2014

ZAKLJUČNA NALOGA

TURK

UNIVERZA NA PRIMORSKEM
FAKULTETA ZA MATEMATIKO, NARAVOSLOVJE IN
INFORMACIJSKE TEHNOLOGIJE

ZAKLJUČNA NALOGA

MATRIČNI POPULACIJSKI MODELI

LEV TURK

UNIVERZA NA PRIMORSKEM
FAKULTETA ZA MATEMATIKO, NARAVOSLOVJE IN INFORMACIJSKE TEHNOLOGIJE

Zaključna naloga

Matrični populacijski modeli

(Matrix population models)

Ime in priimek: Lev Turk
Študijski program: Bioinformatika
Mentor: doc. dr. Barbara Boldin

Koper, avgust 2014

Ključna dokumentacijska informacija

Ime in PRIIMEK: Lev TURK

Naslov zaključne naloge: Matrični populacijski modeli

Kraj: Koper

Leto: 2014

Število listov: 36 Število slik: 2 Število tabel: 10

Število referenc: 13

Mentor: doc. dr. Barbara Boldin

Ključne besede: matrični populacijski model, Lesliejeva matrika, Lefkovitcheva matrika, populacijska dinamika, matematična ekologija, linearna algebra

Izvleček:

V tej zaključni nalogi so predstavljeni matrični populacijski modeli in njihova uporabnost pri določanju dolgoročne dinamike populacij. Naloga je razdeljena na teoretični in praktični del. V teoretičnem delu najprej opišemo kratko zgodovino uporabe matričnih populacijskih modelov, zatem sledi opis zgradbe Lesliejeve matrike ter Lefkovitcheve matrike. Nato pojasnimo, kako napovemo dolgoročno dinamiko populacije in kakšen pomen imajo lastne vrednosti in lastni vektorji. Pojasnimo tudi, kako pridobimo parametre, ki jih potrebujemo za sestavo matrike iz demografičnih podatkov. Na koncu povemo, kakšen vpliv imajo spremembe v matričnem modelu na strukturo populacije. V praktičnem delu uporabimo Lesliejev in Lefkovitchev matrični model za določitev dolgoročne dinamike glavatih želv. Namen uporabe je ugotoviti, kako lahko spremenimo demografične parametre preiskovane populacije, da preprečimo njeno izumrtje. Začnemo s sestavo matričnih modelov iz podatkov o rodnosti in preživetju iz že obstoječih študij. Nato z računalniško simulacijo pridobimo dolgoročno stanje populacije. Ugotovimo, da populacija res upada. Sledi izračun vpliva določenih parametrov na dinamiko populacije, ki nam pove, da so verjetnosti preživetja pomembnejše za ohranitev populacije kot rodnosti. Pri preprečevanju izumrtja glavatih želv je torej bolj smiselno več truda vložiti v povečevanje preživetja kot višanju rodnosti. Ugotovimo še, da je za modeliranje glavatih želv Lefkovitchev model primernejši od Lesliejevega, saj omogoča natančnejše spremljanje populacije, poleg tega pa je podatke o natančni starosti želv potrebnih za Lesliejev model zelo težko pridobiti.

Key words documentation

Name and SURNAME: Lev TURK

Title of final project paper: Matrix Population Models

Place: Koper

Year: 2014

Number of pages: 36 Number of figures: 2 Number of tables: 10

Number of references: 13

Mentor: Assist. Prof. Barbara Boldin, PhD

Keywords: matrix population model, Leslie matrix, Lefkovitch matrix, population dynamics, mathematical ecology, linear algebra

Abstract:

In this final project paper we describe matrix population models and their usefulness in determining long-term population dynamics. This work contains theoretical part and practical part. In the theoretical part we first describe short history of matrix population models usage, then we describe how Leslie and Lefkovitch matrices are constructed. We explain how to determine long-term dynamics of a population and the significance of eigenvalues and eigenvectors. We show how to obtain parameters needed for constructing matrices from demographical data. In the end we mention the importance of changes in a matrix model for the structure of a population. In practical part we use Leslie and Lefkovitch matrix model for determining long-term dynamics of loggerhead turtles. The purpose of this is to determine how we can change demographic parameters of examined population to prevent its extinction. We begin by constructing matrix models from information about fertility and survival already obtained from existing studies. Then we obtain long-term state of the population by computer simulation. We conclude that population is really declining. After that we compute the importance of specific parameters for the dynamics of the population, which tells us that survival probabilities are more important for preservation of the population then fertilities. When trying to prevent extinction of loggerhead turtles, it is more useful to work more on improving survival rates than improving fertility. We conclude that for the modeling of loggerhead turtles it is more convenient to use Lefkovitch model than Leslie model, because it allows more detailed following of population and data about precise age needed for Leslie model is very hard to get.

Zahvala

Najprej se zahvaljujem mentorici doc. dr. Barbari Boldin za pomoč in napotke pri izdelavi zaključne naloge, kar mi je olajšalo delo.

Zahvalil bi se še profesorjem in asistentom fakultete UP Famnit, ki so mi tekom študija podali precej novega in uporabnega znanja, med drugim tudi matematično znanje koristno pri izdelavi te naloge.

Zahvaljujem se tudi moji družini, predvsem mami, za podporo pri delu, kar mi je povečalo motivacijo za pisanje naloge.

Kazalo vsebine

Kazalo preglednic

Kazalo slik

1 UVOD

V tej zaključni nalogi bom predstavil dva izmed najbolj uporabljanih populacijskih modelov v matematični ekologiji, to sta Lesliejev in Lefkovitchev matrični model. Po teoretični obravnavi jih bom uporabil na primeru populacije glavatih želv. Naloga je razdeljena na dva glavna dela, teoretični del ter praktični del.

V teoretičnem delu bom najprej na kratko predstavil zgodovino uporabe matričnih populacijskih modelov. Sledi opis zgradbe Lesliejevega modela. Lesliejev matrični model razdeli populacijo na več enako dolgih starostnih razredov, vsak izmed njih ima svojo rodnost in verjetnost preživetja. Z njegovo pomočjo lahko napovemo kakšna bo dana populacija v prihodnosti in ugotovimo ali bo na dolgi rok rasla ali upadala. Napovemo lahko tudi starostno strukturo populacije. Po Lesliejevem bom predstavil še Lefkovitchev model. Slednji razdeli populacijo v razrede glede na stopnjo razvoja, razredi pa niso nujno enako dolgi po trajanju. Po določenem časovnem intervalu lahko posameznik ostane v istem razredu ali pa napreduje v naslednji razred, ta dva procesa pa se zgodita z določenimi verjetnostmi. Takšna delitev je v določenih populacijah bolj smiselna, saj je denimo preživetje bolj odvisno od stopnje razvoja (npr. velikosti) kot od starosti. Nato bom pojasnil, kako s pomočjo matričnih populacijskih modelov napovemo dolgoročno dinamiko populacije. Razložil bom pomen dominantne lastne vrednosti matrike na hitrost rasti ali upadanja populacije. Pomembna sta še desni lastni vektor, ki nam poda dolgoročno razporeditev posameznikov po razredih matrike ter levi lastni vektor, ki nam poda reprodukcijsko vrednost posameznih razredov. Ta nam pove, koliko začetna velikost razreda vpliva na dolgoročno velikost populacije. Sledi poglavje o poteku izračuna demografičnih parametrov, ki jih potrebujemo za sestavo matrike. Tu bom opisal kako pridobimo rodnosti in verjetnosti preživetja določenih razredov matrike iz funkcije preživetja ter funkcije rodnosti. Funkcija preživetja l(x) podaja verjetnosti preživetja do določene starosti x, funkcija rodnosti m(x) pa pričakovano število novorojenih posameznikov na posameznika starosti x v določenem časovnem intervalu. Opisal bom še, kakšen pomen imajo spremembe v modelu na strukturo populacije. Z izračunom občutljivosti in elastičnosti elementov matrike lahko ugotovimo, kakšen vpliv ima sprememba določenega elementa na rast in strukturo populacije. Tako ugotovimo, kateri parametri so najbolj primerni za upravljanje s populacijo. Občutljivosti nam povejo vpliv absolutnih sprememb, elastičnosti pa vpliv relativnih sprememb vrednosti parametrov.

V praktičnem delu bom uporabil Lesliejev in Lefkovitchev model za upravljanje s populacijo glavatih želv. Glavate želve so ogrožena vrsta, njihova populacija upada. S pomočjo matričnih populacijskih modelov bom napovedal, katere demografične parametre moramo spremeniti in kolikšna sprememba je potrebna, če želimo preprečiti izumrtje vrste. Lesliejev in Lefkovitchev model sta v praksi uporabna poleg obvarovanja ogroženih vrst še pri nadzoru škodljivcev ter pri načrtovanju strategij žetve. Podatke za sestavo matrik bom pridobil iz študije, ki so jo opravili Crouse et al. [3] in vsebuje verjetnosti preživetij enega leta ter letne rodnosti glavatih želv za določene stopnje razvoja želv. Pri vsaki stopnji imamo tudi približne starosti želv v njej. Iz teh podatkov bom sestavil Lesliejevo in Lefkovitchevo matriko, ki si bosta glede zastopanosti želv po razredih karseda podobni, tako da lahko rezultate medsebojno primerjamo. Predvidevamo, da je Lefkovitchev model bolj primeren za modeliranje populacije glavatih želv kot Lesliejev, saj pri glavatih želvah težko natančno ocenimo starost in jih zato lažje razporedimo po velikosti in stopnji razvoja. Poleg tega lahko pri Lefkovitchevem modelu populacijo razdelimo v štiri razrede in kljub temu upoštevamo za časovni interval eno leto. Pri Lesliejevi matriki bi v tem primeru populacijo morali razdeliti na več kot 50 razredov, kar je nepraktično. Zato bom za časovni interval pri Lesliejevi matriki vzel dolžino osmih let, kar pa menim da zmanjša natančnost študije v primerjavi z Lefkovitchevim modelom. Dolgoročno dinamiko populacije bom izračunal z računalniško simulacijo. To simulacijo bom opravil s programom, katerega sem izdelal sam in ki izračuna dolgoročno razporeditev in rast populacije. To opravi z večkratnim množenjem Lesliejeve ali Lefkovitcheve matrike s populacijskimi vektorji. Po dolgem času populacija upada v vsakem časovnem intervalu za enak faktor, ki je dober približek dominantni lastni vrednosti, razporeditev po razredih pa ostaja enaka in je kar desni lastni vektor matrike. Če ponovimo postopek s transponiranimi matrikami, dobimo še leva lastna vektorja. S pomočjo lastnih vektorjev lahko izračunamo občutljivosti ter elastičnosti, tako da lahko ugotovimo kateri parametri so pri določenem modelu najbolj vplivni na dinamiko populacije. S pridobljenimi podatki bom opravil za Lesliejev ter za Lefkovitchev model simulaciji, kako lahko s spremembo rodnosti ali verjetnosti preživetja določenih razredov želv spremenimo dolgoročno dinamiko populacije tako, da le-ta začne naraščati in nato rezultate primerjal med seboj.

