kvadrát}$
H_{young} , MS	11,743	10,027	7,7	1,2	4,043	2,327	8,827
H_{young} , MC	9,931	8,643	9,1	1,7	0,831	-0,457	6,943
H_{young} , BE	11,494	10,069	10,4	0,7	1,094	-0,331	9,369
Průměrná odchylka					1,99	1,04	8,38
H_{middle} , MS	8,268	6,859	7,7	1,2	0,568	-0,841	5,659
H_{middle} , MC	7,341	6,142	9,1	1,7	-1,759	-2,958	4,442
H_{middle} , BE	8,715	7,302	10,4	0,7	-1,685	-3,098	6,602
Průměrná odchylka					1,34	2,30	5,57
H_{old} , MS	3,367	2,537	7,7	1,2	-4,333	-5,163	1,337
H_{old} , MC	3,431	2,573	9,1	1,7	-5,669	-6,527	0,873
H_{old} , BE	4,337	3,243	10,4	0,7	-6,063	-7,157	2,543
Průměrná odchylka					5,36	6,28	1,59

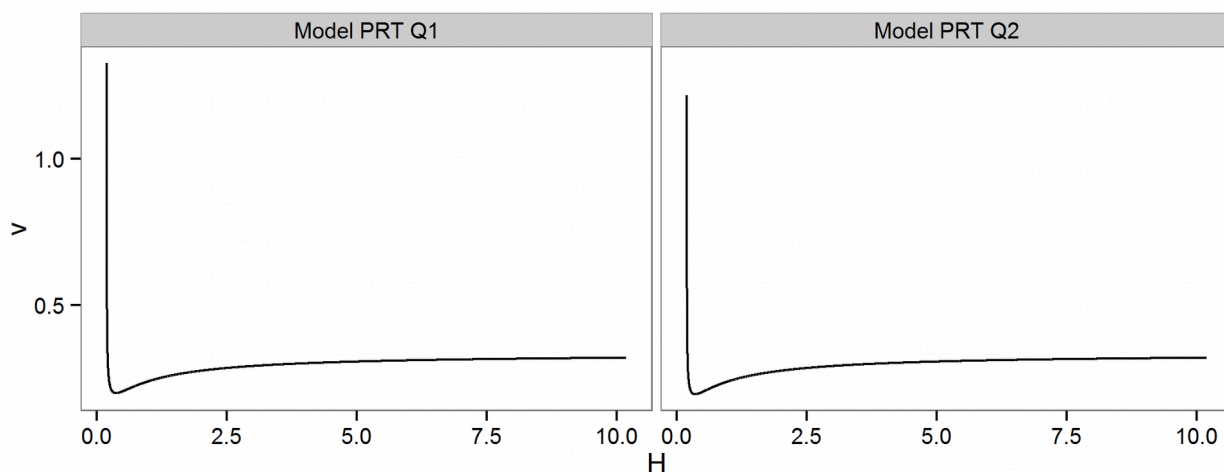
Tabulka 7.22: Srovnání modelovaných a pozorovaných rychlostí invazní fronty pro R&D model a parametry modelu odhadnuté ze stejných dat, z nichž jsou odhadnuty pozorované rychlosti.

Zdroje dat	Modelované rychlosti		Pozorované rychlosti		Rozdíly		
	V_{1D}	V_{2D}	$V_{sít}$	$V_{kvadrát}$	$V_{1D} - V_{sít}$	$V_{2D} - V_{sít}$	$V_{2D} - V_{kvadrát}$
H_{young} , Elbe	13,546	10,513	9,1	1,2	4,446	1,413	9,313
H_{middle} , Elbe	10,419	7,916	9,1	1,2	1,319	-1,184	6,716
H_{old} , Elbe	5,359	3,874	9,1	1,2	-3,741	-5,226	2,674
H_{young} , Azas	8,631	8,775	9,1	1,2	-0,469	-0,325	7,575
H_{middle} , Azas	6,483	6,153	9,1	1,2	-2,617	-2,947	4,953
H_{old} , Azas	3,155	2,474	9,1	1,2	-5,945	-6,626	1,274
Průměrná odchylka					3,089	2,954	5,418

Tabulka 7.23: Srovnání modelovaných a pozorovaných rychlostí invazní fronty pro R&D model a parametry modelu odhadnuté z nezávislých dat.

7.4.6 Peano reakčně transportní model

Predikce Peano modelu byly podobně jako u modelů MRT a Int-D získány minimalizací výrazu, tentokrát 4.40. Ukázka minimalizované funkce je na obrázku 7.9, příslušný skript je v příloze P5.



Obrázek 7.9 Ukázka minimalizovaného výrazu 4.40 při výpočtu rychlosti invazní fronty v Peano modelu.

Zdroje dat		Parametry			Rychlost fronty	
Reprodukce	Disperze	r (rok ⁻¹)	τ (rok)	l (km)	v_{Q1} (km/rok)	v_{Q2} (km/rok)
r_{MS}	MS	0,156	109,824	54,912	2,524	2,437
r_{MC}	MC	0,197	132,710	66,355	3,320	3,258
r_{BE}	BE	0,109	224,988	112,494	3,419	3,182
r_{min}	Elbe	0,065	873,025	818,325	3,985	3,448
r_{median}	Elbe	0,190	873,025	818,325	6,555	6,419
r_{max}	Elbe	0,310	873,025	818,325	7,843	7,819
r_{min}	Azas	0,065	116,670	58,335	1,634	1,414
r_{median}	Azas	0,190	116,670	58,335	2,688	2,633
r_{max}	Azas	0,310	116,670	58,335	3,217	3,207

Tabulka 7.24: Rychlosti invazní fronty odhadnuté Peano reakčně transportním modelem pro jednotlivé kombinace parametrů a pro jednorozměrné (v_{1D}) i dvourozměrné (v_{2D}) šíření.

Predikce kalibrovaných Peano modelů (tabulka 7.24) dosahovaly rychlostí zhruba jen 2 - 3 km/rok. Pro nezávisle parametrizované modely byly predikce o něco vyšší, stále však jen cca od 1,4 do 8 km/rok. Těmto malým rychlostem odpovídají také relativně velké odchylky při porovnání predikovaných rychlostí a pozorovaných rychlostí měřených síťovou metodou (odchylky kolem 6

km/rok u kalibrovaných modelů (tabulka 7.25) a kolem 5 km/rok u nezávisle parametrizovaných modelů (tabulka 7.26)). Relativně dobré shody však Peano model dosáhl při porovnání s rychlostí měřenou kvadrátovou metodou u kalibrovaných modelů (průměrná odchylka 1,8 km/rok).

Zdroj dat	Modelované rychlosti		Pozorované rychlosti		Rozdíly		
	V_{Q1}	V_{Q2}	$V_{sít'}$	$V_{kvadrát}$	$V_{Q1} - V_{sít'}$	$V_{Q2} - V_{sít'}$	$V_{Q2} - V_{kvadrát}$
MS	2,524	2,437	7,7	1,2	-5,176	-5,263	1,237
MC	3,320	3,258	9,1	1,7	-5,78	-5,842	1,558
BE	3,419	3,182	10,4	0,7	-6,981	-7,218	2,482
Průměrná odchylka					5,98	6,11	1,76

Tabulka 7.25: Srovnání modelovaných a pozorovaných rychlostí invazní fronty pro Peano reakčně transportní model a parametry modelu odhadnuté ze stejných dat, z nichž jsou odhadnuty pozorované rychlosti.

Zdroje dat	Modelované rychlosti		Pozorované rychlosti		Rozdíly		
	V_{Q1}	V_{Q2}	$V_{sít'}$	$V_{kvadrát}$	$V_{Q1} - V_{sít'}$	$V_{Q2} - V_{sít'}$	$V_{Q2} - V_{kvadrát}$
r_{min} , Elbe	3,985	3,448	9,1	1,2	-5,115	-5,652	2,248
r_{median} , Elbe	6,555	6,419	9,1	1,2	-2,545	-2,681	5,219
r_{max} , Elbe	7,843	7,819	9,1	1,2	-1,257	-1,281	6,619
r_{min} , Azas	1,634	1,414	9,1	1,2	-7,466	-7,686	0,214
r_{median} , Azas	2,688	2,633	9,1	1,2	-6,412	-6,467	1,433
r_{max} , Azas	3,217	3,207	9,1	1,2	-5,883	-5,893	2,007
Průměrná odchylka					4,78	4,94	2,96

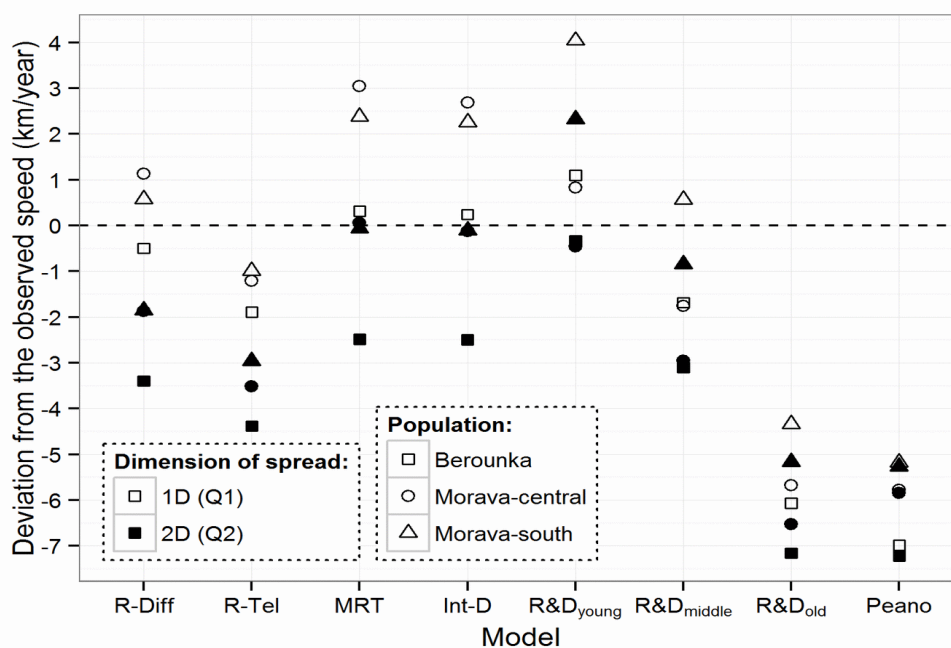
Tabulka 7.26: Srovnání modelovaných a pozorovaných rychlostí invazní fronty pro Peano reakčně transportní model a parametry modelu odhadnuté z nezávislých dat.

7.5 Diskuze

7.5.1 Kalibrované modely

Pro posouzení celkové shody modelů s daty, stejně jako pro porovnání míry shody mezi jednotlivými modely jsou zásadní modely kalibrované, tj. parametrizované na stejných datech, na nichž byly měřeny pozorované rychlosti. U nich je totiž neurčitost spojená s různými zdroji dat pro hodnoty parametrů minimalizována. Porovnáme-li predikce kalibrovaných modelů s rychlostmi naměřenými pro jednotlivé populace sít'ovou metodou (viz obrázek 7.10), je u většiny modelů vidět až překvapivá shoda s pozorováním. Týká se to zejména čtveřice modelů R-Diff, R-Tel, MRT a Int-D a modelu R&D v parametrizacích H_{young} a H_{middle} . U reakčně difúzního, reakčně telegrafního a

