

STŘEDOŠKOLSKÁ ODBORNÁ ČINNOST

URČOVÁNÍ VELIKOSTÍ UZAVŘENÝCH POPULACÍ (OD TEORIE K PRAXI)

Jiří Hadrava

Praha 2010

STŘEDOŠKOLSKÁ ODBORNÁ ČINNOST

Obor SOČ: 04 – Biologie

Určování velikostí uzavřených populací
(Od teorie k praxi)

Estimating the Closed-Populations Sizes
(From Theory to Practice)

Autor: Jiří Hadrava

Škola: Malostranské gymnázium
Josefská 7, Praha 1

Konzultanti: Mgr. David Boukal, PhD

Praha 2010

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval samostatně, použil jsem pouze literaturu a software citovaný v práci a uvedený v příloženém seznamu.

V Praze dne 18. března 2010

podpis:

Poděkování

Děkuji panu Mgr. Davidu Boukalovi, PhD, za obětavou pomoc a mnoho podnětných nápadů ke zpracování. Dále děkuji Bc. Janu Klečkovi za poskytnutí některých materiálů k práci, panu Mgr. Martinu Fikáčkovi za dlouhé hodiny strávené výukou determinace vodního hmyzu a za poskytnuté determinační klíče, panu Mgr. Jiřímu Hájkovi, PhD, za výuku určování potápníků a za poskytnuté materiály, panu Mgr. Petru Janšovi za poskytnutí binokulární lupy, Tomáši Frýdovi a Janu Hadravovi za rady při programování, velký dík patří také Petru Hadravovi za pomoc s matematickým aparátem v kapitole *Zobecnění odhadů velikosti populace*. V neposlední řadě děkuji též Míšovi Mikátovi a Bc. Zdeňku Janovskému za poskytnutí množství užitečných rad. Binokulární lupu s fotoaparátem ke zhotovení ilustračních fotografií mi poskytl Bc. Stanislav Vosolsobě.

Anotace

Cílem této práce je vypracovat co nejpřesnější statistickou metodu určování velikostí uzavřených populací a s její pomocí stanovit velikost populace vodních bezobratlých. Pro odhadování počtu jedinců v uzavřené populaci za pomoci metodiky zpětných odchytů můžeme použít několik různých statistických metod. Tyto metody jsem testoval na počítačem simulovaných datech a následně jsem se jimi pokusil spočítat abundanci potápníků *Dytiscus marginalis* v jihočeském rybníku Vizír.

Výsledky ukazují, že některé metody odhadů velikosti populace jsou přesnější než jiné, některé dokonce abundanci systematicky nadhodnocují. Konfidenční interval těchto odhadů je zbytečně široký. Populace potápníků *Dytiscus marginalis* v rybníku Vizír čítá pravděpodobně okolo 1000 dospělých jedinců.

Klíčová slova:

abundance, detekční pravděpodobnost, otevřená populace, uzavřená populace, zpětné odchyty, Lincolnův-Petersonův vzorec, vzorec Schnabelové

Annotation

The aim of this work is to elaborate the statistical method for estimating the abundance of freshwater invertebrates in a given habitat. For estimating number of animals in a closed population from capture-recapture experiment, we can use several different statistic methods. I tested them on data simulated by computer and then I tried to estimate abundance of *Dytiscus marginalis* in Vizír pond (southern Bohemia).

The results indicate, that some of these methods for estimating the abundance are more particular than others. Even some of them systematically overestimate the abundance. Confidence interval of estimations is too large. There is probably about 1000 adults of *Dytiscus marginalis* in Vizír pond.

Key words:

abundance, probability of detection, open-population, closed-population, capture-recapture, Lincoln-Peterson index, Schnabel index

OBSAH

1 Úvod	8
1.1 Velikost populace teoreticky	8
1.2 <i>Dytiscus marginalis</i> v rybníku Vizír	9
1.2.1 O lokalitě	9
1.2.2 Vodní hmyz ve Vizíru	10
1.3 Relativní velikost populace	10
2 Metodika	11
2.1 Používané odhady velikosti populace z dat zpětných odchyť	11
2.1.1 Zpětné odchyty a Lincolnův-Petersonův vzorec	11
2.1.2 Vícekolové experimenty	11
2.1.3 Vzorec Schnabelové	12
2.2 Nové vzorce pro odhad velikosti populace	13
2.2.1 Zobecnění odhadů velikosti populace	13
2.2.2 Nedostatky stávajících vzorců	14
2.2.3 Nové vzorce odhadující velikost uzavřené populace	15
2.3 Testování vzorců	16
2.3.1 O simulovaných datech	16
2.3.2 Shrnutí o testovaných vzorcích	16
2.3.3 Statistické postupy	18
2.4 Metodika zpětných odchyť v praxi	19
2.4.1 <i>Dytiscus marginalis</i>	19
2.5 Rozbor vzorků bez známé detekční pravděpodobnosti	19
2.5.1 O vzorcích	19
2.5.2 Třídění vzorků	19
2.5.3 Čtvrcení vzorků	20
2.5.4 Vyhodnocování výsledků čtvrcených vzorků	20
3 Výsledky	21
3.1 Testování vzorců na simulovaných datech	21
3.1.1 Proměnlivost detekční pravděpodobnosti v čase	21
3.1.2 Vliv proměnlivosti detekční pravděpodobnosti v čase na šířku konfidenčního intervalu dle Schnabelové	23
3.1.3 Počet kol	24
3.1.4 Přesnost vzorců	26
3.1.5 Systematické chyby vzorců	28
3.1.6 Konfidenční interval dle Schnabelové	30
3.1.7 Šířka konfidenčního intervalu dle Schnabelové	31
3.1.8 Sčítání hodnot C_i a C_{i-1}	31
3.2 Výpočet velikosti populace v praxi	33
3.2.1 Výsledky zpětných odchyť <i>Dytiscus marginalis</i>	33
3.2.2 Velikost populace <i>Dytiscus marginalis</i>	34
3.2.3 Prostorové rozmístění <i>Dytiscus marginalis</i>	35
3.2.4 <i>Apodemus flavicollis</i> v Josefově Dole	36

3.2.5 Porovnání počtu samců a samic v obou populacích	36
3.3 Vzorky	37
3.3.1 Správnost odhadů z částí vzorků	37
3.3.2 Přesnost odhadů z částí vzorků	39
4 Diskuse	41
4.1 Simulovaná data	41
4.1.1 Proměnlivost detekční pravděpodobnosti v čase	41
4.1.2 Které vzorce jsou vhodné pro které parametry populace	41
4.1.3 Konfidenční interval dle Schnabelové	41
4.2 Reálná data	42
4.2.1 Pokles počtu chytaných potápníků přes léto	42
4.2.2 Velikost populace <i>Dytiscus marginalis</i>	43
4.2.3 Vliv značení na mortalitu jedinců	44
4.2.4 Další faktory ovlivňující správnost primárních dat	44
5 Závěr	45
6 Použitá literatura	46
7 Přílohy	48
7.1 Soupis všech proměnných	48
7.2 Soupis vzorců	49
7.3 Zdrojový kód programu simulujícího primární data zpětných odchytů	50
7.4 Stručný návod na používání programu simulujícího primární data zpětných odchytů	52
7.5 Zdrojová data grafů	53
7.5.1 Proměnlivost detekční pravděpodobnosti v čase	53
7.5.2 Počet kol	53
7.5.3 Přesnost vzorců a systematické chyby vzorců	54

1 Úvod

1.1 Velikost populace teoreticky

Jedinci jakéhokoli druhu organismů se sdružují do populací, tedy skupin, které jsou prostorově odděleny od ostatních jedinců téhož druhu. Základní informací o populaci je její velikost (početnost, *abundance*), tj. počet jedinců v populaci. Její znalost má široké využití od obecného výzkumu sledovaného organismu přes tvorby teoretických ekologických modelů až po ochranářskou genetiku a praktickou ochranu přírody.

Jak však nejlépe zjistit, kolik jedinců daná populace zahrnuje? V mnoha případech stačí sečíst jejich množství. Takto můžeme postupovat třeba u nepohyblivých rostlin, ne však u naprosté většiny živočišných druhů. U těch můžeme například provést odchyt některých náhodných jedinců z populace. Pokud víme, s jakou pravděpodobností bude určitý jedinec odchycen – tzv. detekční pravděpodobnost p (*probability of detection*), tedy hodnota, která bude u zmíněných rostlin rovna jedné, můžeme celkovou velikost populace N spočítat jako velikost vzorku (počet odchycených jedinců) C (*captured*) dělenou detekční pravděpodobností p ,

$$N = \frac{C}{p} . \quad (1.1)$$

Budeme-li odchyty provádět opakovaně, můžeme detekční pravděpodobnost zjistit statistickými metodami podle poměru jedinců chycených vícekrát ku jedincům chyceným pouze jednou. Velikost populace tedy zjišťujeme pomocí metody zpětných odchytů (*recapture*), kdy odchycené jedince označujeme, a při následujícím odchytu zaznamenáváme jak velikost nového vzorku, tak počet jedinců, kteří jsou v něm již označeni z odchytů předcházejících.

Z takto získaných dat poté můžeme velikost populace spočítat několika různými statistickými metodami. Pokud je sledovaná populace považována za populaci uzavřenou (*closed-population*), tj. jedinci mezi jednotlivými odchty nemigrují, neumírají a ani se nelíhnou, nejčastěji se pro výpočet abundance používají následující dva vzorce:

Lincolnův-Petersonův vzorec

vzorec Schnabelové.

Princip obou těchto vzorců včetně několika jejich modifikací podrobněji vysvětlím v metodice, kde také navrhuji několik dalších vzorců pro výpočet velikosti populace. Dále budu všechny tyto vzorce testovat na počítačem simulovaných datech.

1.2 *Dytiscus marginalis* v rybníku Vizír

Teoretické poznatky o statistických vzorcích se následně pokusím využít pro analyzování reálných dat. Mým cílem na tomto poli bude přispět k pochopení populace potápníků vroubených (*Dytiscus marginalis*) v Třeboňském rybníce jménem Vizír.

1.2.1 O lokalitě

NPR Vizír, vyhlášená v roce 1987, se nachází v Chráněné krajinné oblasti Třeboňsko. Leží necelé tři kilometry na západ od obce Chlum u Třeboně. V blízkosti se nachází mnoho dalších vodních zdrojů (další nejbližší rybník je Nový Kanclíř, který je od Vizíru vzdálen pouhých cca 300 metrů, není s ním však propojen žádným vodním tokem; na stejném toku leží nejbližší rybník jménem Nový Hospodář, ten se nachází ve vzdálenosti asi jednoho kilometru). Nejen díky této své výhodné poloze, ale také díky extenzivnímu chovu ryb, poměrně malé hloubce a rozlehlému litorálnímu pásu hustě porostlému vegetací je Vizír ideálním stanovištěm mnoha vzácných živočichů; jmenujme například obojživelníky blatnici skvrnitou (*Pelobates fuscus*), skokana ostronosého (*Rana arvalis*) či skokana krátkonohého (*Rana lessonae*).

Tento ekosystém také zahrnuje mnoho vzácných druhů rostlin: např. rosnatka prostřední (*Drosera intermedia*), rosnatka okrouhlostá (*Drosera rotundifolia*), bublinatka bledožlutá (*Utricularia ochroleuca*), klikva bahenní (*Oxycoccus palustris*), či leknín bělostný (*Nymphaea candida*). Členité a vegetací hustě zarostlé břehy rybníka jsou navíc místy zrašelinělé, a nabízejí tak ideální podmínky pro život nejrůznějším druhům vodního hmyzu.



Obrázek č. 1: Vegetace v litorálním pásu rybníku Vizír. Foto J. Hadrava

1.2.2 Vodní hmyz ve Vizíru

Z ploštic se v rybníku Vizír vyskytují klešťanky rodů *Sigara* a *Corixa*, znakoplavky rodu *Notonecta*, jehlnka válcovitá (*Ranatra linearis*), bodule obecná (*Ilyocoris cimicoides*) a bruslařka rybničná (*Aquarius paludum*), či také bruslařky rodu *Limnoporos*.

Tento rybník je nejzajímavější z hlediska brouků (*Coleoptera*). Lze zde najít vírníky (např. *Gyrinus substriatus*) či čluníky (např. *Noterus crassicornis*), dominují tu však brouci potápníkovití (*Dytiscidae*). V obzvláště velkých počtech Vizír obývají potápníci *Graphoderus cinereus* a *Acilius canaliculatus*, vyskytují se tu však také potápníci jako příkopník rýhovaný (*Acilius sulcatus*) či kriticky ohrožený druh *Graphoderus bilineatus*, chráněný dokonce celoevropským ochranným projektem Natura 2000. Žije zde i řada dalších velkých potápníků, např. *Cybister lateralimarginalis*, *Dytiscus circumcinctus*, *Dytiscus circumflexus*, *Graphoderus austriacus*, *Hydaticus transversalis*, *Hydaticus continentalis*, *Hydaticus seminiger*, *Hydaticus aruspex*, *Ilybius ater*, *Ilybius fenestratus*, *Colymbetes fuscus*, *Rhantus exsoletus* a *Rhantus suturalis*.

Já se vaak v této práci budu zabývat pouze jedním z potápníků, potápníkem vroubeným (*Dytiscus marginalis*). Z dat zpětných odchytů se pokusím co nejlépe zjistit velikost jeho populace.

1.3 Relativní velikost populace

Absolutní velikost populace N , kterou jsem se nyní zabýval, je nepochybně nepostradatelnou informací pro mnoho různých prací. V případě příliš malých živočichů, které je z technického hlediska prakticky nemožné značit, však mnohdy známe pouze velikost odchyceného vzorku C , nikoli však detekční pravděpodobnost p . Ani tento údaj však nemusí být nicneříkající, pokud totiž zvolíme správnou metodu odběru vzorku, můžeme říct, že detekční pravděpodobnost p je konstantní pro všechny naše odběry a zároveň je totožná pro živočichy všech druhů ve vzorku obsažených. Za pomoci těchto informací samozřejmě nemůžeme zjistit, jaké absolutní množství jedinců populace čítá, vidíme však relativní poměry mezi početnostmi jednotlivých druhů, a pokud vzorky z téhož místa odebíráme dlouhodoběji, můžeme také říci, je-li daná populace na té které lokalitě stabilně, či jestli se tam vyskytuje jen sezónně, a můžeme dokonce sledovat vývoj její velikosti v čase.

Ale i tato metoda sledování populací má několik nedostatků. Musíme předpokládat, že živočiši všech druhů jsou po celé tůni rovnoměrně rozprostřeni a neshlukují se do žádných hejn a ani se hromadně nepřemisťují podle vnějších vlivů jako je počasí, denní doba či místa výskytu potravy a predátorů. Rozmístění bezobratlých živočichů ve vodních plochách však rovnoměrné není, hmyz se raději zdržuje v zátokách při pobřeží, kde není tak snadno ulovitelný rybími predátory držícími se zpravidla v hlubších místech tůně. Litorální pás vodní plochy také bezobratlým poskytuje bezpečí před rybami, rozmanitější nabídku potravy a profil dna u pobřeží jim umožňuje lepší možnosti úkrytů.

Mým dalším úkolem tedy bude zjistit, co lze z takovýchto vzorků vyčíst, a jak s nimi vlastně máme nakládat, aby neztrácely svou výpovědní hodnotu. Pokusím se tedy optimalizovat způsob jejich rozebírání, aby přitom nedocházelo ke ztrátě jejich informační hodnoty.

2 Metodika

2.1 Používané odhady velikosti populace z dat zpětných odchyť

2.1.1 Zpětné odchyty a Lincolnův-Petersonův vzorec

V úvodu jsem již zmínil, že pokud známe velikost vzorku odchytených jedinců C a pravděpodobnost odchyty jednoho jedince p , velikost populace N vyjadřuje vztah

$$N = \frac{C}{p} . \quad (2.1)$$

Hodnotu detekční pravděpodobnosti p však neznáme, velikost populace zjišťujeme metodou zpětných odchyť, kdy se odchyť C_1 jedinců z jedné populace, jejíž velikost chceme zjistit. Každého z odchytených jedinců označíme a poté vypustíme zpět. Při dalším opakování odchyty na témže místě zaznamenáváme kromě celkového počtu chycených jedinců také počet jedinců označených z minulého odchyty. Pro zjednodušení budu nadále jednotlivé odchyty nazývat jednotlivými koly. Máme tedy ve hře tři známé veličiny – počet chycených a označených jedinců v prvním kole (C_1 , dále však budu používat M (*marked*) jako obecně počet kdykoli dříve označených jedinců), počet odchytených jedinců v druhém kole (C_2) a počet jedinců, kteří byli chyceni v obou kolech. To jsou tak zvané zpětně odchytení jedinci; jejich počet označíme písmenem R (*recaptured*). Zcela intuitivně se nyní nabízí myšlenka, že poměr počtu označených jedinců v celé populaci ku celkové velikosti populace by se měl rovnat poměru počtu označených jedinců nalezených ve vzorku C_2 ku velikosti celého tohoto vzorku, tj.

$$\frac{R}{C_2} = \frac{M}{N} . \quad (2.2)$$

Jedinou neznámou z celé této rovnice je ona hledaná velikost populace N . Můžeme ji tedy z tohoto vztahu vyjádřit, čímž dospějeme k tak zvanému Lincolnovu-Petersonovu vzorci (BENEŠ, KONVIČKA 2002),

$$N = \frac{M \cdot C_2}{R} . \quad (2.3)$$

Tento vztah by měl platit statisticky při dostatečně velkém procentu pochytených jedinců. Znamená také, že hodnotu dosud neznámé detekční pravděpodobnosti p předpokládáme rovnou poměru R ku M . Pokud však čísla R a M , která ze své definice musejí být celá, budou příliš malá, pak jejich poměr číslu p přesně odpovídat nemůže.

2.1.2 Vícekolové experimenty

Problém tkví v tom, že populace bývají příliš velké a detekční pravděpodobnosti příliš malé na získání signifikantního vzorku z celé populace v jednom kole. Proto je nutné Lincolnův-Petersonův vzorec rozšířit, aby umožňoval odhadovat velikost populace i při odchytech více než dvoukolových.

Předpokládejme, že počet jedinců označených před i -tým kolem je roven M_i . Budeme-li ve

všech kolech označovat před vypuštěním všechny odchytené jedince, pak

$$M_i = \sum_{j=1}^{i-1} (C_j - R_j), \quad (2.4)$$

kde C_j je počet odchytených jedinců a R_j počet opětovně odchytených jedinců v j -tém kole.

Lincolnův-Petersonův vzorec by měl platit pro každé kolo, můžeme jej tedy obecně zapsat jako

$$N = \frac{M_i \cdot C_i}{R_i}. \quad (2.5)$$

V důsledku náhodných vlivů však může pokaždé vyjít poněkud odlišná hodnota N , ale po více kolech již budeme moci N odhadnout přesněji. První možností tedy je pokoušet se provést co nejvíce kol a označit tak v nich co největší procento populace. Její velikosti pak spočítáme až po posledním kole, a to obyčejným Lincolnovým-Petersonovým vzorcem tak, jak jsem jej obecně zapsal pro i -té kolo (2.5). Tím vyřešíme problém způsobený relativně malou velikostí našich vzorků ku velikosti celé populace, většinou se však stává, že i absolutní velikost našich vzorků je příliš malá, a tak je procento zpětně odchytených jedinců v nich zatíženo velkou statistickou chybou.

První možností rozšíření Lincolnova-Petersonova vzorce pro vícekolový odchyt je možnost spočítat po k kolech N jako aritmetický průměr výsledků ze všech jednotlivých kol druhým kolem počínaje a k -tým konče. Zapsáno jedním vzorcem, můžeme tento postup vyjádřit následovně:

$$N = \frac{\sum_{i=2}^k \left(\frac{M_i \cdot C_i}{R_i} \right)}{k-1}. \quad (2.6)$$

2.1.3 Vzorec Schnabelové

Dalším možným rozšířením Lincolnova-Petersonova vzorce pro mnohokolový odchyt je vzorec Schnabelové (SCHNABEL 1938). Zoe Emily Schnabelová z University ve Wisconsinu odvodila prostřednictvím kombinatoriky vzorec, kterým na základě zpětných odchyť počítala počet ryb žijících v určitém rybníku. Přestože ke svému výslednému vzorci dospěla dosti odlišným způsobem, než kterým vznikl Lincolnův-Petersonův vzorec, výsledný výpočet se velmi podobá těm, které jsem dosud popisoval.

