

Reprodukční potenciál aneb když se hraboš přemnoží

LUDEK SPÍCHAL

Ústav matematiky a statistiky MU, Brno

V posledních letech snad každý z nás mohl zaznamenat řadu reportáží, článků či jen běžných rozhovorů mezi lidmi týkajících se problému přemnožení určitého živočišného druhu (např. hraboši, divoká prasata, lýkožrout smrkový apod.). Přitom schopnost organismů rozmnožovat se patří mezi základní projevy života, neboť zajišťuje zachování rodu a druhu. Každý organismus volí při rozmnožování (reprodukcí) určitou strategii, a to jak pokud jde o počet potomků, tak pokud jde o péči, kterou potomstvu věnuje.¹⁾ Na druhou stranu je rozmnožování organismů za běžných podmínek ovlivněno řadou různých faktorů ovlivňujících reprodukční úspěch, tedy skutečný počet potomků.

Přestože článek tématicky vychází z oblasti biologie, obsahově se zaměřuje na matematický popis reprodukčních schopností (potenciálů) živočichů. V článku uvedeme tři různé druhy organismů, které jsou v posledních letech zmiňovány vzhledem ke skutečnému nebo potenciálnímu nárůstu početnosti jejich populací. Vysoké stavy či dokonce přemnožení uvažovaných organismů vytváří situace, kdy v zemědělství (např. hraboš) nebo lesnictví (např. lýkožrout smrkový) dochází ke vzniku obvykle lokálních, nicméně nikoliv zanedbatelných škod.

Reprodukční potenciál

Reprodukční potenciál můžeme chápat jako maximální rychlost růstu za předpokladu trvale optimálního složení populace a trvale optimálních

¹⁾Některé organismy (včetně člověka) svým nemnoha potomkům často poskytují dlouhodobou péči a zajišťují jim tak vysoké šance na přežití. Takové druhy biologie označuje jako K-stratégy. Jiní se reprodukují rychle, ale pokud se nevyvíjí v umělém prostředí, většina potomků nepřežije do dospělosti. Takové druhy biologové nazývají R-stratégy. Oba pojmy jsou do jisté míry relativní, neboť je třeba brát v úvahu, které organismy takto porovnááme. Pokud takto srovnáme tři druhy zmíněné v článku, pak lze jistě ve dvojici hraboš-prase klasifikovat hraboše jako R-stratéga a prase jako K-stratéga. Porovnání dvojice prase-vlk ovšem posouvá prase k R-strategii a hodnotí vlka jako K-stratéga.

podmínek prostředí. V reálných podmínkách obvykle organismy využívají reprodukční potenciál pouze částečně, neboť prostředí samo vytváří jistý odpor k množení.

Uveďme nyní stručně některé základní vlastnosti uvažovaných organismů, které se týkají zejména etologie rozmnožování. Uvedené informace budou východiskem pro návrhy modelů týkajících se maximálního reprodukčního potenciálu jednotlivých druhů.

Hraboš polní patří mezi nejhojnějších hlodavce vyskytujících se v České republice. Samice vyvádí mláďata (obvykle 3 až 10) třikrát až sedmkrát ročně, přičemž potomci dosahují pohlavní dospělosti již velmi záhy. Samice může být pohlavně dospělá již v 13. dni života a vlastní mláďata může mít zhruba ve 35 dnech věku [1].

Prase divoké je typickým všežravcem, schopným velmi dobře se přizpůsobit podmínkám kulturní krajiny České republiky. Samice (bachyně) prasat divokých pohlavně dospívají v 8. až 10. měsíci života, samci přibližně ve věku 2 let. Samice je březí přibližně 4 měsíce a k vrhu mláďat dochází obvykle v období od března do května, přičemž počet mláďat ve vrhu se pohybuje od 3 do 12 [2].

Vlci jsou příkladem živočišného druhu, který se po úplném vyhubení na přelomu 19. a 20. století postupně vrací na území Česka. Příslušníci druhu jsou převážně monogamní, tj. tvoří trvalé páry, které spolu zůstávají až do smrti jednoho z partnerů. Samice zabřezávají ve volné přírodě obvykle po dosažení věku dvou let a mají dále jeden vrh do roka. Takto produktivní mohou být až do smrti. Březost samic, které trvá 62–75 dní, je obvykle ukončena vrhem 5–6 vlčat [3].