2 PREDSTAVITEV LESLIEJEVEGA IN LEFKOVITCHEVEGA MATRIČNEGA MODELA IN NJUNE UPORABE V POPULACIJSKI DINAMIKI

V naslednjih podpoglavjih bom predstavil teoretične osnove nujne za razumevanje matričnih populacijskih modelov in njihove uporabe. Matrični populacijski modeli so matematična orodja v biologiji in demografiji, ki temeljijo na linearni algebri. Pri delu z njimi imamo opravka z matrikami, vektorji, lastnimi vrednostmi in lastnimi vektorji. Razložil bom kako sta zgrajena Lesliejev in Lefkovitchev model ter na kakšne načine ju lahko uporabimo pri preučevanju dinamike populacije. Podal bom še par konkretnih primerov, ki olajšajo razumevanje predstavljenih konceptov. Kasneje bom opisano matematično teorijo populacijskih matrik tudi uporabil na praktičnemu primeru upravljanja populacije glavatih želv.

2.1 Kratka zgodovina

Uporaba matričnih populacijskih modelov za preučevanje dinamike populacij se je uveljavila šele sredi 20. stoletja. Prve uporabe matrik v populacijski biologiji so se pojavile okoli leta 1940, najbolj vplivno in najbolj citirano pa je delo Patricka Leslieja iz let 1945 in 1948 [8, 9]. Leslie je v obstoječih populacijskih modelih opazil veliko omejitev, saj so ti modeli predpostavljali homogeno populacijo, v kateri sta rodnost in smrtnost konstantni. To seveda ne drži, saj se posamezniki v populaciji med seboj razlikujejo po številnih karakteristikah. Leslie se te pomanjkljivosti znebi tako, da upošteva strukturirane populacije kjer so rodnosti in smrtnosti odvisne od starosti osebkov [5]. Matrični model, ki razdeli populacijo v starostne razrede se tako imenuje po Leslieju. Čeprav je danes priznan kot začetnik matematične ekologije, Leslie včasih ni užival takega ugleda med ekologi, saj je bilo delo z matričnimi modeli težko. Danes pa je s pomočjo računalniških simulacij numerična analiza matričnih modelov enostavna, hitra ter izvedljiva tudi pri velikih modelih [5].

Poleg Leslieja so k razvoju matričnih modelov v ekologiji pomembno prispevali še Lefkovitch, ki je predstavil bolj splošno strukturiranje populacij glede na fazo razvoja, Usher, ki je naprej razvil idejo velikostno strukturiranih populacij ter Rogers, ki je matrične modele uporabil za človeške populacije [5]. Najbolj vplivno je bilo delo Lefkovitcha, matrični model, ki razdeli populacijo na razrede glede na fazo razvoja ali velikost se tako imenuje po njem. Matrični modeli se uporabljajo in razvijajo še danes. Z njimi lahko med drugim nadziramo škodljive vrste, načrtujemo reševanje ogroženih vrst ter določamo optimalno strategijo žetve.

2.2 Lesliejev matrični model

Lesliejev matrični model opisuje dinamiko starostno-strukturirane populacije, ki je razdeljena na končno mnogo starostnih razredov. Lesliejev model populacijo razdeli na diskretne starostne razrede, denimo od 1 do N. Starostni razred i ustreza posameznikom starosti $i-1 <= x < i$ kjer je $i = 1,2,\ldots N$. Naš namen je projicirati dinamiko populacije od časa t do časa t+1. Privzamemo torej, da je enota časa enaka trajanju starostnega razreda. To enoto imenujemo tudi projekcijski interval [2]. Število posameznikov v razredu i ob času t označimo z $n_i(t)$. Lesliejeva matrika vsebuje rodnosti F_i in verjetnosti preživetja P_i. Rodnost nam pove število posameznikov starostnega razreda 1 ob času t+1 na posameznika starostnega razreda i ob času t, tj. število novorojenih potomcev posameznika iz razreda i na enoto časa. Verjetnost preživetja P_i je verjetnost, da posameznik iz razreda i preživi iz časa t do t+1 in napreduje v naslednji starostni razred.

Novo stanje populacije dobimo takole: Posamezniki v starostnih razredih 2,3,…,N ob času t+1 so preživeli pripadniki prejšnjih starostnih razredov ob času t [2]. Torej je:

$n_i(t+1) = P_{i-1}n_{i-1}(t)$ za $i=2,3,\ldots,N$

Novi člani starostnega razreda 1 ne morejo biti preživeli pripadniki kakšnega drugega starostnega razreda, ampak izvirajo iz reprodukcije [2]. Torej pišemo:

$n_1(t+1) = F_1n_1(t) + F_2n_2(t) + \ldots + F_Nn_N(t)$

Te enačbe lahko zapišemo tudi v matrični obliki $n(t+1) = An(t)$, kjer je $n(t) = (n_1(t), n_2(t), ..., n_N(t))^T$ populacijski vektor ob času t, A pa Lesliejeva matrika ki vsebuje naslednje elemente:

$$A = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & \ldots & F_{N-1} & F_N \\ P_1 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & \ldots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & \ldots & 0 & 0 \\ \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\ 0 & 0 & 0 & \ldots & P_{N-1} & 0 \end{bmatrix}$$

Primer Lesliejevega modela [10]:

Populacijo lososov razdelimo na tri starostne razrede. Verjetnosti preživetja lososov v prvem in drugem starostnem razredu sta 0,53 in 0,22. Vsaka samica ima v povprečju 4 potomce v drugem starostnem razredu, 5 v tretjem in nobenega v prvem (štejemo le potomce ženskega spola).

Lesliejeva matrika, ki poda dinamiko ženske populacije lososov je torej:

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 4 & 5 \\ 0{,}53 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}22 & 0 \end{bmatrix}$$

Lesliejeva matrika je karakterizirana v prvi vrstici z rodnostjo (plodnostjo) različnih starostnih razredov, ter s pod-diagonalo, katera vsebuje verjetnosti preživetja iz enega razreda v naslednjega. Opazimo še, da je Lesliejeva matrika ne-negativna, tj. če a_{ij} označuje element (i,j) iz A, potem je $a_{ij} >= 0$ za vsak i in j.

2.3 Lefkovitchev matrični model

Matrični modeli v populacijski dinamiki se ne omejujejo le na tiste strukturirane po starostnih razredih. Včasih je bolj uporabno razdeliti osebke v razrede glede na njihovo velikost ali stopnjo razvoja. Primer, kjer je taka delitev smiselna so žuželke. Njihov tipični življenski cikel je jajce-ličinka-buba-odrasla žival, vendar se le odrasla žival lahko razmnožuje [5]. Matričnemu populacijskemu modelu, kjer so osebki razdeljeni v razrede glede na stopnjo razvoja, pravimo Lefkovitchev matrični model. V Lefkovitchevem modelu upoštevamo to, da se v enem časovnem intervalu le določen delež preživelih posameznikov razvije v naslednji razred, dolžine razredov pa so lahko med seboj razlikujejo [1]. V določenem časovnem intervalu lahko preživeli posameznik zamenja razred z verjetnostjo G_i ali pa ostane v istem razredu z verjetnostjo P_i [5]. Z izjemo prvega razreda je število posameznikov v razredu i v času t+1 enako:

$$n_i(t+1) = P_i n_i(t) + G_{i-1} n_{i-1}(t) \text{ ; } i=2,3,\ldots,N$$

V prvem razredu je število posameznikov v letu t+1 enako vsoti novorojenih, ki jih prispevajo vsi razredi (t.j. rodnosti vsakega razreda pomnoženi s številom osebkov v njem v času t) in številom posameznikov prvega razreda iz časa t, ki ostanejo v prvem razredu [13]. Torej je

$$n_1(t+1) = P_1 n_1(t) + \sum_{i=1}^{N} F_i n_i(t)$$

Te enačbe sedaj zapišemo še v matrični obliki n(t+1) = An(t), kjer je A Lefkovitcheva matrika z naslednjimi elementi:

$$A = \begin{bmatrix} P_1 & F_2 & F_3 & \ldots & F_{N-1} & F_N \\ G_1 & P_2 & 0 & \ldots & 0 & 0 \\ 0 & G_2 & P_3 & \ldots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G_3 & \ldots & 0 & 0 \\ \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\ 0 & 0 & 0 & \ldots & G_{N-1} & P_N \end{bmatrix}$$

Primer [11]: Populacijo palme *Wettinia kalbreyeri* razdelimo v pet razredov glede na stopnjo razvoja in velikost: prva dva razreda predstavljata sadike, tretji mlade rastline, četrti pred-odrasle in peti odrasle rastline. Razmnožujejo se lahko le odrasle rastline, njihova rodnost znaša 118,74. Verjetnost preživetja in ostanka v razredu 1 (P_1) je 0,7067, verjetnost preživetja in napredovanja iz prvega v drugi razred (G_1) pa 0,0099. Za drugi razred sta verjetnosti P_2 in G_2 enaki 0,7917 ter 0,0833. Ostale verjetnosti so: P_3 = 0.8824; G_3 = 0.0625; P_4 = 0,9486; G_4 = 0,0386 ter P_5 = 0,9922. Dinamiko populacije poda naslednja Lefkovitcheva matrika:

$$A = \begin{bmatrix} 0{,}7064 & 0 & 0 & 0 & 118{,}71 \\ 0{,}0099 & 0{,}7917 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}0833 & 0{,}8824 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0{,}0625 & 0{,}9486 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0{,}0386 & 0{,}9922 \end{bmatrix}$$

Verjetnosti preživetja ter prehoda v naslednji razred so v poddiagonali, verjetnosti, da osebki preživijo ter ne spremenijo razreda so v diagonali, rodnosti pa so v prvi vrstici (z izjemo prvega elementa).

