- Lesbrief

Populaties in de tijd

Doelgroep
Klas 5 t/m 6 havo en vwo

Vakken en domeinen
Biologie VWO
Algemene natuurwetenschappen VWO
Wiskunde VWO: A domein Ea

Niveau
* * *

Tijdsduur
Afhankelijk van de uitgevoerde opdrachten 0.5 tot 3 dagen

Aard lesbrief
Praktisch op de computer. Als voorbereiding is de Lesbrief “Beknopte handleiding voor Derive 5.0 voor Windows” aan te raden.

Werkvorm
Individueel

Colofon
Auteurs
Lia Hemerik, leerstoelgroep Wiskundige en Statistische Methoden

WU opleiding
Biologie

WAGENINGEN UNIVERSITY
WAGENINGEN UR

Populaties in de tijd

Samenvatting

Er bestaat binnen de ecologie een richting die zich bezig houdt met de variaties in aantallen en samenstelling van groepen individuen, de zogeheten populaties. Het aantalsverloop binnen populaties kan eenvoudig gemodelleerd worden met een matrixmodel. Voor deze aanpak worden een aantal groepen binnen de populatie onderscheiden bijvoorbeeld pasgeboren jongen (leeftijd minder dan één jaar), onvolwassen beesten (jonger dan twee jaar) en volwassen dieren (ouder dan twee jaar). Een matrix beschrijft hoe de verschillende aantallen dieren die in het huidige jaar in de verschillende deelpopulaties zitten, zorgen voor de populatie-samenstelling een jaar later. Met behulp van zulke matrixmodellen kan het effect van beheersmaatregelen op een populatie van dieren of planten worden doorgerekend. In de opdrachten komen enkele diersoorten aan bod waaraan in Nederland recentelijk onderzoek is gedaan om erachter te komen of deze populaties levensvatbaar zijn.

WAGENINGEN UNIVERSITY
WAGENINGEN UR

Lia Hemerik

Inhoudsopgave

Populaties in de tijd

Inleiding

Met het oog op natuurbescherming vindt er in Nederland al jarenlang onderzoek plaats naar planten- en dierensoorten die met uitsterven bedreigd worden. Al lange tijd worden jaarlijks alle vleermuizen in de grotten van Zuid-Limburg door vrijwilligers geteld en tot op soort gedetermineerd. Deze tellingen geven een beeld van de levensvatbaarheid van de populaties van verschillende soorten vleermuizen. In het hele land wordt ook al geruime tijd door de stichting SOVON (Samenwerkende Organisaties Vogel Onderzoek Nederland) het voorkomen van soorten vogels in Nederland geïnventariseerd en in kaart gebracht. De stichting FLORON (Floristisch Onderzoek Nederland) probeert sinds enkele jaren ook jaarlijks van alle kilometerhokken (1 km x 1 km) in Nederland een beeld te vormen van het voorkomen en de afwezigheid van de verschillende plantensoorten. Zulke inventarisaties leveren een beeld over de aantalontwikkeling van soorten binnen Nederland. Zij vormen de basis voor de modellen die ecologen maken om aantalontwikkelingen in beeld te brengen.
De richting die zich binnen de ecologie bezig houdt met de variaties in aantallen en samenstelling van groepen individuen, de zogeheten populaties, wordt ook wel populatiedynamica genoemd. Veranderingen in populatiegrootte zijn om verschillende redenen van belang. Wij noemen hier het voorbeeld van natuurbeheerders en vegetatiekundigen die veelal geïnteresseerd zijn in het treffen van maatregelen die ongewenste veranderingen voorkomen of beperken. Zij willen het liefst maatregelen vinden die gewenste verandering voor de populatie in de hand werken. Het aantalverloop van en binnen populaties kan eenvoudig gemodelleerd worden met een matrixmodel. Met behulp van zulke modellen kan het effect van beheersmaatregelen op een populatie van dieren of planten worden doorgerekend. In de opdrachten komen enkele diersoorten aan bod waaraan in Nederland recentelijk onderzoek is gedaan om erachter te komen of deze populaties al of niet levensvatbaar zijn.

Theorie

In het wiskunde B programma van het huidige VWO komt matrixrekening niet aan de orde. In het wiskunde A programma wordt het wel behandeld. Om de concepten matrix, matrix-vector vermenigvuldiging en matrix-matrix vermenigvuldiging duidelijk te maken volgt hieronder eerst een technisch stukje over het rekenen met matrices.

Wat is een matrix en wat is een vector?
Een matrix is een blok getallen gerangschikt in een aantal (horizontale) rijen en een aantal (verticale) kolommen. Het aantal rijen en kolommen kan gelijk zijn. In dat geval spreken we van een vierkante matrix.