Předmětem článku je vytvoření jednoduchých matematických modelů reprodukčního potenciálu a jejich porovnání s modelem exponenciálního růstu, který je popisován v literatuře. Přestože je problematika populační dynamiky a její modelování obvykle úzce svázaná s použitím vyšší matematiky (např. diferenciálních rovnic), v článku se zaměříme pouze na takové oblasti, které lze matematicky popsat způsoby dostupnými středoškolským studentům (geometrické posloupnosti, logaritmy).

Modely

Při vytváření jednotlivých modelů použijeme následující parametry:

- *počet a poměr jedinců* ve vrhu,
- *počet generací* v průběhu roku či sledovaném období,
- *koeficient úbytku* v průběhu roku či sledovaném období.

Použité parametry modelů, které vychází z etologie jednotlivých druhů, budeme uvažovat jako průměrné hodnoty, které lze podle potřeby měnit. Do reprodukce budou vstupovat všechny páření schopné (dospělé) samice, přičemž délka březosti či délka období mezi dvěma reprodukčními cykly bude vyjádřena výše zmíněným počtem generací.

Pevně určený poměr pohlaví

V prvním případě použijeme pro všechny tři druhy stejný počet i poměr jedinců ve vrhu, rozdíl bude představovat pouze počet generací za rok (tabulka 1). Postupy zde naznačené dále využijeme pro zobecnění výpočtu v další části článku.

	Počet jedinců ve vrhu	Poměr pohlaví (σ : φ) ve vrhu	Počet generací za rok
hraboš polní	5	2 : 3	5
prase divoké	5	2 : 3	1
vlk obecný	5	2 : 3	0,5

Tabulka 1 Parametry použité pro sestavení modelu reprodukčního potenciálu pro pevně určený poměr pohlaví

Generace	Samice		Samci		Celkem
	nově narozené	celkem	nově narození	celkem	
1.	3	3	2	2	5
2.	12	15	8	10	25
3.	48	63	32	42	105
4.	192	255	128	170	425
5.	768	1023	512	682	1705

Tabulka 2 Počty jedinců podle pohlaví a celkem podle parametrů uvedených v tabulce 1

V tabulce 2 jsou zaznamenány počty jedinců podle pohlaví i celkem tvořící potomstvo jedné samice (0. generace). Z údajů v tabulce uvedených snadno zjistíme, že pro zvolený počet a poměr pohlaví potomků jedné samice v dané generaci roste počet jedinců samičího pohlaví tempem, které

odpoví trojnásobku počtu samic (včetně samice z 0. generace) v předchozí generaci.

Celkový počet potomků samičího pohlaví po n generacích vyjadřuje vztah

$$P_{\text{samice}} = 4^n - 1, n \in \mathbb{N}. \quad (1)$$

Při rozboru tempa růstu počtu jedinců samčího pohlaví musíme vzít v úvahu závislost počtu nově narozených samců v n -té generaci na počtu samic schopných reprodukce, což jsou v našem modelu všechny samice v $(n - 1)$ generaci. Počet nově narozených samců v n -té generaci je tedy dvojnásobkem počtu samic (včetně samice z 0. generace) v $(n - 1)$ generaci

$$2 \cdot 4^{n-1}, n \in \mathbb{N}.$$

Při stanovení celkového počtu jedinců samčího pohlaví po n generacích uvážíme, že řazeno po obdobích, tvoří počty jedinců geometrickou posloupnost 2, 8, 32, 128, 512, \dots , jejichž součet pro prvních n členů vyjadřuje vztah

$$P_{\text{samci}} = a_1 \frac{q^n - 1}{q - 1} = 2 \cdot \frac{4^n - 1}{4 - 1} = 2 \cdot \frac{4^n - 1}{3}. \quad (2)$$

Celkový počet jedinců obou pohlaví po n generacích (*maximální reprodukční potenciál*) je součtem výrazů z rovnic (1) a (2)

$$P_{\text{celkem}} = P_{\text{samice}} + P_{\text{samci}} = 4^n - 1 + 2 \cdot \frac{4^n - 1}{3} = \frac{5 \cdot 4^n - 5}{3}. \quad (3)$$

Pokud zvolíme jako příklad počet jedinců na konci druhého roku, pak podle údajů v tabulce 1 a vzorce (3) by teoretický *maximální reprodukční potenciál* jedné samice činil v případě:

- hraboše celkem 1 747 625 jedinců (10 generací),
- prasete celkem 25 jedinců (2 generace),
- vlka celkem 5 jedinců (1 generace).