2.4 Dolgoročna dinamika populacij opisanih z matričnimi modeli

Matrični populacijski modeli nam pomagajo ugotoviti dolgoročno dinamiko populacije. Dinamiko populacije, ki je opisana bodisi z Lesliejevim bodisi z Lefkovitchevim matričnim modelom lahko spremljamo z zaporednim množenjem matrike A s populacijskim vektorjem n(t). Če nam začetni populacijski vektor n(0) = (n_1(0), …n_N(0)) poda velikosti razredov v času t=0, potem vektor

n(1) = A n(0) poda velikosti populacij ob času t = 1, vektor

n(2) = An(1) = A^2n(0) pa vsebuje informacijo o velikosti posameznih razredov ob času t = 2 itd. Splošna formula za velikost posameznih razredov ob času t=k je torej:

n(k) = A^kn(0).

Zanima nas dolgoročna dinamika populacije, ki jo opisuje dani matrični model, torej

$$\lim_{k\to\infty}(A^k \mathrm{n}(0))$$

Ali je taka dinamika odvisna od začetnega stanja populacije n(0)? Ali populacija raste, pada ali se dolgoročno stabilizira? Izkaže se, da na ta vprašanja lahko odgovorimo s pomočjo lastnih vrednosti in pripadajočih lastnih vektorjev dane matrike. Ker sta Lesliejev in Lefkovitchev model matriki velikosti n x n, obstaja n lastnih vrednosti in lastnih vektorjev ki ustrezajo enačbi Av = λv, kjer je λ lastna vrednost in v desni lastni vektor, ki pripada λ. Lastne vrednosti lahko dobimo z uporabo enačbe

$|A - \lambda I| = 0,$

kjer je I identična matrika, tj. matrika ki ima na diagonali enke drugod pa ničle. Po tem ko izračunamo lastne vrednosti populacijske matrike, nas zanima tista vrednost ki je pozitivna in največja. Ta lastna vrednost je dominantna lastna vrednost. Lesliejeva in Lefkovitcheva matrika sta nenegativni in nerazcepni. Za take matrike obstaja ti. Perron-Frobeniusov izrek [6], ki nam pove, da taki matriki vedno lahko določimo pozitivno in dominantno lastno vrednost in pripadajoči lastni vektor.

Izrek (Frobenius 1912): *Nerazcepna (ireducibilna) nenegativna matrika* A *ima vedno pozitivno lastno vrednost* λ_1, *ki je enostavna ničla karakterističnega polinoma in dominantna* (*njena vrednost je večja ali enaka absolutni vrednosti vsake druge lastne vrednosti*). *Lastni vrednosti* λ_1 *pripada lastni vektor, ki ima vse koordinate pozitivne*.

Pojasnimo še ireducibilnost: Kvadratna ($m \times m$) matrika A je (permutacijsko) *nerazcepna* (*ireducibilna*), če A ni permutacijsko podobna bločni zgornje trikotni matriki z ničlo pod diagonalo, tj. za nobeno permutacijsko matriko P ne velja

$PAP^{-1} = \begin{bmatrix} E & F \\ 0 & G \end{bmatrix}$, kjer so E, F in G bloki matrike. Bloki so kvadratne skupine več elementov.

Permutacijska matrika P je kvadratna matrika, ki ima v vsaki vrstici in v vsakem stolpcu samo en element enak 1, na ostalih mestih pa ima ničle. Nerazcepnost lahko razložimo tudi v jeziku usmerjenih grafov: nenegativna matrika A je nerazcepna, če je prirejeni usmerjeni graf GA *krepko povezan*, tj. za poljuben par indeksov (i, j) obstaja v grafu usmerjena pot, ki vodi od i k j [6].

Da sta za dolgoročno dinamiko populacije pomembni dominantna lastna vrednost in pripadajoči lastni vektor, pokažemo na naslednji način [6]:

Privzemimo, da se Lesliejeva matrika A da diagonalizirati, torej obstajajo lastne vrednosti $\lambda_1,\dots,\lambda_n$ (λ_1 je strogo dominantna lastna vrednost) in linearno neodvisni lastni vektorji $s_1,\dots,s_n$. Iz lastnih vektorjev sestavimo obrnljivo matriko $S = [s_1,\dots,s_n]$ (po stolpcih), tako da je $A = SDS^{-1}$. D je diagonalna matrika z lastnimi vrednostmi. Velja $A^k = SD^kS^{-1}$ in $n(k) = A^k n(0) = SD^kS^{-1}n(0)$. Enačbo zapišemo bolj na dolgo:

$$n(k) = S\begin{bmatrix} \lambda_1^k & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2^k & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_3^k & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & \lambda_n^k \end{bmatrix} S^{-1}n(0)$$

Če delimo obe strani z λ_1^k dobimo:

$$n(k) / \lambda_1^k = S \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & ... & 0 \\ 0 & (\lambda_2/\lambda_1)^k & 0 & ... & 0 \\ 0 & 0 & (\lambda_3/\lambda_1)^k & ... & 0 \\ ... & ... & ... & ... & ... \\ 0 & 0 & 0 & ... & (\lambda_n/\lambda_1)^k \end{bmatrix} S^{-1}n(0)$$

Ker je λ_1 strogo dominantna, velja $|\lambda_j / \lambda_1| < 1$, zato je $\lim_{k\to\infty}(\lambda_j/\lambda_1) = 0$ za vsak j. Torej je

$$\lim_{k\to\infty}\left(n(k)/\lambda_1^k\right) = S \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & ... & 0 \\ 0 & 0 & 0 & ... & 0 \\ 0 & 0 & 0 & ... & 0 \\ ... & ... & ... & ... & ... \\ 0 & 0 & 0 & ... & 0 \end{bmatrix} S^{-1}n(0)$$

Označimo prvi element vektorja $S^{-1}n(0)$ s črko c, tako da na desni strani dobimo cs_1. Torej $n(k)/\lambda_1^k$ limitira proti cs_1 in pri dovolj velikem k n(k) znaša približno

$$n(k) \approx c\lambda_1^k s_1$$

Iz tega lahko razberemo, da razmerje po razredih čez dolgo časa postane konstantno, dobimo porazdelitev, ki je enaka kot pri lastnem vektorju od dominantne lastne vrednosti s_1. Razvidno je še, da se zaradi $n(k) \approx \lambda_1 n(k-1)$ čez dolgo časa število pripadnikov vsakega razreda poveča ali zmanjša približno za faktor λ_1. Če je $\lambda_1 > 1$, imamo povečanje, če je $\lambda_1 < 1$ pa zmanjšanje. Ugotovimo, da če je dominantna lastna vrednost $\lambda_1 = 1$, se velikost populacije na dolgi rok stabilizira, če je $\lambda_1 > 1$ populacija narašča ter če je $\lambda_1 < 1$ populacija upada. Dominantno lastno vrednost lahko dokaj natančno določimo tudi če ugotovimo stabilno porazdelitev za dano populacijo, kjer hitrost rasti populacije postane konstantna [12]. Hitrost rasti populacije je približek za lastno vrednost, izračunamo jo s formulo N(t+1)/N(t) za velike t. Pokazali smo tudi, da desni lastni vektor ponazarja porazdelitev stabilno porazdeljene populacije po razredih. Tej porazdelitvi pravimo tudi asimptotična porazdelitev po razredih. Desni lastni vektor je enak populacijskemu vektorju n(t) populacije ko le-ta doseže stabilno porazdelitev. Ponavadi ga preoblikujemo tako, da je vsota njegovih elementov enaka 1, tako vsak element predstavlja delež populacije v določenem razredu. Ker razmerje po razredih čez čas postane konstantno, začetni populacijski vektor ne vpliva na dolgoročno dinamiko populacije. Omeniti je še potrebno, da navedeno velja za vse primere, kjer je dominantna lastna vrednost tudi strogo dominantna. Če je dominantnih vrednosti več populacija ne doseže stabilne razporeditve, ampak oscilira.

Poleg desnega je pomemben še levi lastni vektor. Levi lastni vektor nam pove reproduktivno vrednost za vsak razred v matričnem modelu. Reproduktivna vrednost pomeni »pomembnost« posameznikov določenega razreda (starosti, fazi razvoja, velikosti) glede na to, koliko bodočih potomcev lahko pričakujemo da prispevajo k naslednji generaciji. Reproduktivno vrednost lahko pojasnimo na sledeči način [7]:

Z diagonalizacijo n(t) = S $\begin{bmatrix} \lambda_1^t & 0 & 0 & ... & 0 \\ 0 & \lambda_2^t & 0 & ... & 0 \\ 0 & 0 & \lambda_3^t & ... & 0 \\ ... & ... & ... & ... & ... \\ 0 & 0 & 0 & ... & \lambda_n^t \end{bmatrix}$ S^{-1}n(0),

kjer elemente vektorja S^{-1}n(0) označimo s c_i lahko pokažemo, da je

$n_i(t) = \sum_i (c_i \lambda_i^t w_i)$

Kjer so λ_i in s_i lastne vrednosti in desni lastni vektorji od matrike A. Konstante c_i so odvisne od začetne porazdelitve n(0); c = S^{-1}n(0). Matrika S vsebuje po stolpcih desne lastne vektorje s_i, S^{-1} pa ima po vrsticah kompleksne konjugirane transpozicije levih lastnih vektorjev v_i. Tako velja naslednje:

$c_i = v_i{}^*n(0)$, kjer sta v_i in w_i v razmerju $v_i{}^*w_i = 1$.

Če je A primitivna matrika (nenegativna in obstaja tak m, da A^m vsebuje samo pozitivne a_{ij}), potem je

$\lim_{t\to\infty}(n(t)/\lambda_1^t) = c_1 w_1$.

Hitrost rasti populacije in razporeditev po razredih nista odvisni od n(0), od nje pa je odvisna velikost populacije, saj na njo vpliva konstanta c_1. Ker je $c_1 = v_1{}^*n(0)$, je c_1 odvisna od začetne razporeditve po razredih pomnožene z elementi levega lastnega vektorja. Tako nam levi lastni vektor poda relativne reprodukcijske vrednosti za razrede, če kot reproduktivno vrednost razumemo prispevek razreda k dolgoročni velikosti populacije.