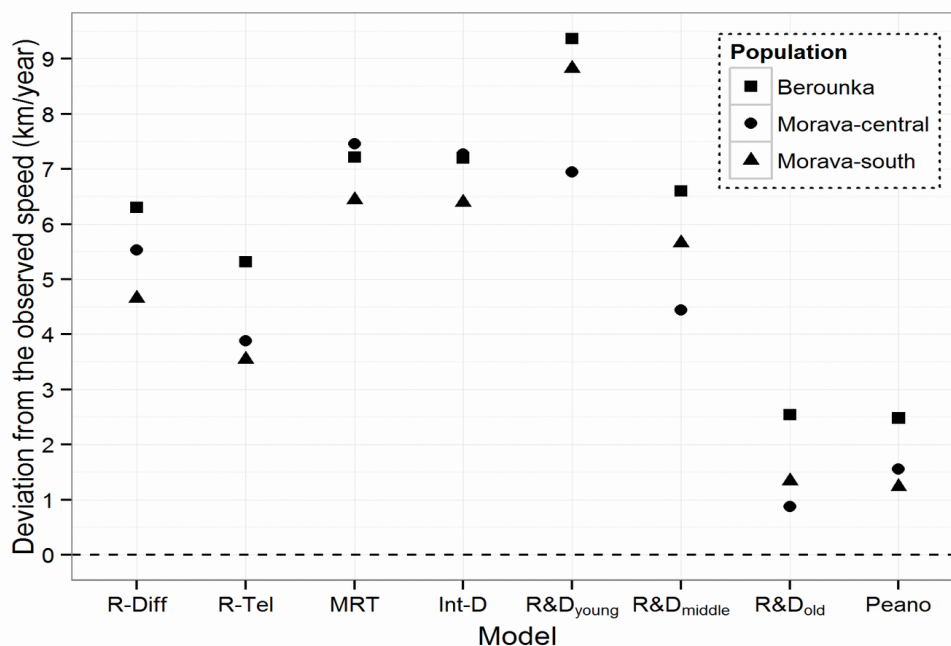
R&D modelu v parametrizaci H_{middle} byla shoda nejlepší v případě, kdy se proces šíření uvažoval jako jednorozměrný (průměrná odchylka se pohybovala kolem 1 km/rok; viz tabulky 7.10, 7.13 a 7.22), u modelů MRT a Int-D byla shoda u jednorozměrného a dvourozměrného šíření podobná, ačkoli v prvním případě modely naměřenou rychlost spíše nadhodnocovaly, v druhém ji spíše podhodnocovaly (průměrná odchylka se pohybovala kolem 2 km/rok; viz tabulky 7.16 a 7.19). U všech těchto modelů byla shoda s pozorovanou rychlostí měřenou kvadrátovou metodou výrazně horší než u síťové metody (viz obrázek 7.11), odchylka zde byla zhruba od 4 do 9 km/rok. Výjimku tvoří jen Peano model a R&D model s parametrizací H_{old} . Oba tyto modely vykazovaly výrazně lepší shodu při porovnání s rychlostmi měřenými kvadrátovou metodou než při porovnání s rychlostmi měřenými síťovou metodou. Oba případy budou dále diskutovány.



Obrázek 7.10: Odchylky jednotlivých modelů od pozorovaných rychlostí měřených síťovou metodou. Modely jsou parametrizované na stejných datech, na kterých byly měřeny pozorované rychlosti.

U R&D modelu se projevoval zřetelný vliv parametrizací z různých životních tabulek (viz obrázek 7.10). Použité životní tabulky se přitom liší pouze funkcí přežívání, odhadnutou Heideckem (1984) zvláště pro různě staré populace (viz kapitulu 5.4). To zprostředkovaně umožňuje posoudit vliv populační hustoty na rychlost šíření. Z obrázku 7.10 je zřejmé, že parametrizace H_{young} a H_{middle} vedly k mnohem lepší shodě s daty než parametrizace H_{old} , která pozorované rychlosti

výrazně podhodnocovala. To je, jak ukáže následující úvaha, ve shodě s očekáváním. Jak vyplývá z diskuze v kapitole 6.4, reálný začátek vývoje populací je třeba klást až do okamžiku nástupu lineárního šíření (obrázek 6.5), který pravděpodobně indikuje překonání počátečního vlivu Alleeho efektu. Pozorované rychlosti šíření se tedy vztahují pouze k prvním zhruba 15ti letům vývoje populací. Populace studovaná Heideckem byla sice mnohem starší (jedná se o jedno z historických refugií), nicméně období, pro které jsou křivky přežívání odvozeny, představuje vývoj po zásadní redukci populace za druhé světové války (viz analogický vývoj na křivkách populací v Lotyšsku, obrázek 5.4, řady Irde, Latvia a Voronez), jinými slovy je v podobné fázi vývoje jako populace nově vznikající. To znamená, že reálné stáří zde studovaných populací (měřené od nástupu lineárního šíření, tj. po překonání Alleeho efektu) by mohlo odpovídat prvním deseti až patnácti letům vývoje populace sledované Heideckem. Tomu by odpovídala parametrizace H_{young} až H_{middle} , což jsou parametrizace, při nichž byla shoda s daty nejlepší.



Obrázek 7.11: Odchyly jednotlivých modelů od pozorovaných rychlostí měřených kvadrátovou metodou. Modely jsou parametrizované na stejných datech, na kterých byly měřeny pozorované rychlosti.

U R&D modelu je třeba také vzít v úvahu vysoký koeficient variace reprodukčního jádra, téměř desetinásobně převyšující doporučenou hodnotu pro platnost přibližného vzorce (4.36). Na druhou

stranu hodnoty parametru R_0 se pohybovaly poměrně nízko, průměrná hodnota byla 1,9, což je blízko hodnotě 1,2 uváděné jako horní hranice pro aplikaci zjednodušujícího vzorce (4.35) (van den Bosch *et al.* 1992). V tomto jednodušším vzorci přitom variabilita reprodukčního jádra (tj. jeho variační koeficient) nevystupuje, přitom jak zmínění autoři uvádějí, při snižujícím se R_0 se vzorec (4.36) asymptoticky blíží vzorci (4.35). Je tedy zřejmé, že případný vliv nesplnění předpokladu malého variačního koeficientu je úměrný velikosti parametru R_0 , tj. nemusí být v našem případě velký. Jak velký tento vliv však ve skutečnosti je zůstává nejasné.

Podstatně horší shody v porovnání s výše uvedenými modely dosáhl reakčně transportní model na Peanově síti. Jeho predikce v podstatě vždy pozorované rychlosti (alespoň ty měřené síťovou metodou) podhodnocovaly, a to zhruba o 6 km/rok. Nižší rychlosti v porovnání s jednorozměrnými difúzními modely lze u modelů na (nejen) Peanových sítích očekávat, neboť vliv sítě spočívá právě v tom, že šíření zpomaluje "zachytáváním se" jedinců v postranních přítocích. Zde je nutné mít na paměti, že model predikuje rychlost šíření po hlavním toku, tj. snaží se právě ono zpomalení do predikce zakomponovat (viz kapitolu 4.5). Z výsledků na obrázku 7.10 je nicméně zjevné, že v případě zde studovaných populací model vliv sítě přehání. Rozdíl mezi větvením Q1 a Q2 (viz obrázek 4.8) je z hlediska predikovaných rychlostí zcela nepatrný, ačkoli má očekávanou podobu o něco pomalejších rychlostí u modelu Q2. To, že i větvení Q1 (tj. nejnižší možné, Q0 odpovídá nevětvicí se přímé linii) způsobuje přílišné zpomalení procesu šíření v porovnání s pozorovanou rychlostí, může mít dvě příčiny. Může se jednat o nekompatibilitu pozorované a modelované rychlosti, neboť, jak bylo výše zmíněno, model explicitně predikuje jednorozměrné šíření, zatímco pozorovaná rychlost měřená síťovou metodou naopak měří proces šíření přímo na síti, tj. do určité míry zohledňuje i šíření po přítocích. Měření rychlosti šíření pomocí průměru grafu (viz kapitolu 6.2) by však mělo vliv šíření do postranních přítoků z větší části efektivně "odstínit" a měřit spíše postup po jednom či několika málo hlavních tocích. V tomto světle je zajímavá zdaleka nejlepší shoda modelů na Peanových sítích s rychlostmi šíření měřenými kvadrátovou, tj. klasickou metodou (odchylka se pohybovala od 1 do 2,5 km/rok; viz obrázek 7.11).

Druhé, pravděpodobnější vysvětlení spočívá v tom, že proces šíření u studovaných populací ve skutečnosti příliš na postranních přítocích neprobíhal. Jak známo (viz kapitolu 5.6), bobří z důvodu požadavku stabilní vodní hladiny preferují spíše větší toky, což by nasvědčovalo tomu, že při šíření preferují postup po hlavní linii před postupem po přítocích. Pohled na mapu výskytů (příloha P6) se zdá tento předpoklad potvrzovat. Zde je však nutné upozornit, že zaznamenaný proces šíření může

být v tomto směru vychýlený ve prospěch výskytů na větších tocích, neboť zde je i větší pravděpodobnost zaznamenání bobřího osídlení, zvláště pokud data z větší části nepocházejí ze systematického monitoringu, ale jde o do značné míry nahodilá pozorování. V takovém případě hraje velkou roli i prostá frekvence návštěv dané lokality člověkem, kterou lze na větších tocích očekávat relativně vyšší. To může mít zejména vliv na odhad disperzních parametrů, proto zde velkou roli hraje nezávislá parametrizace pomocí dat z cíleného monitoringu (nejlépe z telemetrických studií).

Porovnáme-li výsledky kalibrovaných modelů z hlediska rozdílu mezi jednorozměrným a dvourozměrným šířením (viz opět obrázek 7.10), jsou rychlosti při dvourozměrném šíření podle očekávání o něco nižší než při jednorozměrném. Pokud stejnou sadu disperzních vzdáleností budeme interpretovat jako měření radiálně symetrického dvourozměrného šíření (jak to modely implicitně činí), je pochopitelně výsledná rychlost nižší, než když stejné disperzní vzdálenosti interpretujeme jako výsledky jednorozměrného pohybu podél linie. Jak bylo zmíněno v úvodu této práce, pohyb po říční síti je možné vidět jako cosi mezi pohybem jednorozměrným a dvourozměrným (což odpovídá neceločíselné fraktální dimenzi mezi 1 a 2, viz Tarboton et al. 1988). Lze tedy očekávat, že postup fronty měřený sítovou metodou bude pomalejší, než by při stejných disperzních vzdálenostech odpovídalo pohybu podél linie, a naopak bude rychlejší, než by při stejných disperzních vzdálenostech odpovídalo radiálně symetrickému pohybu v ploše. Čím je přitom síť jednodušší a "přímější", tj. čím více se pohyb po síti odehrává především na hlavních liniích, tím blíže by měla být rychlost fronty rychlosti při jednorozměrném šíření a naopak. V případě studovaných populací se zdá, že pohyb je skutečně spíše blíže jednorozměrnému šíření než dvourozměrnému (viz rozmístění výskytů v příloze P6). Tomu odpovídá výrazně lepší shoda jednorozměrných variant modelů R-Diff a R_Tel (obrázek 7.10). Jednorozměrná varianta modelu R-Diff dosáhla zjevně naprosto nejlepší shody s pozorovanými rychlostmi, což je pozoruhodné, neboť jde o nejjednodušší možný model aproximující pohyb difúzí, čili de facto Brownovým pohybem. Na druhou stranu modely MRT a Int-D díky své mezoskopické povaze využívají podstatně větší část informace obsažené v pozorovaných disperzních vzdálenostech (prakticky využívají tuto informaci celou, neboť pracují s celým disperzním jádrem pomocí jeho momentové vytvořující funkce). Oba modely navíc zahrnují generační dobu, model Int-D přímo uvažováním diskrétního času s mezigenační dobou τ , model MRT pomocí střední frekvence kroků odhadnuté zhruba jako $1/\tau$. Predikce těchto modelů by proto měly být zhruba stejné nebo lepší v porovnání s modely R-Diff a R-Tel, což na reálném příkladu šíření ondatry pižmové (*Ondatra zibethicus*) a

vydry mořské (*Enhydra lutris*) ukazují např. (Méndez *et al.* 2014), kapitola 8.3.2. V případě zde provedené analýzy se zdá, že predikce modelů MRT a Int-D jsou ve srovnání s jednoduššími modely R-Diff a R-Tel horší. Tyto modely (tj. MRT a Int-D) jsou však na druhou stranu v pozoruhodné shodě s uvedeným očekáváním, že jednorozměrná predikovaná rychlost nadhodnocuje a dvourozměrná podhodnocuje skutečnou rychlost měřenou na síti; jejich predikce mají přesně tuto vlastnost (viz obrázek 7.10). Je proto docela dobře možné, že až zarážející přesnost modelu R-Diff je pouze nahodilá a modely MRT a R-Tel ve skutečnosti proces šíření po říční síti popisují mnohem realističtěji, přičemž vyšší odchylky od pozorovaných rychlostí (cca ± 3 km/rok) jsou nutnou daní za složitost procesu šíření a neurčitost spojenou s odhadem parametrů.