Schnabelová vycházela ze stanovení pravděpodobnosti, že v i -tém kole bude z C_i jedinců právě R_i již dříve označených, pokud právě M_i jedinců z celé populace již označení nese. Tuto pravděpodobnost Q_i lze pro i -té kolo vyjádřit rovnicí

$$Q_i = \left(\frac{C_i!}{R_i! \cdot (C_i - R_i)!} \right) \cdot \left(\frac{M_i}{N} \right)^{R_i} \cdot \left(1 - \frac{M_i}{N} \right)^{C_i - R_i}. \quad (2.7)$$

Celková pravděpodobnost Q , že v každém kole nalezneme hodnoty C_i , R_i a M_i , bude

$$Q = \prod_{i=1}^k Q_i, \quad (2.8)$$

kde k je celkový počet kol. Nejvyšší pravděpodobnost $Q(N)$ bude pro N , v němž je derivace podle N rovna nule. Dalším výpočtem (při zjednodušujícím předpokladu, že rovnice (2.2) platí pro každé i) nalezneme pro N vzorec, který udává, že počet jedinců v populaci je možné vyjádřit jako

$$N = \frac{\sum_{i=2}^k (C_i \cdot M_i)}{\sum_{i=2}^k R_i} . \quad (2.9)$$

Pro odhad přesnosti výpočtu tímto vzorcem lze také dopočítat konfidenční intervaly (HORDOVÁ 1981), v nichž by se měla skutečná velikost populace nacházet s pravděpodobností 95 %. Nejnižší hodnotu tohoto intervalu zjistíme tak, že ke jmenovateli vzorce Schnabelové přičteme dvě odmocniny ze sumy C_i . Pro spočítání horní meze konfidenčního intervalu tutéž hodnotu od jmenovatele naopak odečteme.

2.2 Nové vzorce pro odhad velikosti populace

2.2.1 Zobecnění odhadů velikosti populace

Nyní se pokusím možnosti rozšiřování Lincolnova-Petersonova vzorce ještě více zobecnit. Z každého kola známe vždy dvě hodnoty: velikost vzorku C a počet zpětně odchycených jedinců R . Obě tyto hodnoty můžeme vyjádřit ze vztahů vysvětlených již v předcházejících kapitolách. Víme o nich tedy následující:

$$C_i = N \cdot p \quad \text{a} \quad R_i = \frac{C_i \cdot M_i}{N} . \quad (2.10)$$

V ideálním případě by měly být oba tyto vztahy splněny. V reálných situacích tomu tak však vůbec být nemusí, proto bychom měli odchylky levé od pravé strany těchto rovnic alespoň minimalizovat. K tomu využijeme metodu minimalizace sumy čtverců odchylek S . Takto tedy vypadá rovnice pro S :

$$S = \sum_{i=1}^k W_i \cdot (N \cdot p - C_i)^2 + \sum_{i=2}^k w_i \cdot \left(\frac{C_i \cdot M_i}{N} - R_i \right)^2 . \quad (2.11)$$

W_i je váha, kterou dáme snaze minimalizovat odchylku velikosti vzorku C od součinu velikosti populace N s detekční pravděpodobností p , w_i je naopak váha, kterou přiřadíme snaze minimalizovat odchylky od Lincolnova-Petersonova vzorce v jednotlivých kolech (2.10). Aby S bylo co nejmenší, měla by být derivace pravé strany této rovnice podle všech neznámých rovna nule. Derivací podle p dostaneme podmínku

$$0 = \frac{\delta S}{\delta p} = 2 N \cdot \sum_{i=1}^k W_i \cdot (N \cdot p - C_i) . \quad (2.12)$$

Pravděpodobnost odchyty p tedy můžeme vyjádřit jako:

$$p = \frac{\sum_{i=1}^k W_i \cdot C_i}{N \cdot \sum_{i=1}^k W_i} \quad (2.13)$$

Nyní nás však zajímá především hodnota abundance N , derivaci podle N celé rovnice (2.11) pro S tedy položíme rovnou nule:

$$0 = \frac{\delta S}{\delta N} = 2p \cdot \sum_{i=1}^k W_i \cdot (Np - C_i) + 2N^{-2} \cdot \sum_{i=2}^k w_i \cdot C_i \cdot M_i \cdot \left(R_i - \frac{C_i \cdot M_i}{N} \right) \quad (2.14)$$

Vzhledem k tomu, že první suma ve (2.14) je nulová, zjistíme tím obecnou rovnici popisující velikost populace:

$$N = \frac{\sum_{i=2}^k w_i \cdot C_i^2 \cdot M_i^2}{\sum_{i=2}^k w_i \cdot C_i \cdot M_i \cdot R_i} \quad (2.15)$$

Vidíme tedy, že Lincolnuv-Petersonův vzorec (2.5) je vlastně speciálním případem tohoto vzorce (2.15) pro $k = 2$. Právě pokud $k = 2$, nehraje žádnou roli váha w , kterou ve vícekolových měřeních musíme stanovit. Rozšíření Lincolnova-Petersonova vzorce počítáním jeho aritmetických průměrů (2.6) je případem, kdy za váhu w_i považujeme hodnotu

$$\frac{1}{M_i \cdot C_i \cdot R_i},$$

vzorec Schnabelové (2.9) zase říká, že by w_i mělo být rovno

$$\frac{1}{M_i \cdot C_i}.$$

2.2.2 Nedostatky stávajících vzorců

Jak v případě Lincolnova-Petersonova vzorce, tak v případě vzorce Schnabelové tedy dochází k nadhodnocování kol, v nichž bylo chyceno malé množství již označených jedinců. Taková kola nám však dávají menší šanci detekovat signifikantní počet jedinců než kola, v nichž bylo zpětných odchytů více. Tento jev je zvláště patrný u Lincolnova-Petersonova vzorce, u kterého je doveden do takového extrému, že počet zpětných odchytů R_i je přímo ve jmenovateli váhy w_i . Nadhodnocení neúspěšných lovů tu je tedy dokonce takové, že v kolech, v nichž nenalezneme ani jediného již označeného jedince, dojde k dělení nulou, w se tedy pro dané kolo bude blížit nekonečnu, a dojde tak k obrovskému nadhodnocení dat získaných právě z toho kola, v němž nulové R říká i to, že abundance bude extrémně vysoká. Nastane-li tento jev, odhady velikosti populace Lincolnovým-Petersonovým vzorcem se skutečnosti nepřiblíží ani po mnoha úspěšných kolech (viz kapitola *Počet kol*).

Někdy se tento nedostatek řeší tím, že se při menším množství zpětných odchyť ke každému z čísel C_i , M_i i R_i přičítá konstanta 1, která se následně odečte od výsledného N . Tím se sice lze na oko zbavit onoho „zakázaného“ dělení nulou, ale jak dále ukážu, správnosti odhadu to příliš nedodá.

Za lepší řešení považuji pro kolo, v němž bylo $R_i = 0$, sčítat C_i a R_i s C_{i-1} a R_{i-1} . Abych však toto sečtení mohl provést, musí se vzorec umět vyrovnat s odlišnou hodnotou p v různých kolech. To je však požadavek, který by měl vzorec splňovat v každém případě. Detekční pravděpodobnost rozhodně závisí také na proměnlivých faktorech prostředí, jakými je třeba počasí. Právě vyrovnání se s proměnlivým p je důvodem, proč by měla být méně úspěšná kola nadhodnocena, součin $M_i \cdot C_i$ tedy svůj význam ve jmenovateli hodnoty w má.

2.2.3. Nové vzorce odhadující velikost uzavřené populace

Zkusím nyní také přidat ještě několik dalších vzorců, které budou váze w_i přiřkládat různé jiné hodnoty. Zaprvé přidám vzorec ponechávající váhu w konstantní, a to rovnou 1, budu tedy předpokládat stejnou váhu všech kol, bez ohledu na jejich úspěšnost,

$$N = \frac{\sum_{i=2}^k C_i^2 \cdot M_i^2}{\sum_{i=2}^k C_i \cdot M_i \cdot R_i} \quad (2.16)$$

Zajímavé by však bylo také naopak přiřkládat větší váhu kolům, v nichž se podařilo odchyťit více označených jedinců. Podobně jako tomu je u vzorce Schnabelové či u průměrování Lincolnova-Petersonova vzorce, vložím do jmenovatele váhy w_i součin $M_i \cdot C_i$. Tuto odchylku ve prospěch neúspěšných kol však vyrovnám vložím R_i do čitatele. Dosadím tedy za w_i hodnotu

$$\frac{R_i}{M_i \cdot C_i},$$

čímž dostanu vzorec

$$N = \frac{\sum_{i=2}^k C_i \cdot M_i \cdot R_i}{\sum_{i=2}^k R_i^2} \quad (2.17)$$

Nadhodnocení kol s velkým počtem zpětných odchyť v malém vzorku při malém počtu označených jedinců sice může znamenat, že bereme v potaz hlavně situace, v nichž máme celou populaci dobře proznačenou a znovu pochytanou, stejně tak může naše odhady rozhodit ve chvíli, kdy v důsledku technicky chybné metodiky odchyťu lovíme stále dokola ty samé jedince. Tento problém je však záhodno eliminovat pro jakýkoli výpočet, žádný z uvedených vzorců se s podobnými systematickými chybami lovu neumí vypořádat. Podrobněji se však této problematice budu věnovat až v diskusi.

2.3 Testování vzorců

2.3.1 O simulovaných datech

Rozhodl jsem se testovat jednotlivé vzorce na simulovaných datech. Pro porovnání odhadů velikosti populace vypočítané jednotlivými statistickými vzorci jsem napsal program v jazyku C++, jeho zdrojový kód je uveden v přílohách. Tento program funguje opačně, než vzorce používané pro odhad velikosti populace, uživatel si v něm sám zvolí velikost populace N a detekční pravděpodobnost p , tedy hodnoty, které se při reálném výzkumu právě snaží zjistit. Program poté provádí jednotlivá kola, a pro každé z nich vypíše počet chycených jedinců C a počet zpětně odchycených jedinců R . Tím generuje simulovaná primární data zpětných odchytů.

Program tedy přesně napodobuje skutečné výsledky, které můžeme dostat z práce v terénu, pokud používáme pasti schopné polapit neomezený počet jedinců, a nikoli třeba pasti sklapovací, jimiž se loví drobní savci a které nejsou schopny polapit více jak jednoho jedince za kolo (ANDĚRA, HORÁČEK 2005). Pokud bychom však i takovýchto pastí položili tak velké množství, že žádnému jedinci neumožní potkat plnou past a těžce noci už na žádnou prázdnou nenarazit, pak se nebudou ani data získaná z takovéto práce odlišovat od hodnot, které poskytuje můj program.

Rozdíl však spočívá v tom, že data vygenerovaná programem nám vypovídají o populaci, jejíž velikost N známe zcela přesně, a proto můžeme N vypočítané jednotlivými vzorci se skutečným N srovnávat. Právě na těchto datech můžeme ideálně testovat přesnost jednotlivých statistických vzorců jak v závislosti na počtu kol k , tak na detekční pravděpodobnosti p a na velikosti populace N .

Do mého programu lze místo konkrétní hodnoty detekční pravděpodobnosti zadat interval, z něhož bude p v každém kole vždy znovu náhodně vybráno. Program vybírá ze zadaného intervalu hodnotu zcela náhodně, každá z hodnot intervalu má stejnou šanci být pro dané kolo vybrána. To sice příliš neodpovídá skutečnosti, kde se kvůli efektu zdi (náhodně kolísající p může ze svých nízkých hodnot růst více než klesat) rozložení těchto dat chová obvykle pozitivně šikmě. V reálu tedy máme úspěšnost většiny kol podprůměrnou, vyrovnávají to pak vzácná, avšak velmi úspěšná kola. Modus p (či jemu přímo úměrný i modus C) tedy bývá menší než průměr p (či průměr C). Můj program generuje takové hodnoty p , že jejich modus může ležet kdekoli na celém zvoleném intervalu a jejich průměr pak leží přibližně uprostřed onoho intervalu. Tato různost simulovaných a reálných dat však není žádným závažným nedostatkem v případě, že si ji jsme vědomi a se získanými daty podle toho nakládáme.

Návod na používání mého programu lze nalézt v přílohách.

2.3.2 Shrnutí o testovaných vzorcích

V krátkosti tedy z důvodu lepší přehlednosti ještě jednou připomenu, které všechny vzorce budu srovnávat. Zprv je to Lincolnův-Petersonův vzorec

$$N = \frac{M_i \cdot C_i}{R_i} \text{ (pracovně jej budu nazývat LP),}$$

a jeho modifikace, která má bránit neúspěšným kolům v nadhodnocování odhadů

$$N = \frac{(M_i + 1) \cdot (C_i + 1)}{(R_i + 1)} - 1 \text{ (pracovně ji budu nazývat LP+1).}$$

Aby nedocházelo k velkým odchylkám po kole s neobvyklými hodnotami, můžeme ze všech $k - 1$ výsledků obou těchto vzorců spočítat aritmetický průměr

$$N = \frac{\sum_{i=2}^k \left(\frac{M_i \cdot C_i}{R_i} \right)}{k-1} \quad (\text{pracovně jej budu nazývat pLP})$$

a

$$N = \frac{\sum_{i=2}^k \left(\frac{(M_i + 1) \cdot (C_i + 1)}{(R_i + 1)} - 1 \right)}{k-1} \quad (\text{pracovně jej budu nazývat pLP+1}).$$

Dalším vzorcem, pro uzavřené populace asi nejpoužívanějším, je vzorec Schnabelové

$$N = \frac{\sum_{i=2}^k (C_i \cdot M_i)}{\sum_{i=2}^k R_i} \quad (\text{pracovně jej budu nazývat S}),$$

který lze obdobným způsobem modifikovat na

$$N = \frac{\sum_{i=2}^k ((C_i + 1) \cdot (M_i + 1))}{\sum_{i=2}^k (R_i + 1)} - (k - 1) \quad (\text{pracovně jej budu nazývat S+1}).$$

Pro vzorec Schnabelové také známe konfidenční interval, v němž se má skutečné N nalézat s pravděpodobností 95%. Dolní limit tohoto intervalu je

$$N = \frac{\sum_{i=2}^k (C_i \cdot M_i)}{\sum_{i=2}^k R_i + 2 \sqrt{\sum_{i=2}^k C_i}} \quad (\text{pracovně jej budu nazývat } S_{\min})$$

a horní limit je

$$N = \frac{\sum_{i=2}^k (C_i \cdot M_i)}{\sum_{i=2}^k R_i - 2 \sqrt{\sum_{i=2}^k C_i}} \quad (\text{pracovně jej budu nazývat } S_{\max}).$$

A pak tu máme ještě dva nové vzorce, jeden, který dává všem kolům stejnou váhu

$$N = \frac{\sum_{i=2}^k C_i^2 \cdot M_i^2}{\sum_{i=2}^k C_i \cdot M_i \cdot R_i} \quad (\text{pracovně jej budu nazývat H1})$$

a jeden, který nadhodnocuje kola s velkým počtem zpětných odchyť

$$N = \frac{\sum_{i=2}^k C_i \cdot M_i \cdot R_i}{\sum_{i=2}^k R_i^2} \quad (\text{pracovně jej budu nazývat H2}).$$

Všechny tyto testované vzorce jsou ještě sepsány v tabulce v přílohách.

2.3.3 Statistické postupy

Při generování jakýchkoli primárních dat svým programem jsem vždy nechal každý experiment předpokládající nějaké konkrétní N a p proběhnout vždy stokrát nezávisle. Všechna data jsem pak zadal všem vzorcům (v Open Office Calc). Tím jsem pro každé kolo dostal sto odhadů každého vzorce. Pro každé kolo zvlášť jsem následně z celé stovky pokusů vypočítal rozptyl a směrodatnou odchylku odečtením od skutečné velikosti populace. Směrodatnou odchylku jsem následně vydělil velikostí populace, tím jsem dostal tzv. variační koeficient, který vyjadřuje průměrnou procentuální odchylku odhadu od skutečnosti.

Takto získané body jsou zakresleny do grafů (viz výsledky) a proloženy regresní plochou metodou nejmenší sumy čtverců odchylek. Vzhledem k tomu, že z takto vzniklých grafů nelze vždy vyčíst přesné hodnoty jednotlivých bodů, vložil jsem jejich surová data do příloh.

2.4 Metodika zpětných odchytů v praxi

2.4.1 *Dytiscus marginalis*

Velké potápníky, jako je právě *Dytiscus marginalis*, lze dobře chytat do pastí vršového typu, do nichž vodní brouk vpluje postupně se zužujícím otvorem, dokud se nedostane dovnitř síťové klece, ze které již má malou šanci úzký otvor, kterým dovnitř doplul, nalézt. Odchyt těchto brouků tedy přesně odpovídá podmínkám, pro které byly konstruovány vzorce a které simuluje můj program. Do každé pasti se může chytout prakticky libovolný počet jedinců, záleží jen na tom, s jakou pravděpodobností se každý jedinec vydá za návnadou, kterou v tomto případě tvořila syrové drůbeží játra. Značky umístěné na krovky velkých potápníků (malé ústřížky tenké plastové fólie přilepené vteřinovým lepidlem) vydrží zřejmě přinejmenším několik měsíců aniž by přitom omezovaly pohyb svého nositele. Navíc je na ně možné zapsat individuální kód, podle kterého lze zpětně odchyceného jedince identifikovat a zjistit tak, kdy a kde byl dříve chycen.

Capture-recapture experiment ve Vizíru probíhal v deseti kolech, od 14. 4. 2009 do 1. 10. 2009 pod vedením Davida Boukala a Václava Křivana, jednoho z odběrů v terénu jsem se zúčastnil i já. Hlavním cílem projektu je mapovat výskyt, migrační tendence a populační dynamiku velkých potápníků ve Vizíru, zejména pak vzácného druhu *Graphoderus bilineatus*. Doposud zpracovaná data jsou nejpodrobnější pro potápníka vroubeného (*Dytiscus marginalis*).

2.5 Rozbor vzorků bez známé detekční pravděpodobnosti

2.5.1 O vzorcích

Dále jsem měl k dispozici v lihu naložené vzorky, které odebíral Jan Klečka po dobu několika let z deseti nově zatopených tůní v písčově u Suchdolu poblíž Třeboně. V každém měsíci od dubna do října byly z každé tůně odebrány dva vzorky zahrnující vše, co se právě nacházelo na vybrané ploše o velikosti 50 x 50 cm. Pomocí těchto vzorků se bude dále zjišťovat, jak probíhá osidlování nově vzniklých vodních ploch vodními bezobratlými v průběhu několika prvních let existence tůně.

Vzhledem k tomu, že Jan Klečka vzorky z každé tůně odebíral pokaždé ze stejného místa, v rámci jedné tůně můžeme bez problémů porovnávat vzorky odebrané z téže tůně v různých termínech. Odebírání dvou vzorků z různých míst téže tůně nás zase může upozornit, kdyby se některý druh choval příliš hejnově a v jednom místě tak byl v danou chvíli velmi početný, zatímco jinde v téže tůni by nebyl téměř vůbec.

2.5.2 Třídění vzorků

Tyto vzorky jsem třídil pod binokulární lupou a určoval jsem živočichy v nich zastoupené. Hmyz (*Insecta*) jsem určoval většinou do čeledí, kromě hmyzu jsem ve vzorcích rozlišoval korýše (*Crustacea*), kroužkovce (*Annelida*). Přesnější determinaci hmyzu zajistili specializovaní odborníci na dané skupiny.

Pro následné zpracování výsledků jsem použil pouze několik vybraných skupin hmyzu, určených obvykle do rodů.

2.5.3 Čtvrcení vzorků

Rozbor těchto vzorků je velmi náročný, proto by bylo záhodno zjistit, jak velký vzorek potřebujeme pro zjištění jak přesných informací o populacích či společenstvech, která ve vzorcích detekujeme.