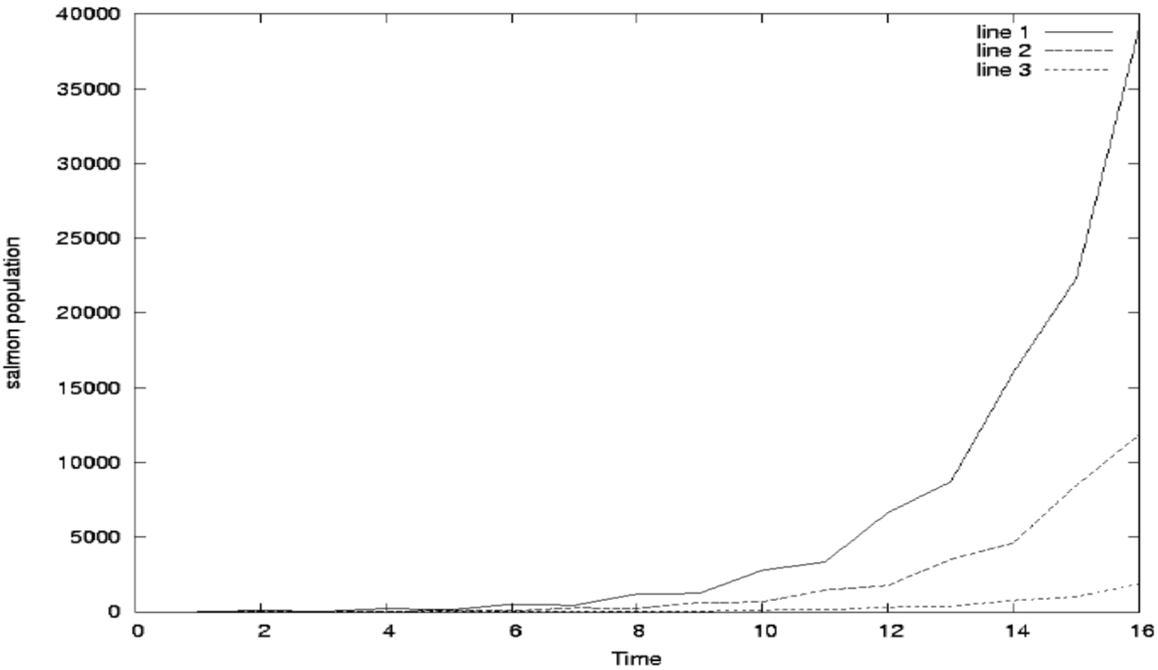
Levi lastni vektor najlažje izračunamo tako da matriko A transponiramo in nato izračunamo stabilno razporeditev transponirane matrike, iz katere lahko razberemo deleže osebkov v vsakemu razredu kot pri desnem lastnem vektorju. Transponiranje matrike je operacija, pri kateri vrstice matrike zamenjamo s stolpci in obratno. Pri kvadratnih matrikah jo lahko razumemo tudi kot zrcaljenje čez diagonalo. Ko izračunamo lastno vrednost transponirane matrike A^T, nam desni lastni vektor od A^T poda reproduktivne vrednosti vsakega razreda. Ravno ta vektor je levi lastni vektor originalne matrike A. Za razliko od desnega lastnega vektorja, kateri je zapisan kot stolpec, je levi lastni vektor zapisan kot vrstica. Pogosto levi lastni vektor standardiziramo, tako da ima prvi razred reproduktivno vrednost 1, ostalim razredom pa se vrednost sorazmerno poveča. Tako lahko reproduktivne vrednosti razredov lažje primerjamo med seboj.

Opisal bom naslednji primer uporabe računanja dolgoročne dinamike populacije [10]:

Dano imamo že opisano Lesliejevo matriko populacije lososov:

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 4 & 5 \\ 0,53 & 0 & 0 \\ 0 & 0,22 & 0 \end{bmatrix}$$

Recimo, da imamo na začetku po 12 samic v vsakem izmed treh razredov, populacijski vektor je n(1) = [12, 12, 12], torej je velikost populacije $N_1 = 36$. Časovni interval znaša eno leto. Po formuli n(t) = A*n(t-1) postopoma izračunamo populacijo lososov po 15 letih (t=16). Dobimo populacijski vektor n(16) = [39034, 11833, 1867.8]. N_{16} torej znaša 52734,8. Trajektorija populacije je naslednja (Slika 1):



Slika 1: Velikost posameznih starostnih razredov populacije lososov skozi čas

Neprekinjena črta predstavlja velikost prvega razreda, črtkana črta velikost drugega in pikčasta črta velikost tretjega razreda. Če analiziramo graf, nam je jasno da populacija skozi čas narašča eksponentno in da so majhna odstopanja zaradi sezonskih sprememb. Če ponavljamo postopek računanja novih populacijskih vektorjev sčasoma populacija doseže stabilno porazdelitev, kjer velikost prvega starostnega razreda predstavlja 72,31%, velikost drugega 24,29% in velikost tretjega 3,39% populacije. Letna porast populacije Nt / N_{t-1} znaša 1,5778.

Izračunamo lastne vrednosti še po formuli det(A-λI) = 0. Karakteristični polinom znaša $-\lambda^3 + 2,12l + 0,583$; njegove ničle so lastne vrednosti matrike in znašajo 1,5778 , -1,2918 in -0,28604. Dominantna lastna vrednost je $\lambda = 1,5778$, kar se ujema s simulacijami računanja novih populacijskih vektorjev. To predviduje 57,78% porast velikosti populacije na leto. Desne lastne vektorje dobimo po formuli (A-λI)v = 0, pri dominantni lastni vrednosti λ = 1,5778 znašajo [21.3558v_3, 7.1736v_3, v_3] za poljuben od nič različen v_3. Če je vsota elementov enaka 1 dobimo lastni vektor v = [0.7231, 0.2429, 0.0339]. Vidimo, da ta vektor predstavlja ravno distribucijo populacije po razredih, ko le-ta doseže stabilno razporeditev.

2.5 Izračun elementov matričnih populacijskih modelov

Da lahko sestavimo matrične populacijske modele, moramo napovedati njihove koeficiente s pomočjo funkcije preživetja in funkcije rodnosti. Funkcija preživetja l(x) je definirana kot verjetnost, da osebek preživi od rojstva do starosti x. Funkcija rodnosti m(x) je definirana kot pričakovano število novorojenih osebkov glede na pripadnika populacije starosti x na enoto časa [10]. Če se populacija razmnožuje spolno, ponavadi vzamemo v poštev le samice. S pomočjo teh dveh funkcij lahko izračunamo rodnosti ter verjetnosti preživetja. Pri Lesliejevem modelu lahko te vrednosti takoj vstavimo v matriko, pri Lefkovitchevem modelu pa verjetnosti preživetja razdelimo na dve vrednosti. Prva je verjetnost preživetja in ostanka v istem razredu, druga pa verjetnost preživetja in napredovanja v višji razred. Slednjo dobimo tako da verjetnost preživetja pomnožimo s deležem osebkov, ki napreduje v višji razred. Če verjetnost preživetja in napredovanja odštejemo od verjetnosti preživetja, dobimo še verjetnost preživetja in ostanka. Pri izdelavi populacijskih modelov se lahko ubadamo z dvemi tipi populacij:

Prvi tip populacije (Birth-flow populacija): Rojstva potomcev se dogajajo nepretrgano skozi projekcijski interval, kot v primeru človeške populacije.

Verjetnosti preživetja so odvisne od starosti posameznika starostne skupine x do x+1, približna vrednost je P_i = l(i+1)/l(i), kjer je starost poznana. Če starost ni poznana, približek za l(x) lahko dobimo če vzamemo povprečno vrednost znotraj vsakega starostnega razreda v intervalu i-1 <= x <= i [10]. Tako dobimo

$$P_i \cong \frac{l(i)+l(i+1)}{l(i-1)+l(i)}$$

Rodnost je odvisna od distribucije rojstev in smrti v starostnem razredu. Posameznik mora v povprečju preživeti polovico projekcijskega intervala [2]. Formula za rodnost znaša:

$$F_i = l(0,5)\,\frac{m_i + P_i m_{i+1}}{2}$$

l(0,5) lahko izpeljemo s formulo:

$l(0.5) \cong \frac{l(0)+l(1)}{2}$ ali v primeru relativno visoke smrtnosti po rojstvu:

$l(0.5) = l(0)\sqrt{l(1)}$

Drugi tip populacije (Birth-pulse populacija): Rojstva v tej populaciji so omejena na kratko sezono parjenja. Reprodukcija se zgodi ob rojstnih dnevih. Funkcija rodnosti ima tako serije pulzov [10]. Vpeljemo spremenljivko p ($0<p<1$), ki je delež časovnega intervala, kateri poteče od pulza reprodukcije do meritve populacije. Med štetjem razporeditev starosti sestavlja populacijo več pulzov posameznikov starosti p, 1+p, 2+p, … Na štetje se nanašata dva primera [10]: Pred-paritveni, kjer p limitira v 1 ter po-paritveni, kjer p limitira v 0. V tej populaciji je vsak osebek enak in star i-1+p. P_i je verjetnost preživetja od starosti i-1+p do i+p, podana s:

$P_i = \frac{l(i+p)}{l(i-1+p)}$, torej je

$P_i = \frac{l(i)}{l(i-1)}$ če gre p proti 0 in $P_i = \frac{l(i+1)}{l(i)}$ če gre p proti 1.

P_1 v po-paritvenem primeru vključuje umrljivost v prvem letu, v pred-paritvenem pa ne, manjkajoča umrljivost se vstavi v koeficiente rodnosti. Ker se rojstva dogajajo med naslednjim rojstnim dnevom posameznika, je verjetnost preživetja za časovni delež 1-p enaka P_i^{1-p}. Da je posameznik vštet v $n_1(t+1)$, more preživeti delež p časovne enote, ta verjetnost je določena s l(p) [10]. Vrednost l(p) lahko ocenimo z interpolacijo. Nato rodnost populacije izračunamo s formulo:

$F_i = l(p)P_i^{1-p}m_i$.

Torej je $F_i = P_i m_i$ pri po-paritvenem primeru in $F_i = l(1)m_i$ pri pred-paritvenem.