Proměnlivý poměr pohlaví

V předchozí části byl počet a poměr nově narozených jedinců pevně určen hodnotami uvedenými v tabulce 1. V této části ukážeme, že použitý rozbor není nutné provádět *ad hoc* pro každý jednotlivě zvolený model počtu a poměru pohlaví jedinců. Naopak, pokusíme se výpočet v maximální míře zobecnit a zredukovat.



Obr. 1 Počet jedinců po n generacích podle rovnic (1), (2) a (3)

Počet jedinců ve vrhu	Poměr pohlaví ($\sigma : \varphi$) ve vrhu	Počet generací
p	$(p - p_1) : p_1$	n

Tabulka 3 Parametry použité pro sestavení modelu reprodukčního potenciálu pro proměnlivý poměr pohlaví

Celkový počet potomků samičího pohlaví po n generacích vyjadřuje vztah

$$P_{\text{samice}} = (1 + p_1)^n - 1, \quad n \in \mathbb{N}. \quad (4)$$

Počet samců v n -té generaci je $(p - p_1)$ násobkem počtu samic v $(n - 1)$ generaci

$$(p - p_1)(1 + p_1)^n$$

a tvoří tak geometrickou posloupnost

$$(p - p_1), (p - p_1)(1 + p_1), (p - p_1)(1 + p_1)^2, \dots,$$

kde součet prvních n členů

$$P_{\text{samci}} = (p - p_1) \cdot \frac{(1 + p_1)^n - 1}{p_1}, \quad n \in \mathbb{N}, \quad (5)$$

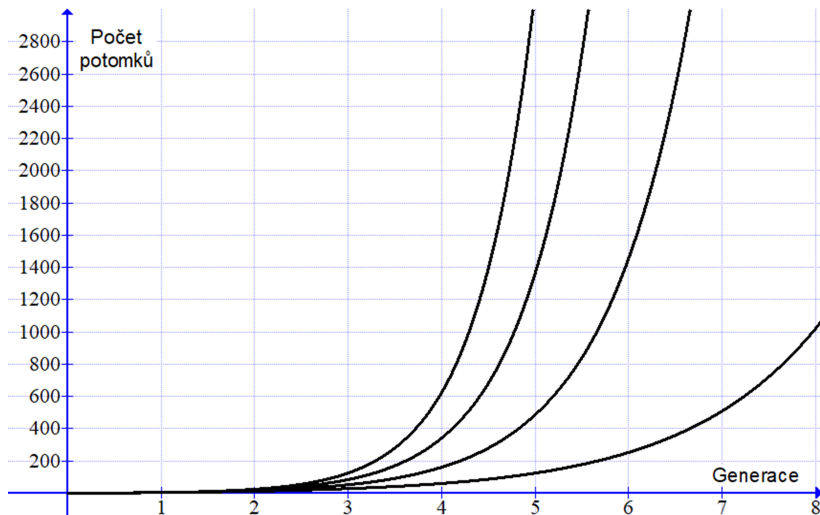
určuje celkový počet samčích potomků po n generacích.

Maximální reprodukční potenciál

Maximální reprodukční potenciál jedné samice po n generacích je součtem výrazů z rovnic (4) a (5)

$$\begin{aligned} P_{\text{celkem}} &= (1 + p_1)^n - 1 + (p - p_1) \cdot \frac{(1 + p_1)^n - 1}{p_1} = \\ &= \frac{p}{p_1} \left((1 + p_1)^n - 1 \right). \quad (6) \end{aligned}$$

Na obr. 2 vidíme model pro konstantní počet potomků ve vrhu, graf ukazuje obraz typický pro neomezený růst.