Voorbeelden:

$A = \begin{pmatrix} 1 & 2 & 3 \\ 4 & 5 & 6 \end{pmatrix}$ is een 2 x 3 matrix met 2 rijen en 3 kolommen; $B = \begin{pmatrix} 1 & 5 & 1 \\ 2 & 6 & 3 \\ 3 & 7 & 5 \\ 4 & 8 & 7 \end{pmatrix}$ is een 4 x 3 matrix met 4 rijen en 3 kolommen; $C = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 2 & 3 \\ 3 & 5 \\ 4 & 7 \end{pmatrix}$ is een 4 x 2 matrix met 4 rijen en 2 kolommen;

$D = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 3 & 2 \end{pmatrix}$ is een 2 x 2 matrix met 2 rijen en 2 kolommen. Matrix D is een voorbeeld van een vierkante matrix.

Een **kolom**vector is een matrix met slechts één kolom. Een **rij**vector daarentegen is een matrix van slechts één rij.

Voorbeelden:

$h = \begin{pmatrix} 1 \\ 2 \end{pmatrix}$ is een 2 x 1 matrix of een kolomvector van 2 getallen; $i = \begin{pmatrix} 3 & 2 \end{pmatrix}$ is een 1 x 2 matrix of een rijvector van 2 getallen; $j = \begin{pmatrix} 1 \\ 2 \\ 3 \end{pmatrix}$ is een 3 x 1 matrix of een kolomvector met 3 getallen

Vermenigvuldigen van matrices en vectoren.
Matrices kunnen met vectoren worden vermenigvuldigd. Alleen als het aantal kolommen van de matrix M gelijk is aan het aantal rijen (=aantal getallen) in een kolomvector y, dan kan de vermenigvuldiging M y worden uitgevoerd. De uitkomst is dan een kolomvector met hetzelfde aantal rijen als de matrix M. In de nu volgende figuren wordt geïllustreerd hoe de uitkomst van een matrix-vector produkt wordt berekend.

We beschouwen de matrix M= $\begin{pmatrix} 0 & 1 & 4 \\ 2 & 5 & 3 \end{pmatrix}$ en de kolomvector y = $\begin{pmatrix} 6 \\ 7 \\ 8 \end{pmatrix}$. Het resultaat van de berekening van het matrix-vector produkt M y is dan $\begin{pmatrix} 0 & 1 & 4 \\ 2 & 5 & 3 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} 6 \\ 7 \\ 8 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 39 \\ 71 \end{pmatrix}$.

Stap 1:
De getallen van de eerste rij van matrix M worden stuk voor stuk vermenigvuldigd met de getallen van de vector y en vervolgens bij elkaar opgeteld.

$$\begin{pmatrix} 0 & 1 & 4 \\ 2 & 5 & 3 \end{pmatrix} \qquad \begin{pmatrix} 6 \\ 7 \\ 8 \end{pmatrix}$$

Dit levert het getal 0 x 6 + 1 x 7 + 4 x 8 = 39 (het bovenste getal van vector M * y).

Stap 2:
De getallen van de tweede rij van matrix M worden eveneens stuk voor stuk vermenigvuldigd met de getallen van de vector y en vervolgens bij elkaar opgeteld.

$$\begin{pmatrix} 0 & 1 & 4 \\ 2 & 5 & 3 \end{pmatrix} \qquad \begin{pmatrix} 6 \\ 7 \\ 8 \end{pmatrix}$$

Dit levert het getal 2 x 6 + 5 x 7 + 3 x 8 = 71 (het onderste getal van vector M y).

Vermenigvuldigen van matrices.

Matrices kunnen ook met elkaar worden vermenigvuldigd. We beschouwen weer de matrix M= $\begin{pmatrix} 0 & 1 & 4 \\ 2 & 5 & 3 \end{pmatrix}$ en vermenigvuldigen die nu met de matrix N = $\begin{pmatrix} 6 & 1 \\ 7 & 2 \\ 8 & 3 \end{pmatrix}$. Het resultaat van de berekening van dit matrix-matrix produkt M N is dan $\begin{pmatrix} 39 & 14 \\ 71 & 21 \end{pmatrix}$.

De stappen 1 en 2 zoals bij de Matrix-vector vermenigvuldiging leveren hetzelfde resultaat op als hierboven voor M y. Met de tweede kolom van matrix N vermenigvuldigen wordt geillustreerd in onderstaande figuur (de stappen 3 en 4).