Podal bom naslednji primer izračuna parametrov za Lesliejevo matriko [2]:

Dane imamo naslednje vrednosti funkcij preživetja, x je starost v letih (Preglednica 1):

Preglednica 1: Vrednosti funkcije preživetja

x	**l(x)**
0	1,0
1	0,8
2	0,5
3	0,1
4	0,0

Populacijo razdelimo na štiri starostne razrede i, za časovni interval vzamemo eno leto. Verjetnosti preživetja P_i lahko izračunamo na naslednje načine, odvisno od tipa populacije (Preglednica 2):

Preglednica 2: Izračun verjetnosti preživetja

i	**Birth-flow**	**Birth-pulse, p → 0**	**Birth-pulse, p → 1**
1	$\frac{0,8+0,5}{1,0+0,8} = 0,722$	$\frac{0,8}{1,0} = 0,8$	$\frac{0,5}{0,8} = 0,625$
2	$\frac{0,5+0,1}{0,8+0,5} = 0,462$	$\frac{0,5}{0,8} = 0,625$	$\frac{0,1}{0,5} = 0,2$
3	$\frac{0,1+0,0}{0,5+0,1} = 0,167$	$\frac{0,1}{0,5} = 0,2$	$\frac{0,0}{0,1} = 0$
4	0	0	-

Opazimo, da pri predparitvenem štetju populacije preživetje iz tretjega v četrti razred znaša 0, saj bi posamezniki v četrtem razredu ob času štetja dosegli starost 4 leta, vendar nam funkcija preživetja pove, da noben ne preživi do takrat. Pri poparitvenem štetju so posamezniki v četrtem razredu ravnokar dopolnili tri leta, zato je $P_3 > 0$. S pomočjo vrednosti funkcije rodnosti za vsak starostni razred lahko izračunamo še koeficiente rodnosti F_i na sledeče načine (Preglednica 3):

Preglednica 3: Izračun rodnosti

i	$\mathbf{m_i}$	**Birth-flow**	**Birth-pulse, p → 0**	**Birth-pulse, p → 1**
1	0	$0,9\,\frac{0+2(0,722)}{2} = 0,650$	0,8*0 = 0	0,8*0 = 0
2	2	$0,9\,\frac{2+6(0,462)}{2} = 2,052$	0,625*2 = 1,25	0,8*2 = 1,6
3	6	$0,9\,\frac{6+3(0,167)}{2} = 2,926$	0,2*6 = 1,2	0,8*6 = 4,8
4	3	$0,9\,\frac{3+0*0}{2} = 1,35$	0*3 = 0	0,8*3 = 2,4

Z istimi podatki tako lahko sestavimo tri različne Lesliejeve matrike glede na to, kako poteka razmnoževanje in kdaj opravimo štetje populacije.

2.6 Občutljivost matričnega populacijskega modela na spremembe

Občutljivost nam pove v kolikšni meri sprememba elementa matrike, tj. rodnosti ali verjetnosti preživetja, vpliva na njeno lastno vrednost in s tem rast populacije. Občutljivosti so pomembne ker nam pomagajo ugotoviti katera faza v življenju preiskovane populacije najbolj vpliva na rast populacije. Osnovna formula za občutljivost (angl. Sensitivity) dominantne lastne vrednosti na majhno spremembo elementa a_{ij} je [10]:

$$s_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}$$

V praksi pa lahko občutljivosti izračunamo na sledeči način [12]:

Najprej računamo populacijske vektorje skozi čas dokler populacija ne doseže stabilne razporeditve. Nato izračunamo stabilno razporeditev po razredih, ki nam jo poda desni lastni vektor w. Na koncu izračunamo še reproduktcijske vrednosti za razrede, ki nam jih poda levi lastni vektor v. Končna formula za občutljivost s_{ij} elementa a_{ij} je:

$$s_{ij} = \frac{v_i w_j}{\langle w,v \rangle}$$

v_i je i-ti element vektorja v, w_j pa j-ti element vektorja w. $\langle w,v \rangle$ je skalarni produkt vektorjev w in v, katerega rezultat je število. Občutljivost λ na spremembe a_{ij} je premo sorazmerna s produktom v_i in w_j. Elementi z največjimi občutljivostmi najbolj vplivajo na spremembe rasti populacije, zato je priporočljivo da se upravljanje s populacijo usmeri na tiste rodnosti ali verjetnosti preživetja razredov, kjer so občutljivosti najvišje.

Poleg občutljivosti poznamo še eno merilo za spremembe v matriki glede na spremembo njenega elementa, in sicer elastičnost (angl. Elasticity) lastne vrednosti. Ker imajo verjetnosti preživetja vrednosti le od 0 do 1, rodnosti pa nimajo teh omejitev, je občutljivosti λ do sprememb v verjetnostih preživetja težko primerjati z občutljivostmi rodnosti. Tukaj pridejo v poštev elastičnosti, katere nam povejo kakšen vpliv imajo relativne spremembe rodnosti ali verjetnosti preživetja na rast populacije. Formula za njihov izračun je [12]:

$e_{ij} = \frac{a_{ij} s_{ij}}{\lambda}$, elastičnosti pa lahko izračunamo tudi na sledeč način:

$$e_{ij} = \frac{\partial \log \lambda}{\partial \log a_{ij}}$$

Pomembna lastnost elastičnosti elementov v matriki je, da je njihova vsota enaka 1 [10]. Elastičnosti lahko merimo le pri ne-ničelnih elementih matrike, saj merimo sorazmerno spremembo λ. Elastičnosti lahko direktno primerjamo med seboj za vse elemente populacijske matrike. Elementi z največjimi elastičnostmi največ prispevajo k rasti ali upadu populacije glede na njihove relativne (procentualne) spremembe, zato so za upravljanje s populacijo večjega pomena.

3 UPRAVLJANJE POPULACIJE GLAVATIH ŽELV S POMOČJO MATRIČNIH POPULACIJSKIH MODELOV

Matrične modele v populacijski dinamiki bom uporabil na primeru glavatih želv. Glavate želve so oceanske želve, ki živijo v vseh treh oceanih ter tudi v Sredozemskem morju. Spadajo med ogrožene vrste. Namen uporabe matričnih populacijskih modelov je ugotoviti kateri parametri populacije (rodnosti in verjetnosti preživetja) najbolj vplivajo na rast oziroma upad populacije in so zato najbolj učinkoviti za izvajanje ukrepov, ki lahko preprečijo izumrtje vrste.

Dinamiko populacije glavatih želv so raziskovali že Crouse et al. [3]. Te želve imajo dolgo življenjsko dobo (okoli 55 let), ki so jo Crouse in soavtorji razdelili na sedem stopenj baziranih na stopnji razvoja in velikosti. Za vsako stopnjo so pridobili podatke o velikosti, razponu starosti, letnemu preživetju ter rodnosti želv (Slika 2). Podatki so bazirani na študiji, ki jo je opravil Frazer [4].

Stage number	Class	Size* (cm)	Approximate ages (yr)	Annual survivorship	Fecundity (no. eggs/yr)
1	eggs, hatchlings	<10	<1	0.6747	0
2	small juveniles	10.1–58.0	1–7	0.7857	0
3	large juveniles	58.1–80.0	8–15	0.6758	0
4	subadults	80.1–87.0	16–21	0.7425	0
5	novice breeders	>87.0	22	0.8091	127
6	1st-yr remigrants	>87.0	23	0.8091	4
7	mature breeders	>87.0	24–54	0.8091	80

* Straight carapace length.

Slika 2: Podatki o populaciji glavatih želv

Verjetnost preživetja je odvisna od velikosti želv medtem ko so spolno dozorele le želve, večje od 87cm.

3.1 Sestava Lesliejeve in Lefkovitcheve matrike

Iz zgoraj navedenih podatkov študije Crouse et al. sem sestavil Lesliejevo in Lefkovitchevo matriko. Za Lesliejevo matriko sem osebke razdelil v sedem starostnih razredov. Časovni interval je torej dolg 8 let. Osebki v prvem razredu so stari od 0-7 let, v drugem od 8-15 let, tretjem 16-23 let, četrtem 24-31, petem 32-39, šestem 40-47 in sedmem 48-55 let. V prvem razredu so mladiči ter majhne mlajše želve, v drugem pa velike mlajše želve. V tretjem razredu so pododrasle želve in pravkar odrasle želve, ki ležejo jajca prvič ali drugič. Četrti, peti, šesti in sedmi razred sestavljajo odrasli, ki se lahko razmnožujejo. Rodnosti prvega in drugega razreda sta torej enaki 0. Želve četrtega, petega, šestega in sedmega razreda izležejo 80 jajc na leto, v osmih letih to znaša 640 jajc. Vendar pa je treba upoštevati, da delež želv umre še pred koncem teh osmih let, zato sem pri izračunu rodnosti upošteval še verjetnost letnega preživetja, ki za odrasle želve znaša

0,8091. Delež želv v razredu, ki preživi prvo leto je 0,8091, drugo leto preživi $0{,}8091^2$ želv in tako dalje do želv ki preživijo sedem let. Rodnost razredov z odraslimi želvami tako znaša 80 + 0,8091*80 + … + $0{,}8091^7$*80 = 342. Na enak način sem pridobil rodnost želv v tretjem razredu, le da tu se razmnožujejo le želve, ki preživijo celotno pododraslo obdobje. Verjetnost letnega preživetja slednjega je 0,7425. Pravkar odrasle želve prvo leto izležejo 127 jajc, drugo pa le 4. Rodnost tretjega razreda tako znaša $0{,}7425^6$*127 + $0{,}7425^6$*0,8091*4 = 22. Verjetnosti preživetja sem izračunal iz podatkov o letnem preživetju. Verjetnost preživetja v naslednji razred je enaka zmnožku letnih preživetij osebkov v njem. Ker je dolžina razreda 8 let, upoštevamo 8 letnih preživetij. Želve v prvem razredu so eno leto mladiči in sedem let majhne mlade želve. Mladiči imajo preživetje 0,6747, majhne mlade želve pa 0,7857. Verjetnost preživetja znaša torej 0,6747*$0{,}7857^7$ = 0,1247. V drugem starostnem razredu so velike mlade želve z letnim preživetjem 0,6758. Verjetnost preživetja drugega razreda tako znaša $0{,}6758^8$ = 0,0435. Želve v tretjem razredu so pet let pododrasle želve z letnim preživetjem 0,7425, nato pa dve leti odrasle z letnim preživetjem 0,8091. Verjetnost preživetja za tretji razred znaša $0{,}7425^6 + 0{,}8091^2$. Želve v četrtem, petem, šestem in sedmem razredu so vse odrasle želve z letnim preživetjem 0,8091. Za izdelavo Lesliejeve matrike potrebujemo še verjetnosti preživetja za četrti, peti in šesti razred, saj želve iz sedmega razreda ne preživijo več v naslednji razred, ampak umrejo. Verjetnosti preživetja za 4., 5. in 6. razred znašajo $0{,}8091^8$ = 0,1837.