7.5.2 Nezávisle parametrizované modely

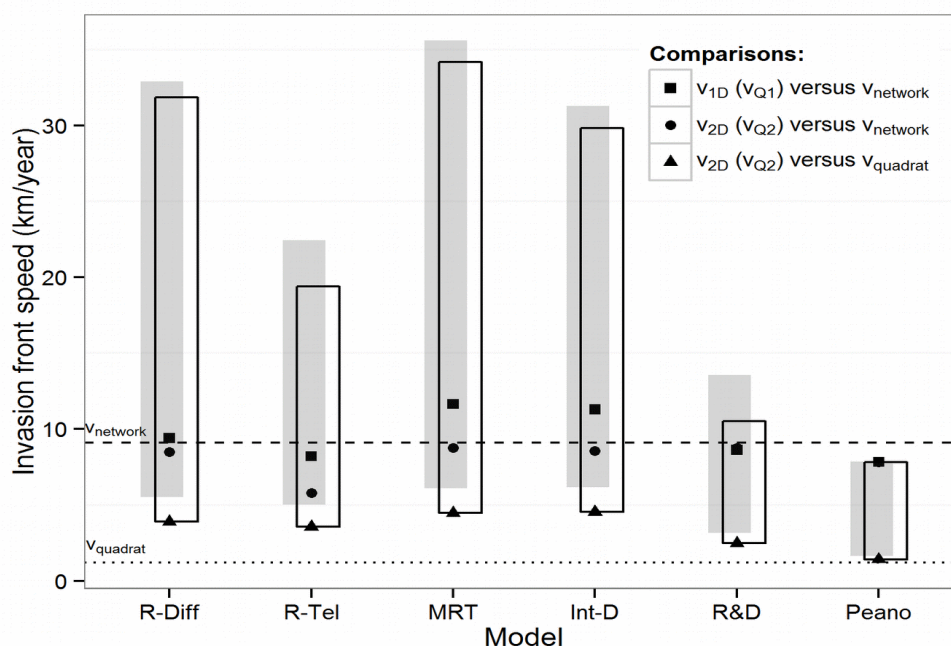
Parametrizace modelů na nezávislé sadě dat, tj. na jiných datech, než na kterých byly měřeny pozorované rychlosti, je zcela zásadní pro další testování věrohodnosti predikcí kalibrovaných modelů a zejména pro posouzení, nakolik je model použitelný v praxi pro predikci rychlosti šíření. Je-li k dispozici větší množství nezávislých datových souborů, z nichž je možné parametry odhadnout, poskytuje porovnání na nich založených predikcí i jakousi omezenou formu citlivostní analýzy, tj. analýzy vlivu rozdílných hodnot jednotlivých parametrů.

Pokud z predikcí jednotlivých modelů vybereme vždy tu, u níž byla nejlepší shoda s pozorovanou rychlostí (viz obrázek 7.12), je u všech modelů vidět velmi dobrá shoda s pozorovanými rychlostmi, dosahující většinou podobných přesností, jako u modelů kalibrovaných (průměrná odchylka těchto "nejlepších modelů" byla 2,8 km/rok, často však byla i pod 1 km/rok, v případě modelů R-Diff a MRT dokonce 0,3 km/rok). Ve shodě s výsledky kalibrovaných modelů bylo u modelů R-Diff a R-Tel dosaženo nejlepší shody při jednorozměrném šíření, kdežto u modelů MRT a Int-D byla nejlepší shoda dosažena při dvourozměrném šíření.

Popsaná shoda predikcí s daty srovnatelná s výsledky kalibrovaných modelů se zdá být překvapivá, neboť u nezávislé parametrizace se logicky očekává horší shoda s daty než u kalibrovaných modelů. Činit však z této dobré shody závěry by bylo zavádějící. Je totiž třeba vzít v potaz i celkový rozsah predikovaných hodnot spolu se skutečností, že popsané shody s daty dosahovaly různé modely při různých parametrizacích (vliv jednotlivých parametrizací bude

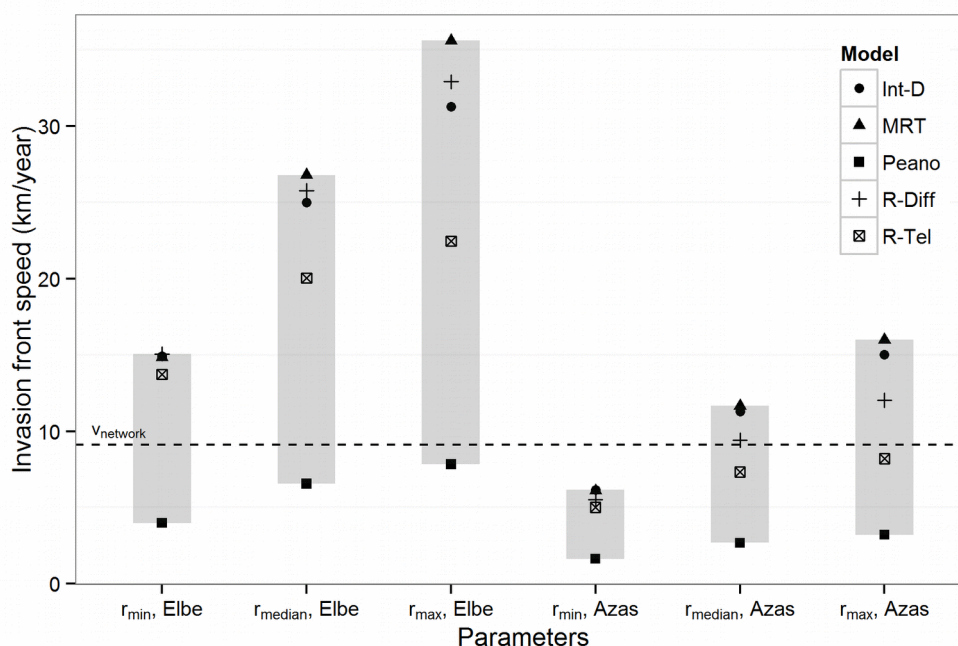
probrán dále, viz obrázky 7.13 a 7.14). Celkový rozsah predikovaných hodnot byl obzvláště velký pro čtveřici modelů R-Diff, R-Tel, MRT a Int-D (viz obrázek 7.12). Z obrázků 7.13 a 7.14 je přitom zřejmé, že je to způsobeno zejména vlivem výrazně větších disperzních vzdáleností zjištěných u populace Elbe (tj. publikovaných Heideckem (1984)) v porovnání s disperzními vzdálenostmi naměřenými na populaci Azas (Saveljev *et al.* 2002). Rozdíl v hodnotě difúzního koeficientu je mezi těmito dvěma datovými zdroji zhruba osminásobný. Data z populace Azas lze přitom považovat za výrazně spolehlivější, neboť na rozdíl od data z populace Elbe pocházejí z přímého pozorování dispergujících jedinců pomocí zpětného odchyty. Tato data jsou také v daleko větší shodě s disperzními daty odvozenými na populacích na Moravě a Berounce (srovnej grafy 7.2 a 5.1). I kdyby tedy rozdíl v datech mezi populacemi Elbe a Azas odrážel skutečný rozdíl v procesech šíření a nikoli jen rozdílnou kvalitu dat, je populace Azas pro svou podobnost s zde studovanými populacemi k odhadu disperzních parametrů daleko vhodnější.

Vzhledem k výše uvedeným rozdílům v disperzních datech je zarážející omezený rozsah predikovaných hodnot modelů R&D a Peano (viz obrázek 7.12). Jak dále vysvětlím, domnívám se, že se u Peano modelu jedná o projev jeho zásadní slabiny, kdežto u R&D modelu naopak o jeho velkou přednost. U reakčně transportního modelu na Peanově síti je relativně úzký rozsah predikovaných hodnot nezávisle na vstupních disperzních datech způsoben vlivem extrémně zjednodušeného modelu náhodné procházky s konstantní délkou kroku. Ačkoli je totiž obecný model (4.37) mezoskopický v tom smyslu, že pracuje s disperzním jádrem (tj. s rozdělením délek kroků) a s rozdělením dob mezi jednotlivými kroky, ve skutečnosti se při aplikaci na Peanovu síť redukuje disperzní jádro na pouhou střední disperzní vzdálenost l . Pro typicky tvarovaná sešikmená jádra však střední disperzní vzdálenost může být relativně malá i při velkém rozptylu (a tedy např. i difúzním koeficientu nebo "těžkém konci" jádra). Tj. jádro může ve skutečnosti odpovídat dálkové disperzi, a přesto mít relativně malou střední vzdálenost. Zaměříme-li se na zde použitá data, pak difúzní koeficient pro populaci Elbe je cca $873 \text{ km}^2/\text{rok}$ a pro populaci Azas $117 \text{ km}^2/\text{rok}$, zatímco střední disperzní vzdálenost je u populace Elbe 33 km a u populace Azas 14 km. Osminásobný difúzní koeficient se zde redukuje na pouze cca dvojnásobnou hodnotu střední disperzní vzdálenosti. Toto značné zjednodušení disperzního procesu u Peano modelu je daň za analytické řešení (4.40). Alternativním způsobem by bylo dosažení empiricky odhadnutého disperzního jádra přímo do rovnice (4.37) a její numerické řešení, disperzní jádro by však muselo reprezentovat nikoli skutečné disperzní vzdálenosti, ale disperzní vzdálenosti podél hlavní linie sítě.



Obrázek 7.12: Porovnání "nejlepších modelů". U každého typu modelu byla vybrána parametrizace dosahující nejlepší shody s pozorovanými rychlostmi. Porovnávána byla zvlášť shoda 1D a 2D predikcí (resp. Q1 a Q2 variant u Peano modelu) s rychlostmi měřenými síťovou metodou a 2D (resp. Q2) predikce s rychlostí měřenou kvadrátovou metodou. Šedé obdélníky znázorňují celkový rozsah predikovaných hodnot pro jednorozměrné šíření, prázdné obdélníky znázorňují rozsah hodnot pro dvourozměrné šíření.

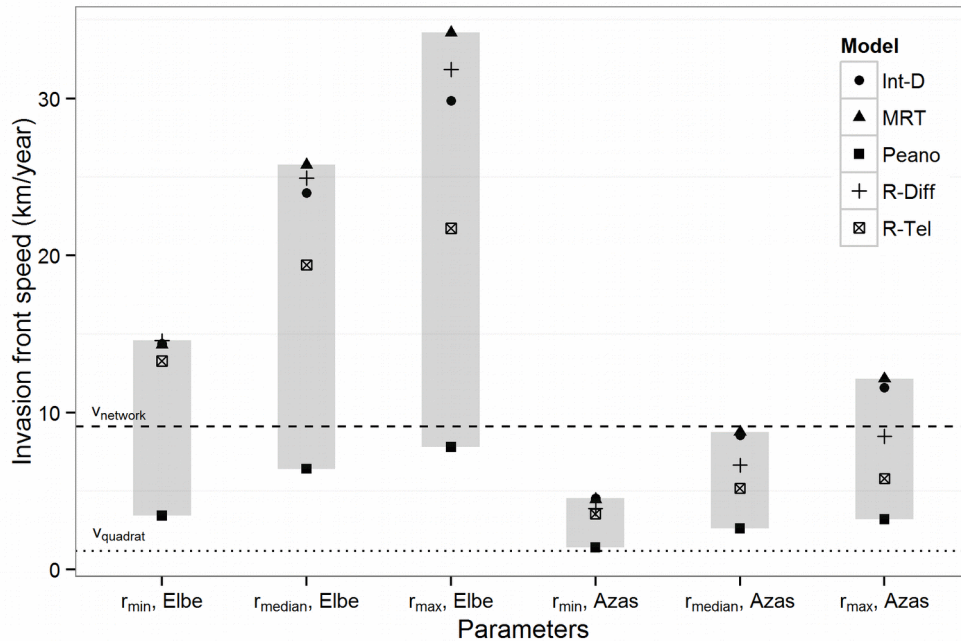
U modelu R&D je relativně malý rozsah predikovaných hodnot navzdory velmi odlišným disperzním datům (obrázek 7.12) o něco více zarážející. R&D model totiž podobně jako ostatní modely (kromě Peano modelu) pracuje i s rozptylem disperzního jádra. Vysvětlení pravděpodobně spočívá v tom, že R&D model pracuje nikoli s normálním, ale s tzv. marginálním disperzním jádrem, tj. s jádrem vzdáleností měřených pouze podél jedné osy. Přejdem na marginální jádro se relativní rozdíl mezi populacemi opět snižuje: rozptyl marginálního disperzního jádra pro populaci Elbe je pouze cca trojnásobný oproti hodnotě u populaci Azas (viz tabulku 7.21). Zde se nicméně nejedná o zjednodušující předpoklad, jako v případě Peano modelu, ale pouze o jiný způsob práce s rozdělením disperzních vzdáleností. Výsledkem jsou přitom predikce s velmi dobrou shodou s daty, které jsou nicméně výrazně robustnější vzhledem k rozdílným datům použitým k odhadu parametrů. Nejlepší shody s daty (odchylka -0,3 km/rok pro dvourozměrné a -0,5 km/rok pro jednorozměrné šíření) přitom model R&D dosáhl při odhadu reprodukčních parametrů H_{young} a disperzních vzdáleností odhadnutých z populace Azas, tj. pro parametry, u nichž je relativně nejlepší predikce - jak bylo výše diskutováno - ve shodě s očekáváním.