Stap 3:
De getallen van de eerste rij van matrix M worden stuk voor stuk vermenigvuldigd met de getallen van de tweede kolom van matrix N en vervolgens bij elkaar opgeteld.

$$\begin{pmatrix} 0 & 1 & 4 \\ 2 & 5 & 3 \end{pmatrix} \qquad \begin{pmatrix} 6 & 1 \\ 7 & 2 \\ 8 & 3 \end{pmatrix}$$

Dit levert het getal 0 x 1 + 1 x 2 + 4 x 3 = 14 (het getal rechtsboven in matrix M N).

Stap 4:
De getallen van de tweede rij van matrix M worden ook weer stuk voor stuk vermenigvuldigd met de getallen van de tweede kolom van matrix N en vervolgens bij elkaar opgeteld.

$$\begin{pmatrix} 0 & 1 & 4 \\ 2 & 5 & 3 \end{pmatrix} \qquad \begin{pmatrix} 6 & 1 \\ 7 & 2 \\ 8 & 3 \end{pmatrix}$$

Dit levert het getal 2 x 1 + 5 x 2 + 3 x 3 = 21 (het rechtsonder getal in matrix M N).

Let op: MN levert een 2 x 2 matrix, maar NM geeft een 3 x 3 matrix. Er geldt dus dat MN ≠ NM. Je kan zelf nagaan dat NM = $\begin{pmatrix} 2 & 11 & 27 \\ 4 & 17 & 34 \\ 6 & 23 & 41 \end{pmatrix}$.

Om de zojuist uitgelegde matrix-vector vermenigvuldiging te doorgronden is het van belang om even enkele eenvoudige opdrachten te maken. In de paragraaf over de populaties in de tijd met Leslie-matrices gaan we rekenen met vierkante matrices. In het praktische gedeelte en bij de uitleg van Leslie-matrices wordt er van uit gegaan dat de lezers enige ervaring met Derive 5.0 for windows hebben. Om de lezer in de gelegenheid te stellen zich de basale vaardigheden in Derive 5.0 for windows eigen te maken, verwijzen we naar de voor dit doel geschreven “Beknopte handleiding voor Derive 5.0 for windows”. Er zij opgemerkt dat er ook een stukje tekst is waarin het gebruik van een bepaald type grafische rekenmachine nl. De CASIO CPX-9850 GB plus wordt behandeld (voor zover dit het rekenen met matrices en vectoren betreft).

Opdracht 1

Welke vermenigvuldigingen uit het volgende rijtje kunnen wel worden uitgevoerd en welke niet? De letters die hier staan verwijzen naar de matrices en vectoren uit de bovenstaande voorbeelden.
A h; A i; A j; B h; B i; B j; C h; C i; C j; D h; D i; D j.

Opdracht 2

Bereken de produkten E z, F z, E F en F E als E = $\begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 3 & 1 \end{pmatrix}$, F = $\begin{pmatrix} 3 & 2 \\ 4 & 1 \end{pmatrix}$en z = $\begin{pmatrix} 1 \\ 2 \end{pmatrix}$.

<u>Merk op</u> dat E F en F E een totaal verschillende matrix opleveren.

De Lesliematrix.
De bioloog P.H. Leslie introduceerde in 1945 een matrix-model dat rekening houdt met de leeftijdsstructuur in een populatie. Alhoewel eerdere versies van zulke modellen al door andere onderzoekers waren gebruikt is het Leslie geweest die het model in groter detail ontwikkelde. Tijdens de veertiger jaren van de twintigste eeuw werd het populair met zulke matrix-modellen te rekenen. Mede doordat Leslie heeft bijgedragen aan de popularisering van zulke modellen met leeftijdsstructuur, staan de matrices uit deze modellen tegenwoordig bekend als Leslie-matrices. Met een Leslie-matrix wordt de aantalsdsontwikkeling van een populatie planten of dieren, onderverdeeld in leeftijdsklassen, beschreven van periode tot periode. Hierbij wordt aangenomen dat deze aantalsontwikkeling volgens een vast voorschrift gebeurd. Het is de gewoonte om alleen de aantalsontwikkeling van vrouwelijke exemplaren van de soort te modelleren, omdat dat de meest eenvoudige aanpak is. Eerst onderscheiden we een aantal groepen binnen de populatie bijvoorbeeld pasgeboren jongen (leeftijd minder dan één jaar), onvolwassen beesten (jonger dan twee jaar) en volwassen dieren (ouder dan twee jaar). Het is mogelijk om meer dan drie groepen te onderscheiden (zie het project over de knobbelzwaan). De Leslie-matrix beschrijft hoe de aantallen dieren die in de huidige periode de verschillende deelpopulaties uitmaken de populatiesamenstelling een periode later bepalen. Door deze procedure te herhalen krijgen we een zogenaamd iteratief proces in beeld: de populatiesamenstelling in periode 1 wordt berekend uit het vaste voorschrift dat in de matrix is weergegeven en de populatiesamenstelling op tijdstip 0. Uit de matrix en de populatiesamenstelling in periode 1 kan de populatiesamenstelling in periode 2 worden bepaald. In het hieronder behandelde voorbeeld geven we de interpretatie van de getallen in een Leslie-matrix weer.