Sedaj ko imamo izračunane rodnosti F_i in verjetnosti preživetja P_i, lahko sestavimo naslednjo Lesliejevo matriko:

$$A = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 22 & 342 & 342 & 342 & 342 \\ 0{,}1247 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}0435 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0{,}1097 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0{,}1837 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0{,}1837 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0{,}1837 & 0 \end{bmatrix}$$

Poleg Lesliejeve sem sestavil še Lefkovitchevo matriko, pri kateri sem želve razdelil v štiri razrede glede na stopnjo razvoja. V prvem razredu so mladiči in majhne mlade želve, v drugem večje mlade želve, v tretjem pododrasle in v četrtem odrasle želve. Rodnosti in verjetnosti preživetja za eno leto sem pridobil iz Crouse et al. študije. Razmnožujejo se lahko le odrasle želve, ki v prvem letu znesejo 127 jajc, v drugem 4 ter v vseh ostalih letih po 80 jajc. V povprečju rodnost znaša 79 jajc na leto. Verjetnosti letnega preživetja za velike mlade želve, pododrasle želve in odrasle želve dobimo iz tabele in znašajo 0,6758 za velike mlade želve, 0,7425 za pododrasle ter 0,8091 za odrasle. Želve v prvem razredu so najprej eno leto mladiči z letnim preživetjem 0,6747, zatem so majhne mlade želve ter imajo 7 let letno preživetje 0,7857. Povprečno letno preživetje znaša (0,6747 + 0,7857*7) / 8 = 0,7718.

Sedaj lahko s pomočjo letnih preživetij izračunamo še verjetnosti preživetja in ostanka v razredu P_i ter verjetnosti preživetja in prehoda v naslednji razred G_i. Poleg letnih verjetnosti preživetja specifičnih za stopnjo (p_i) upoštevamo še dolžine trajanja stopenj (d_i). Predpostavimo, da imajo vsi osebki znotraj določene faze (stopnje) enake verjetnosti preživetja in dolžino trajanja faze. Znotraj vsake faze imamo osebke ki so bili v tej fazi 1,2,…d let. Fazo razdelimo na dele, glede na to koliko let so osebki že v njej. Če postavimo delež živečih osebkov v prvem delu faze i na 1 in verjetnost preživetja teh želv do naslednjega leta p_i, je verjetnost preživetja za d let enaka p_i^d . Število osebkov v vsakem delu faze upada s časom kot funkcija fazno-specifične letne verjetnosti preživetja in števila let preživetih v tej fazi. Če predpostavimo, da je populacija stacionarna in starostna porazdelitev znotraj stopenj stabilna, relativna zastopanost osebkov po delih faze postane 1, p_i, p_i^2, …p_i^{d-1} . V intervalu t do t+1 bojo najstarejši osebki te stopnje prešli v naslednjo stopnjo, če preživijo. Vse mlajše želve bodo ostale v isti stopnji. Tako dobimo formulo za delež populacije ki ostane v isti stopnji in preživi [3]:

$$P_i = \frac{(1+p_i+p_i^2+\cdots+p_i^{di-2})}{(1+p_i+p_i^2+\cdots+p_i^{di-1})} * p_i \qquad \text{(formula 1)}$$

Z uporabo geometrijskih vrst $1+p+p^2+\ldots+p^{di-1} = (1-p^d) / (1-p)$ lahko P_i napišemo tako:

$$P_i = \frac{1-p_i^{di-1}}{1-p_i^{di}} * p_i \qquad \text{(formula 2)}$$

Podobno lahko izračunamo še delež populacije ki zraste v naslednjo fazo in preživi. Pomnožimo p_i z deležem osebkov v najstarejšem delu faze [3]:

$$G_i = \frac{p_i^{di-1}}{(1+p_i+p_i^2+\cdots+p_i^{di-1})} * p_i \qquad \text{(formula 3)}$$

Formulo lahko preoblikujemo na isti način kot prej v obliko:

$$G_i = \frac{p_i^{di}(1-p_i)}{1-p_i^{di}} \qquad \text{(formula 4)}$$

Za prve tri razrede izračunamo verjetnosti P_i in G_i s pomočjo formul 2 in 4, ter dobimo naslednje vrednosti: P_1 = 0,7389; G_1 = 0,0329; P_2 = 0,6610; G_2 = 0,0147; P_3 = 0,6907 in G_3 = 0,0518. Pri odraslih želvah računamo le P_i, saj najstarejše želve ne zrastejo v naslednji razred ampak umrejo. Po formuli 2 dobimo P_4 = 0,8089.

Sedaj lahko sestavimo Lefkovitchevo matriko naslednje oblike:

$$L = \begin{bmatrix} 0{,}7389 & 0 & 0 & 79 \\ 0{,}0329 & 0{,}661 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}0147 & 0{,}6907 & 0 \\ 0 & 0 & 0{,}0518 & 0{,}8089 \end{bmatrix}$$

3.2 Izračun dolgoročne dinamike populacije

Da ugotovimo ali populacija narašča ali upada, moramo izračunati dominantno lastno vrednost. Vrednost lastne vrednosti sem pridobil s pomočjo lastnega računalniškega programa, ki izračuna dolgoročno stanje populacije na naslednji način:

Lesliejevo ali Lefkovitchevo matriko pomnožimo z začetnim populacijskim vektorjem, rezultat množenja je nov populacijski vektor, ki opisuje stanje populacije po poteku enega časovnega intervala. Ta znaša pri Lesliejevi matriki 8 let, pri Lefkovitchevi pa eno leto, kar je treba upoštevati pri interpretaciji rezultatov. Populacijsko matriko nato pomnožimo z novim populacijskim vektorjem, rezultat množenja opisuje stanje populacije po poteku dveh časovnih intervalov. Če ponavljamo ta postopek in populacijsko matriko vedno znova množimo z rezultatom predhodnega množenja, lahko dobimo populacijske vektorje po poteku poljubno mnogo časovnih intervalov. Sproti računamo še za koliko se elementi populacijskega vektorja spremenijo ob poteku enega časovnega intervala. Opazimo, da čez čas populacija doseže stabilno razporeditev po razredih, tedaj se vsi elementi populacijskega vektorja spreminjajo za enak faktor. Ta faktor je ravno dominantna lastna vrednost. Populacijski vektor stabilno razporejene populacije pa je desni lastni vektor. Desni lastni vektor normaliziramo, tako da je vsota njegovih elementov enaka 100. Njegovi elementi tedaj predstavljajo odstotke populacije v določenem razredu. Levi lastni vektor dobimo na enak način kot desnega, le da pri izračunih uporabimo transponirano Lesliejevo oziroma Lefkovitchevo matriko:

Transponirana Lesliejeva matrika:

$$A^T = \begin{bmatrix} 0 & 0{,}1247 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0{,}0435 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 22 & 0 & 0 & 0{,}1097 & 0 & 0 & 0 \\ 342 & 0 & 0 & 0 & 0{,}1837 & 0 & 0 \\ 342 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0{,}1837 & 0 \\ 342 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0{,}1387 \\ 342 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Transponirana Lefkovitcheva matrika:

$$L^T = \begin{bmatrix} 0{,}7389 & 0{,}0329 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}661 & 0{,}0147 & 0 \\ 0 & 0 & 0{,}6907 & 0{,}0518 \\ 79 & 0 & 0 & 0{,}8089 \end{bmatrix}$$

Tudi v tem primeru sčasoma populacijski vektor doseže stabilno razporeditev in je enak levemu lastnemu vektorju netransponirane populacijske matrike. Levemu lastnemu vektorju priredimo vrednosti, tako da je prvi element enak 1. Tedaj lahko reproduktivne vrednosti osebkov v razredu, ki jih predstavljajo vektorjevi elementi, lažje primerjamo med seboj.

Za izračun lastne vrednosti in vektorjev sem uporabil pri Lesliejevi matriki populacijski vektor [1000, 1000, 1000, 1000, 1000, 1000, 1000], pri Lefkovitchevi matriki pa [1000, 1000, 1000, 1000]. V vsakem izmed razredov je torej na začetku 1000 osebkov. Nato sem s prej opisanim postopkom računal populacijske vektorje dokler populacija ne doseže stabilne porazdelitve. Da sta se stabilizirala populacijska vektorja pri obeh matrikah, je bilo dovolj sto množenj. Dobljena populacijska vektorja predstavljata stanje populacije po 100 letih pri Lefkovitchu oziroma po 800 letih pri Leslieju. Pri Lefkovitchevi matriki se po stotih letih populacijski vektor spreminja vsako leto za enak faktor 0,9438. Ta faktor je dominantna lastna vrednost. Pri Lesliejevi matriki se populacijski vektor po 100 časovnih intervalih (800 letih) v vsakem časovnem intervalu (osmih letih) spremeni za lastno vrednost, katera znaša 0,7737. Vrednosti populacijskih vektorjev po simulaciji znašata

[$4.1042*10^{-6}$, $6.6148*10^{-7}$, $3.7190*10^{-8}$, $5.2729*10^{-9}$, $1.2519*10^{-9}$, $2.9724*10^{-10}$, $7.0573*10^{-11}$] - Lesliejev populacijski vektor po 100 časovnih intervalih in

[541.8111, 63.0287, 3.6605, 1.4054] – Lefkovitchev populacijski vektor po 100 časovnih intervalih

Ta dva vektorja sem preoblikoval tako da sem vsak njun element delil z vsoto vseh elementov vektorja in pomnožil s 100. Tako dobimo desni lastni vektor, ki prikazuje odstotke populacije po razredih:

[85.3307, 13.7528, 0.7732, 0.1096, 0.0260, 0.0062, 0.0015] – Desni lastni vektor Lesliejeve matrike

[88.8352, 10.3342, 0.6002, 0.2304] - Desni lastni vektor Lefkovitcheve matrike

Nato sem izračunal še leva lastna vektorja na enak način kot desna, le da sem uporabil prej omenjeni transponirani matriki. Levi lastni vektor matrike je namreč enak desnemu lastnemu vektorju transponirane matrike. Populacijska vektorja po simulaciji sem preoblikoval tako da sem vse elemente vektorja delil s prvim elementom. Prvi element je tako enak 1, ostali elementi pa nam povejo kolikokrat je reproduktivna vrednost danega razreda večja od reproduktivne vrednosti prvega razreda. Leva lastna vektorja sta:

[1.0, 6.2046, 110.3580, 577.8066, 571.8905, 546.9730, 442.0245] – Levi lastni vektor Lesliejeve matrike

[1.0, 6.2285, 119.8311, 585.5459] – Levi lastni vektor Lefkovitcheve matrike

Razporeditvi po razredih in reproduktivne vrednosti nam poda naslednja preglednica (Preglednica 4):

Preglednica 4: Razporeditev populacije in reproduktivne vrednosti glavatih želv

Razred	**Delež populacije v razredu v % (Leslie)**	**Delež populacije v razredu v % (Lefkovitch)**	**Reproduktivna vrednost razreda (Leslie)**	**Reproduktivna vrednost razreda (Lefkovitch)**
1	85,3307	88,8352	1	1
2	13,7528	10,3342	6,2046	6,2285
3	0,7732	0,6002	110,3580	119,8311
4	0,1096	0,2304	577,8066	585,5459
5	0,0260	-	571,8905	-
6	0,0062	-	546,9370	-
7	0,0015	-	442,0245	-

Iz dobljenih rezultatov ugotovimo da populacija želv upada, saj sta dominantni lastni vrednosti populacijskih matrik manjši od 1. Pri simulaciji z Lesliejevo matriko je upadanje populacije po poteku časovnega intervala večje kot pri simulaciji z Lefkovitchevo matriko, ker je dominantna lastna vrednost manjša. Vendar pa je časovni interval pri Leslieju 8 let, medtem ko je pri Lefkovitchu le eno leto. Opazimo, da se pri Lesliejevi matriki populacija po osmih letih zmanjša za 22,63%, medtem ko se pri Lefkovitchevi v enem letu zmanjša za 5,62%. V osmih letih se pri Lefkovitchu populacija pomnoži s faktorjem $0{,}9438^8 = 0{,}6296$. Torej je upad populacije po osmih letih kar 37,04%, populacija zato upada hitreje pri Lefkovitchevem modelu. Iz desnega lastnega vektorja Lesliejeve matrike razberemo da je največji delež populacije želv (85%) star pod 8 let, želv od 8-15 let je okoli 14%, želv starih 16 let in več pa je le okoli 1%, od teh je večina stara 16-23 let. Prevladujejo torej mladiči in mlade želve, pododraslih in odraslih želv je zelo malo. Tudi iz desnega lastnega vektorja Lefkovitcheve matrike je razvidno, da je odraslih želv zelo malo. Opazimo še, da je tudi pododraslih želv manj kot 1%. Mladičev in majhnih mladih želv je okoli 89%, večjih mladih želv pa okoli 10%. Lefkovitcheva matrika predvidi nekoliko večji delež najmlajših želv in nekoliko manjši delež večjih mladih želv. Lesliejeva simulacija nam pove da je reprodukcijska vrednost majhna za prva dva razreda v primerjavi z ostalimi petimi, kljub temu imajo želve stare 8-15 let 6-krat večjo reprodukcijsko vrednost kot želve stare pod 8 let. Precej večjo reprodukcijsko vrednost imajo želve stare 16-23 let. Odrasle želve nad 24 let imajo zelo veliko reprodukcijsko vrednost, več kot 500-krat večjo od prvega razreda, oziroma več kot 400-krat za želve nad 48 let. Tudi iz levega lastnega vektorja Lefkovitcheve matrike razberemo da je reprodukcijska vrednost pri mladičih in mladih želvah zelo majhna, približno 120-krat večja od prvega razreda pa je pri pododraslih želvah in skoraj 600-krat večja pri odraslih želvah. Rezultati so pri obeh simulacijah podobni. Odraslih želv je torej zelo malo, so pa najpomembnejše za reprodukcijo.

3.3 Izračun občutljivosti in elastičnosti ter simulacije sprememb populacije

Sedaj ko so znane lastne vrednosti in vektorji matrik, lahko testiramo kako je rast populacije občutljiva na spremembe rodnosti ali verjetnosti preživetja. To ugotovimo z izračunom občutljivosti in elastičnosti matrik. Občutljivosti nam povejo za koliko sprememba enega izmed parametrov življenskega cikla (F_i, G_i ali P_i) spremeni lastno vrednost in s tem posledično še rast populacije. Izračunal sem jih po naslednji formuli:

$$s_{ij} = \frac{v_i w_j}{\langle w,v \rangle}$$

v_i je i-ti element levega lastnega vektorja v, w_j pa j-ti element desnega lastnega vektorja w. $\langle w,v \rangle$ je skalarni produkt vektorjev w in v. Vrednosti občutljivosti za rodnosti ter verjetnosti preživetja so naslednje:

Občutljivosti elementov Lefkovitcheve matrike (Preglednica 5):

Preglednica 5: Občutljivosti elementov Lefkovitcheve matrike

Element matrike	**Občutljivost**
F_4	$6,4*10^{-4}$
P_1	0,2467
G_1	1,5368
P_2	0,1788
G_2	3,4394
P_3	0,1997
G_3	0,9761
P_4	0,3747

Občutljivosti elementov Lesliejeve matrike (Preglednica 6):

Preglednica 6: Občutljivosti elementov Lesliejeve matrike

Element matrike	**Občutljivost**
F_3	0,0023
F_4	$3{,}2411*10^{-4}$
F_5	$7{,}6952*10^{-5}$
F_6	$1{,}8270*10^{-5}$
F_7	$4{,}3379*10^{-6}$
P_1	1,5652
P_2	4,4870
P_3	1,3208
P_4	0,1854
P_5	0,0421
P_6	0,0081

Občutljivosti so precej večje za verjetnosti preživetja kot za rodnosti, pri Lefkovitchevi matriki pa so večje za G_i kot P_i. To je zaradi tega, ker so te vrednosti manjše. Občutljivosti namreč merijo absolutne spremembe elementov, če spremenimo verjetnost preživetja za enako število kot rodnost, je relativna sprememba preživetja mnogo večja, saj so vrednosti mnogo manjše. Zaradi tega moramo izračunati še elastičnosti, če hočemo ugotoviti kateri parametri bolj vplivajo na rast populacije. Z njihovo pomočjo ugotovimo koliko enake relativne spremembe elementov spremenijo lastno vrednost matrike. Elastičnosti glede na spremembe elementa matrike a_{ij} izračunamo z uporabo občutljivosti po naslednji formuli:

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}s_{ij}}{\lambda}$$

Vrednosti elastičnosti elementov matrik nam podata (Preglednica 7) in (Preglednica 8). Pri Lesliejevi matriki so elastičnosti največje za P_1, P_2, P_3 ter F_4. Ostale elastičnosti so precej manjše. To pomeni, da spremembe preživetja prvih treh razredov ter sprememba rodnosti četrtega razreda najbolj vplivajo na rast populacije. Te vrednosti se torej najbolj splača spremeniti pri upravljanju s populacijo. Simulacija z Lefkovitchevo matriko nam pove, da so elastičnosti največje pri verjetnostih preživetja in ostanka v razredu P_1, P_2, P_3 in P_4. F_4 in verjetnosti preživetja in napredovanja G_i so znatno manjše. Za porast populacije je najbolje povečati letne verjetnosti preživetja želv. Če povečamo letno preživetje želv, se spremenijo poleg vrednosti P_i še vrednosti G_i, to pa še dodatno poveča lastno vrednost in je bolj učinkovito za rast populacije kot višanje rodnosti.

Elastičnosti elementov Lesliejeve matrike:

Preglednica 7: Elastičnosti elementov Lesliejeve matrike

Element matrike	**Elastičnost**
F_3	0,0650
F_4	0,1433
F_5	0,0340
F_6	0,0081
F_7	0,0019
P_1	0,2523
P_2	0,2523
P_3	0,1873
P_4	0,0440
P_5	0,0100
P_6	0,0019

Elastičnosti elementov Lefkovitcheve matrike:

Preglednica 8: Elastičnosti elementov Lefkovitcheve matrike

Element matrike	**Elastičnost**
F_4	0,0536
P_1	0,1932
G_1	0,0536
P_2	0,1252
G_2	0,0536
P_3	0,1462
G_3	0,0536
P_4	0,3212

Opravil sem še simulacije, kjer sem povečal vrednosti rodnosti ali verjetnosti preživetja Lesliejeve matrike za 50% in simulacije, kjer sem povečal rodnost Lefkovitcheve matrike za 50% ali verjetnosti letnega preživetja za 20% in izračunal nove lastne vrednosti. Lastne vrednosti spremenjenih matrik znašajo (Preglednica 9):

Preglednica 9: Lastne vrednosti matrik po spremembi določenih elementov matrik

Sprememba elementa matrike	**Dominantna lastna vrednost matrike**
Lesliejev $F_3 + 0,5*F_3$	0,7985
Lesliejev $F_4 + 0,5*F_4$	0,8241
Lesliejev $F_5 + 0,5*F_5$	0,7864
Lesliejev $F_6 + 0,5*F_6$	0,7768
Lesliejev $F_7 + 0,5*F_7$	0,7745
Lesliejev $P_1 + 0,5*P_1$	0,8577
Lesliejev $P_2 + 0,5*P_2$	0,8577
Lesliejev $P_3 + 0,5*P_3$	0,8367
Lesliejev $P_4 + 0,5*P_4$	0,7898
Lesliejev $P_5 + 0,5*P_5$	0,7775
Lesliejev $P_6 + 0,5*P_6$	0,7745
Lefkovitchev $F_3 + 0,5*F_3$	0,9655
Lefkovitchev $p_1 + 0,2*p_1$	1,0295
Lefkovitchev $p_2 + 0,2*p_2$	1,0368
Lefkovitchev $p_3 + 0,2*p_3$	1,0075
Lefkovitchev $p_4 + 0,2*p_4$	1,0079

Rezultati se skladajo z dobljenimi elastičnostmi, spremembe F_4,P_1, P_2 ali P_3 pri Lesliejevi matriki imajo največji učinek na povečanje lastne vrednosti. Spremembe letnih verjetnosti preživetja p_1, p_2, p_3 ali p_4 za 20% pri Lefkovitchevi matriki pa povzročijo, da populacija ne upada več ampak začne naraščati. Sprememba rodnosti za 50% ne prepreči izumrtja populacije.