Obrázek 7.13: Shoda predikcí jednotlivých modelů pro různé sady parametrů s pozorovanou rychlostí měřenou sítovou metodou. Jednorozměrné šíření. V případě integro-diferenčního modelu parametr r odkazuje na z něj odvozenou hodnotu parametru R_0 . Šedé obdélníky znázorňují celkový rozsah predikovaných hodnot pro danou sadu parametrů. (R&D model není zahrnut z důvodu odlišných kombinací parametrů.)

Na obrázcích 7.13 a 7.14 jsou shrnuty výsledky predikcí všech modelů (s výjimkou modelu R&D) pro různé kombinace parametrů, pro jednorozměrné šíření (obrázek 7.13) i dvourozměrné šíření (obrázek 7.14). (Model R&D není zahrnut, neboť používá odlišný zdroj dat pro odhad reprodukčních parametrů.) Vedle již probíraného rozdílu mezi disperzními parametry odhadnutými z populací Elbe a Azas je zde vidět i vliv rozdílných hodnot parametru r resp. z něj odvozeného parametru R_0 . Ve shodě s očekáváním přitom rostoucí hodnota parametru r měla za následek rostoucí rychlost šíření. U reakčně telegrafního modelu bylo přitom patrné zpomalování tohoto trendu, což je ve shodě s konečnou rychlostí jedinců, kterou tento model zavádí pomocí korelace mezi jednotlivými kroky náhodné procházky (viz kapitolu 4.3.2). Dále je zřejmé, že zdaleka nejlepší shody modely dosahovaly při reprodukčním parametru r_{median} (resp. R_0^{median}) v kombinaci s disperzními parametry odhadnutými z populace Azas. To není překvapující vzhledem k tomu, že hodnota r_{median} (0,19) se nejvíc blížila hodnotám odhadnutým pro populace na Moravě a na Berounce (viz tabulku 7.3). V případě dvojrozměrného šíření byla situace podobná (tabulka 7.10), ačkoli zde bylo největší shody (při srovnání s rychlostí měřenou sítovou metodou) dosaženo při r_{max} . V případě srovnání s pozorovanou rychlostí měřenou kvadrátovou metodou dosáhl dobré

shody pouze model Peano při parametrizaci r_{min} , což je však pravděpodobně vzhledem k výše uvedeným omezením tohoto modelu pouhá náhoda.



Obrázek 7.14: Shoda predikcí jednotlivých modelů pro různé sady parametrů s pozorovanými rychlostmi (rychlost měřená sítovou metodou označena $v_{network}$, rychlost měřená kvadrátovou metodou $v_{quadrat}$). Dvourozměrné šíření. V případě integro-diferenčního modelu parametr r odkazuje na z něj odvozenou hodnotu parametru R_0 . Šedé obdélníky znázorňují celkový rozsah predikovaných hodnot pro danou sadu parametrů. (R&D model není zahrnut z důvodu odlišných kombinací parametrů.)

7.5.3 Limity použitého přístupu a směry dalšího výzkumu

Výše popsaná obecně velmi dobrá shoda predikcí většiny modelů s daty by rozhodně neměla vést k nekritickému závěru o bezproblémové použitelnosti klasických modelů pro predikci šíření v říčních sítích. Shoda nebyla u všech modelů dosažena při téže kombinaci parametrů, u některých byla dosažena spíše při uvažování jednorozměrného šíření (modely R-Diff a R-Tel), u jiných při uvažování dvourozměrného šíření (modely MRT a Int-D), přitom vzhledem k tomu, že říční síť představuje geometrický objekt na pomezí mezi jednorozměrným a dvourozměrným prostorem, není v zásadě jak rozhodnout, které modely jsou "pravdivější".

Dále je třeba vzít v potaz mimořádnou složitost prostoru, jakou představuje právě říční síť.

Přestože bobři pravděpodobně sledují při šíření především větší toky, i tak může geometrie jejich trajektorií vypadat velmi odlišně v různých říčních systémech. Na druhou stranu zde uvažované jednorozměrné i dvourozměrné šíření by mělo v jakékoli síti představovat jakési limitní případy, přičemž naměřená rychlost by se měla pohybovat někde mezi nimi. Z tohoto hlediska je překvapující a nadějně jak blízko jsou predikce jednorozměrných a dvourozměrných modelů (viz obrázky 7.10, 7.13 a 7.14).

Dále je na místě opatrnost vzhledem k naměřeným pozorovaným rychlostem. Přestože samotná síťová metoda měření rychlosti šíření v říčních systémech je nepochybně smysluplná (viz diskusi v kapitole 6.4), omezená zobecnitelnost uvedených výsledků tkví v neurčitosti spojené se způsobem pořízení vstupních dat, tj. záznamů o bobřím osídlení. Data zcela jistě nejsou kompletní a bez chyb, míru neurčitosti je však nesnadné, či lépe nemožné určit. Nedávná studie (Vorel & Šimůnková in press) např. výrazným způsobem aktualizovala dosud publikované záznamy o osídlení na Berounce, čímž došlo k podstatným korekcím ohledně představ o kolonizaci tohoto povodí (naštěstí pouze v detailu neohrožujícím zde prezentované výsledky; viz diskusi v kapitole 6.4). Tato neurčitost v datech, spolu s výše popsanou složitostí říčních systémů, přímo vybízí k dalším studiím na podobných druzích, jejichž disperze je vázána na říční systémy, a na jiných lokalitách, aby se potvrdilo, že zde demonstrovaná použitelnost klasických modelů pro šíření v sítích (a naopak překvapivá nepoužitelnost modelu navrženého pro říční sítě) skutečně představuje obecnou zákonitost. Dále by bylo vhodné analýzy reálných šíření doplnit o simulace modelových situací, u nichž jsou "pozorované" rychlosti přesně známy.

Relativně špatný výsledek Peano modelu stojí za srovnání s předchozími aplikacemi modelů šíření na říčních sítích. Ty jsou zatím, pokud je mi známo, pouze dvě, a to model šíření lidského osídlení na severoamerickém kontinentu v průběhu 19. století (Campos *et al.* 2006) a model šíření epidemie cholery (Bertuzzo *et al.* 2007). V obou případech šlo o proces šíření, které samo o sobě není omezeno na říční toky, je jimi nicméně výrazně ovlivněno. Pouze první zmiňovaná studia však používá relativně jednoduchou Peanovu síť podobným způsobem, jaký je uplatněn v této práci. Model epidemie cholery uvažuje výrazně složitější reakční složku zohledňující nejen dynamiku samotných patogenů, ale i jejich hostitelů, tj. lidí. Navíc k popisu říční sítě nepoužívá zjednodušenou Peanovu síť, ale namísto toho se snaží odvodit charakteristiky reálných sítí použitelné pro parametrizaci vychýlené náhodné procházky. Autoři následně porovnávají skutečné šíření epidemie s teoretickou předpovědí takto parametrizovaného modelu. Úspěšnost jejich predikcí napovídá, že podobný přístup by bylo možné aplikovat i na šíření bobra evropského a

dalších druhů s disperzí vázanou na vodu.

Zde zvolený přístup byl spíše inspirován zmíněnou studií šíření severoamerických přistěhovalců (Campos *et al.* 2006). Těmto autorům se podařilo jednoduchou aplikací Peanových sítí významně vylepšit předpověď rychlostí šíření oproti reakčně difúznímu modelu. Východiskem přitom byl předpoklad, že ačkoli šíření lidských komunit není omezeno na vodní toky, z většího časoprostorového měřítka je polohou toků silně ovlivněno, neboť přítomnost vodního zdroje je pro udržitelné lidské osídlení zásadní. Zatímco skutečná rychlost šíření byla na základě historických údajů odhadnuta jako $13,5 \pm 0,8$ km/rok, predikované rychlosti se pohybovaly od 14 do 19 km/rok v závislosti na typu použité sítě (predikce reakčně difúzního modelu byla přitom cca 40 km/rok). To lze považovat za velmi dobrou shodu a potvrzení použitelnosti tohoto přístupu pro reálné situace.

To vyvolává otázku, proč model tak úspěšný ve zmíněné studii byl v případě zde prezentované studie šíření bobra, ačkoli jde zjevně o analogickou situaci, spíše neúspěšný. Domnívám se, že odpověď tkví v odlišném časoprostorovém měřítku a v jiném mechanismu šíření. V měřítku staletí, při průměrné disperzní vzdálenosti 810 km (hodnota uváděná ve zmíněné studii) a mezigenerační doby 25 let je při jedné disperzní události typicky navštíveno řádově více rozvětveních sítí, než při disperzní vzdálenosti 10 - 30 km (typická disperzní vzdálenost pro bobra) a mezigenerační době 3 roky. Šance "zachytit" se na postranních přítocích a tím zpomalit postup šíření je tak v případě šíření lidských osadníků mnohonásobně větší než v případě šíření bobrů říčním systémem. Zde vystupuje do popředí cosi jako "relativní hustota sítě vzhledem k typické disperzní vzdálenosti". Tato relativní hustota sítě má zjevně na proces šíření zcela zásadní vliv, přitom Peano model s ní nijak nepracuje. Ve skutečnosti se ze základního modelu náhodné procházky zdá, že Peano model implicitně předpokládá vzdálenost mezi soutoky odpovídající typické disperzní vzdálenosti (tj. hodnotě parametru l). (To by znamenalo, že uvedená shoda predikce modelu při popisu šíření lidských osadníků by mohla velmi dobře představovat jen náhodný výsledek kombinace měřítek lidské disperse a vzdáleností mezi soutoky.) K tomu je třeba přičíst zmiňovanou preferenci bobrů k pohybu po větších tocích, což opět snižuje vliv "zachytávání se" v přítocích. Proces šíření se tak velmi dobře může spíše jevit jako jednorozměrný než jako rozvětvený, čemuž odpovídají velmi dobré predikce jednorozměrných modelů zjištěné v této práci. Naopak u šíření lidí v uvedeném časoprostorovém měřítku se podobná preference velkých toků tolik projevit nemusí. Paradoxně tak může být šíření lidských osadníků ovlivněno vazbou na vodní toky výrazně více než šíření bobrů a šíření bobrů může být velmi úspěšně aproximováno jednorozměrným reakčně difúzním modelem.

Úspěch jednoduchého reakčně difúzní modelu při popisu šíření natolik nenáhodně se pohybujícího zvířete jako je bobr nemusí překvapit, uvážíme-li, že reakčně difúzní model slavil svůj první velký úspěch při popisu šíření ondatry pižmové v Evropě (Skellam 1951). Ondatra je přitom živočich v mnohém bobrovi podobný, jak tělesnou velikostí a způsobem života, tak především vazbou na vodní prostředí. Na druhou stranu šíření ondatr v Evropě bylo studováno a modelováno v podstatně větším prostorovém měřítku, zahrnujícím celou střední Evropu. V takovém měřítku je možné si síť vodních toků představit jako víceméně izotropní prostředí. Tomu odpovídá i radiálně symetrický charakter postupně se zvětšujícího areálu rozšíření. V porovnání s tímto měřítkem se prostorové měřítko použité v této práci jeví jako velmi detailní. Výsledky zde prezentované aplikace matematických modelů přitom naznačují, že zatímco v celoevropském měřítku je proces šíření po říční síti možné aproximovat procesem dvourozměrného reakčně difúzního šíření, v případě podrobného měřítka středně velkého povodí je naopak možné proces šíření po říční síti aproximovat jednorozměrným reakčně difúzním šířením, ovšem za předpokladu, že rychlost postupu fronty měříme zde prezentovanou sít'ovou metodou.

Z důležitých témat které tato práce otevírá a přitom neřeší je nutné zmínit pozorovaný vliv Alleeho efektu při počátečním (spontánním) vývoji nově vznikající populace. Alleeho efekt přitom představuje v souvislosti s modely šíření přímo klasické téma (viz (Veit & Lewis 1996; Kot *et al.* 1996; Taylor & Hastings 2005)), proto by jistě stálo za to pokusit se modely tento efekt zahrnující na proces šíření bobra evropského říční sítí aplikovat. Vedle klasických matematických modelů je problematika vlivu geometrie sítě a rozmístění počátečních jedinců na úspěšnost párování a následný populační vývoj ideální pro aplikaci multiagentních modelů (viz (Uchmański & Grimm 1996; Grimm & Railsback 2005)). U nich je díky explicitnímu popisu chování jednotlivých jedinců možné i testovat různé alternativní mechanismy uplatňující se při šíření právě na úrovni jedinců, jako je vedle zmíněného párování např. proces výběru habitatu, přičemž test lze založit na shodě modelových predikcí nikoli pouze v jednom, ale v celé řadě různých projevů na úrovni populace, jakým je vedle rychlosti šíření a populačního růstu např. dynamika věkové struktury (Grimm *et al.* 1996). Předběžné výsledky multiagentního modelování dynamiky šíření bobřích populací dosažené autorem této práce (zde neprezentováno) ukazují tento směr jako velmi perspektivní.