Obr. 2 Počet jedinců po n generacích podle rovnice (6) pro 4 potomky; první křivka vpravo odpovídá jedné samici ve vrhu, směrem doleva počet samic ve vrhu stoupá po 1

Reprodukční potenciál s úbytkem

Model, který jsme popsali rovnicí (6) má zcela jistě značně daleko ke skutečnému stavu. Dále se tedy pokusíme o jisté přiblížení realitě formou vložení koeficientu, který bude popisovat jednak konstantní (k), jednak poměrný (μ) úbytek jedinců samičího pohlaví. Postupně tak pro počet jedinců samičího pohlaví v jednotlivých generacích platí:

Generace	Počet samic
0.	1
1.	$1 + p_1 - k$
2.	$(1 + p_1)^2 - (1 + p_1)k - k$
3.	$(1 + p_1)^3 - (1 + p_1)^2k - (1 + p_1)k - k$
4.	$(1 + p_1)^4 - (1 + p_1)^3k - (1 + p_1)^2k - (1 + p_1)k - k$
⋮	⋮
n .	$(1 + p_1)^n - k \frac{(1+p_1)^n - 1}{p_1}$

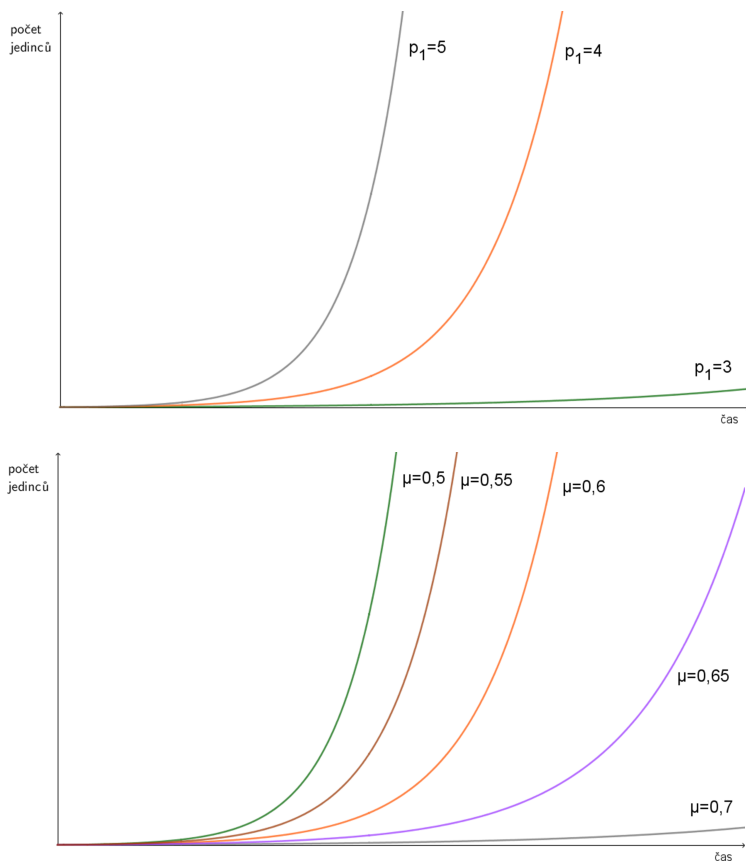
Celkový počet potomků jedné samice samičího pohlaví po n generacích s konstantním úbytkem k vyjadřuje vztah

$$P_{\text{samice}} = \frac{p_1 - k}{p_1} \left((1 + p_1)^n - 1 \right), \quad n \in \mathbb{N}, \quad 0 \leq k \leq p_1. \quad (7)$$

I v případě započítání konstantního úbytku je výsledkem (sice pomalejší, ale přesto) neomezený růst, ve kterém se konstantní úbytek zřetelně projevuje pouze v několika prvních generacích.

V dalším modelu budeme uvažovat míru úbytku μ jako poměrnou část jedinců dané generace, přičemž $0 \leq \mu < 1$. Pro počet jedinců samičího pohlaví v jednotlivých generacích v tomto případě platí:

Generace	Počet samic
0.	1
1.	$1 + p_1 - \mu(1 + p_1) = (1 + p_1)(1 - \mu)$
2.	$(1 + p_1)(1 - \mu)p_1 - \mu \left((1 + p_1)(1 - \mu)p_1 \right) = (1 + p_1)(1 - \mu)^2 p_1$
3.	$\left((1 + p_1)(1 - \mu)^2 p_1 \right) p_1 - \mu \left((1 + p_1)(1 - \mu)^2 p_1 \right) p_1 = (1 + p_1)(1 - \mu)^3 p_1^2$
⋮	⋮
n .	$(1 + p_1)(1 - \mu)^n p_1^{n-1}$