Pro čtvrcení vzorků jsem využil nádobu kruhového půdorysu, v níž jsem na vodorovné desce stolu (změřeno vodováhou) vzorek rozmíchal do homogenní směsi. Tu jsem následně rozdělil na čtyři stejné díly, obsah každého z nich jsem třídil zvlášť. Čtvrcení jsem provedl celkem u dvanácti vzorků. Vzhledem k tomu, že počty živočichů každého druhu se v celém vzorku pohybovaly v rozmezí řádů jednotek až stovek, dalších deset čtvrcených vzorků jsem nasimulovat pomocí 100 zrn rýže a 10 zrn čočky, které zároveň poslouží jako kontrolní vzorky.



Obrázek č. 2: Vzorky. Foto J. Hadrava



Obrázek č. 3: Čtvrtící aparatura. Foto J. Hadrava

2.5.4 Vyhodnocování výsledků čtvrcených vzorků

Zjišťoval jsem, v kolika čtvrtinách vzorku chybějí druhy podchycené v celém vzorku a jak chybné budou obvykle naše odhady, roztrídíme-li pouze část vzorku. Čtyřnásobek počtu jedinců v každé ze čtyř čtvrtin a dvojnásobek počtu jedinců v každé ze dvou polovin jsem odečetl od celkového počtu jedinců v celém vzorku. Součet druhých mocnin těchto hodnot jsem vydělil počtem podvzorků. Tím jsem zjistil střední kvadratickou chybu. Tu jsem odmocnil a vydělil počtem jedinců v celém vzorku, čímž jsem získal variační koeficient, který nám ukazuje procentuální hodnotu nepřesnosti odhadu podle necelého vzorku. Tento postup jsem opakoval u každé rozlišované skupiny organismů zvlášť. Následně jsem variační koeficient srovnával s celkovým počtem jedinců.

3 Výsledky

3.1 Testování vzorců na simulovaných datech

3.1.1 Proměnlivost detekční pravděpodobnosti v čase

První testovanou vlastností je odolnost vzorců vůči proměnlivosti p v čase. Jak jsem již napsal v kapitole *Nedostatky stávajících vzorců*, detekční pravděpodobnost ve skutečnosti konstantní být nemusí, navíc se může i z technických důvodů hodit např. změnit počet naličených pastí mezi jednotlivými koly. Proto by bylo zbytečné se dále zabývat vzorcem, který není schopen odhadnout velikost populace při změně p v čase.

Stanovil jsem tedy konstantní hodnotu N , tu jsem zvolil rovnu 2000. Za p jsem postupně dosazoval hodnoty 10 %, interval 8 % až 12 %, interval 6 % až 14 %, interval 4 % až 16 % a interval 2 % až 18 %. Každým ze vzorců jsem následně z vygenerovaných dat spočítal jejich odhad velikosti populace po každém kole. Z těchto odhadů jsem spočítal variační koeficient. Ten jsem zanesl do trojrozměrných grafů na obrázku č. 4.

Vysoká proměnlivost detekční pravděpodobnosti má negativní vliv na přesnost odhadu velikosti populace jakýmkoli vzorcem při malém počtu kol. Tento vliv je nejméně patrný u vzorců LP+1, pLP+1 a S+1.

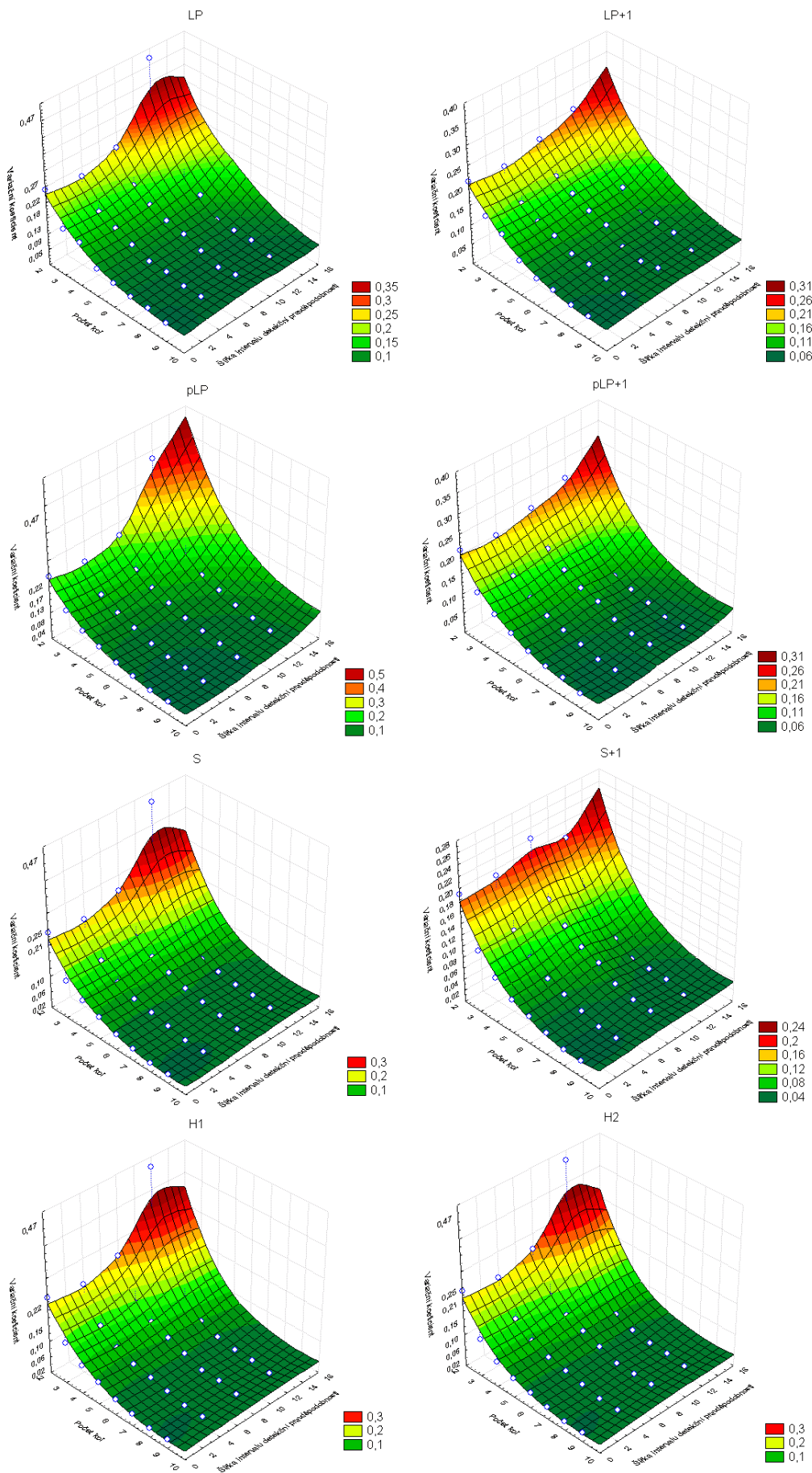
Již tříkolový experiment však tento efekt téměř odruší. V následující tabulce jsou pro představu uvedeny rozdíly variačního koeficientu získaného každým ze vzorců po třetím kole z experimentu se šířkou intervalu detekční pravděpodobnosti rovnou čtrnácti procentům od variačního koeficientu z třetího kola experimentu s konstantní detekční pravděpodobností.

Tabulka č. 1 – rozdíly variačních koeficientů po třetím kole při různé šířce intervalu detekční pravděpodobnosti:

vzorec	variační koeficient pro $p \in \langle 4\%; 16\% \rangle$ – variační koeficient pro $p = 10\%$; $i = 3$; $N = 2000$
LP	$0,18 - 0,15 = 0,03$
LP+1	$0,16 - 0,15 = 0,01$
pLP	$0,24 - 0,15 = 0,09$
pLP+1	$0,13 - 0,13 = 0$
S	$0,13 - 0,12 = 0,01$
S+1	$0,12 - 0,11 = 0,01$
H1	$0,15 - 0,12 = 0,03$
H2	$0,15 - 0,13 = 0,02$

Přestože hodnoty zanesené do této tabulky nabývají vždy kladné hodnoty, jsou velmi malé oproti oběma vstupním hodnotám variačního koeficientu. Šířka intervalu detekční pravděpodobnosti tedy nehraje výraznou roli v přesnosti našeho odhadu již od třetího kola.

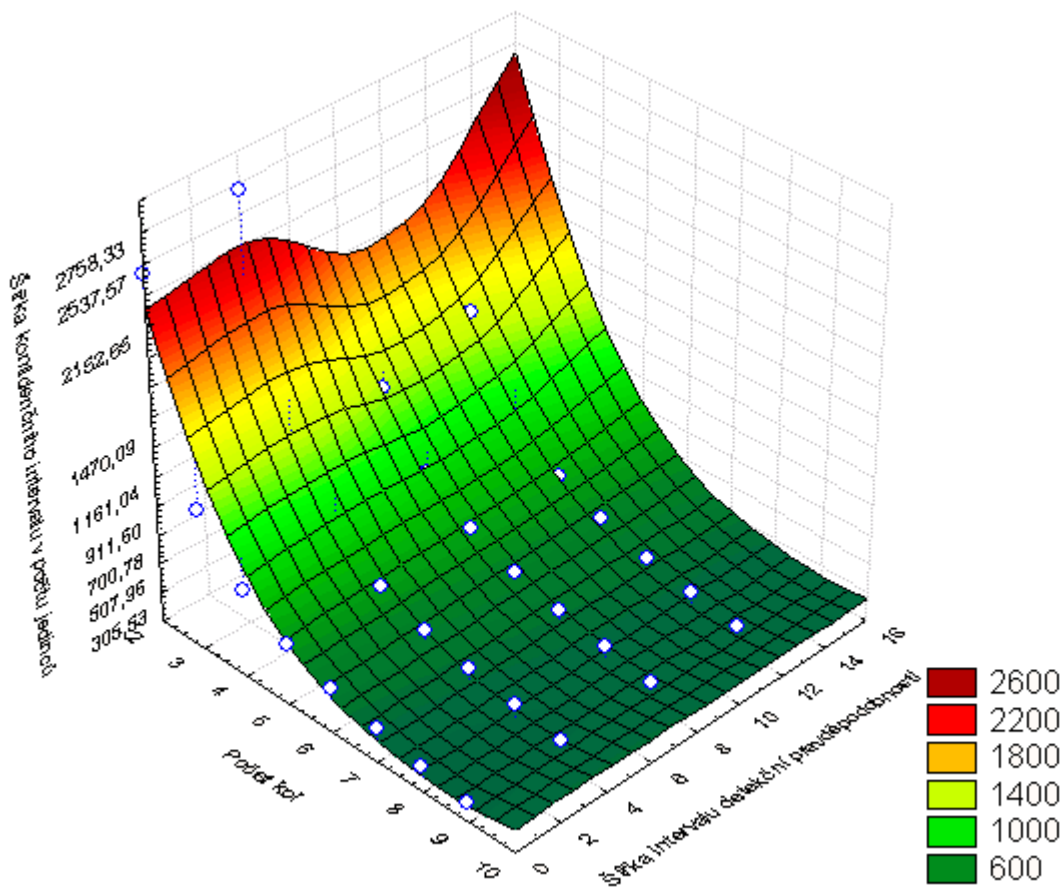
Z toho lze vyvodit toto praktické využití: pokud naše data budou vykazovat velkou rozdílnost v počtech jedinců odchycených v jednotlivých kolech, měli bychom odchyty provést raději vícekrát, minimálně třikrát. Počítat s rozdílnou detekční pravděpodobností pak ale zvládají všechny uvedené vzorce.



Obrázek č. 4: Závislost přesnosti vzorců na proměnlivosti p v čase. $N = 2000$; $\bar{y} p = 10\%$; na jedné vodorovné ose jsou jednotlivá kola, na druhé vodorovné ose narůstá proměnlivost detekční pravděpodobnosti v čase. Ta je vyjádřena rozdílem maximální a minimální hodnoty p , výsledek je zapsán v počtu procent. Na svislé ose je variační koeficient odhadu odečteného od skutečné hodnoty N . Data, při jejichž výpočtu došlo k dělení nulou, nejsou zakreslena. Zdrojová data grafů jsou v přílohách.

3.1.2 Vliv proměnlivosti detekční pravděpodobnosti v čase na šířku konfidenčního intervalu dle Schnabelové

Obdobný pokus můžeme udělat také pro šířku konfidenčního intervalu vzorce Schnabelové. Hodnotu N ponechám opět 2000, $p = 20\%$, budu sledovat velikost rozdílu $S_{\max} - S_{\min}$.



Obrázek č. 5: Šířka konfidenčních intervalů dle Schnabelové v závislosti na šířce intervalu detekční pravděpodobnosti. $N = 2000$; $\hat{y}p = 10\%$; na jedné vodorovné ose vidíme jednotlivá kola, na druhé vodorovné ose narůstá proměnlivost detekční pravděpodobnosti v čase. Proměnlivost detekční pravděpodobnosti v čase je vyjádřena jako rozdíl maximální hodnoty p a minimální hodnoty p , výsledná hodnota je pak zapsána v počtu procent. Obě tyto proměnné pak určují šířku pětadešeti procentního konfidenčního intervalu dle Schnabelové. Data, při jejichž výpočtu došlo k dělení nulou, nejsou zakreslena. Zdrojová data grafu jsou v přílohách.

Šířka konfidenčního intervalu se tedy zužuje velmi rychle s nabývajícím počtem kol. Šířka intervalu detekční pravděpodobnosti nemá prakticky žádný vliv. Ten by obdobně, jako v případech variačních koeficientů odhadů vzorců měla pouze po druhém kole; pro zobrazení $i = 2$ však v tomto grafu nemáme dostatečný počet bodů, pokud se totiž v některém ze sta měření R_2 rovnalo nule, šířku konfidenčního intervalu není možné spočítat vůbec, došlo by k dělení nulou. Kdybych ze vstupních dat odstranil kola s $R_2 = 0$, mé výsledky by to zkreslilo, odstranil bych totiž selektivně data z experimentů, v nichž zrovna vyšlo p malé.

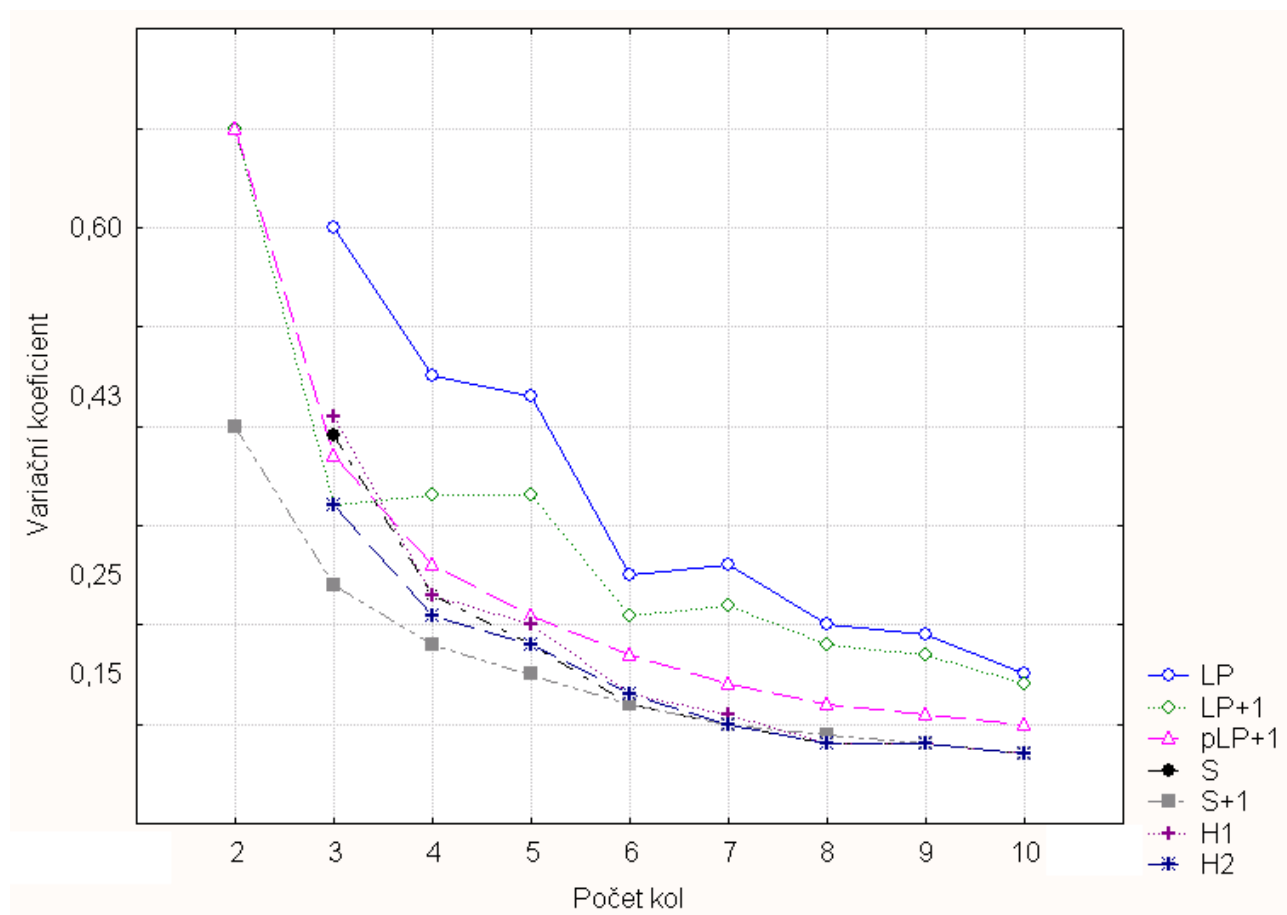
3.1.3 Počet kol

Vzhledem k tomu, že provedení každého kola může být v praxi dosti pracné a časově náročné – kupříkladu u níže popsaných experimentů prováděných na myšicích lesních (*Apodemus flavicollis*) znamenalo jedno kolo pět cca dvacetiminutových pochůzek po lese za noc, celodenní brodění se rybníkem při odchycích potápníků *Dytiscus marginalis* rozhodně nebylo o nic snadnější. Mým cílem by tedy mělo být optimalizovat a zároveň se pokusit minimalizovat počet kol.

Za běžný a reálně proveditelný výzkum považuji experiment s počtem kol do $k = 10$. Snad s výjimkou výzkumu Michaela Mikáta, který při svém sledování populací vážek rodů *Lestes* a *Sympetrum* na lokalitě Plachta u Hradce Králové provedl kol 15 (MIKÁT 2007), nevím o podobném výzkumu, v němž by autoři prováděli kol více než 10.

I pro data typická pro hmyzí populace, v nichž se N pohybuje zpravidla v řádech stovek až tisíců jedinců a procentuálně vyjádřená hodnota p takřka nepřesahuje řád jednotek (dostatečné prozačení by tedy mělo být velmi náročné na počet kol), se přesnost odhadu s přibývajícím počtem kol zvyšuje velmi pozvolna.

Svým programem jsem nechal stokrát provést desetikolový experiment udávající $N = 3000$ a $p = 3\%$ až 5% , což jsou údaje, které přibližně odpovídají obvyklým hmyzím populacím, právě takovýchto hodnot dosahuje již zmíněná populace vážek rodu *Sympetrum* na Plachtě (MIKÁT 2007).