8. Závěry

Předložená dizertační práce představuje novou metodu měření rychlosti šíření navrženou pro případ šíření po říčních sítích. Tato metoda, nazývaná zde "sít'ová metoda", spočívá v měření nejkratších vzdáleností mezi jednotlivými bodovými záznamy a odhadu obsazeného území jako sjednocení takto odhadnutých disperzních trajektorií. Metodou byly úspěšně analyzovány historické záznamy o šíření bobra evropského ve třech populacích v České republice. Metoda přitom vedla k podstatně odlišným rychlostem šíření než klasický přístup založený na sčítání kvadrátů. Zvláště pozoruhodného výsledku bylo dosaženo s tzv. průměrem obsazené oblasti, definovaného pomocí pojmosloví z matematické teorie grafů a měřícího rychlost šíření podél jedné či několika hlavních linií sítě. Lineární růst průměru obsazené oblasti byl navzdory odlišným rychlostem populačního růstu napříč populacemi přibližně konstantní a dosahoval hodnot 15 - 20 km/rok, což je zhruba trojnásobek rychlosti šíření invazní fronty získané ze stejných dat klasickou, kvadrátovou metodou.

Význam navrženého způsobu měření rychlosti šíření na říčních sítích byl dále podtržen aplikací matematických modelů na proces šíření zmíněných bobřích populací. Zde byl demonstrován překvapivě vysoký potenciál klasických modelů (navržených pro jednorozměrné či dvourozměrné šíření) pro popis šíření organismů v říčních sítích. Zejména byl-li proces šíření modelován jako jednorozměrný, dosahovaly predikce velmi dobré shody s pozorovanými rychlostmi šíření, ovšem pouze za předpokladu, že byly tyto pozorované rychlosti měřeny zmíněnou nově navrženou sít'ovou metodou. U "nejlepších" modelů se odchylka predikované a pozorované rychlosti pohybovala do 1 km/rok, a to i u modelů parametrizovaných na nezávislých souborech dat. Při použití rychlostí odvozených klasickou kvadrátovou metodou byla shoda modelů s daty podstatně horší.

Zajímavé a z aplikačního hlediska perspektivní výsledky poskytla aplikace modelu založeného na reprodukčně-disperzním jádře (tzv. R&D model). Tento model, uvažující věkově strukturovanou populaci, vedle velmi dobré shody s pozorovanými rychlostmi navíc vykazoval značnou robustnost vzhledem k velmi rozdílným disperzním datům. K otestování zobecnitelnosti tohoto výsledku by bylo vhodné provést citlivostní analýzu tohoto modelu.

Překvapující byl naopak relativně špatný výsledek reakčně transportních modelů na Peanových sítích, tj. modelů speciálně navržených pro popis šíření v říčních systémech, což zřejmě poukazuje na slabiny tohoto modelu spočívající v značném zjednodušení popisu disperse a implicitních

předpokladech ohledně hustoty říční sítě.

Uvedené výsledky je nicméně třeba podrobit dalšímu testování na jiných populacích, a zejména na datech pocházejících z cíleného monitoringu. Neurčitost spojená s použitými daty (včetně neurčitosti spojené s mírou této neurčitosti) totiž představuje hlavní překážku v zobecnitelnosti dosažených výsledků. Přesto lze konstatovat, že byla navržena úspěšná metoda měření rychlosti na říčních sítích a demonstrována použitelnost klasických přístupů k matematickému modelování šíření organismů v říčních sítích.

Literatura

- Aikio, S., Duncan, R.P. & Hulme, P.E. (2010) Herbarium records identify the role of long-distance spread in the spatial distribution of alien plants in New Zealand. *Journal of Biogeography*, **37**, 1740–1751.
- Anděra, M., Červený, J. (2004) *Atlas rozšíření savců v České republice IV. Hlodavci (Rodentia) – Část 3.* (Atlas of the distribution of mammals in the Czech Republic IV. Rodents – part 3), National Museum, Prague (in Czech with English summary).
- Andersen, M. (1991) Properties of some density-dependent integrodifference equation population models. *Mathematical Biosciences*, **104**, 135–157.
- Andow, D.A., Kareiva, P.M., Levin, S.A. & Okubo, A. (1990) Spread of invading organisms. *Landscape Ecology*, **4**, 177–188.
- Andow, D.A., Kareiva, P.M., Levin, S.A. & Okubo, A. (1993) Spread of invading organisms: patterns of spread. *Evolution of Insect Pests: The Pattern of Variations* (eds K.C. Kim & B.A. McPherson), pp. 219–242. John Wiley & Sons, New York.
- Balodis, M.M. (1990) *The Beaver. Biology and Management in Latvia.* Zinatne, Riga (in Russian with English summary).
- Barták, V., Vorel, A., Šímová, P. & Puš, V. (2013) Spatial spread of Eurasian beavers in river networks: a comparison of range expansion rates. *Journal of Animal Ecology*, **82**, 587–97.
- Bascompte, J. (2007) Networks in ecology. *Basic and Applied Ecology*, **8**, 485–490.
- Bertuzzo, E., Azaele, S., Maritan, A., Gatto, M., Rodriguez-Iturbe, I. & Rinaldo, A. (2008) On the space-time evolution of a cholera epidemic. *Water Resources Research*, **44**, 1–8.
- Bertuzzo, E., Maritan, A., Gatto, M., Rodriguez-Iturbe, I. & Rinaldo, A. (2007) River networks and ecological corridors: Reactive transport on fractals, migration fronts, hydrochory. *Water Resources Research*, **43**, W04419.
- Blackburn, T.M., Lockwood, J.L. & Cassey, P. (2009) *Avian Invasions: The Ecology and Evolution of Exotic Birds.*

- Van den Bosch, F., Hengeveld, R. & Metz, J.A.J. (1992) Analysing the Velocity of Animal Range Expansion. *Journal of Biogeography*, **19**, 135–150.
- Van den Bosch, F., Metz, J. & Diekmann, O. (1990) The velocity of spatial population expansion. *Journal of Mathematical Biology*, **28**, 529–565.
- Campbell, G.S., Blackwell, P.G. & Woodward, F.I. (2002) Can landscape-scale characteristics be used to predict plant invasions along rivers? *Journal of Biogeography*, **29**, 535–543.
- Campbell Grant, E.H., Lowe, W.H. & Fagan, W.F. (2007) Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology letters*, **10**, 165–75.
- Campos, D., Fort, J. & Méndez, V. (2006) Transport on fractal river networks: application to migration fronts. *Theoretical population biology*, **69**, 88–93.
- Cantwell, M.D. & Forman, R.T.T. (1993) Landscape graphs: Ecological modeling with graph theory to detect configurations common to diverse landscapes. *Landscape Ecology*, **8**, 239–255.
- Coutinho, R.M., Godoy, W.A.C. & Kraenkel, R.A. (2012) Integrodifference model for blowfly invasion. *Theoretical Ecology*, **5**, 363–371.
- Crawford, P.H.C. & Hoagland, B.W. (2009) Can herbarium records be used to map alien species invasion and native species expansion over the past 100 years? *Journal of Biogeography*, **36**, 651–661.
- Crawford, J.C., Liu, Z., Nelson, T.A., Nielsen, C.K. & Bloomquist, C.K. (2008) Microsatellite analysis of mating and kinship in beavers (*Castor canadensis*). *Journal of Mammalogy*, **89**, 575–581.
- Crooks, J.A. (2002) Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos*, **97**, 153–166.
- D’Antonio, C.M. (1993) Mechanisms controlling invasion of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. *Ecology*, **74**, 83–95.
- Delisle, F., Lavoie, C., Jean, M. & Lachance, D. (2003) Reconstructing the spread of invasive plants: taking into account biases associated with herbarium specimens. *Journal of Biogeography*, 1033–1042.
- Dewhurst, S. & Lutscher, F. (2009) Dispersal in heterogeneous habitats: thresholds, spatial scales,

and approximate rates of spread. *Ecology*, **90**, 1338–1345.

- Dieter, C.D. (1992) Population Characteristics of Beavers in Eastern South Dakota. *Am Midl Nat*, **128**, 191–196.
- Doboszyńska, T. & Zurowski, W. (1983) Reproduction of the European beaver. *Acta Zoologica Fennica*, **174**, 123–126.
- Durrett, R. & Levin, S.A. (1994) Stochastic Spatial Models: A User's Guide to Ecological Applications. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **343**, 329–350.
- Erickson, J. (1971) The displacement of native ant species by the introduced Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Psyche*.
- Erős, T., Olden, J.D., Schick, R.S., Schmera, D. & Fortin, M.-J. (2012) Characterizing connectivity relationships in freshwaters using patch-based graphs. *Landscape Ecology*, **27**, 303–317.
- Erős, T., Schmera, D. & Schick, R.S. (2011) Network thinking in riverscape conservation – A graph-based approach. *Biological Conservation*, **144**, 184–192.
- Fisher, R. (1937) The wave of advance of advantageous genes. *Annals of Human Genetics*.
- Fustec, J., Lode, T., Le Jacques, D. & Cormier, J.P. (2001) Colonization, riparian habitat selection and home range size in a reintroduced population of European beavers in the Loire. *Freshwater Biology*, **46**, 1361–1371.
- Gilbert, M. & Liebhold, A.M. (2010) Comparing methods for measuring the rate of spread of invading populations. *Ecography*, **33**, 809–817.
- Goldberg, E.E., Lynch, H.J., Neubert, M.G. & Fagan, W.F. (2009) Effects of branching spatial structure and life history on the asymptotic growth rate of a population. *Theoretical Ecology*, **3**, 137–152.
- Gregory, S.D., Bradshaw, C.J.A. & Brook, B.W. (2010) Limited evidence for the demographic Allee effect from numerous species across taxa. , **91**, 2151–2161.
- Grimm, V., Frank, K., Jeltsch, F. & Brandl, R. (1996) Pattern-oriented modelling in population ecology. *Science of the Total*.
- Grimm, V. & Railsback, S.F. (2005) *Individual-Based Modeling and Ecology*.

- Grosholz, E.D. (1996) Contrasting Rates of Spread for Introduced Species in Terrestrial and Marine Systems. *Ecology*, **77**, 1680.
- Halley, D.J. & Rosell, F. (2000) Current distribution, status and patterns of spread of the Eurasian beaver *Castor fiber*, and the implications for management.
- Halley, D.J. & Rosell, F. (2002) The beaver's reconquest of Eurasia: status, population development and management of a conservation success. *Mammal Review*, **32**, 153–178.
- Hartman, G. (1994) Long-Term Population Development of a Reintroduced Beaver (*Castor fiber*) Population in Sweden. *Conservation Biology*, **8**, 713–717.
- Hartman, G. (1995) Patterns of spread of a reintroduced beaver *Castor fiber* population in Sweden. *Wildlife Biology*, **1**, 97–103.
- Hartman, G. (1997) Notes on age at dispersal of beaver (*Castor fiber*) in an expanding population. *Canadian Journal of Zoology*, **75**, 959–962.
- Hartman, G. & Tornlov, S. (2006) Influence of watercourse depth and width on dam-building behaviour by Eurasian beaver (*Castor fiber*). *Journal of Zoology*, **268**, 127–131.
- Hastings, A., Cuddington, K., Davies, K.F., Dugaw, C.J., Elmendorf, S., Freestone, A., Harrison, S., Holland, M., Lambrinos, J., Malvadkar, U., Melbourne, B. a., Moore, K., Taylor, C. & Thomson, D. (2005) The spatial spread of invasions: new developments in theory and evidence. *Ecology Letters*, **8**, 91–101.
- Havel, J.E., Shurin, J.B. & Jones, J.R. (2002) Estimating dispersal from patterns of spread: spatial and local control of lake invasions. *Ecology*, **83**, 3306–3318.
- Heidecke, D. (1984) Investigations of ecology and population dynamics of the European beaver: Part 1. Biological and population-ecological results. *Zool. Jb. Syst.*, **111**, 1 – 41.
- Heidecke, D. (1991) Zum Status des Elbebibers sowie etho- ökologische Aspekte. *Seevögel*, **12**, 33–38.
- Holmes, E.E. (1993) Are diffusion models too simple? A comparison with telegraph models of invasion. *The American Naturalist*, **142**, 779–795.
- Holway, D.A. (1998) Factors governing rate of invasion: a natural experiment using Argentine ants. *Oecologia*, **115**, 206–212.