Za konec sem opravil še dve simulaciji, ki ponazarjajo kako bi lahko spremenili rodnost in preživetje želv, da bi preprečili njihovo izumrtje. Spremeniti samo določen parameter določenega dela populacije za 50% je v praksi zelo težko, lažje je spremeniti več rodnosti ali verjetnosti preživetja za manjšo količino. Če se sklicujemo na Lesliejev model, spremenimo na primer rodnosti odraslih želv nad 24 let na 500, verjetnost letnega preživetja prvega razreda na 0,8, drugega na 0,7 in tretjega na 0,8. Tako dobimo nove verjetnosti preživetja $P_1 = 0,1678$, $P_2 = 0,0576$ in $P_3 = 0,1678$. Pri Lefkovitchevem modelu spremenimo verjetnosti letnega preživetja za prvi in tretji razred na 0,8, drugi na 0,7, za četrti pa na 0,85. To nam poviša vrednosti P_i ter tudi G_i. Dobimo naslednja rezultata (Preglednica 10):

Preglednica 10: Primera posega v populacijo glavatih želv z namenom preprečitve njihovega izumrtja

Spremembe elementov matrike	**Nova lastna vrednost matrike**
Leslie: F_4=F_5=F_6=F_7=500; P_1 = 0,1678; P_2 = 0,0576; P_3 = 0,1678	1,0478
Lefkovitch: p_1 = 0,8; p_2 = 0,7; p_3 = 0,8; p_4 = 0,85	1,0058

Obe simulaciji preprečita izumrtje glavatih želv in povzročita naraščanje populacije.

3.4 Diskusija

Rezultati obeh simulacij nam prikažejo da populacija želv upada, vendar je pri simulaciji z Lesliejevo matriko upadanje populacije počasnejše. Ker se prvi trije razredi pri obeh modelih približno ujemajo, ostali razredi pa predstavljajo odrasle želve z enakim preživetjem in rodnostmi, lahko rezultate primerjamo med seboj. Obe simulaciji nam povesta, da je delež pododraslih in odraslih želv zelo majhen v primerjami z mladiči in mladimi želvami. Glavate želve imajo namreč skozi vse življenje precej veliko smrtnost. Lefkovitchev model predvidi malo večji delež najmlajših želv in manjši delež večjih mladih želv kot Lesliejev model. Leva lastna vektorja nam pri obeh modelih podata podobne reprodukcijske vrednosti. Pričakovano so te daleč najvišje za odrasle želve, saj večina mlajših želv umre preden lahko prispeva potomce. Pri Lesliejevi matriki spremembe preživetja prvih treh razredov ter sprememba rodnosti četrtega razreda najbolj vplivajo na rast populacije. Pomembne so torej verjetnosti preživetja mladih in pododraslih želv, medtem ko verjetnost preživetja za odrasle želve ni tako pomembna, bolj vplivna je rodnost mlajših odraslih želv. Pri Lefkovitchevem modelu pa rodnost ne vpliva dosti na rast populacije, bolj pomembno je preživetje želv pri vseh razredih, vključno z odraslimi želvami.

Lefkovitchev model ima v tem primeru več prednosti v primerjavi z Lesliejevim. Kot prvo, glavatim želvam je težko natančno določiti starost in zato je delitev po stopnji razvoja oziroma velikosti bolj smiselna [3]. Ta dejavnika sta tudi bolj pomembna za rodnosti in preživetja. Omeniti je še potrebno, da je Lefkovitchev model natančnejši in spremlja spremembe populacije vsako leto, medtem ko mora biti pri Lesliejevem modelu časovni interval enak dolžini starostnega razreda. Za boljše modeliranje bi morali tako sestaviti Lesliejevo matriko s 55 razredi, kar je precej bolj kompleksno in nepraktično kot Lefkovitchev model, ki lahko to opravi z le štirimi razredi. Ker Lesliejev model upošteva za rodnosti število jajc izleženih v zadnjih osmih letih, Lefkovitchev pa le v zadnjem letu, so tej podatki natančnejši pri Lefkovitchevi matriki. V osmih letih namreč precej najmlajših želv umre, zato je novo število le-teh manjše kot to opisuje Lesliejev model. Zato je pri poseganju v populacijo glavatih želv bolje upoštevati ugotovitve Lefkovitcheve simulacije in vložiti več truda v povečanje preživetja želv kot v rodnost. To je tudi v praksi lažje izvedljivo. Pomagamo si lahko na primer s tehnologijo TED (Turtle Excluder Device), ki močno zmanjša smrtnost želv zaradi ribarjenja z vlečno mrežo, ki mnogokrat nenamerno zajame in utopi tudi glavate želve [3]. Takšno ribarjenje naj bi precej prispevalo k smrtnosti mladih in odraslih želv, ki živijo na jugozahodu ZDA.

4 ZAKLJUČEK

V tem poglavju bom povzel pomembnejše ugotovitve iz te zaključne naloge.

Lesliejeva matrika je primerna za ugotavljanje starostne strukture populacije, medtem ko je Lefkovitchev matrični model primernejši za modeliranje populacij, kjer se posameznike da razdeliti na več stopenj razvoja, ki se jih zlahka loči med seboj. Ali populacija dolgoročno narašča ali upada nam pove dominantna lastna vrednost populacijske matrike. Desni lastni vektor od dominantne vrednosti predstavlja stabilno razporeditev posameznikov po razredih, levi lastni vektor pa reprodukcijske vrednosti razredov. Če ima matrika strogo dominantno vrednost, populacija sčasoma doseže stabilno razporeditev. Ko populacija doseže stabilno razporeditev, lahko določimo dominantno lastno vrednost kot faktor, za katerega se populacija spremeni v enem časovnem intervalu. Prav tako lahko pridobimo desni lastni vektor s populacijskim vektorjem stabilno porazdeljene populacije, levi lastni vektor pa je enak desnemu lastnemu vektorju pri računanju s transponirano matriko. Pri sestavi matričnih populacijskih matrik si lahko pomagamo z demografičnimi podatki, ki jih podata funkcija preživetja in funkcija rodnosti. Pri ugotavljanju vpliva rodnosti in preživetij na dolgoročno stanje populacije si pomagamo z izračunom občutljivosti in elastičnosti.

Populacijo glavatih želv je bolj primerno modelirati z Lefkovitchevim matričnim modelom kot z Lesliejevim, saj želvam težko določimo starost, lažje pa jih razdelimo po velikosti. Velikost tudi bolj vpliva na preživetje in rodnost kot starost. Poleg tega lahko za Lefkovitchevo matriko vzamemo manjši časovni interval med dvema opisoma stanja populacije. Preučevana populacija glavatih želv upada. V stabilno razporejeni populaciji je delež mladih želv mnogo večji kot delež odraslih želv. Odrasle želve imajo dosti večjo reprodukcijsko vrednost od ostalih želv. Dolgoročna dinamika populacije glavatih želv je bolj občutljiva na spremembe verjetnosti preživetij kot na spremembe rodnosti. Tako je za preprečitev izumrtja glavatih želv bolj smiselno več truda vložiti v zmanjševanje smrtnosti kot povečevanje rodnosti, kar je tudi lažje izvedljivo.

5 LITERATURA

[1] M. Bruce, E. Shernock, *Stage Based Population Projection Matrices and Their Biological Applications*, 2002, http://online.redwoods.edu/instruct/darnold/laproj/Fall2002/MikeEm/paper.pdf

[2] H. Caswell, *Matrix Population Models, Second edition*, Sinauer Associates, 2001.

[3] D.T. Crouse, L.B. Crowder in H. Caswell, A Stage-Based Population Model for Loggerhead Sea Turtles and Implications for Conservation, *Ecology, Vol. 68, No. 5,* (1412-1423), 1987.

[4] N. B. Frazer, *Demography and life history evolution of the Atlantic loggerhead sea turtle, Caretta caretta,* Dissertation, University of Georgia, Athens, Georgia, USA, 1983.

[5] D. Gonze, *Discrete age-structured models: The Leslie matrices*, 2012, http://homepages.ulb.ac.be/~dgonze/TEACHING/leslie.pdf

[6] M. Hladnik, *Matematični modeli v biologiji, zapiski predavanj (5-14),* Fakulteta za matematiko in fiziko, Ljubljana, 2013.

[7] N. Keyfitz, H. Caswell, *Applied Mathematical Demography, Third Edition,* Springer Science & Business Media, 2005

[8] P. H. Leslie, The use of matrices in certain population mathematics, *Biometrika 33*: (183-212), 1945

[9] P. H. Leslie, Some further notes on the use of matrices in population mathematics, *Biometrika 35*: (213-245), 1948

[10] M.I.Montshiwa, *Leslie Matrix Model in Population Dynamics,* African Institute for Mathematical Sciences, 2007, http://users.aims.ac.za/~mosimanegape/essay.pdf

[11] C. E. L. Vásquez, M. C. Díez Gómez in F. H. M. Hurtado, Population structure and demography of the palm wettinia kalbreyeri from an Andean montane forest of Colombia, *Revista Facultad Nacional de Agronomía - Medellín 65(2)*: (6739-6747), 2012.

[12] D. White, Jr., *Sensitivity and Elasticity Analyses*, Wildlife Ecology teaching course, 2014, http://www.afrc.uamont.edu/whited/Sensitivity%20and%20Elasticity%20analyses.pdf

[13] D. White, Jr., *Stage Structured Lefkovitch Matrix Population Modeling*, Wildlife Ecology teaching course, 2014, http://www.afrc.uamont.edu/whited/Stage-sructured%20matrix%20population%20modeling.pdf