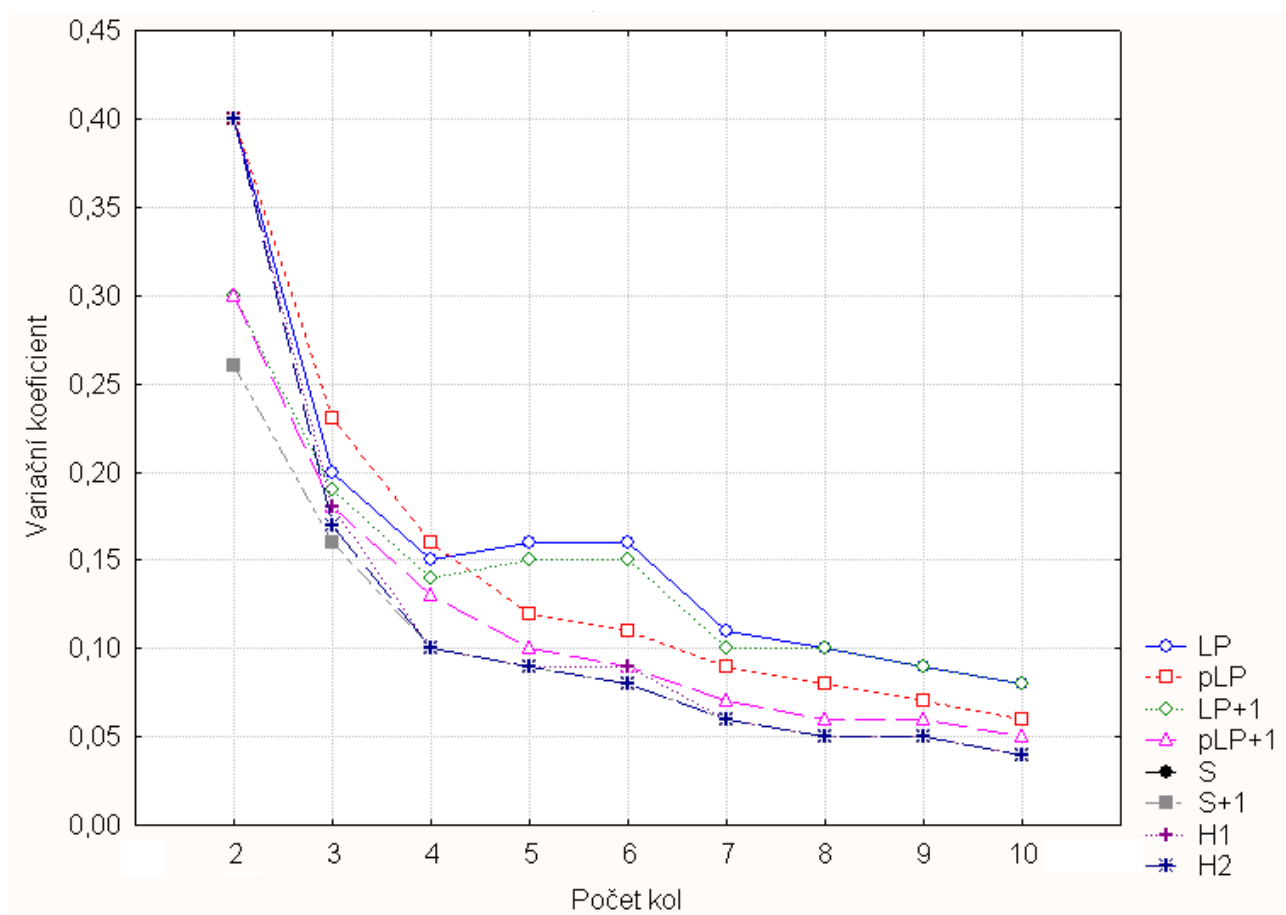


Obrázek č. 6: Závislost přesnosti vzorce na počtu kol. $N = 3000$; $p \in \{3\%, 5\%\}$; každým ze vzorců jsem pro každé kolo vypočítal jeho odhad a následně variační koeficient, který jsem vynesl do grafu. Na ose X jsou tedy vynesena jednotlivá kola. Křivky všech vzorců jsem vykreslil do jednoho grafu, můžeme tedy vzorce snadno srovnávat. Data, při jejichž výpočtu došlo k dělení nulou, nejsou zakreslena. Zdrojová data grafu jsou v přílohách.

V některém ze sta pokusů vyšlo $R_2 = 0$, proto výsledky tohoto pokusu bylo možné spočítat pouze vzorci LP+1, pLP+1 a S+1, variační koeficient druhého kola tedy u ostatních vzorců není k dispozici. Protože variační koeficient odhadu pomocí LP v $i = 2$ nelze spočítat, variační koeficient odhadu pomocí pLP není možné uvést pro žádné kolo.

Vzorci LP a LP+1 ukazují velmi nepřesné výsledky, ke zpřesnění jejich odhadu přidáním dalšího kola navíc dochází skokově, nepravidelně, a tudíž nepředvídatelně, v sedmém kole byl jejich odhad dokonce méně přesný, než v kole šestém. Vzorec pLP+1 odhaduje o něco přesněji, výrazně lépe však skutečnou velikost populace popisují vzorce S, S+1, H1 a H2. Při nízkém počtu kol je vzorec S+1 nejpřesnější, zbylé vzorce jej však rychle dostihnou.

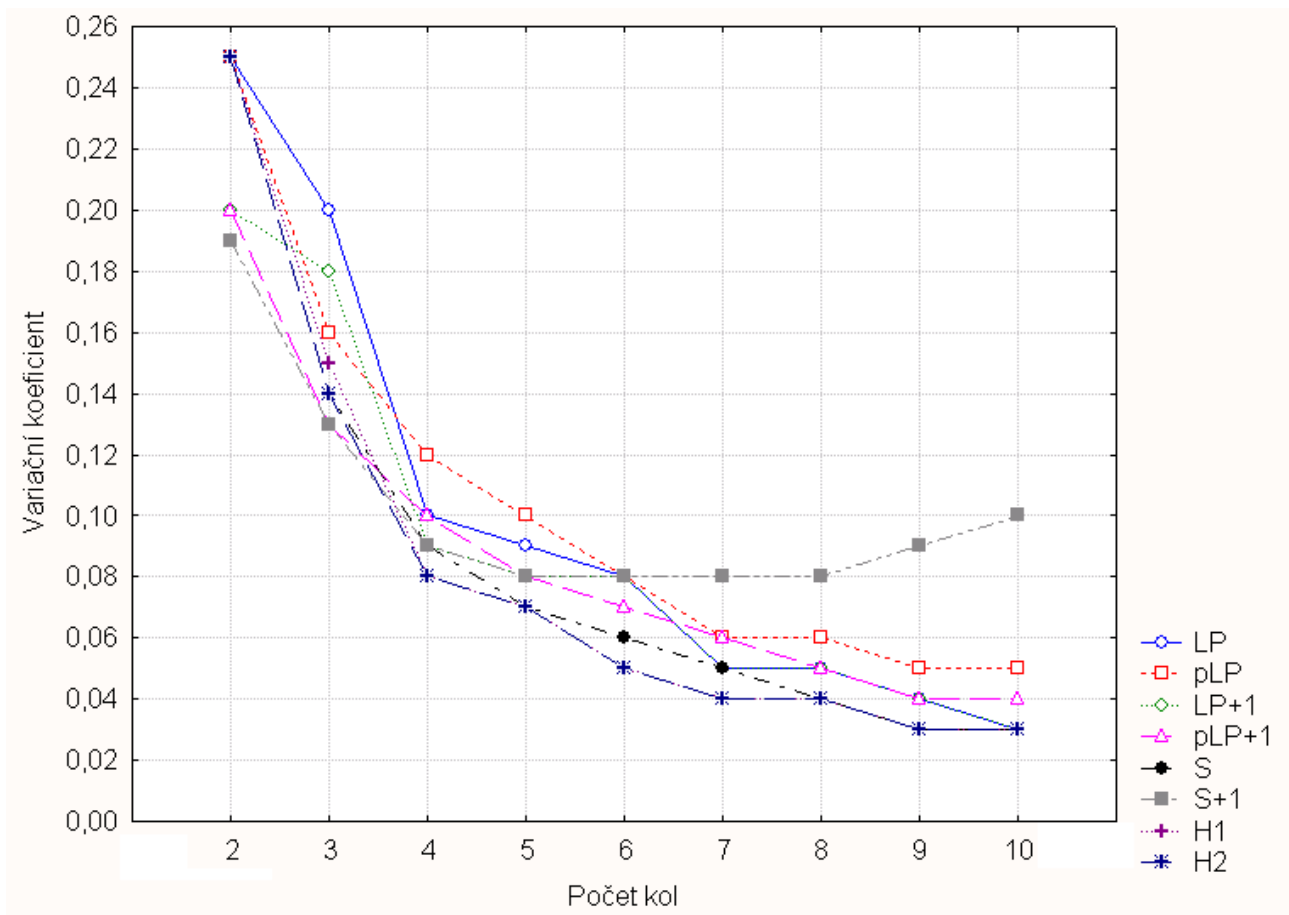
Tentýž pokus jsem udělal i s jinými parametry populace. Otestoval jsem extrémně velké populace, tedy $N = 10000$, detekční pravděpodobnosti jsem ponechal v intervalu 3 % až 5 %, velikosti vzorků tak budou opravdu obrovské, co nejrychlejší zpřesnění odhadů by se tedy z praktického hlediska hodilo ještě více, než v předchozím případě.



Obrázek č. 7: Závislost přesnosti vzorce na počtu kol. $N = 10000$; $p \in \langle 3\%; 5\% \rangle$; každým ze vzorců jsem pro každé kolo vypočítal jeho odhad a následně variační koeficient, který jsem vynesl do grafu. Na ose X jsou tedy vynesena jednotlivá kola. Křivky všech vzorců jsem vykreslil do jednoho grafu, můžeme tedy vzorce snadno srovnávat. Data, při jejichž výpočtu došlo k dělení nulou, nejsou zakreslena. Zdrojová data grafu jsou v přílohách.

Na těchto datech můžeme také sledovat nepředvídatelnost zpřesňování odhadů vzorců LP a LP+1 přidáním dalšího kola. Nejpřesnější odhady nám opět poskytují vzorce S, S+1, H1 a H2, pro výpočet velikosti populace po dvou či třech kolech dává nejlepší výsledky vzorec S+1.

Pokud bude populace naopak velmi malá, např. $N = 100$, p bude muset naopak nabývat hodnot o řád větších, nastavím tedy $p = 30\%$. Díky tomu budou naše vzorky dostatečně velké, abychom v nich zaznamenávali dostatečně signifikantní počet již označených jedinců, zároveň ale rychleji dojde k proznačení celé populace.

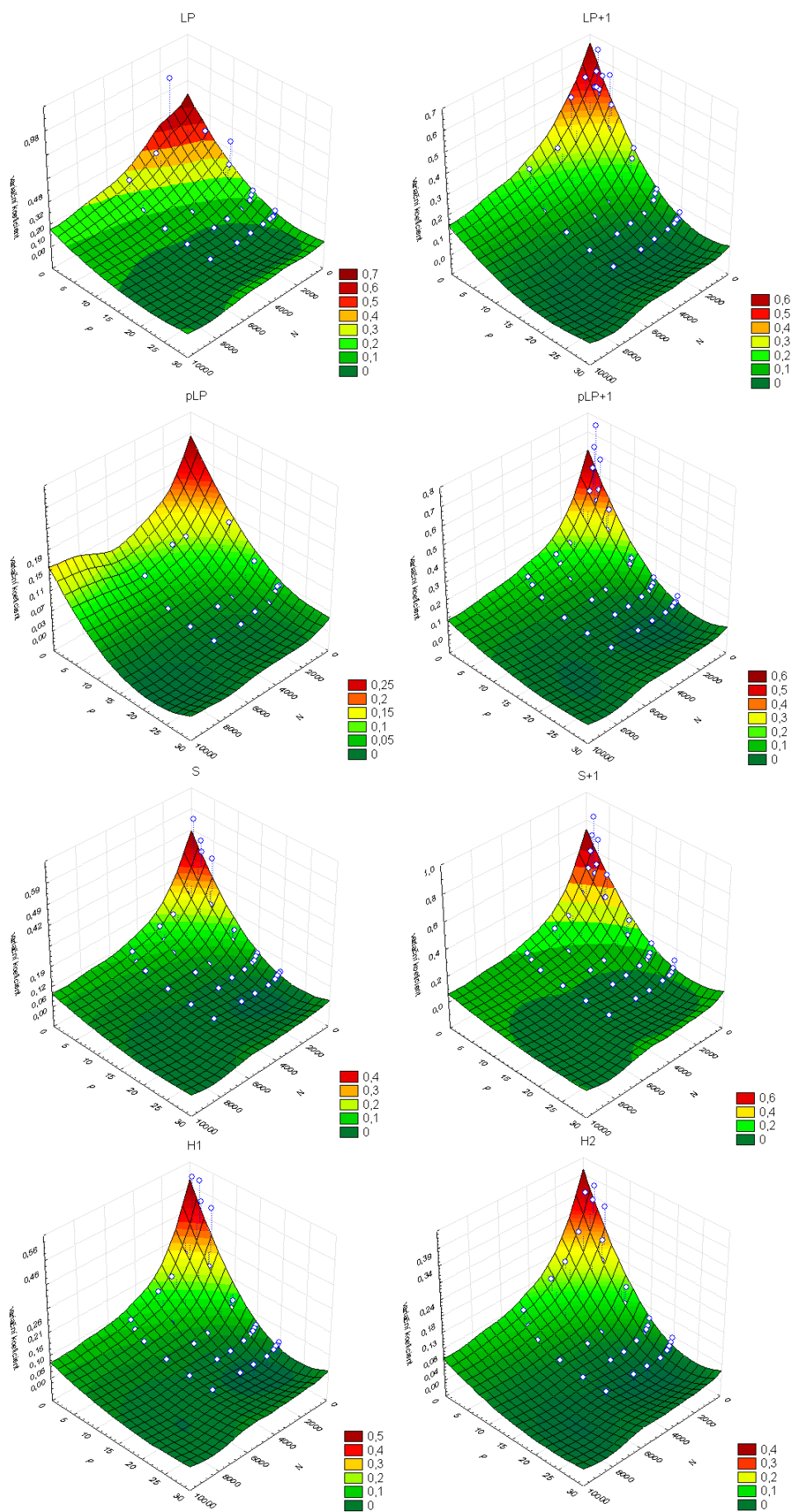


Obrázek č. 8: Závislost přesnosti vzorce na počtu kol. $N = 100$; $p = 30\%$; každým ze vzorců jsem pro každé kolo vypočítal jeho odhad a následně variační koeficient, který jsem vynesl do grafu. Na ose X jsou tedy vynesena jednotlivá kola. Křivky všech vzorců jsem vykreslil do jednoho grafu, můžeme tedy vzorce snadno srovnávat. Data, při jejichž výpočtu došlo k dělení nulou, nejsou zakreslena. Zdrojová data grafu jsou v přílohách.

Zde je situace odlišná. Po druhém kole opět nejpresnější výsledek nabízí vzorec S+1, již ve čtvrtém kole jej však překonají vzorce H1 a H2, které si své prvenství udržují až do desátého kola, ve kterém má obdobně přesný odhad i vzorec S. Vzorec S+1 v takto malých populacích navíc naráží na své omezení způsobené přičítáním 1 a znemožňující další zpřesnění odhadu. Vzorce LP a LP+1 zde odhadují velikost populace přesněji než pLP a pLP+1, které přikládají velkou váhu dřívějším kolům, v nichž malé množství zpětně odchycených jedinců zapříčinilo slabší vypovídající hodnoty těchto kol. Tento jev by nejspíše nastal při jakýchkoli parametrech populace, ale pouze u malých populací s vysokou detekční pravděpodobností roste proznačenost populace dostatečně rychle na to, aby se projevil již při reálném počtu kol.

3.1.4 Přesnost vzorců

Nyní předpokládejme, že počet kol bude vždy roven deseti. Základní charakteristikou každého ze vzorců je jeho přesnost pro populace různých parametrů. Díky této informaci bychom následně při analýze reálných dat věděli, kterým vzorcem je ideální abundance té které populace zjišťovat. Základními parametry populace, které by se mohly nějak odrážet na úspěšnosti odhadů, jsou právě abundance a detekční pravděpodobnost.



Obrázek č. 9: Závislost přesnosti odhadů na detekční pravděpodobnosti a velikosti populace. $i = 10$; na jedné vodorovné ose je velikost populace, na druhé detekční pravděpodobnost. Ta je opět zapsána v počtech procent, nikoli desetinným číslem. Na svislé ose je variační koeficient odhadu odečteného od skutečné hodnoty N . Data, při jejichž výpočtu došlo k dělení nulou, nejsou zakreslena. Zdrojová data grafů jsou v přílohách.

Všechny vzorce mají dle očekávání nejméně přesný odhad při malých N a malých p , kdy jsou malé velikosti vzorků i malé počty označených jedinců v nich zatíženy velkými statistickými chybami. Tyto chyby nejlépe eliminoval vzorec H2, o trochu hůře na tom byly vzorce S a H1. Vzorec pLP+1 statistické chyby slabých dat odstraňuje velmi dobře, ale jeho odhad velikostí velkých populací je méně přesný, než odhad vzorci S, H1 a H2.

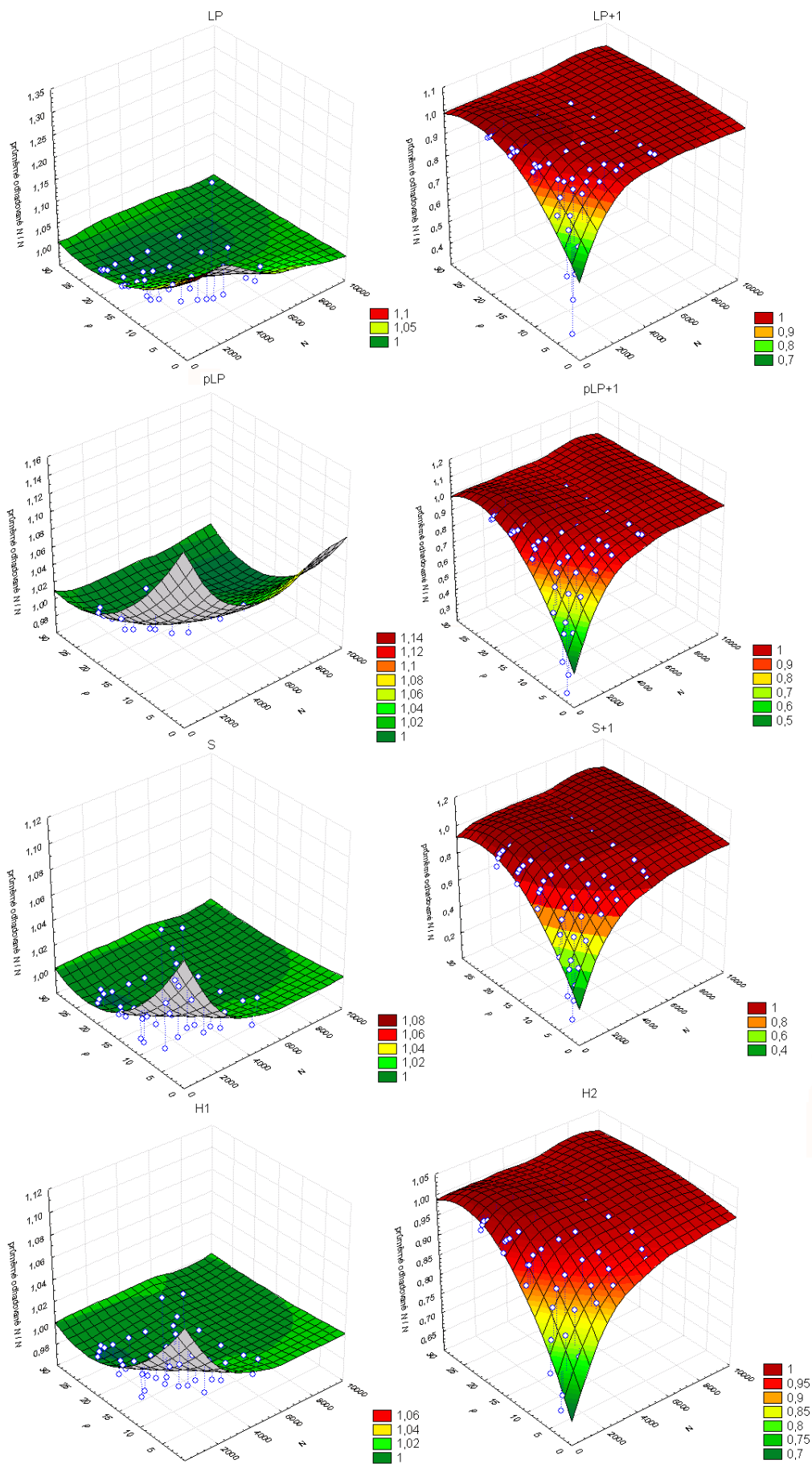
3.1.5 Systematické chyby vzorců

Z předcházející kapitoly víme, jak spolehlivé jednotlivé vzorce jsou pro různé parametry populace. Nevíme však, jestli některý ze vzorců své odhady systematicky nenadhodnocuje či nepodhodnocuje.