- Johnson, A.R., Hatfield, C.A. & Milne, B.T. (1995) Simulated diffusion dynamics in river networks. *Ecological Modelling*, **83**, 311–325.
- Jongejans, E., Shea, K., Skarpaas, O., Kelly, D., Sheppard, A.W. & Woodburn, T.L. (2008) Dispersal and demography contributions to population spread of *Carduus nutans* in its native and invaded ranges. *Journal of Ecology*, **96**, 687–697.
- Jules, E.S., Kauffman, M.J., Ritts, W.D. & Carroll, A.L. (2002) Spread of an Invasive Pathogen Over a Variable Landscape: a Nonnative Root Rot on Port Orford Cedar. *Ecology*, **83**, 3167–3181.
- Kot, M. (2001) *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kot, M., Lewis, M. a. & van den Driessche, P. (1996) Dispersal Data and the Spread of Invading Organisms. *Ecology*, **77**, 2027–2042.
- Kot, M. & Schaffer, W. (1986) Discrete-time growth-dispersal models. *Mathematical Biosciences*, **136**, 109–136.
- Krebs, C.J. (1994) *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*.
- Krojerová-Prokešová, J., Barančeková, M., Hamšíková, L. & Vorel, A. (2010) Feeding habits of reintroduced Eurasian beaver: spatial and seasonal variation in the use of food resources. *Journal of Zoology*.
- Lensink, R. (1997) Range expansion of raptors in Britain and the Netherlands since the 1960s: testing an individual-based diffusion model. *Journal of Animal Ecology*, **66**, 811–826.
- Lewis, M.A. & Kareiva, P.M. (1993) Allee dynamics and the spread of invading organisms. *Theoretical Population Biology*.
- Lewis, M.A. & Pacala, S. (2000) Modeling and analysis of stochastic invasion processes. *Journal of mathematical biology*, **41**, 387–429.
- Liebhold, A.M., Halverson, J.A. & Elmes, G.A. (1992) Gypsy moth invasion in North America: a quantitative analysis. *Journal of Biogeography*, **19**, 513–520.
- Lockwood, J.L., Hoopes, M.F. & Marchetti, M.P. (2013) *Invasion Ecology, 2nd Edition*. Wiley.
- Lonsdale, W. (1993) Rates of Spread of an Invading Species—*Mimosa Pigra* in Northern Australia. *Journal of Ecology*, **81**, 513–521.

- Lubina, J.A. & Levin, S.A. (1988) The spread of a reinvading species: range expansion in the California sea otter. *American Naturalist*, **131**, 526–543.
- May, R.M. (1976) Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, **261**, 459–467.
- McCallum, H. (2000) *Population Parameters: Estimation for Ecological Models*. Blackwell Science Ltd, Oxford, UK.
- McNew, Jr., L.B. & Woolf, A. (2005) Dispersal and Survival of Juvenile Beavers (*Castor canadensis*) in Southern Illinois. *The American Midland Naturalist*, **154**, 217–228.
- Mduma, S.A.R., Sinclair, A.R.E. & Hilborn, R. (1999) Food regulates the Serengeti wildebeest: a 40-year record. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 1101–1122.
- Méndez, V., Campos, D. & Bartumeus, F. (2014) *Stochastic Foundations in Movement Ecology*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Méndez, V., Fedotov, S. & Horsthemke, W. (2010) *Reaction-Transport Systems: Mesoscopic Foundations, Fronts, and Spatial Instabilities*. Springer Science & Business Media.
- Mihulka, S. & Pyšek, P. (2001) Invasion history of *Oenothera* congeners in Europe: a comparative study of spreading rates in the last 200 years. *Journal of Biogeography*, **28**, 597–609.
- Mollison, D. (1991) Dependence of epidemic and population velocities on basic parameters. *Mathematical biosciences*, **107**, 255–87.
- Morin, R.S., Liebhold, A.M. & Gottschalk, K.W. (2009) Anisotropic spread of hemlock woolly adelgid in the eastern United States. *Biological Invasions*, **11**, 2341–2350.
- Moudrý, V. (2006) *Využití GIS při rekonstrukci šíření bobra evropského v ČR (Diploma thesis)*. LF ČZU, Praha
- Müller-Schwarze, D. (2011) *The Beaver: Its Life and Impact*, 2nd ed. Cornell University Press, New York.
- Muneepeerakul, R., Bertuzzo, E., Lynch, H.J., Fagan, W.F., Rinaldo, A. & Rodriguez-Iturbe, I. (2008) Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in Mississippi-Missouri basin. *Nature*, **453**, 220–2.
- Nash, D.R., Agassiz, D.J.L., Godfray, H.C.J. & Lawton, J.H. (1995) The Pattern of Spread of

- Invading Species: Two Leaf-Mining Moths Colonizing Great Britain. *The Journal of Animal Ecology*, **64**, 225.
- Neubert, M.G. & Caswell, H. (2000) Demography and dispersal: Calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. *Ecology*, **81**, 1613–1628.
- Neubert, M.G., Kot, M. & Lewis, M. a. (2000) Invasion speeds in fluctuating environments. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **267**, 1603–10.
- Neubert, M.G. & Parker, I.M. (2004) Projecting rates of spread for invasive species. *Risk analysis : an official publication of the Society for Risk Analysis*, **24**, 817–31.
- Niklfeld, H. (1971) Bericht über die Kartierung der Flora Mitteleuropas. *Taxon*, **20**, 545–571.
- Nolet, B.A. & Rosell, F. (1994) Territoriality and time budgets in beavers during sequential settlement. *Canadian Journal of Zoology*, **72**, 1227–1237.
- Nolet, B.A. & Rosell, F. (1998) Comeback of the beaver *Castor fiber*: An overview of old and new conservation problems. *Biological Conservation*, **83**, 165–173.
- Okubo, A., Maini, P., Williamson, M. & Murray, J. (1989) On the spatial spread of the grey squirrel in Britain. *Proceedings of the Royal Society of London. B. Biological Sciences*, **238**, 113–125.
- Payne, N.F. (1984a) Reproductive Rates of Beaver in Newfoundland. *The Journal of Wildlife Management*, **48**, 912–917.
- Payne, N.F. (1984b) Mortality Rates of Beaver in Newfoundland. *The Journal of Wildlife Management*, **48**, 117–126.
- Pyšek, P. (1991) *Heracleum-Mantegazzianum* in the Czech Republic - Dynamics of Spreading from the Historical-Perspective. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, **26**, 439–454.
- Pyšek, P. & Prach, K. (1995) Invasion dynamics of *Impatiens glandulifera*: A century of spreading reconstructed. *Biological Conservation*, **74**, 41–48.
- Renshaw, E. (1991) *Modelling Biological Populations in Space an Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Reynolds, J.C. (1985) Details of the geographic replacement of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) by the grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in eastern England. *Journal of Animal Ecology*, **54**, 149–162.

- Rigon, R., Rinaldo, A., Rodriguez-Iturbe, I., Bras, R.L. & Ijjasz-Vasquez, E. (1993) Optimal channel networks: A framework for the study of river basin morphology. *Water Resources Research*, **29**, 1635–1646.
- Rosell, F., Bergan, F. & Parker, H. (1998) *Scent-Marking in the Eurasian Beaver (Castor Fiber) as a Means of Territory Defense*. Kluwer Academic Publishers-Plenum Publishers.
- Saveljev, A.P., Stubbe, M., Stubbe, A., Unzhakov, V. V. & Kononov, S. V. (2002) Natural movements of tagged beavers in Tyva. *Russian Journal of Ecology*, **33**, 434–439.
- Sharov, A.A., Liebhold, A.M. & Roberts, E.A. (1997) Methods for monitoring the spread of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) populations in the Appalachian mountains. *Journal of Economic Entomology*, **90**, 1259–1266.
- Sharov, A.A., Roberts, E.A., Liebhold, A.M. & Ravlin, F.W. (1995) Gypsy moth spread in the central appalachians: Three methods for species boundary estimation. *Environmental Entomology*, **24**, 1529–1538.
- Shigesada, N. & Kawasaki, K. (1997) *Biological Invasions: Theory and Practice*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo.
- Schick, R.S. & Lindley, S.T. (2007) Directed connectivity among fish populations in a riverine network. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 1116–1126.
- Signorell A. et mult. al. (2015). DescTools: Tools for descriptive statistics. R package version 0.99.12.
- Skellam, J.G. (1951) Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, **38**, 196–218.
- Skyriene, G. & Paulauskas, A. (2013) Distribution of invasive muskrats (*Ondatra zibethicus*) and impact on ecosystem. *Ekologija*, **58**, 357–367.
- Suarez, A. V., Holway, D.A. & Case, T.J. (2001) Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: Insights from Argentine ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 1095–1100.
- Sun, L. & Müller-Schwarze, D. (1997) Sibling recognition in the beaver: a field test for phenotype matching. *Animal behaviour*, **54**, 493–502.
- Sun, L., Müller-Schwarze, D. & Schulte, B.A. (2000) Dispersal pattern and effective population

- size of the beaver. *Canadian Journal of Zoology*, **78**, 393–398.
- Syrůčková, A., Saveljev, A.P., Frosch, C., Durka, W., Savelyev, A.A. & Munclinger, P. (2015) Genetic relationships within colonies suggest genetic monogamy in the Eurasian beaver (*Castor fiber*). *Mammal Research*, **60**, 139–147.
- Šafář, J. (2002) Novodobé rozšíření bobra evropského v České republice. (Recent distribution of the Eurasian beaver in the Czech Republic.) *Příroda*, **13**, 161–196. (in Czech with English summary).
- Tarboton, D., Bras, R.L. & Rodriguez-Iturbe, I. (1988) The fractal nature of river networks. *Water Resources Research*, **24**, 1317–1322.
- Taylor, C.M. & Hastings, A. (2005) Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters*, **8**, 895–908.
- Tkadlec, E. (2008) *Populační Ekologie. Struktura, Růst a Dynamika Populací*. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.
- Tobin, P.C., Liebhold, A.M. & Roberts, E.A. (2007) Comparison of methods for estimating the spread of a non-indigenous species. *Journal of Biogeography*, **34**, 305–312.
- Toms, J.D. & Lesperance, M.L. (2003) Piecewise Regression: A Tool for Identifying Ecological Thresholds. *Ecology*, **84**, 2034–2041.
- Turchin, P. (1998) *Quantitative Analysis of Movement: Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Uchmański, J. & Grimm, V. (1996) Individual-based modelling in ecology: what makes the difference? *Trends in ecology & evolution (Personal edition)*, **11**, 437–441.
- Urban, D.L. & Keitt, T.H. (2001) Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*, **82**, 1205–1218.
- Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J.-C. & Simberloff, D. (2008) In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions*, **10**, 1345–1351.
- Veit, R.R. & Lewis, M.A. (1996) Dispersal, population growth, and the Allee effect: dynamics of the house finch invasion of eastern North America. *The American Naturalist*, **148**, 255–274.
- Vorel, A., Mokřý, J. & Šimůnková, K. (2014) Růst populace bobra evropského na Šumavě. *Silva*

Gabreta, **20**, 25–40.

- Vorel, A., Šafář, J. & Šimůnková, K. (2012) Recentní rozšíření bobra evropského (*Castor fiber*) v České republice v letech 2002–2012 (Rodentia: Castoridae). *Lynx, n.s. (Praha)*, **43**, 149–179.
- Vorel, A. & Šimůnková, K. (in press) Spatial and temporal circumstances affecting the population growth of beavers. *Mammalian Biology*.
- Vorel, A., Váľková, L., Hamšíková, L., Maloň, J. & Korbelová, J. (2015) Beaver foraging behaviour: Seasonal foraging specialization by a choosy generalist herbivore. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **69**, 1221–1235.
- Wang, M., Kot, M. & Neubert, M. (2002) Integrodifference equations, Allee effects, and invasions. *Journal of Mathematical Biology*, **168**, 150–168.
- Weber, E. (1998) The dynamics of plant invasions: a case study of three exotic goldenrod species (*Solidago* L.) in Europe. *Journal of Biogeography*, **25**, 147–154.
- Wehtje, W. (2003) The range expansion of the great-tailed grackle (*Quiscalus mexicanus* Gmelin) in North America since 1880. *Journal of Biogeography*, **30**, 1593–1607.
- Van Wilgen, B.W., Richardson, D.M., Le Maitre, D.C., Marais, C. & Magadlela, D. (2001) The economic consequences of alien plant invasions: Examples of impacts and approaches to sustainable management in south Africa. *Environment, Development and Sustainability*, **3**, 145–168.
- Zhou, Y. & Kot, M. (2010) Discrete-time growth-dispersal models with shifting species ranges. *Theoretical Ecology*, **4**, 13–25.