Obr. 3 Modely s úbytkem pro $\mu = 0,6$ (nahore), pro čtyři samice v potomstvu (dole)

Celkový počet potomků jedné samice samičího pohlaví po n generacích s mírou úbytku μ vyjadřuje vztah

$$P_{\text{samice}} = \frac{p_1 + 1}{p_1} \left((1 - \mu)p_1 \right)^n - 1, \quad n \in \mathbb{N}, \quad 0 \leq \mu < 1. \quad (8)$$

Hodnota parametrů μ a p_1 nebude v reálných podmínkách konstantní, nýbrž bude odpovídat řadě faktorů určujících reprodukční úspěch jedinců v jednotlivých generacích. Přijmeme proto vztah popsany rovnicí (8) jako model, který srovnáme s přístupem zmiňovaným v literatuře.

Exponenciální růst

V této sekci se pokusíme srovnat vztah popsaný rovnicí (8) s rovnicemi známými z literatury, které popisují tzv. *exponenciální růst*. Např. Kalas (2001) uvádí pro exponenciální růst rovnici²⁾

$$x(t) = x(0) e^{\lambda t}, \quad (9)$$

která popisuje počet jedinců tvořících populaci v čase t , kde $x(0)$ je počáteční stav populace v čase $t = 0$ a λ je přirozený logaritmus reálného čísla většího než 1 [5]. Přestože rovnice (8) určuje počet potomků jedné samice v n -té generaci a rovnice (9) počet jedinců tvořících populaci v čase t , neměli bychom přehlédnout určité společné rysy obou vztahů. V obou rovnicích nalezneme jak člen (či výraz) určující počáteční stav, tak exponenciální výraz charakterizující růst počtu potomků (popř. populace). Bez podstatné újmy na platnosti bychom tedy mohli v rovnici (8) výraz pro počáteční počet $\frac{p_1+1}{p_1}$ nahradit členem $x(0)$ a výraz $((1-\mu)p_1)^n$ výrazem $e^{\lambda t}$. V případě, že položíme $n = t$, pak

$$((1-\mu)p_1)^t = e^{\lambda t} \Leftrightarrow \lambda = \ln((1-\mu)p_1),$$

kde pro $(1-\mu)p_1 > 1$ mluvíme o *exponenciálním růstu*, pro $0 < (1-\mu)p_1 < 1$ pak o *exponenciálním poklesu*.

Dodejme, že použití Eulerova čísla e v základu exponenciální funkce je ve vztazích odpovídajících rovnicí (9) poměrně běžné (např. v matematické biologii), neboť takto vyjádřený exponenciální růst usnadňuje další související výpočty.³⁾

Přirozeným pokračováním tématu by bylo zvážení vnitrodruhové konkurence vyplývající z omezených zdrojů, která zvyšuje úmrtnost nebo snižuje porodnost. Míru růstu populace bychom volili jako klesající funkci

²⁾Rovnice je označována také jako Malthusův model podle Thomase Malthuse (1766–1834), který růst populace poprvé matematicky modeloval v eseji *An Essay on the Principle of Population* vydané v r. 1798 v Londýně. Malthus sám tvrdil, že velikost zdrojů potravy může růst pouze lineárně (aritmeticky), takže exponenciální (geometrický) růst velikosti populace není udržitelný. Malthusův model dává dobré výsledky pro kratší časové úseky a menší populace, pro větší populace a delší časové úseky směřuje k neomezenému růstu [5].

³⁾Zmiňme např. skutečnost, že hodnota směrnice tečny ke grafu funkce $y = e^x$ v jejím libovolném bodě je rovna hodnotě funkce v daném bodě. Jestliže bude např. $C[c, e^c]$ bod dotyku tečny ke grafu funkce $y = e^x$, pak pro rovnici tečny platí vztah $y = e^c x + e^c(1-c)$, kde e^c je směrnice tečny.

velikosti populace a použitím prostředků vyšší matematiky (diferenciální počet) dospěli k tzv. *logistickému růstu*, což je shora omezená funkce, která se svými hodnotami postupně blíží nosné kapacitě prostředí, ve kterém se populace nachází.