Pro různé hodnoty N a p jsem nechal každým vzorcem spočítat odhady po desátém kole. Tyto odhady ze všech sta experimentů jsem zprůměroval. Aby bylo možné porovnat odlišnosti mezi průměry odhadů a skutečnou velikostí populace při různých hodnotách N , průměrnou odhadovanou velikost populace jsem vždy vydělil tou skutečnou.

Jsou-li hodnoty N i p dostatečně vysoké, žádný ze vzorců neudává výsledky, které by pravidelně vykazovaly jednostrannou chybu. Jsou-li však naše data nedostatečná pro přesné určení velikosti populace, některé vzorce mají odhadují pravidelně buď větší, nebo menší hodnotu N .

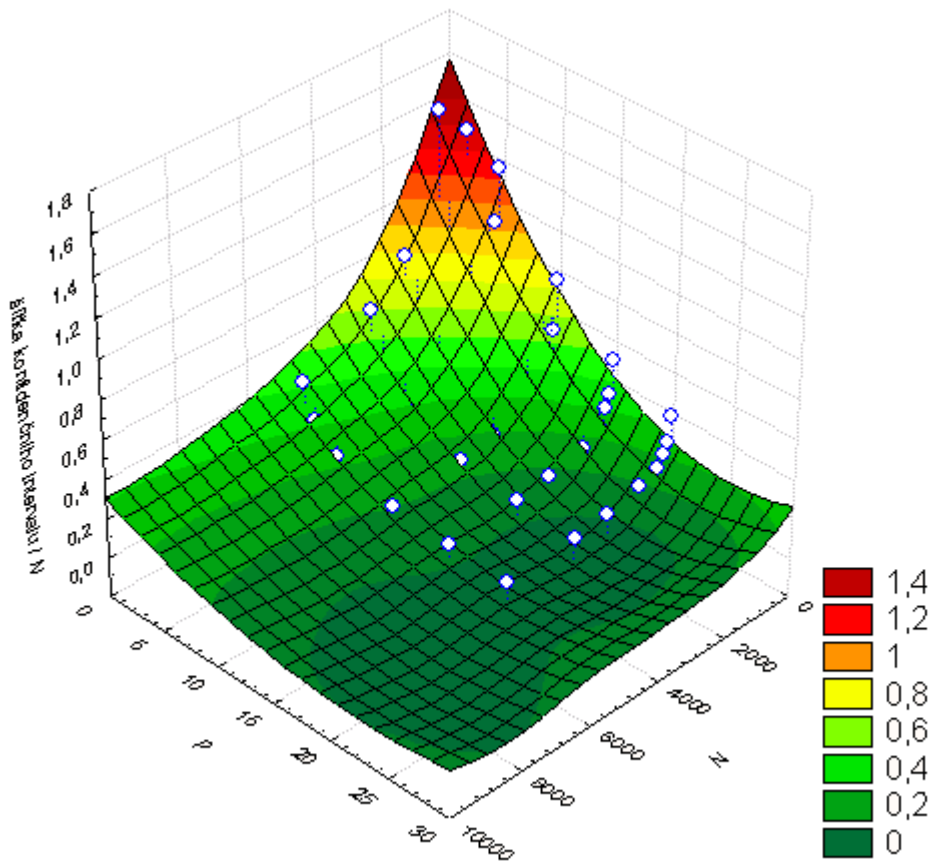
Výsledky získané vzorcem S+1 byly menší, než jaká je skutečná velikost populace. Vzorec H2 také velikost populace spíše podhodnocuje. Odhady velikosti populace vzorců H1 a LP byly při nedostatečných datech naopak obvykle trochu větší než skutečné N , nejedná se ovšem o signifikantní výsledek. Z grafů na obrázku č. 10 mohlo zdát, že vzorce LP+1 a pLP+1 velikost populace výrazně podhodnocují, to je ovšem dáno tím, že jsou schopny počítat i s daty z kol, v nichž nemáme žádné zpětné odchýty. Odhady z takovýchto kol přiřčení jedničky sice podhodnotí, tomuto jevu však lze zabránit rozumnějšími naložením s takovými daty (viz kapitola *Sčítání hodnot C_i a C_{i-1}*). Vzorec S své výsledky nezatežuje prakticky žádnou systematickou chybou.



Obrázek č. 10: Závislost průměrného odhadu velikosti populace na velikosti populace a detekční pravděpodobnosti. $i = 10$; na jedné vodorovné ose je velikost populace, na druhé detekční pravděpodobnost. Ta je opět zapsána v počtech procent, nikoli desetinným číslem. Na svislé ose je odhadovaná velikost populace dělená skutečnou. Oproti ostatním grafům s proměnlivostí N a p jsou zde vodorovné osy otočeny obráceně, aby byla lépe vidět zajímavá oblast grafů. Data, při jejichž výpočtu došlo k dělení nulou, nejsou zakreslena. Zdrojová data grafů jsou v přílohách.

3.1.6 Konfidenční interval dle Schnabelové

Obdobný experiment bychom měli provést taky pro určení šířky konfidenčního intervalu vzorce Schnabelové. Opět nám bude stačit pouze desáté kolo. Pro různé hodnoty N a p , jsem spočítal šířku konfidenčního intervalu. Abychom ji mohli srovnávat mezi populacemi různých velikostí, je normována tím, že je velikostí populace vydělena a dává nám tak bezrozměrnou veličinu.



Obrázek č. 11: Závislost šířky pětadevadesáti procentního konfidenčního intervalu na velikosti populace a detekční pravděpodobnosti. $i = 10$; na jedné vodorovné ose je velikost populace, na druhé detekční pravděpodobnost. Ta je opět zapsána v počtech procent, nikoli desetinným číslem. Na svislé ose je šířka konfidenčního intervalu dle Schnabelové vydělena velikostí populace (aby bylo možné šířku srovnávat při různých N). Data, při jejichž výpočtu došlo k dělení nulou, nejsou zakreslena. Zdrojová data grafů jsou v přílohách.

Šířka 95 % konfidenčního intervalu se dle očekávání zužuje (obdobně jako se snižují variační koeficienty na obrázku č. 9) směrem k vyšším hodnotám N a p . Zužuje se však daleko pozvolněji než hodnota variačního koeficientu, v místech, v nichž jsou naše odhady přesné natolik, že se od skutečnosti liší v řádu procent, se šířka konfidenčního intervalu pohybuje v řádech desítek procent celkové velikosti populace. Procentuální hodnota šířky konfidenčního intervalu je výrazně větší, než hodnota variačního koeficientu.

I když tedy z obrázku č. 11 vidíme, jak se šířka konfidenčního intervalu mění při různých parametrech populace, nevyčteme z toho, jak se ve skutečnosti zpřesňují naše odhady, tuto informaci nám lépe poskytne obrázek č. 9.

3.1.7 Šířka konfidenčního intervalu dle Schnabelové

U konfidenčního intervalu, v němž má výsledek ležet s určitou pravděpodobností, je samozřejmě důležité, aby v ní nebyl s menší pravděpodobností. Zároveň by však bylo stejně špatné, kdyby byl konfidenční interval zbytečně široký, respektive širší, než je uvedeno. Pro ověření toho jsem opět vygeneroval po stovec primárních dat pro různá N a různá p , z těchto dat jsem po desátém kole vypočítal konfidenční intervaly a sledoval jsem, kolik z nich je položeno tak, že skutečné N leží mimo jimi určenou oblast. Vzhledem k tomu, že měření jsem provedl sto, počet N ležících mimo konfidenční interval by se měl pohybovat okolo pěti a neměl by vykazovat jakoukoli závislost na zadaném N a p .

To se ovšem nestalo, počet N ležících mimo konfidenční interval negativně koreluje s detekční pravděpodobností. Je-li $p > 10\%$, nenacházíme již téměř žádné konfidenční intervaly, které by neobsahovaly skutečnou velikost populace. Šířka konfidenčního intervalu, kterou vidíme na obrázku č. 11 právě i v závislosti na detekční pravděpodobnosti, tedy směrem s rostoucím p klesá zbytečně pomalu.

Méně signifikantním výsledkem pak je, že s rostoucí velikostí populace roste počet N , která jsou větší než S_{\max} , a klesá počet N , která jsou menší než S_{\min} . Díky vhodně stanovené asymetrii tohoto konfidenčního intervalu (S_{\min} bývá zpravidla odhadovanému N blíže než S_{\max}) jsem však nenarazil na problém, že by na celé sledované ploše prakticky všech možných N a p výrazně převažovala N větší než S_{\max} či N menší než S_{\min} .

Tabulka č. 2: Počet experimentů, při kterých skutečné N leží mimo 95 % konfidenční interval. Data jsou zadána jako počet konfidenčních intervalů ze sta, pro které je skutečné $N < S_{\min}$ + počet konfidenčních intervalů, pro které je $N > S_{\max}$. Chybějící hodnoty značené N/A není možné zapsat z důvodu, že alespoň v některých ze sta pokusů nebyl ani v desátém kole žádný zpětný odchyt, konfidenční interval tak nelze stanovit.

$i = 10$	$p = 2\%$	$p = 3\%$	$p = 5\%$	$p = 10\%$	$p = 15\%$	$p = 20\%$	$p = 30\%$
$N = 100$	N/A + N/A	N/A + N/A	5 + N/A	0 + 0	0 + 0	0 + 0	0 + 0
$N = 200$	N/A + N/A	3 + N/A	1 + 0	0 + 0	0 + 0	0 + 0	0 + 0
$N = 300$	N/A + N/A	4 + N/A	4 + 0	0 + 0	0 + 0	0 + 0	0 + 0
$N = 500$	2 + N/A	2 + 1	4 + 1	0 + 2	0 + 0	0 + 0	0 + 0
$N = 1000$	3 + 0	0 + 1	2 + 0	0 + 0	0 + 0	0 + 0	0 + 0
$N = 2000$	3 + 1	1 + 1	1 + 0	0 + 0	0 + 0	0 + 0	0 + 0
$N = 3000$	5 + 1	1 + 0	0 + 1	0 + 0	0 + 0	0 + 0	0 + 0
$N = 5000$	2 + 1	2 + 1	4 + 1	0 + 0	0 + 0	0 + 0	0 + 0
$N = 10000$	0 + 2	0 + 0	0 + 1	0 + 1	0 + 0	0 + 0	0 + 0

3.1.8 Sčítání hodnot C_i a C_{i-1}

Nyní porovnáím, jak si vzorce poradí se slabými daty, při nichž máme často $R_i = 0$. Na odhad abundancí z takovýchto dat byly stavěny vzorce LP+1, pLP+1 a S+1, vzorec S+1 s nimi má očividně velké problémy (viz obrázky č. 9 a 10), budu tedy nyní pracovat pouze se vzorcem LP+1 a pLP+1. Jejich výsledky srovnám s výsledky vzorců nejosvědčenějších pro data úspěšnějších odchytů, tedy se vzorcem S, H1 a H2. Těm však nezadám surová data, nýbrž přepočítaná tak, že v

kolech, v nichž bude $R_i = 0$, sečteme C_i a R_i s C_{i-1} a R_{i-1} . Tím sice snížíme počet kol z k na $k -$ počet kol s $R_i = 0$, ale vyhneme se jak dělení nulou, tak zkreslení vstupních dat přičítáním jedničky.

Pětkrát nasimuluji nezávislá data desetikolového zpětného odchyty populací s parametry $N = 500$ a $p = 2 \%$. Vzniklá data tedy budou ležet na hranici „použitelnosti“, hodnoty C_i však nebudou příliš malé, a nebudou nám tak do pokusu zanášet zbytečné statistické chyby.

Vzorec H2, jak je patrné i z obrázku č. 10, velikosti takovýchto populací podhodnocuje. Vzorce S a H1 sice odhadují N velmi nepřesně, skutečnosti jsou však blíže, než systematicky podhodnocené odhady vzorců LP+1 a pLP+1.

Tabulka č. 3: Odhadované velikosti populací používáním surových dat vs. Sčítáním hodnot C_i a C_{i-1} pokud $R_i = 0$. $N = 500$; $p = 2 \%$

použitá data	použití surových dat		sečtení $C_i + C_{i-1}$ a $R_i + R_{i-1}$ pokud $R_i = 0$		
	LP+1	pLP+1	S	H1	H2
1. pokus	204,33	345,19	400	504,17	277,74
2. pokus	221	198,69	232,45	235	165,72
3. pokus	217,67	287,41	414,33	428,75	392,1
4. pokus	285	314,61	603,4	784,19	541
5. pokus	153	209,69	277,5	292,27	235,12

3.2 Výpočet velikosti populace v praxi

4.2.1. Výsledky zpětných odchytů *Dytiscus marginalis*

Do tabulky č. 4 jsem zaznamenal datum, v němž kolo proběhlo, a k němu vždy hodnotu počtu chycených jedinců C a hodnotu zpětných odchytů R . Vzhledem k rozdílné detekční pravděpodobnosti samců a samic (té se budu podrobněji věnovat v kapitole *Porovnání počtu samců a samic v obou populacích*) jsem do dalších sloupců oddělil hodnoty C a R pro každé pohlaví zvlášť. Sčítání těchto hodnot mezi jedinci s odlišnou detekční pravděpodobností by působilo podhodnocení odhadů N , toto podhodnocení by pak bylo zvláště patrné při tak nízké proznačenosti populace, jakou máme právě zde.

Tabulka č. 4: Počty odchycených a z toho zpětně odchycených potápníků *D. marginalis* v jednotlivých datech.

	celá populace		z toho samic		z toho samců	
	C	R	C	R	C	R
14. 4. 2009	29	0	1	0	28	0
3. 5. 2009	32	0	5	0	27	0
21. 5. 2009	27	4	7	0	20	4
8. 6. 2009	20	5	3	0	17	5
14. 7. 2009	1	0	1	0	0	0
10. 8. 2009	9	0	6	0	3	0
20. 8. 2009	13	2	5	0	7	2
3. 9. 2009	21	2	7	0	14	2
18. 9. 2009	29	5	7	1	22	4
1. 10. 2009	10	3	0	0	10	3

Dne 18. 9. 2009 bylo pastí položeno větší množství za účelem pochytní části populace ve době, kdy máme po dlouhé době největší C . Počty potápníků chycených do těchto přidaných pastí jsou zde:

	celá populace		z toho samic		z toho samců	
	C	R	C	R	C	R
18. 9. 2009	47	2	13	1	34	1

První zajímavostí, která byla patrná i u všech ostatních druhů potápníků, je prudké snížení velikosti vzorků, ke kterému došlo počátkem léta. Velikost vzorků se do hodnot podobných hodnotám z jarních měsíců vracela velmi pozvolna, co do počtu jedinců odchycených za kolo se dubnovým a květnovým vzorkům vyrovnal až zářijový vzorek. Hypotézami, které by mohly tento výkyv vysvětlit, se budu zabývat v diskusi.

Kolo provedené 18. 9., při němž bylo položeno více pastí než v ostatních běžných kolech, zvýšilo celkovou detekční pravděpodobnost. Detekční pravděpodobnost v okolí pastí pokládaných pravidelně však mohlo přidání dalších pastí leda snížit. Přesto i v nich je právě 18. 9. největší počet

odchycených jedinců za poslední čtyři měsíce.

4.2.2 Velikost populace *Dytiscus marginalis*

Vzhledem k tomu, že zpětně odchycené samice jsou pouze dvě (a jen jedna z toho v pravidelně pokládáných pastech), výpočet odhadu velikosti jejich populace by byl zatížen obrovskou chybou. Podívám se tedy pouze na počet samců. Lze předpokládat, že počet samic se nebude příliš lišit od počtu samců (D. Boukal, osobní sdělení).

Odhadované počty samců odchycených v pravidelně pokládáných pastech jsem zapsal do tabulky č. 5, v tabulce číslo 6 je pak vidět odlišný odhad při započítání pastí položených výjimečně 18. 9.

Tabulka č. 5: Odhadovaná velikost populace samců z pravidelně pokládáných pastí. Data jsou zaokrouhlena na celé jedince.

<i>i</i>	použití surových dat							sečtení $C_i + C_{i-1}$ a $R_i + R_{i-1}$ pokud $R_i = 0$							
	LP	LP+1	pLP+1	S	S+1	H1	H2	LP	pLP	LP+1	pLP+1	S	S+1	H1	H2
2		811	811		420			275	275	234	234	275	204	275	575
3	275	234	523	464	486	405	275	284	280	251	243	280	227	281	280
4	241	215	420	340	252	310	255	301	287	231	239	284	226	282	282
5		83	335	340	239	310	255	637	374	459	294	338	264	342	311
6		335	337	368	244	316	255	567	413	477	331	392	309	426	374
7	301	231	318	356	240	315	259	403	411	335	331	394	311	423	378
8	637	459	338	399	270	373	290								
9	567	447	356	438	307	448	358								
10	403	335	353	433	309	442	363								

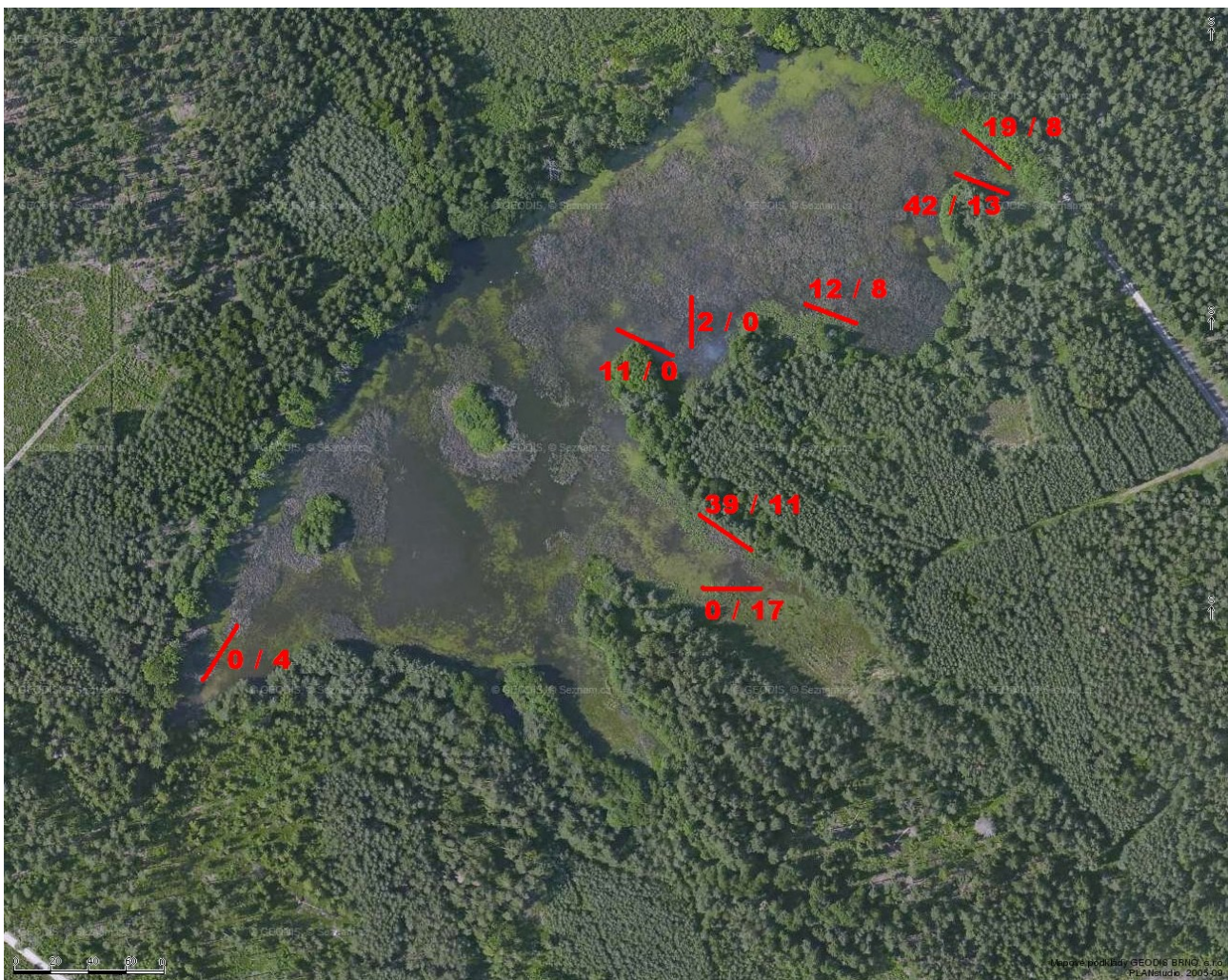
Tabulka č. 6: Odhadovaná velikost populace samců ze všech pastí. Hodnoty v tabulce se od tabulky č. 5 liší v šedě vyznačené oblasti. Data jsou zaokrouhlena na celé jedince.