Přílohy

Seznam příloh:

P1: Seznam publikací autora

P2: Tabulky publikovaných populačních růstů

P3: Životní tabulky bobra evropského

P4: Tabulky disperzních vzdáleností odhadnutých z dat

P5: Skripty použité k výpočtům rychlostí invazní fronty

P6: Mapy rozmístění záznamů o bobřím osídlení

P1. Seznam publikací autora

Články v odborných časopisech:

Barták, V., Vorel, A., Šímová, P. & Puš, V. (2013) Spatial spread of Eurasian beavers in river networks: a comparison of range expansion rates. *Journal of Animal Ecology*, 82(3), 587–97.

(IF = 4,5)

Dvořák, S., **Barták, V.**, Macháček, Z. & Matějů, J. (2014) Home range size and spatio-temporal dynamics of male sika deer (*Cervus nippon*; *Cervidae*, *Artiodactyla*) in an introduced population. *Folia Zoologica*, 63(2), 103-115.

(IF = 0,7)

Kušta, T., Keken, Z., **Barták, V.**, Holá, M., Ježek, M., Hart, V. & Hanzal, V. (2014) The mortality patterns of wildlife-vehicle collisions in the Czech Republic. *North-Western Journal of Zoology*, 10(2), 393-399.

(IF = 0,9)

Barták, V., Gdulová, K., Špatenková, O., Bárta, A. & Šímová P. (2014) Modelling the probability of building fires. *Geoinformatics FCE CTU*, 13, 37-48.

Barták, V. (2010) How to extract river networks and catchment boundaries from DEM: a review of digital terrain analysis techniques. *Journal of Landscape Studies*, 2, 57 – 68.

Příspěvky na konferencích:

Barták V., Vorel A., Šímová P., Puš V., 2011: Measuring the rate of spread in river networks – a case study with Eurasian beavers. Ústní příspěvek na konferenci *Spatial Ecology and Conservation 2011*, University of Birmingham, Velká Británie.

Barták V., Vorel A., Puš V., Šímová P., 2010: Model of beavers' spread through the river network. Ústní příspěvek na konferenci *International Conference on Biological Science and Engineering 2010*, Benátky, Itálie.

Granty:

VaV MŽP ČR, P/2D4/52/07, „Analýza parametrů predikce šíření a model disperze bobra evropského v ekosystémech střední Evropy“ (**Spoluřešitel pro období 2009 – 2010**, hlavní řešitel: Ing. A. Vorel, Ph.D.)

IGA FŽP 2010 „Matematické modelování prostorových ekologických procesů“ (**Hlavní řešitel**)

IGA FŽP 2011 "Predikční model šíření bobra evropského v České Republice" (**Hlavní řešitel**)

CIGA ČZU 2011-2012 „Prostorová aktivita siky“ (**1. spoluřešitel**)

VG20122014102 - Analytická podpora mapování rizik (2012-2014, MV0/VG) (**Spoluřešitel**)

Ostatní výsledky:

Barták, V. (2010) SpreadAnalyst 1.0, Software for spatial-spread analysis and modelling.
Autorizovaný software.

Vorel, A., **Barták, V.**, Munclinger, P., Korbelová, J., Hamšíková, L., Válková, L. & Maloň, J.
(2010) Analýza parametrů predikce šíření a model disperze bobra evropského v ekosystémech střední Evropy. Závěrečná zpráva projektu MŽP ČR, období řešení 2007 – 2010.

Vorel, A., **Barták, V.**, Korbelová, J., Šímová, P. (2010) Odhad kapacity území ČR z hlediska hustoty osídlení bobra evropského. Specializovaná mapa s odborným obsahem.

Vorel, A., **Barták, V.**, Korbelová, J., Šímová, P. (2010) Jádrový odhad nejvyšší intenzity hustoty osídlení bobra evropského v ČR. Specializovaná mapa s odborným obsahem.

Šímová, P., **Barták, V.**, Špatenková, O., Gdulová, K. & Bárta A. (2015) Analytická podpora mapování rizik: Pravděpodobnostní mapy požárů budov. Certifikovaná metodika (MVČR).

Gdulová, K., Bárta, A., **Barták V.** (2015) Pravděpodobnostní mapy požárů v budovách.
Specializovaná mapa s odborným obsahem.

P2. Tabulky publikovaných populačních růstů

Rok	Populace	Rok	Populace	Rok	Populace	Rok	Populace	Rok	Populace
1927	4	1954	76	1962	109	1970	401	1978	2402
1930	13	1955	64	1963	109	1971	475	1980	3629
1932	20	1956	70	1964	126	1972	593	1981	3955
1939	60	1957	58	1965	129	1973	717	1982	4794
1940	59	1958	91	1966	178	1974	855	1983	5932
1948	74	1959	66	1967	200	1975	1228	1984	6973
1950	78	1960	93	1968	249	1976	1184	1985	9823
1953	74	1961	108	1969	321	1977	1836	1986	11125

Tabulka P1: Lokalita: Lotyšsko Zdroj: Balodis 1990.

Rok	Populace	Rok	Populace	Rok	Populace	Rok	Populace	Rok	Populace
1927	4	1950	66	1958	59	1964	80	1970	149
1930	13	1953	69	1959	41	1965	66	1971	172
1932	20	1954	62	1960	52	1966	81	1972	217
1939	60	1955	59	1961	66	1967	82	1973	250
1940	49	1956	56	1962	72	1968	94	1974	339
1948	60	1957	40	1963	68	1969	121	1975	412

Tabulka P2: Lokalita: Irde. Zdroj: Balodis 1990.

Rok	Populace	Rok	Populace	Rok	Populace	Rok	Populace	Rok	Populace
1954	4	1959	7	1964	20	1969	117	1974	375
1955	3	1960	12	1965	34	1970	146	1975	431
1956	2	1961	8	1966	41	1971	182		
1957	4	1962	6	1967	51	1972	217		
1958	12	1963	12	1968	81	1973	281		

Tabulka P3: Lokalita: Voronez. Zdroj: Balodis 1990.

Rok	Populace	Rok	Populace
1950	91	1965	165
1955	99	1966	173
1960	118	1970	197
1961	126	1975	216
1962	135	1980	222
1963	145	1985	226
1964	155		

Tabulka P4: Lokalita: Labe. Zdroj: Heidecke 1984.

Rok	Populace	Rok	Populace
1976	19	1981	84
1977	26	1982	110
1978	34	1983	137
1979	46	1984	163
1980	62	1985	187

Tabulka P5: Lokalita: Peene. Zdroj: Heidecke 1991.

Rok	Populace	Rok	Populace
1976	6	1981	23
1977	8	1982	32
1978	10	1983	43
1979	13	1984	51
1980	17	1985	57

Tabulka P6: Lokalita: Bollwinfließ. Zdroj: Heidecke 1991.

Rok	Populace	Rok	Populace	Rok	Populace
1930	1	1950	18	1970	69
1935	5	1955	25	1975	94
1940	7	1960	30	1980	113
1945	11	1965	39	1985	127

Tabulka P7: Lokalita: Sweden. Zdroj: Hartman 1994.

Rok	Populace
1970	50
1980	450
1992	4000
1998	9000
1999	10000

Tabulka P8: Lokalita: Estonsko. Zdroj: Halley & Rosell 2002.

P3. Životní tabulky bobra evropského

Age	L(a)	Litter	P(mature)	P(breed)	L(a)m(a)
0	1,000	0	0,000	0,660	0,000
1	0,500	0	0,000	0,660	0,000
2	0,360	2,9	0,290	0,660	0,100
3	0,290	2,9	0,550	0,660	0,153
4	0,260	2,9	0,900	0,660	0,224
5	0,230	2,9	1,000	0,660	0,220
6	0,210	2,9	1,000	0,660	0,201
7	0,195	2,9	1,000	0,660	0,187
8	0,180	2,9	1,000	0,660	0,172
9	0,170	2,9	1,000	0,660	0,163
10	0,160	2,9	1,000	0,660	0,153
11	0,150	2,9	1,000	0,660	0,144
12	0,140	2,9	1,000	0,660	0,134
13	0,125	2,9	1,000	0,660	0,120
14	0,105	2,9	1,000	0,660	0,100
15	0,090	2,9	1,000	0,660	0,086
16	0,075	2,9	1,000	0,660	0,072
17	0,030	2,9	1,000	0,660	0,029
18	0,000	2,9	1,000	0,660	0,000

Tabulka P9: Životní tabulka bobra evropského. Funkce přežívání L(a) odvozena pro období 1960-1969. Význam jednotlivých sloupců a zdroje dat: a: věk, L(a): pravděpodobnost dožití se věku a (Heidecke 1984), Litter: očekávaná velikost vrhu (Heidecke 1984), P(mature): pravděpodobnost, že samice ve věku a bude pohlavně zralá (Dobozsynska & Zurowski 1983), P(breed): pravděpodobnost, že pohlavně zralá samice bude mít ve věku a mláďata (Heidecke 1984), m(a): věkově specifická fertilita (zahrnující pouze produkci samic) spočítaná jako $m(a) = \text{Litter} * 0,5 * P(\text{mature}) * P(\text{breed})$.

Age	L(a)	Litter	P(mature)	P(breed)	L(a)m(a)
0	1,000	0	0,000	0,660	0,000
1	0,460	0	0,000	0,660	0,000
2	0,330	2,9	0,290	0,660	0,092
3	0,260	2,9	0,550	0,660	0,137
4	0,210	2,9	0,900	0,660	0,181
5	0,175	2,9	1,000	0,660	0,167
6	0,145	2,9	1,000	0,660	0,139
7	0,120	2,9	1,000	0,660	0,115
8	0,100	2,9	1,000	0,660	0,096
9	0,080	2,9	1,000	0,660	0,077
10	0,065	2,9	1,000	0,660	0,062
11	0,050	2,9	1,000	0,660	0,048
12	0,040	2,9	1,000	0,660	0,038
13	0,030	2,9	1,000	0,660	0,029
14	0,020	2,9	1,000	0,660	0,019
15	0,010	2,9	1,000	0,660	0,010
16	0,005	2,9	1,000	0,660	0,005
17	0,002	2,9	1,000	0,660	0,002
18	0,000	2,9	1,000	0,660	0,000

Tabulka P10 Životní tabulka bobra evropského. Funkce přežívání L(a) odvozena pro období 1960-1969.

P4. Tabulky disperzních vzdáleností odhadnutých z dat

2116,5	4565,1	2864,0	5578,5	3439,0	12537,4	2563,1	1810,6
27168,8	66527,8	62662,2	10115,7	1980,1	1573,7	8387,4	2221,1
38666,4	64362,8	22021,7	15388,7	38978,4	4573,3	6584,1	1171,5
6109,6	5096,5	12793,0	4447,0	76787,1	873,8	4269,1	4832,8
1889,7	4555,9	8576,2	7874,3	2953,5	2939,2	20434,5	1845,7
15010,1	6743,5	13306,7	14979,2	38461,7	18718,9	19218,6	6421,3
13313,1	14933,9	3708,3	2071,1	8647,9	74337,5	8013,5	3142,4
1244,3	27537,9	3049,3	12733,9	20218,0	20756,8	2996,8	8549,6
120988,2	24326,1	3799,1	5913,2	8165,4	4520,2	4824,5	3543,3
122025,4	23426,9	5519,9	4679,1	4395,3	1057,4	2508,5	2143,7
4196,1	1682,3	7413,3	2525,5	5984,1	5364,3	2234,0	5674,0
4301,4	5780,3	8243,0	1576,7	7346,9	1779,5	7712,3	8767,1
4501,3	31969,6	4375,9	11887,0	10539,7	4492,5	2843,6	

Tabulka P11: Jižní Morava, tabulka disperzních vzdáleností (m) odhadnutých metodou Barták et al. 2013.

60076,6	3112,2	1218,0	3038,4	4809,1	2711,4	5897,4	
34378,6	13180,8	105076,8	3180,9	2502,8	18491,3	1487,0	
30615,3	18134,0	3513,0	3890,3	4768,0	20419,8	20168,7	
4605,1	4869,4	14964,7	50753,5	7724,3	1518,1		

Tabulka P12: Střední Morava, tabulka disperzních vzdáleností (m) odhadnutých metodou Barták et al. 2013.