Závěr

Pokud si položíme otázku způsobem naznačeným v předchozích sekcích, pak z matematického pohledu můžeme nabídnout jednoznačnou odpověď, tj. stanovit způsob, jak určit *maximální reprodukční potenciál*. Pohled matematika a biologa na stejný problém však nemusí a v řadě případů patrně ani nebude stejný. V místě, kde nalezením požadovaného vztahu končí práce matematika se biolog začne ptát, do jaké míry je vztah aplikovatelný ve skutečných podmínkách a jak relevantní jsou data, která nabízí. V žádném bodě takových úvah nelze opomenout skutečnost, že jde o *potenciál*, jehož případné využití ovlivňuje řada faktorů, z nichž zmíníme např.

- dostupnost potravy,
- vhodné klimatické podmínky,
- tlak predátorů,
- infekce snižující početnost populace apod.

Jednotlivé živočišné druhy tedy obvykle využijí jen určitou část svého *potenciálu*, který je navíc druhově specifický (srovnejte s výše uvedenými údaji). Ve výrazné míře se reprodukční potenciál uplatní např.

- V prostředí, kde je omezený nebo prakticky nulový tlak predátorů. V českých zemích můžeme zmínit v současnosti vysoké stavy jelení a srnčí zvěře či divokých prasat, kterým chybí přirozený predátor např. vlk nebo medvěd [4].
- V prostředí, kde se změny klimatické podmínky favorizují určitý druh organismů. V ČR došlo v několika posledních letech k masivnímu přemnožení lýkožrouta smrkového decimujícího smrkové porosty zejména ve středních polohách. Přestože příčinou je téměř jistě souhra vícero faktorů (např. velké zastoupení smrku v českých lesích, změna způsobu hospodaření), mezi nejdůležitější patří zejména mírné zimy a teplá a relativně suchá léta.
- V prostředí, kde se pro daný druh objeví volná *nika*, kterou může zaplnit.⁴⁾ Příkladem mohou být situace, kdy na některých ostrovech

⁴⁾ Termínem *nika* se v ekologii označuje souhrn takových podmínek, které umožňují životaschopnou existenci populace určitého druhu.

krysy, zavlečené námořníky či kolonizátory, díky rychlému množení zdecimovaly místní populace ptáků, plazů či obojživelníků. V české krajině se v posledních letech objevují místa s lokálními populacemi vlků, kteří takto zaplňují volnou niku, vyvolávají však současně poměrně bouřlivé debaty mezi ekology a ochránci na jedné straně a myslivci a zemědělci na straně druhé.

Literatura

- [1] https://cs.wikipedia.org/wiki/Hrabo%C5%A1_poln%C3%AD
- [2] https://cs.wikipedia.org/wiki/Prase_divok%C3%A9
- [3] https://cs.wikipedia.org/wiki/Vlk_obecn%C3%BD
- [4] https://cs.wikipedia.org/wiki/Ekologick%C3%A1_nika
- [5] Kalas, J., Pospíšil, Z.: Spojité modely v biologii. Masarykova univerzita, Brno, 2001.

Hodnotiace prostriedky na formatívne hodnotenie vo vyučovaní matematiky

STANISLAV LUKÁČ

Prírodovedecká fakulta UPJŠ, Košice, SLOVENSKO

Snahy o skvalitnenie procesu učenia a zlepšenie učebných výsledkov vedú k hľadaniu a využívaniu rôznych foriem interakcií a dialógu medzi učiteľom a žiakom. Dôležitou podmienkou pre skvalitnenie a inováciu matematického vzdelávania je rozvíjanie profesionálnych kompetencií učiteľov matematiky. Medzi významné oblasti profesionálneho rozvoja učiteľa patrí využívanie rôznych stratégií učenia. Východiskom pre plánovanie a realizáciu výučby je identifikácia kritických miest vo vzdelávacom obsahu, získavanie informácií o učebných výsledkoch žiakov. Pre učiteľa to znamená snažiť sa preniknúť do myslenia žiakov, odhaľovať zdroje a príčiny neporozumenia a žiacke miskoncepce [1].