<i>i</i>	použití surových dat							sečtení $C_i + C_{i-1}$ a $R_i + R_{i-1}$ pokud $R_i = 0$							
	LP	LP+1	pLP+1	S	S+1	H1	H2	LP	pLP	LP+1	pLP+1	S	S+1	H1	H2
2		811	811		420			275	275	234	234	275	204	275	575
3	275	234	523	464	486	405	275	284	280	251	243	280	227	281	280
4	241	215	420	340	252	310	255	301	287	231	239	284	226	282	282
5		83	335	340	239	310	255	637	374	459	294	338	264	342	311
6		335	337	368	244	316	255	1154	530	986	432	565	443	873	596
7	301	231	318	356	240	315	259	513	527	425	431	557	439	839	587
8	637	459	338	399	270	373	290								
9	1154	987	419	438	609	896	581								
10	513	425	420	433	595	895	574								

Tím, co lze z těchto dat vyčíst se budu zabývat v diskusi.

4.2.3 Prostorové rozmístění *Dytiscus marginalis*

Do satelitního snímku rybníku Vizír (obrázek č.12) jsem čarami zakreslil jednotlivé řady položených pastí (řada obsahuje zpravidla tři až čtyři pravidelně pokládané pasti). Ke každé řadě pastí jsem napsal počet potápníků *Dytiscus marginalis*, kteří tam byli chyceni do pravidelně pokládaných pastí. Rozložení jedinců v jarních měsících jsem oddělil lomítkem od rozložení jedinců v létě a na podzim. Obě řady pastí v jižní části rybníku, v nichž nebyli na jaře chyceni žádní jedinci, byly položeny až v průběhu léta.



Obrázek č. 12: Počty jedinců *Dytiscus marginalis* chycených v různých částech rybníku Vizír na jaře / počty jedinců *Dytiscus marginalis* chycených v různých částech rybníku Vizír v létě + na podzim. Satelitní snímek převzat z www.mapy.cz. Jedinci chycení v pastech položených pouze 18. 9. nejsou zakresleni. Obě řady pastí v jižní části rybníku, v nichž nebyli na jaře chyceni žádní jedinci, byly položeny až v průběhu léta.

4.2.4 *Apodemus flavicollis* v Josefově Dole

Hmyzí populace, kterými jsem se nyní zabýval na příkladu *Dytiscus marginalis* jsou obvykle velké a detekční pravděpodobnosti jednotlivých jedinců bývají malé. Abych získal data zpětných odchytů populací opačného charakteru, musím pro experiment zvolit jinou skupinu živočichů. Menší populace tvoří například savci. Použil jsem tedy data zpětných odchytů myšic lesních (*Apodemus flavicollis*). Tato data jsme pod vedením Petra Janšty sbírali spolu s Evou Konopáskovou, Janou Světlíkovou a Janou Bílkovou začátkem srpna roku 2008 poblíž Josefova dolu v Jizerských horách.

Do lesa lesa s podrostem jsme položili deset živochytných pastí s návnadou tvořenou směsí sardinek a ovesných vloček. Další deset pastí jsme nalíčili do rákosového porostu o několik metrů dále a ještě dalších deset pastí na rozhraní těchto dvou biotopů. Pastí jsme vybírali čtyřikrát za noc (vždy ve 22:00, v 01:00, v 04:00 a v 07:00). Vzhledem k tomu, že myšice byly značeny individuálně (lakem na nehty se jim zakresloval různý počet proužků na různá místa ocásku), celou noc můžeme považovat za jedno kolo, jedince chycené vícekrát za noc nepočítáme.

Data zpětných odchytů jsem zanesl do tabulky č. 7. Opět jsem kvůli odlišné detekční pravděpodobnosti samců a samic jejich počty oddělil do zvláštních sloupců.

Tabulka č. 7: Počty odchycených a z toho zpětně odchycených myšic *A. flavicollis* během jednotlivých nocí.

	celá populace		z toho samic		z toho samců	
	<i>C</i>	<i>R</i>	<i>C</i>	<i>R</i>	<i>C</i>	<i>R</i>
1. noc	8	0	6	0	2	0
2. noc	7	4	6	3	1	1
3. noc	7	4	6	4	1	0
4. noc	7	4	5	4	2	0
5. noc	10	9	8	7	2	2

Na první pohled jsou vidět některé výrazné odlišnosti těchto dat od dat potápníků *Dytiscus marginalis* z Vizíru – prochytnost a proznačenost populace myšic byla daleko vyšší, myšice totiž mají oproti potápníkům výrazně menší hodnotu *N* a výrazně větší hodnotu *p*. Proto nám bohatě stačilo provést pět kol.

Odhad velikosti populace vzorci LP, LP+1, pLP, S, H1 i H2 se shoduje na počtu třinácti až čtrnácti samicích. Pravdivost tohoto odhadu podporuje také fakt, že se na tomto odhadu vzorce shodují prakticky od třetího kola. Vzorec pLP+1 odhaduje, že populace myšic čítá o jednu samici méně. S+1 udává pouhých deset samic.

S_{\min} je po pátém kole roven 9,1, S_{\max} 25,33.

4.2.5 Porovnání počtu samců a samic v obou populacích

Zatímco u potápníků byla naprostá většina odchycených jedinců samců, u myšic je tomu přesně naopak. 77% odchycených jedinců *D. marginalis* byli samci,

$$\frac{\sum_{i=1}^k C_i \text{ samců}}{\sum_{i=1}^k C_i \text{ všech } D. marginalis} = 0,77 ,$$

u myšic je naopak 79% odchytených jedinců samic,

$$\frac{\sum_{i=1}^k C_i \text{ samic}}{\sum_{i=1}^k C_i \text{ všech } A. flavicollis} = 0,79 .$$

Pokud bychom srovnávali poměr zpětných odchytů, vyjde v obou případech převaha jedinců jednoho pohlaví nad druhým ještě výraznější.

$$\frac{\sum_{i=1}^k R_i \text{ samců}}{\sum_{i=1}^k R_i \text{ všech } D. marginalis} = 0,9$$

$$\frac{\sum_{i=1}^k R_i \text{ samic}}{\sum_{i=1}^k R_i \text{ všech } A. flavicollis} = 0,86$$

Z toho lze usuzovat, že počet jedinců vzácněji odchyteného pohlaví je stejný, nebo možná dokonce vyšší, než počet jedinců pohlaví, které ve vzorcích nacházíme častěji. Rozdílná detekční pravděpodobnost každého z pohlaví by pak byla způsobena rozdílnou aktivitou. Pokud by jedinci vzácněji detekovaného pohlaví byli opravdu méně aktivní či prostě „opatrnější“, mohlo by toto jejich chování být zároveň důvodem k tomu, aby byli i početnější.

Přestože tato čísla i jejich vysvětlení vypadají celkem jednoznačně, musím upozornit, že nízké hodnoty R_i vzácnějšího z obou pohlaví znamenají kromě výše popsaného také nižší věrohodnost těchto dat.

3.3 Vzorky

3.3.1 Správnost odhadů z částí vzorků

Pro vyhodnocení vzorku z pískoven jsem sledoval jepice, (nejhojnější je zde druh *Cloeon dipterum*). Dalšími početnými skupinami jsou larvy pakomárů (zejména rody *Ablabesmyia* a *Procladius*), ale také larvy jiných dvoukřídlých, zejména koretrovitých (*Chaoboridae*) a pakomárcovitých (*Ceratopogonidae*). Méně početnou sledovanou skupinou jsou pak chrostíci (*Trichoptera*).

Zjišťoval jsem, jak početné druhy nepodchytíme v jednotlivých částech vzorku (viz metodika). Živočichy přítomné ve vzorku a procentuální zastoupení částí vzorku, v nichž chyběli,

jsem zapsal do tabulky č. 8.

Tabulka č. 8: Počet čtvrtin a počet polovin vzorků, v nichž určitá skupina živočichů nacházející se ve vzorku není zastoupena vůbec.

vzorek	živočich	počet v celém vzorku	v kolika procentech čtvrtin chybí	v kolika procentech polovin chybí
1	<i>Cloeon dipterum</i>	6	0 %	0 %
1	<i>Chaoborus sp.</i>	8	25 %	0 %
2	<i>Procladius sp.</i>	21	0 %	0 %
2	<i>Ablabesmyia sp.</i>	26	0 %	0 %
2	<i>Psectrocladius sp.</i>	1	75%	50%
2	<i>Cloeon dipterum</i>	256	0 %	0 %
2	<i>Caenis sp.</i>	61	0 %	0 %
2	<i>Ceratopogonidae</i>	13	0 %	0 %
2	<i>Chaoborus sp.</i>	16	0 %	0 %
3	<i>Ablabesmyia sp.</i>	12	0 %	0 %
3	<i>Culicidae</i>	4	50 %	0 %
3	<i>Parakiefferiella sp.</i>	2	75 %	50%
3	<i>Procladius sp.</i>	9	0 %	0 %
3	<i>Psectrocladius sp.</i>	7	0 %	0 %
3	<i>Cloeon dipterum</i>	122	0 %	0 %
3	<i>Ceratopogonidae</i>	4	25 %	0 %
3	<i>Chaoborus sp.</i>	2	50 %	50 %
4	<i>Procladius sp.</i>	3	50 %	50 %
4	<i>Ablabesmyia sp.</i>	2	50 %	50 %
4	<i>Ceratopogonidae</i>	1	75 %	50 %
4	<i>Chaoborus sp.</i>	6	25 %	0 %
4	<i>Tipula lateralis</i>	3	50 %	0 %
5	<i>Ablabesmyia sp.</i>	4	25 %	0 %
5	<i>Neozavrelia cuneipennis</i>	2	75 %	50 %
5	<i>Procladius sp.</i>	1	75 %	50 %
5	<i>Cloeon dipterum</i>	69	0 %	0 %
5	<i>Ceratopogonidae</i>	5	25 %	0 %
5	<i>Chaoborus sp.</i>	4	25 %	0 %
5	<i>Tipula lateralis</i>	2	50 %	50 %
6	<i>Demicyptochironomus vulneratus</i>	1	75 %	50 %
7	<i>Procladius sp.</i>	2	50 %	0 %
7	<i>Cloeon dipterum</i>	21	0 %	0 %
7	<i>Ceratopogonidae</i>	2	75 %	50 %
7	<i>Chaoborus sp.</i>	41	0 %	0 %
7	<i>Tipula lateralis</i>	2	50 %	50 %
8	<i>Ablabesmyia sp.</i>	1	75 %	50 %
8	<i>Procladius sp.</i>	4	0 %	0 %
8	<i>Stictochironomus sp.</i>	1	75 %	50 %

8	<i>Cloeon dipterum</i>	12	0 %	0 %
8	<i>Caenis sp.</i>	2	50 %	0 %
8	<i>Ceratopogonidae</i>	15	0 %	0 %
8	<i>Chaoborus sp.</i>	61	0 %	0 %
8	<i>Tipula lateralis</i>	10	25 %	0 %
9	<i>Ablabesmyia sp.</i>	41	0 %	0 %
9	<i>Bryophaenocladus sp.</i>	1	75 %	50 %
9	<i>Clinotanypus nervosus</i>	4	50 %	0 %
9	<i>Procladius sp.</i>	11	0 %	0 %
9	<i>Psectrocladius sp.</i>	12	0 %	0 %
9	<i>Cloeon dipterum</i>	79	0 %	0 %
9	<i>Oecetis sp.</i>	1	75 %	50 %
9	<i>Oecetis lacustris</i>	1	75 %	50 %
9	<i>Ceratopogonidae</i>	7	0 %	0 %
9	<i>Chaoborus sp.</i>	92	0 %	0 %
9	<i>Tabanus cordiger</i>	1	75 %	50 %
10	<i>Ablabesmyia sp.</i>	45	0 %	0 %
10	<i>Bryophaenocladus sp.</i>	1	75 %	50 %
10	<i>Clinotanypus nervosus</i>	2	50 %	0 %
10	<i>Ecnomus tenellus</i>	1	75 %	50 %
10	<i>Procladius sp.</i>	21	0 %	0 %
10	<i>Psectrocladius sp.</i>	1	75 %	50 %
10	<i>Cloeon dipterum</i>	49	0 %	0 %
10	<i>Oecetis sp.</i>	2	75 %	50 %
10	<i>Ceratopogonidae</i>	7	0 %	0 %
10	<i>Chaoborus crystallinus</i>	6	0 %	0 %
10	<i>Chaoborus sp.</i>	51	0 %	0 %
11	<i>Neozavrelia cuneipennis</i>	2	75 %	50 %
11	<i>Polypedilum nubifer</i>	1	75 %	50 %
11	<i>Procladius sp.</i>	21	0 %	0 %
11	<i>Tanytarsus sp.</i>	4	25 %	0 %
11	<i>Cloeon dipterum</i>	8	25 %	0 %
11	<i>Oecetis sp.</i>	1	75 %	50 %
11	<i>Ceratopogonidae</i>	1	75 %	50 %
11	<i>Chaoborus sp.</i>	8	0 %	0 %
11	<i>Chaoborus sp.</i>	1	75 %	50 %
11	<i>Tipula lateralis</i>	9	0 %	0 %
12	<i>Procladius sp.</i>	5	25 %	0 %
12	<i>Cloeon dipterum</i>	4	25 %	0 %
12	<i>Chaoborus sp.</i>	24	25 %	0 %

Žádná skupina živočichů, která byla v celém vzorku zastoupena větším počtem jedinců, než jsou tři, již nechyběla v žádné polovině. Totéž lze s výjimkou koretry (*Chaoborus*) v dvanáctém vzorku říct u čtvrtin o skupinách, jejichž početnost ve vzorku byla větší než osm.

Pomocí dalších simulovaných vzorků obsahujících rýži a čočku (viz metodika) jsem zjistil, že jedinec o abundanci deseti jedinců v celém vzorku, nám ve čtvrtinovém vzorku budou chybět v jedné desetíně případů.



Obrázek č. 13: Jepice rodu *Caenis*. Foto J. Hadrava

Obrázek č. 14: Jepice *Cloeon dipterum*. Foto J. Hadrava

3.3.2 Přesnost odhadů z částí vzorků

Pokud i z části vzorků správně odhadneme, jaké organismy bychom našli v celém vzorku, naše odhady jejich počtů mohou být zkresleny. Jak moc budou zkresleny při jakých počtech živočichů v celém vzorku je zapsáno v tabulce č. 9. Variační koeficienty uvedené v tabulce nám ukazují procentuální chybu našich odhadů po roztřídění čtvrtin a polovin.



Obrázek č.15: *Chaoborus*. Foto J. Hadrava



Obrázek č. 16: Pakomár. Foto J. Hadrava

Tabulka č. 9: Procentuální chyba odhadů po rozřídění čtvrtin a polovin vzorků.

vzorek	živočich	počet v celém vzorku	variační koeficient odhadů pomocí čtvrtin	variační koeficient odhadů pomocí polovin
1	<i>Cloeon dipterum</i>	6	0,33	0
1	<i>Chaoborus sp.</i>	8	0,79	0
2	<i>Procladius sp.</i>	21	0,37	0,14
2	<i>Ablabesmyia sp.</i>	26	0,56	0,31
2	<i>Psectrocladius sp.</i>	1	1,73	1
2	<i>Cloeon dipterum</i>	256	0,21	0,14
2	<i>Caenis sp.</i>	61	0,33	0,31
2	<i>Ceratopogonidae</i>	13	0,88	0,38
2	<i>Chaoborus sp.</i>	16	0,4	0,13
3	<i>Ablabesmyia sp.</i>	12	0,24	0,17
3	<i>Culicidae</i>	4	1	0
3	<i>Parakiefferiella sp.</i>	2	1,73	1
3	<i>Procladius sp.</i>	9	0,58	0,56
3	<i>Psectrocladius sp.</i>	7	0,47	0,43
3	<i>Cloeon dipterum</i>	122	0,14	0,03
3	<i>Ceratopogonidae</i>	4	0,71	0,5
3	<i>Chaoborus sp.</i>	2	1	1
4	<i>Procladius sp.</i>	3	1,11	1
4	<i>Ablabesmyia sp.</i>	2	1	1
4	<i>Ceratopogonidae</i>	1	1,73	1
4	<i>Chaoborus sp.</i>	6	0,85	0,33
4	<i>Tipula lateralis</i>	3	1,11	0,33
5	<i>Ablabesmyia sp.</i>	4	0,71	0
5	<i>Neozavrelia cuneipennis</i>	2	1,73	1
5	<i>Procladius sp.</i>	1	1,73	1
5	<i>Cloeon dipterum</i>	69	0,2	0,01
5	<i>Ceratopogonidae</i>	5	0,66	0,6
5	<i>Chaoborus sp.</i>	4	0,71	0
5	<i>Tipula lateralis</i>	2	1	1
6	<i>Demicryptochironomus vulneratus</i>	1	1,73	1
7	<i>Procladius sp.</i>	2	1	0
7	<i>Cloeon dipterum</i>	21	0,56	0,43
7	<i>Ceratopogonidae</i>	2	1,73	1
7	<i>Chaoborus sp.</i>	41	0,19	0,12
7	<i>Tipula lateralis</i>	2	1	1
8	<i>Ablabesmyia sp.</i>	1	1,73	1
8	<i>Procladius sp.</i>	4	0	0
8	<i>Stictochironomus sp.</i>	1	1,73	1

8	<i>Cloeon dipterum</i>	12	0,33	0,33
8	<i>Caenis sp.</i>	2	1	0
8	<i>Ceratopogonidae</i>	15	0,51	0,33
8	<i>Chaoborus sp.</i>	61	0,3	0,18
8	<i>Tipula lateralis</i>	10	0,6	0,4
9	<i>Ablabesmyia sp.</i>	41	0,21	0,02
9	<i>Bryophaenocladus sp.</i>	1	1,73	1
9	<i>Clinotanytus nervosus</i>	4	1,22	0,5
9	<i>Procladius sp.</i>	11	0,9	0,64
9	<i>Psectrocladius sp.</i>	12	0,24	0
9	<i>Cloeon dipterum</i>	79	0,3	0,27
9	<i>Oecetis sp.</i>	1	1,73	1
9	<i>Oecetis lacustris</i>	1	1,73	1
9	<i>Ceratopogonidae</i>	7	0,47	0,14
9	<i>Chaoborus sp.</i>	92	0,12	0,09
9	<i>Tabanus cordiger</i>	1	1,73	1
10	<i>Ablabesmyia sp.</i>	45	0,22	0,07
10	<i>Bryophaenocladus sp.</i>	1	1,73	1
10	<i>Clinotanytus nervosus</i>	2	1	0
10	<i>Ecnomus tenellus</i>	1	1,73	1
10	<i>Procladius sp.</i>	21	0,55	0,14
10	<i>Psectrocladius sp.</i>	1	1,73	1
10	<i>Cloeon dipterum</i>	49	0,19	0,06
10	<i>Oecetis sp.</i>	2	1,73	1
10	<i>Ceratopogonidae</i>	7	0,47	0,43
10	<i>Chaoborus crystallinus</i>	6	0,33	0
10	<i>Chaoborus sp.</i>	51	0,34	0,25
11	<i>Neozavrelia cuneipennis</i>	2	1,73	1
11	<i>Polypedilum nubifer</i>	1	1,73	1
11	<i>Procladius sp.</i>	21	0,46	0,29
11	<i>Tanytarsus sp.</i>	4	0,71	0
11	<i>Cloeon dipterum</i>	8	0,79	0,25
11	<i>Oecetis sp.</i>	1	1,73	1
11	<i>Ceratopogonidae</i>	1	1,73	1
11	<i>Chaoborus sp.</i>	8	0,61	0,25
11	<i>Chaoborus sp.</i>	1	1,73	1
11	<i>Tipula lateralis</i>	9	0,19	0,11
12	<i>Procladius sp.</i>	5	0,87	0,6
12	<i>Cloeon dipterum</i>	4	0,71	0,5
12	<i>Chaoborus sp.</i>	24	0,92	0,58

4 Diskuse

4.1 Simulovaná data

4.1.1 Proměnlivost detekční pravděpodobnosti v čase

Lze předpokládat, že rozdílné rozložení reálných a simulovaných hodnot proměnlivé detekční pravděpodobnosti (popsané v kapitole *O simulovaných datech*) výsledky uvedené v kapitole *Proměnlivost detekční pravděpodobnosti v čase* neovlivní. Pokud proměnlivost p jako taková neporuší přesnost vzorců, není důvod se domnívat, že by přesnost výsledku závisela na tvaru distribuce p . Pravdivost této nulové hypotézy nám dokazuje i fakt, že rozdíl mezi proměnlivým a neproměnlivým p nebyl příliš patrný již ve třetím kole, ve kterém by se ještě rozdílnost rozložení detekční pravděpodobnosti nepoznala.