4259,7	3736,0	27003,2	30075,2	7536,4	3571,1	93818,7	124114,6
4901,8	5407,4	24327,9	16102,5	3418,0	1955,4	14122,3	1301,2
7902,5	1735,5	13866,2	52682,5	29629,7	3493,3	9504,1	37853,6
11531,6	4227,5	2281,9	2442,4	28276,5	91282,8	7514,8	36575,9

Tabulka P13: Berounka, tabulka disperzních vzdáleností (m) odhadnutých metodou Barták et al. 2013.

P5. Skripty použité k výpočtům rychlostí invazní fronty

1. Skript MRT_model.R pro výpočet rychlosti 1D a 2D invazní fronty Markovským reakčně transportním modelem, tj. minimalizací výrazu (4.29):

```
library(ggplot2)
file = "dispersal_data.txt"
histogram = FALSE
r.manually = TRUE
last.class.increase = 0
lambda = 0.3
## If r manually:
if (r.manually == TRUE){
  r = 0.065
}
## Distance data:
if (histogram == FALSE){
  dispersal = read.table(file,F,sep="\t")$V1
  ## If r at first line:
  if (r.manually == FALSE){
    r = dispersal[1]
    dispersal = dispersal[2:length(dispersal)]
  }
}
## Histogram data:
if (histogram == TRUE){
  dispersal = read.table(file,F,sep="\t")
  dist = c(0,dispersal$V1)
  frequency = dispersal$V2/sum(dispersal$V2)
  dist[length(dist)] = dist[length(dist)] + last.class.increase
  distance = dist
}
vMRT.1D = c()
vMRT.2D = c()
x = c()
mu = 0
step = 0.0001
```

```

for (i in 0:500){
  mu = mu + step
  ## Distance data:
  if (histogram == FALSE){
    MGF.1D = sum(cosh(dispersal*mu))/length(dispersal)
    MGF.2D = sum(besselI(dispersal*mu,0))/length(dispersal)
  }
  ## Histogram data:
  if (histogram == TRUE){
    sum1 = 0;    sum2 = 0
    sum3 = 0;    sum4 = 0
    for (j in 1:length(frequency)){
      sum1 = sum1 + frequency[j]*(sinh(mu*distance[j+1]) -
sinh(mu*distance[j]))
      sum2 = sum2 + frequency[j]*(distance[j+1]-distance[j])
      sum3 = sum3 + frequency[j]*(distance[j+1]*besselI(mu*distance[j+1],1) -
distance[j]*besselI(mu*distance[j],1))
      sum4 = sum4 + frequency[j]*(distance[j+1]^2-distance[j]^2)
    }
    MGF.1D = sum1/(mu*sum2)
    MGF.2D = 2*sum3/(mu*sum4)
  }
  ## Speed computation:
  vMRT.1D[i] = (lambda*MGF.1D-lambda+r)/mu
  vMRT.2D[i] = (lambda*MGF.2D-lambda+r)/mu
  x[i] = mu
}
print(paste("Markovian Reaction-Transport 1D speed:",min(vMRT.1D)))
print(paste("Markovian Reaction-Transport 2D speed:",min(vMRT.2D)))
data1 = data.frame(x=x,v=vMRT.1D,m="Model MRT 1D")
data2 = data.frame(x=x,v=vMRT.2D,m="Model MRT 2D")
data = rbind(data1,data2)
ggplot(data,aes(x=x,y=v)) + geom_line() + theme_bw() +
  theme(panel.grid.minor = element_blank(),
        panel.grid.major = element_blank(), legend.position = "none")
+ xlab(~ mu) + ylab("v") + facet_wrap(~m)

```

2. Skript IND_model.R pro výpočet rychlosti 1D a 2D invazní fronty integro-diferenčním modelem, tj. minimalizací výrazu (4.27):

```
library(ggplot2)
file = "dispersal_data.csv"
histogram = FALSE
last.class.increase = 0
lambda = 0.3

## Distance data:
if (histogram == FALSE){
  dispersal = read.table(file,F,sep="\t")$V1

  ## If r at first line:
  if (r.manually == FALSE){
    r = dispersal[1]
    dispersal = dispersal[2:length(dispersal)]
  }
}

## Histogram data:
if (histogram == TRUE){
  dispersal = read.table(file,F,sep="\t")
  dist = c(0,dispersal$V1)
  freq = dispersal$V2/sum(dispersal$V2)
  dist[length(dist)] = dist[length(dist)] + last.class.increase
}

R = 1.387
tau = 8
vIND.1D = c()
vIND.2D = c()
x = c()
mu = 0
step = 0.001
for (i in 1:10000){
  mu = mu + step
```

```

## Distance data:
if (histogram == FALSE){
  MGF.1D = sum(cosh(dispersal*mu))/length(dispersal)
  MGF.2D = sum(besselI(dispersal*mu,0))/length(dispersal)
}

## Histogram data:
if (histogram == TRUE){
  sum1 = 0
  sum2 = 0
  sum3 = 0
  sum4 = 0
  for (j in 1:length(freq)){
    sum1 = sum1 + freq[j]*(sinh(mu*dist[j+1]) - sinh(mu*dist[j]))
    sum2 = sum2 + freq[j]*(dist[j+1] - dist[j])
    sum3 = sum3 + freq[j]*(dist[j+1]*besselI(mu*dist[j+1],1) -
dist[j]*besselI(mu*dist[j],1))
    sum4 = sum4 + freq[j]*(dist[j+1]^2 - dist[j]^2)
  }
  MGF.1D = sum1/(mu*sum2)
  MGF.2D = 2*sum3/(mu*sum4)
}
vIND.1D[i] = log(R*MGF.1D)/mu
vIND.2D[i] = log(R*MGF.2D)/mu
x[i] = mu
}

print(paste("Integro-Difference Model 1D speed:",min(vIND.1D)/tau))
print(paste("Integro-Difference Model 2D speed:",min(vIND.2D)/tau))
data1 = data.frame(x=x,v=vIND.1D,m="Model IND 1D")
data2 = data.frame(x=x,v=vIND.2D,m="Model IND 2D")
data = rbind(data1,data2)
ggplot(data,aes(x=x,y=v)) + geom_line() + theme_bw() +
  theme(panel.grid.minor = element_blank(), panel.grid.major =
element_blank(),
  legend.position = "none")+ xlab(~ mu) + ylab("v") + facet_wrap(~m)

```

3. Skript Peano_model.R pro výpočet rychlosti 1D a 2D invazní fronty Peano modelem, tj. minimalizací výrazu 4.40:

```

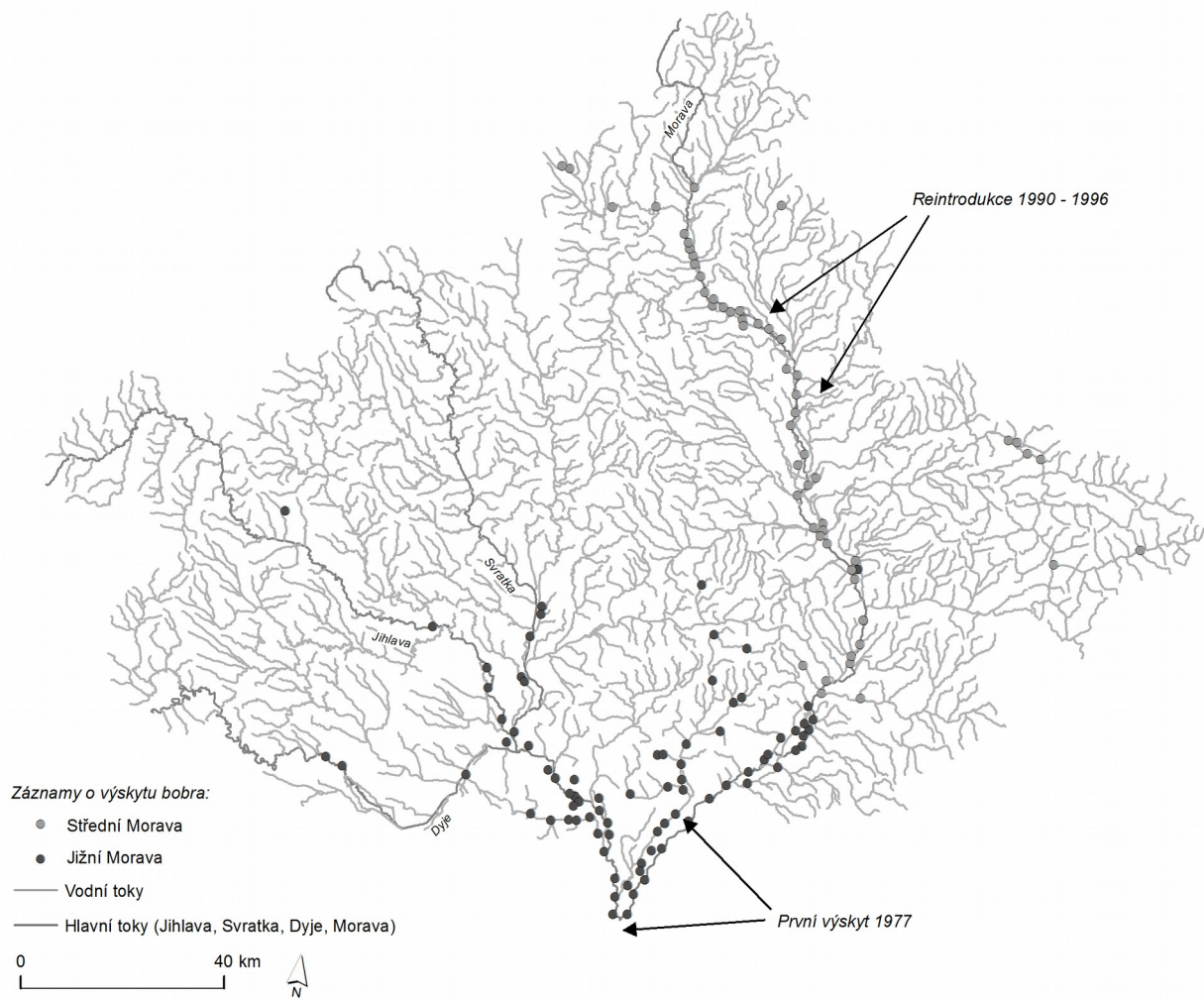
library(ggplot2)
file = "dispersal_data.csv"
histogram = TRUE
last.class.increase = 120
r = 0.19
tau = 3
d = 0
if (histogram == FALSE){
  dispersal = read.table(file,F,sep="\t")$V1
  d = mean(dispersal)
}
if (histogram == TRUE){
  dispersal = read.table(file,F,sep="\t")
  distance = c(0,dispersal$V1)
  distance[length(distance)] = distance[length(distance)] +
last.class.increase
  frequency = dispersal$V2/sum(dispersal$V2)
  for (i in 1:length(frequency)) {
    d = d + frequency[i]*(distance[i+1]+distance[i])/2
  }
}
phiQ1 = function(x) exp(-tau*x)/(2-exp(-2*tau*x))
phiQ2 = function(x) (4*exp(-tau*x)-3*exp(-3*tau*x))/(8-7*exp(-2*tau*x))
argcosh = function(x) log(x + sqrt(x*x - 1))
fQ1 = function(x) x/argcosh(r/x + (1/phiQ1(x))*(1-r/x))
fQ2 = function(x) x/argcosh(r/x + (1/phiQ2(x))*(1-r/x))
vsQ1 = c()
vsQ2 = c()
x = c()
H = r
step = 0.001
for (i in 1:10000){
  H = H + step
  vsQ1[i] = fQ1(H)
}

```

```

    vsQ2[i] = fQ2(H)
    x[i] = H
  }
print(d)
print(paste("Peano-Reaction-Transport Model Q1 speed:",d*min(vsQ1)))
print(paste("Peano-Reaction-Transport Model Q2 speed:",d*min(vsQ2)))
data1 = data.frame(x=x,v=vsQ1,m="Model PRT Q1")
data2 = data.frame(x=x,v=vsQ2,m="Model PRT Q2")
data = rbind(data1,data2)
ggplot(data,aes(x=x,y=v)) + geom_line() + theme_bw() +
  theme(panel.grid.minor = element_blank(),
        panel.grid.major = element_blank(),
        legend.position = "none")+
  xlab("H") + ylab("v") + facet_wrap(~m)

```

Obrázek P2: Podrobný pohled na rozmístění bodových záznamů bobřího osídlení u populací na středí a jižní Moravě.