Důvodem vysoké chybovosti odhadů při malém počtu kol je pravděpodobně to, že zmenšení hodnoty p naše výsledky zpřesní více, než je zpřesní jeho zvýšení o stejnou hodnotu. Tento efekt však klesá rychle s přibývajícím počtem kol.

4.1.2 Které vzorce jsou vhodné pro které parametry populace

U populací s relativně velkou detekční pravděpodobností je po několika kolech výhodnější použít LP či LP+1 než pLP či jiné vzorce dávající velkou váhu předchozím kolům, v nichž bylo kvůli špatnému proznačení málo zpětných odchytů. U malých populací, u kterých proznačenost roste s přibývajícím počtem kol rychle, mohou být také věrohodnější výsledky, při jejichž výpočtu nebyly brány v úvahu počty zpětných odchytů v prvních kolech, kdy hodnoty R musely být z důvodu, že je populace malá, zatíženy velkou chybou.

4.1.3 Konfidenční interval dle Schnabelové

Poněkud závažijícím faktem je, že konfidenční interval, v němž by měla skutečná velikost populace ležet s pravděpodobností 95 %, je ve skutečnosti širší (viz kapitola *Šířka konfidenčního intervalu dle Schnabelové*). Je pravda, že populace o početnostech v řádů tisíců jedinců nemívají desetiprocentní detekční pravděpodobnost, jsou-li ale mé odhady velikosti populace myšic lesních (*Apodemus flavicollis*) správné (počet samic je v pastmi pokryté oblasti roven cca třinácti jedincům), pak hodnota detekční pravděpodobnosti samice myšice lesní musela být rovna nejméně 45 %. Při vysokých hodnotách p jsem však již ze sta pokusů nenacházel žádný konfidenční interval, který by v sobě skutečné N nezahrnoval (viz tabulka č. 2). Počet skutečných N ležících mimo konfidenční interval nevykazoval žádnou závislost na velikosti populace, proto lze předpokládat, že i u malé populace myšic je konfidenční interval zbytečně široký. Jeho šířka od 9 do 25 jedinců je zbytečně široká už z důvodu, že po pátém kole byl dokonce odhad $S_{\min} < M$ (zatímco spodní hranice konfidenčního intervalu byla 9 jedinců, označených jich bylo 13 různých).

4.2 Reálná data

4.2.1 Pokles počtu chytaných potápníků přes léto

V tabulce č. 4 vidíme, že přes léto výrazně klesl počet chytaných potápníků. Buď se skutečně snížila jejich početnost, nebo se pouze v průběhu roku mění aktivita potápníků. Letní pokles hodnot C lze tedy vysvětlit buď poklesem hodnoty N , nebo se snižuje pouze hodnota p .

Pro pravdivost první hypotézy vypovídají i odhady velikosti populace počítané ze surových dat po jednotlivých kolech (viz tabulka č. 5). Těmto datům však právě kvůli nízkým hodnotám C_i a R_i nemůžeme přikládat velkou váhu. Kdyby tomu tak bylo, lze pokles populace vysvětlit tím, že většina přezimovavších jedinců zemřela krátce poté, co na jaře nakladla vajíčka. Podzimní nárůst velikosti vzorků by pak byl vysvětlen tím, že se začali objevovat noví dospělci, kteří se přes léto metamorfovali z larev. Proti tomuto tvrzení však částečně svědčí tabulka č. 10. Díky individuálnímu značení jedinců jsem si mohl ke všem jedincům zpětně odchyceným v období od srpna dále dohledat, kdy byl daný jedinec označen, a zaznamenal jsem to do následující tabulky.

Tabulka č. 10: Data, v nichž byli poprvé označeni jedinci zpětně odchycení v létě a na podzim. Samice jsou označeny písmenem f . Jedinci označení ještě před letním úbytkem jsou zaznamenáni tučně.

datum, kdy byl jedinec zpětně odchycen	datum, kdy byl jedinec označen
20. 8. 2009	21. 5. 2009
20. 8. 2009	10. 8. 2009
3. 9. 2009	21. 5. 2009
3. 9. 2009	21. 5. 2009
18. 9. 2009	8. 6. 2009
18. 9. 2009	10. 8. 2009
18. 9. 2009	20. 8. 2009
18. 9. 2009; f	3. 9. 2009
18. 9. 2009	3. 9. 2009
1. 10. 2009	3. 9. 2009
1. 10. 2009	3. 9. 2009
1.10. 2009	3. 9. 2009

V přidaných pastech:

18. 9. 2009	21. 5. 2009
18. 9. 2009; f	20. 8. 2009

Je tedy vidět, že přes léto zpětně odchycení jedinci byli jedinci přeživší onu neznámou událost, která počátkem července minimalizovala velikost vzorků C . Jedinci odchycení na podzim už ale mohli patřit k té nové generaci. Zůstává tedy otázkou, jestli ti, kteří se dostatečně najedli dříve, už nepotřebovali vyhledávat potravu tak urputně jako jejich kolegové, kteří se do přípravy na zimu pustili až v září, nebo se opravdu jedná o dvě generace.

Když se podíváme na obrázek č. 12, vidíme, že prostorové rozmístění potápníků v rybníku se příliš nemění. Ve všech obdobích potápníci takřka neopouštějí zátoky. To by mohlo být dáno tím, že v hlubších vodách u středu rybníka žijí ryby (štíky a okouni).

Já osobně se spíše domnívám, že se v průběhu roku mění jen aktivita potápníků (a s ní korelující p) (AIKEN, WILKINSON 1985). Dospělci totiž obvykle žijí několik let, a i pokud mají sesynchronizované jedno konkrétní období v roce, v němž dospělci umírají, ale larvy se ještě nemetamorfují, pak by velikost populace dospělců během tohoto období neměla být menší než

$$\frac{x-1}{x} \cdot N,$$

kde x je počet let, kterého se potápník dožívá v podobě dospělého, a N je velikost populace v ostatních ročních obdobích. U potápníků *D. marginalis* se dospělci pravděpodobně dožívají dvou i více let; pro vysvětlení jevu, který v létě na našich vzorcích pozorujeme, bychom však potřebovali x jen nepatrně vyšší než 1. Stejně tak podzimní pokles počtu odchytů (zastoupený měřením z 1. 10.) lze snáze vysvětlit sníženou aktivitou nebo migrací dospělců na zimoviště, než umíráním velkého počtu jedinců v důsledku ochlazení na počátku podzimu. Dospělci většiny sledovaných druhů jsou schopni přezimovat, a proto by podzimní ochlazení nemělo jejich populace nijak výrazně devastovat.

Je-li podzimní útlum aktivity zapříčiněn ochlazením, byl by tím byl zároveň vysvětlen zářijový nárůst aktivity, kdy potápníci potřebují dost potravy, aby byli schopni přečkat zimu, po které mohou opět zaktivizovat na jaře.

Vysvětlením proměnlivé detekční pravděpodobnosti by také mohlo být, že v létě mají dostatečné množství potravy, a nevyhledávají tudíž návnadu v pastech.

4.2.2 Velikost populace *Dytiscus marginalis*

Tabulka č. 5 dává po desátém kole hodnoty výrazně menší než tabulka č. 6. To by mohlo být způsobeno tím, že do pastí nově položených pouze dne 18. 9. se chytali jedinci, které jsme v pravidelně pokládáných pastech nedetekovali. Tento vliv by však nové pasti mít neměly, nebyly položeny do velké vzdálenosti od pravidelných pastí. Navíc jsou prokázány i migrace jedinců mezi různými řadami pastí. Jednotlivá kola se tedy liší hodnotou detekční pravděpodobnosti. Kol však proběhlo dostatečné množství, nenacházím tedy důvod se domnívat, že výpočty z pravidelně pokládáných pastí (tabulka č. 5) by měly být přesnější než výpočty ze všech pastí (tabulka č. 6).

Důvodem podzimního nárůstu odhadů velikosti populace by mohlo být to, že jedinci ztrácejí své označení. Tento vliv však z dat nemůžeme prokázat, z tabulky číslo 10 je vidět, že označení na krovkách alespoň některým potápníkům vydrží dlouho. Naše odhady také mohly narůst proto, že počet jedinců opravdu vzrostl, což lze vysvětlit buď migrací, nebo tím, že se noví dospělci před zimou metamorfovali z larev, které nejsou schopny přezimovat. To pravděpodobně nějakou roli ve změně odhadované velikosti populace hraje, nejsme ji však schopni kvantifikovat těmito modely počítajícími s uzavřenou populací.

Odhady ukazují, že počet samců v populaci bude roven přibližně 500 jedinců. Velikost našich vzorků pak ukazuje, že detekční pravděpodobnost samců bude přibližně 5 %. Z obrázku č. 9 vidíme, že se variační koeficient přesnosti našich odhadů pro takovéto parametry populace pohybuje okolo 0,15, což by mělo přibližně odpovídat možné chybě našich odhadů.

Z obrázku č. 10 vidíme, že vzorec S+1 by v takovéto populaci měl dávat spíše podhodnocený výsledek. Odhad vzorce S+1 je opravdu nižší než odhad vzorce LP, pLP či S. Vzorec H1 naopak po desátém kole ukazuje výsledek vyšší než ostatní vzorce. Zajímavé je, že odhad pomocí LP+1 a pLP+1 dává v tomto případě dokonce menší výsledek než odhad S+1.

Za reálný odhad tedy považuji výsledek, že počet samců *Dytiscus marginalis* ve Vizíru bude

500 jedinců, možnou chybu pak odhaduji ± 100 jedinců. Za předpokladu, že počet samců je totožný s počtem samic, celá populace *Dytiscus marginalis* ve Vizíru bude čítat cca 1000 jedinců.

4.2.3 Vliv značení na mortalitu jedinců

Bylo zjištěno (HORA et al. 2010), že značení jedinců některých půdních bezobratlých lakem na nehty způsobuje zvýšenou mortalitu označených jedinců. Tento jev však neplatí u myšic, kterým jsme proušky na ocásky dělali touž látkou. Z dat je však vidět, že poměr R_i ku C_i roste přímo úměrně s M_i , navíc jsme pozorovali, že barva myšicím částečně ubývá každý den a na ocáscích jim patrně nezůstávají žádné barevné stopy o mnoho déle, než oněch pět po sobě jdoucích nocí.

4.2.4 Další faktory ovlivňující správnost primárních dat

Podmínkami správného odhadu abundance je, že pravděpodobnost chycení každého z jedinců v populaci je stejná (což by v případě pastí s návnadou znamenalo, že všechny jedince bude tatáž potrava lákat úplně stejně, a to bez ohledu na to, jestli ji už v těchto pastech jedli dříve). Druhou podmínkou je, že jedinci v době mezi odchvy nesmějí migrovat mezi různými populacemi, nesmějí umírat, ani se líhnout.

O problematice prvního předpokladu konstantní detekční pravděpodobnosti všech jedinců je alespoň v případě hmyzu známo snad pouze to, že pravděpodobnost chycení samce je jiná než chycení samice (viz kapitola *Porovnání počtu samců a samic v obou populacích*), proto se výpočty velikosti populace provádějí zvlášť pro samce a zvlášť pro samice. Výsledky poté většinou ukazují, že početnost každého z pohlaví bývá i přes tak odlišné množství odchycených jedinců dost podobná. Kdybychom však počty samic a samců neodlišovali, výsledky by byly podhodnocené, stejně tak jako by tomu bylo v případě, že někteří jedinci by se do pastí s potravou, na niž si zvykli, chytali pravidelně, a jiní by byli opatrní, a v pastech bychom je tak téměř nenalézali. Jestli se to děje, nám známo není, ale dost možná ano, potravní preference vodního hmyzu jsou dosti individuální (KLEČKA 2010). Tento efekt by mohl působit podhodnocování našich odhadů při malé proznačenosti populace.

Druhý předpoklad, tedy že se velikost populace nebude v čase měnit, což by v praxi znamenalo, že jedinci mezi jednotlivými odchvy neumírají, nelhnou se, a ani nemigrují mezi oblastmi pokrytými pastmi a oblastmi, které leží mimo studovanou oblast (což by znamenalo, že se nejedná o jednotnou populaci, ale subpopulaci nějaké obrovské metapopulace, jejíž areál nejsme schopni celý monitorovat), je předpoklad, který při dlouhodobém sledování populace (tedy tom více než dvoukolovém) splněn pravděpodobně být nemusí. Takovýmto populacím se pak říká otevřené populace (*open-populations*), naopak populace, kterými jsem se dosud zabýval, se nazývají populacemi uzavřenými (*closed-populations*).

O migraci potápníků víme, že potápníci sice mezi různými vodními plochami mohou přeletovat, nedělají to však příliš často (DAVY-BOWKER 2002).

Existují i matematické modely, které jsou schopny tyto nedostatky odhadů velikosti populace do značné míry anulovat. Asi nejznámějším modelem počítajícím parametry populace je model Jollyho a Sebera (JOLLY 1965), na jehož základě pracuje např. program Mark, podrobně se jím však zde zabývat nebudu. Rád bych naopak zjistil, jak budou na proměnlivou velikost populace reagovat vzorce, které její proměnlivost nepředpokládají.

Dalším nepředpokládaným jevem, který by při odchvy mohl nastat, by bylo ovlivňování detekční pravděpodobnosti jednoho jedince jinými. K tomu by mohlo dojít například tehdy, kdyby nechycený jedinec byl k pasti přilákan přítomností jiného, chyceného jedince. Tento efekt však nemá za následek nic jiného, než odlišnou detekční pravděpodobnost v různých pastech, neměl by

však měnit detekční pravděpodobnost různých jedinců různě. Proto jeho vliv můžeme při výpočtu velikosti populace zanedbat, při zjišťování prostorového rozmístění potápníků nám však může výrazně snižovat přesnost výsledků. Pokud bychom o tomto vlivu nevěděli a domnívali se, že všichni jedinci byli chyceni nezávisle, mohli bychom přecenit odhady vyhraněnosti potápníků vůči určité části jejich teritoria.

Že však vzájemné přitahování se potápníků má nějaký vliv, možné je: do některých pastí bylo odchyceno velké množství jedinců, zatímco v pasti položené jen o několik metrů dále nebyl nalezen žádný. To by bylo možné vysvětlit také hejnovým chováním potápníků, které by mělo na naše odhady obdobný vliv.

5. Závěr

Přestože, nebo možná právě proto, že na metodiku zpětných odchytů již bylo napsáno opravdu velké množství prací a další stále přibývají, mnozí lidé na vzorce vypočítávající abundanci pohlížejí jako na „black boxy“, které po zadání výsledků měření stanoví velikost populace. Tyto vzorce však nejsou všemocné, s mnohými ději, které v populacích mohou probíhat, nepočítají vůbec. Každý z nich má navíc své silné a slabé stránky, nenarazil jsem však na jedinou práci, která by je srovnávala a pokoušela se stanovit, který ze vzorců je vhodný do jakých podmínek.

Srovnal jsem vzorce na simulovaných datech. Z výsledků jsem vyvodil tyto závěry:

Pokud jsou počty odchycených jedinců v jednotlivých kolech hodně odlišné, pro zpřesnění výsledku se vyplatí přidat další kola více, než kdyby počty odchycených jedinců byly při všech odchycích podobné.

Vzorec S+1 neudává příliš přesné odhady velikostí malých populací, systematicky je podhodnocuje.

Konfidenční interval vzorce Schnabelové, který udává množinu možných hodnot N , v níž se skutečná velikost populace nachází s pravděpodobností 95 %, je zbytečně široký v případě, kdy v každém kole chytáme velké procento jedinců z celé populace.

Pokud skutečná velikost populace neleží v tomto pětadevadesáti procentním konfidenčním intervalu, leží v případě velkých populací spíše nad ním, v případě malých populací naopak pod ním.

Pokud v datech zpětných odchytů bude často zastoupena hodnota $R_i = 0$, přesnější výsledky dostaneme spíše sečtením $C_i + C_{i-1}$ a $R_i + R_{i-1}$ a následným výpočtem, než počítáním vzorcem LP+1 či pLP+1.

Za ideální metodu výpočtu velikosti populace považuji odhad abundance všemi vzorci a následné srovnání jejich výsledků.

Ze zpětných odchytů potápníků *Dytiscus marginalis* vzešly tyto závěry:

Populace čítá nejspíše okolo tisíce jedinců.

Nejsou známy důvody, proč velikost našich vzorků kolísá.

6. Použitá literatura

- Aiken, R. B., Wilkinson, C.W.: *Bionomics of Dytiscus alaskanus J. Balfour-Browne (Coleoptera: Dytiscidae) in a central Alberta lake*. Canadian Journal of Zoology N. 63, 1985, 1316-1323
- Anděra, M., Horáček, I.: *Poznáváme naše savce*. Jihlava, Sobotáles 2005
- Beneš J., Konvička M.: *Motýli České republiky: rozšíření a ochrana*. Praha, Společnost pro ochranu motýlů 2002
- Blake, M., Jäch, M. A.: *Key to Adults of Chinese Water Beetle Families*. In: „Water Beetles of China.“ Vol. III, Wien, April 2003, 21-36
- Bonner, J. T.: *Na velikosti záleží – od prvoků k plejtvákům*. Praha, Mladá fronta 2008
- Boukal D., Boukal M., Fikáček M., Hájek J., Klečka J., Skalický S., Šťastný J., Trávníček D.: *Klapalekiana. Katalog vodních brouků České republiky*. Klapalekiana, Vol. 43 (Suppl.): 1-289, 2007, Česká společnost entomologická, Praha 2007
- Davy-Bowker J.: *A mark and recapture study of water beetles (Coleoptera: Dytiscidae) in a group of semi-permanent and temporary ponds*. Aquatic Ecology 36: 435–446, 2002.
- Friday, L. E.: *A Key to the Adults of British Water Beetles*. Department of Applied Biology, Field Studies 7 (1988), 1-151
- Hájek, J.: *Coleoptera: Sphaeriusidae, Gyrinidae, Haliplidae, Noteridae, Paleobiidae*. Folia Heyrovskyana – Icones insectorum Europae centralis, Series B, No. 9, 2007, 1-13
- Hájek, J.: *Coleoptera: Dytiscidae*. Folia Heyrovskyana – Icones insectorum Europae centralis, Series B, No. 11, 2009, 1-32
- Hora, P., Mačát, Z., Macháč, O., Rendoš, M., Trnka, F., Vokálová, A., Tuf, I. H.: *Značení půdních bezobratlých. Jak dlouho vydrží a jak rychle zabijí?* Poster, Zoologické dny, 11.- 12. 2. 2010, Česká zemědělská univerzita, Praha – Suchdol
- Hordová, M.: *Populační dynamika ropuchy obecné, Bufo bufo (Linnaeus, 1758)*. Acta Musei Nationalis Prague, Vol. XXXVII, No. 3-4, 1981, 161-191
- Jolly, G. M.: *Explicit Estimates from Capture-Recapture Data with Both Death and Immigration-Stochastic Model*. Biometrika, Vol. 52, No. 1/2 (Jun., 1965), 225-247
- Klečka J.: *Potravní selektivita dravého vodního hmyzu ve vztahu k vlastnostem predátorů a kořisti*. Přednáška, Zoologické dny, 11.- 12. 2. 2010, Česká zemědělská univerzita, Praha – Suchdol
- Kohl, S.: *Určovací klíč exuvií evropských druhů vážek (Odonata) podřádu Anisoptera*. Vlašim, Český svaz ochránců přírody 2003
- Meloun, M., Militký, J.: *Statistická analýza experimentálních dat*. Praha, Academia 2004
- Mikát M.: *Příspěvek k ekologii a etologii šidlatek (Odonata, Lestidae)*. Práce SOČ, 2007

Rozkošný, R.: *Klíč vodních larev hmyzu*. Praha, Academia 1980

Schnabel, Z. E.: *The Estimation of Total Fish Population of a Lake*. American Mathematics Monthly, Vol 45, No. 6, 1938, 348-352

Tkadlec, E.: *Ekologie populací*. Olomouc, Vydavatelství Univerzity Palackého v Olomouci 2008

Použitý software:

Mark
Statistica
Open Office
Programy projektu GNU

Použité internetové stránky:

<http://www.mapy.cz>

<http://www.sci.muni.cz/zoolecol/hydrobio/sbirka/>

<http://www.cplusplus.com>

<http://www.biolib.cz/cz/taxon/>

<http://warnercnr.colostate.edu/~gwhite/mark/mark.htm>

<http://www.trebonsko.ochranaprirody.cz/index.php?cmd=page&id=1582>

<http://www.naplachte.cz>

7. Přílohy

7.1. Soupis všech proměnných

Soupis všech používaných proměnných		
N	velikost populace (= celkový počet jedinců v populaci = početnost = abundance)	(= <i>population size</i>)
C	velikost vzorku (= počet odchycených)	<i>captured</i>
p	detekční pravděpodobnost	<i>probability</i>
M	počet označených jedinců	<i>marked (= tagged = signed)</i>
R	počet zpětně odchycených jedinců	<i>recaptured</i>
i a j	indexy jednotlivých kol	
k	celkový počet kol	
S	suma kvadratických odchylek	
W	váha přiřádaná vzorci $C = N \cdot p$ (2.10)	
w	váha přiřádaná Lincoln-Petersonově vzorci (2.10)	
Q	pravděpodobnost, že ve vzorku C bude R označených jedinců, pokud jich je označeno M	

V textu jsem vícekrát použil slova „proznačit“ či „proznačený“. Vzhledem k tomu, že mi Open Office tato slova podtrhává jako slova neexistující, myslím, že je na místě, abych zde tato praktická a velmi užitečná slovíčka zdefinoval. Jedná se tedy o bezrozměrnou veličinu nabývající hodnoty od nuly do jedné a počítající se jako

$$\frac{M_i}{N}$$

7.2 Soupis vzorců

Soupis nejdůležitějších vzorců			
Vzorec	jméno	zkratka	číslo rovnice v textu
$N = \frac{M_i \cdot C_i}{R_i}$	Lincolnův-Petersonův vzorec	LP	(2.5)
$N = \frac{(M_i + 1) \cdot (C_i + 1)}{(R_i + 1)} - 1$	Lincolnův-Petersonův vzorec modifikovaný pro malá C a malá R	LP+1	
$N = \frac{\sum_{i=2}^k \left(\frac{M_i \cdot C_i}{R_i} \right)}{k - 1}$	průměrovaný Lincolnův-Petersonův vzorec	pLP	(2.6)
$N = \frac{\sum_{i=2}^k \left(\frac{(M_i + 1) \cdot (C_i + 1)}{(R_i + 1)} - 1 \right)}{k - 1}$	průměrovaný Lincolnův-Petersonův vzorec modifikovaný pro malá C a malá R	pLP+1	
$N = \frac{\sum_{i=2}^k (C_i \cdot M_i)}{\sum_{i=2}^k R_i}$	vzorec Schnabelové	S	(2.9)
$N = \frac{\sum_{i=2}^k ((C_i + 1) \cdot (M_i + 1))}{\sum_{i=2}^k (R_i + 1)} - (k - 1)$	vzorec Schnabelové modifikovaný pro malá C a malá R	S+1	
$N = \frac{\sum_{i=2}^k (C_i \cdot M_i)}{\sum_{i=2}^k R_i + 2 \sqrt{\sum_{i=2}^k C_i}}$	spodní hranice pětadevadesáti procentního konfidenčního intervalu dle Schnabelové	S_{\min}	
$N = \frac{\sum_{i=2}^k (C_i \cdot M_i)}{\sum_{i=2}^k R_i - 2 \sqrt{\sum_{i=2}^k C_i}}$	horní hranice pětadevadesáti procentního konfidenčního intervalu dle Schnabelové	S_{\max}	
$N = \frac{\sum_{i=2}^k C_i^2 \cdot M_i^2}{\sum_{i=2}^k C_i \cdot M_i \cdot R_i}$	$w = 1$	H1	(2.16)
$N = \frac{\sum_{i=2}^k C_i \cdot M_i \cdot R_i}{\sum_{i=2}^k R_i^2}$	$w = \frac{R_i}{M_i \cdot C_i}$	H2	(2.17)

7.3 Zdrojový kód programu simulujícího primární data zpětných odchyť

Zde je zdrojový kód mého programu, abych umožnil snadné pochopení principu jeho fungování i čtenářům neznalým jazyka C++, podrobně jsem okomentoval funkci každého řádku. Program je rozdělen do tří souborů, `main.cpp`, `jedinec.h` a `jedinec.cpp`.

main.cpp:

```
#include "jedinec.h"
#include <iostream>
#include <vector>
#include <time.h>
int main(int argc, char *argv[])
{
    srand ( time(NULL) ); //iniciace generátoru náhodných čísel
    std::vector<Jedinec*> populace; //populace se zadefinuje jako vektor jedinců

    std::cout<<"Velikost populace: "; //zeptá se na velikost populace (N)
    unsigned int count; //definice proměnné "count"
    std::cin>>count; //do proměnné "count" se načte zadaná velikost populace (N)
    for (unsigned int i = 0; i < count; i++) //for cyklem se vygeneruje požadovaný počet
jedinců, ti se vloží do vektoru
        populace.push_back(new Jedinec());

    std::cout<<"Minimální detekční pravděpodobnost: "; //zeptá se na spodní hranici
detekční pravděpodobnosti (p) (v procentech - např. 2 znamená 2%)
    unsigned int p_min; //definice proměnné "p_min"
    std::cin>>p_min; //do proměnné "p_min" se načte zadaná hodnota

    std::cout<<"Maximální detekční pravděpodobnost: "; //zeptá se na horní hranici
detekční pravděpodobnosti (p) (v procentech - např. 2 znamená 2%)
    unsigned int p_max; //definice proměnné "p_max"
    std::cin>>p_max; //do proměnné "max_p" se načte zadaná hodnota
    int p_rozdil; //definice proměnné "p_rozdil"
    p_rozdil = (p_max - p_min); //spočítá rozdíl detekčních pravděpodobností

    std::cout<<"Počet kol: "; //zeptá se na počet kol (k)
    unsigned int kola; //definice proměnné "kola"
    std::cin>>kola; //do proměnné "kola" se načte zadaný počet kol

    std::cout<<"Počet experimentů: "; //zeptá se na počet experimentů
    unsigned int experimenty; //definice proměnné "experimenty"
    std::cin>>experimenty; //do proměnné "experimenty" se načte zadaný počet experimentů

    for (unsigned int i = 0; i < experimenty; i++) //for cyklem probíhají jednotlivé
experimenty
    {
        std::cout<<"\n";
        for (unsigned int a = 0; a < populace.size(); a++) //každý jedinec udělá to, co
má udělat před zahájením nového experimentu
            populace.at(a)->provest_experiment();
        for (unsigned int b = 0; b < kola; b++) //for cyklem probíhají jednotlivá kola
        {
            if (p_rozdil > 0) //spočítá se detekční pravděpodobnost pro toto kolo
                Jedinec::p_pravdepodobnost = (p_min + rand()%p_rozdil);
            else
                Jedinec::p_pravdepodobnost = (p_min);
            Jedinec::pocet_chycenych_v_kole = 0; //na začátku kola se vynuluje
proměnná zadefinovaná v Jedinci a určující počet jedinců chycených v každém kole
            Jedinec::pocet_recapture_v_kole = 0; //na začátku kola se vynuluje
proměnná zadefinovaná v Jedinci a určující počet jedinců zpětně chycených v každém kole
            for (unsigned int c = 0; c < populace.size(); c++) //každý jedinec provede
kolo
                populace.at(c)->provest_kolo();
        }
    }
}
```

```

        std::cout<<Jedinec::pocet_chycenych_v_kole<<"<<Jedinec::pocet_recapture_
v_kole<<"\n"; //vypíše počet chycených (C) a kolik z nich je zpětně chycených (R)
    }
}
return 0;
}

```

jedinec.h:

```

#ifndef JEDINEC_H
#define JEDINEC_H
class Jedinec
{
public: //informace uložené pro každého jedince zvlášť
    Jedinec();
    ~Jedinec();
    void provest_kolo();
    void provest_experiment();

    static int p_pravdepodobnost; //definuje proměnnou pro p v daném kole
    static bool oznaceni; //definuje proměnnou pro označení jedince
    static unsigned long pocet_recapture_v_kole; //definuje proměnnou pro R v daném kole
    static unsigned long pocet_chycenych_v_kole; //definuje proměnnou pro C v daném kole
};

#endif // JEDINEC_H

```

jedinec.cpp:

```

#include "jedinec.h"
#include <iostream>
#include <cmath>
#include <stdio.h>
unsigned long Jedinec::pocet_recapture_v_kole = 0;
unsigned long Jedinec::pocet_chycenych_v_kole = 0;
int Jedinec::p_pravdepodobnost = 0;
Jedinec::Jedinec() //zadefinuje proměnné pro každého jedince
{
    oznaceni = false; //žádný jedinec nebude na začátku označen
}
void Jedinec::provest_kolo() //co se stane v každém kole
{
    if (rand()%100 < (p_pravdepodobnost)) //pokud je jedinec chycen
    {
        pocet_chycenych_v_kole++; //zvýší proměnnou "pocet_chycenych_v_kole" o 1
        if (oznaceni == true) //pokud už byl označen dříve
            pocet_recapture_v_kole++; //zvýší proměnnou "pocet_recapture_v_kole" o 1
        else //pokud ještě nebyl označen, tak jej označí
            oznaceni = true;
    }
}
void Jedinec::provest_experiment() //co se má stát před novým experimentem
{
    oznaceni = false; //žádný jedinec nebude na začátku označen
}

```

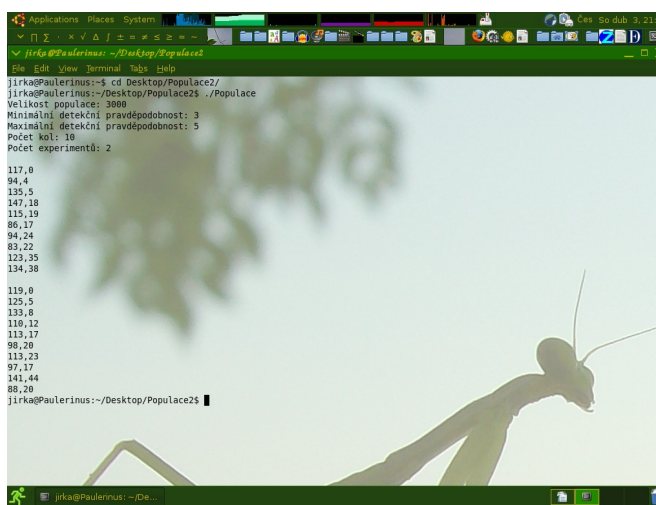
7.4 Stručný návod na používání programu simulujícího primární data zpětných odchyť

Po spuštění programu se postupně zadají a enterem potvrzují jednotlivé vlastnosti populace, na které se program zeptá. Nejprve se vyplní velikost populace N , poté horní a dolní mez detekční pravděpodobnosti p (má-li být p konstantní, zadají se obě hodnoty totožné, a to rovné zvolené konstantě). Detekční pravděpodobnost se zadává v počtu procent, nikoli tedy v desetinném čísle, zvolená hodnota naopak musí být číslo celé. Dále se zapíše i počet kol, po která experiment provádíme. Má-li se pak celý experiment zopakovat vícekrát, zadá se poslední hodnota, počet experimentů, vyšší než jedna, respektive rovna počtu nezávislých pokusů, které chceme na populaci s již navolenými parametry udělat. Program následně vygenerovaná data vypisuje ve formátu:

C_1, R_1
 C_2, R_2
 C_3, R_3
...
 C_k, R_k

C_1, R_1
 C_2, R_2
 C_3, R_3
...

C_1, R_1
 C_2, R_2
 C_3, R_3
...
 C_k, R_k



```
jirka@Paulerinus: ~/Desktop/Populace2
jirka@Paulerinus:~/Desktop/Populace2
jirka@Paulerinus:~/Desktop/Populace2$ ./Populace
Velikost populace: 3000
Minimální detekční pravděpodobnost: 3
Maximální detekční pravděpodobnost: 5
Počet kol: 10
Počet experimentů: 2
117,0
94,4
125,5
147,18
115,19
86,17
94,24
83,22
123,95
134,38
119,0
125,5
133,8
110,12
113,17
98,20
113,23
97,17
141,44
88,20
jirka@Paulerinus:~/Desktop/Populace2$
```

Obrázek č. 17: Generování simulovaných dat.

Každý řádek tedy popisuje jedno kolo, každý odstavec pak jednotlivé experimenty.

7.5 Zdrojová data grafů

7.5.1 Proměnlivost detekční pravděpodobnosti v čase

$N = 2000, \hat{y}p = 10 \%$

i	% šířka intervalu p	% šířka intervalu				variační koeficient				šířka konfidenčního intervalu dle Schnabelové
		LP	LP+1	pLP	pLP+1	S	S+1	H1	H2	
2	0	0,24	0,21	0,24	0,21	0,24	0,19	0,24	0,24	2537,57
3	0	0,15	0,15	0,15	0,13	0,12	0,11	0,13	0,12	1161,04
4	0	0,14	0,13	0,11	0,1	0,09	0,08	0,09	0,08	801,41
5	0	0,09	0,09	0,09	0,08	0,07	0,06	0,07	0,06	619,59
6	0	0,08	0,07	0,07	0,06	0,05	0,05	0,05	0,05	507,96
7	0	0,07	0,07	0,06	0,05	0,04	0,04	0,04	0,04	432,15
8	0	0,07	0,06	0,05	0,05	0,03	0,03	0,03	0,03	379,12
9	0	0,06	0,06	0,05	0,04	0,03	0,03	0,03	0,03	337,5
10	0	0,05	0,05	0,04	0,04	0,02	0,03	0,02	0,02	305,53
2	4	0,22	0,2	0,22	0,2	0,22	0,19	0,22	0,22	2758,33
3	4	0,14	0,13	0,13	0,12	0,12	0,11	0,12	0,12	1210,89
4	4	0,12	0,11	0,1	0,09	0,08	0,08	0,08	0,08	831,65
5	4	0,1	0,1	0,08	0,07	0,06	0,06	0,06	0,06	641,27
6	4	0,08	0,08	0,06	0,06	0,05	0,05	0,05	0,05	524,85
7	4	0,08	0,08	0,05	0,05	0,04	0,04	0,04	0,04	450,54
8	4	0,07	0,07	0,05	0,04	0,03	0,03	0,03	0,03	393,31
9	4	0,07	0,06	0,04	0,04	0,03	0,03	0,03	0,03	352,08
10	4	0,06	0,06	0,04	0,03	0,02	0,03	0,03	0,03	318,99
2	8	0,25	0,22	0,25	0,22	0,25	0,22	0,25	0,25	#DIV/0!
3	8	0,16	0,15	0,15	0,14	0,13	0,13	0,13	0,13	1285,08
4	8	0,13	0,13	0,12	0,11	0,1	0,1	0,1	0,1	877,36
5	8	0,11	0,11	0,1	0,09	0,08	0,08	0,08	0,08	669,59
6	8	0,1	0,1	0,08	0,08	0,06	0,07	0,06	0,06	541,45
7	8	0,08	0,07	0,07	0,06	0,05	0,05	0,04	0,04	462,89
8	8	0,06	0,06	0,06	0,05	0,04	0,04	0,04	0,04	403,79
9	8	0,07	0,07	0,05	0,05	0,03	0,04	0,03	0,04	359,37
10	8	0,07	0,06	0,05	0,04	0,03	0,03	0,03	0,03	325,27
2	12	0,47	0,25	0,47	0,25	0,47	0,19	0,47	0,47	#DIV/0!
3	12	0,18	0,16	0,24	0,13	0,13	0,12	0,15	0,15	1470,09
4	12	0,12	0,11	0,17	0,09	0,09	0,07	0,1	0,09	911,6
5	12	0,13	0,12	0,13	0,07	0,06	0,06	0,07	0,07	670,89
6	12	0,08	0,08	0,11	0,06	0,05	0,04	0,05	0,05	548,97
7	12	0,08	0,08	0,09	0,05	0,04	0,04	0,04	0,04	462,51
8	12	0,08	0,08	0,08	0,04	0,04	0,04	0,04	0,04	401,21
9	12	0,06	0,06	0,07	0,04	0,03	0,03	0,03	0,03	354,38
10	12	0,06	0,06	0,06	0,04	0,03	0,03	0,03	0,03	321,6
2	16	#DIV/0!	0,34	#DIV/0!	0,34	#DIV/0!	0,27	#DIV/0!	#DIV/0!	#DIV/0!
3	16	0,27	0,22	#DIV/0!	0,2	0,21	0,16	0,24	0,21	2152,65
4	16	0,13	0,12	#DIV/0!	0,14	0,1	0,09	0,1	0,09	987,65
5	16	0,29	0,19	#DIV/0!	0,12	0,08	0,08	0,09	0,08	700,78
6	16	0,13	0,12	#DIV/0!	0,1	0,07	0,07	0,07	0,07	572,54
7	16	0,1	0,09	#DIV/0!	0,09	0,06	0,06	0,06	0,06	479,28
8	16	0,08	0,08	#DIV/0!	0,07	0,04	0,04	0,05	0,04	413,38
9	16	0,08	0,07	#DIV/0!	0,06	0,03	0,04	0,03	0,03	363,36
10	16	0,06	0,06	#DIV/0!	0,06	0,03	0,03	0,03	0,03	325,34

7.5.2 Počet kol

$N = 3000; p \in \langle 3 \%; 5 \% \rangle$

Variační koeficient		LP	LP+1	pLP	pLP+1	S	S+1	H1	H2
#DIV/0!	#DIV/0!	0,7	0,7	#DIV/0!	0,7	#DIV/0!	0,4	#DIV/0!	#DIV/0!
0,6	#DIV/0!	0,32	0,37	0,39	0,24	0,41	0,32		
0,45	#DIV/0!	0,33	0,26	0,23	0,18	0,23	0,21		
0,43	#DIV/0!	0,33	0,21	0,18	0,15	0,2	0,18		
0,25	#DIV/0!	0,21	0,17	0,12	0,12	0,13	0,13		
0,26	#DIV/0!	0,22	0,14	0,1	0,1	0,11	0,1		
0,2	#DIV/0!	0,18	0,12	0,08	0,09	0,08	0,08		