Voorbeeld zebra's in Afrika.

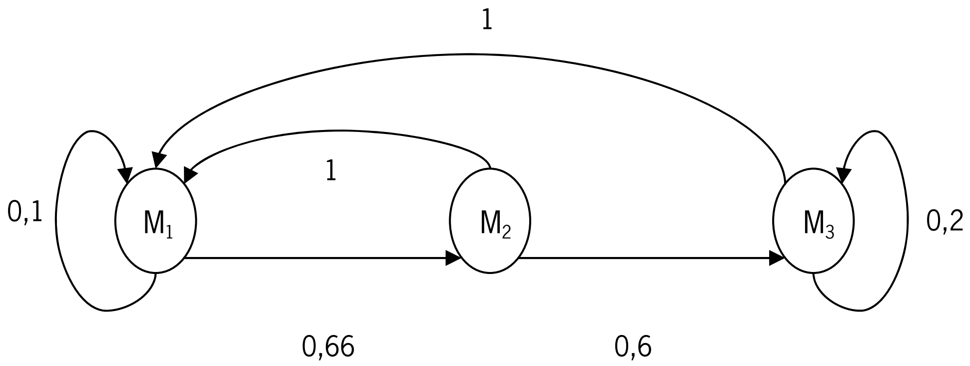
In een wildpark in Afrika worden elke 5 jaar de zebra's geteld. De getelde merries worden ingedeeld in drie leeftijdsklassen (M_1 merries van 0 tot en met 4 jaar oud, M_2 van 5 tot en met 9 jaar oud en M_3 van 10 jaar en ouder). De telling van 1970 telt voor ons als beginverdeling. Er waren toen 200 M_1-merries, 88 M_2-merries en 61 M_3-merries. Dit noteren we in de beginvector p(0) als

$$p(0) = \begin{pmatrix} 200 \\ 88 \\ 61 \end{pmatrix}$$

Uit opeenvolgende waarnemingen is afgeleid dat met de matrix A elke volgende telling voorspeld kan worden.

$$A = \begin{pmatrix} 0{,}1 & 1 & 1 \\ 0{,}66 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}6 & 0{,}2 \end{pmatrix}$$

De getallen in matrix A hebben de volgende betekenis: op de eerste rij geven de getallen 0,1 respectievelijk 1 en 1 het gemiddeld aantal vrouwelijke nakomelingen in een periode van 5 jaar van merries uit de groepen M_1, M_2 en M_3. Dat houdt in dat 0,1 M_1 + 1 M_2 + 1 M_3 in een periode van 5 jaar in M_1 terecht komen. Het eerste getal op de tweede rij stelt het percentage overlevende merries uit groep M_1 voor in 5 jaar. Dus 0,66 M_1 merries komen in groep M_2 terecht. De getallen 0,6 en 0,2 stellen de overleving van 5-10 jarige merries (M_2) en van 10 jaar of oudere merries (M_3) voor. Deze komen namelijk in M_3 terecht. Het hele proces kan schematisch worden weergegeven als



Figuur 1 Reproductie schema voor zebra's

Om uit te vinden hoe de populatie zebra's zich in de tijd ontwikkelt berekenen we de populatiesamenstelling na 1, 2 en 10 perioden. We voeren deze berekeningen uit met Derive 5.0 for Windows. We voeren in Derive 5.0 de volgende regels in (links staat wat er in Derive gebeurt, rechts staat er wat commentaar, indien van toepassing):

#1 $\begin{pmatrix} 0.1 & 1 & 1 \\ 0.66 & 0 & 0 \\ 0 & 0.6 & 0.2 \end{pmatrix}$ Invoeren matrix (3 rijen, 3 kolommen) met Author etc.

#2 $A := \begin{pmatrix} 0.1 & 1 & 1 \\ 0.66 & 0 & 0 \\ 0 & 0.6 & 0.2 \end{pmatrix}$ Naam aan matrix toekennen

#3 $\begin{pmatrix} 200 \\ 88 \\ 61 \end{pmatrix}$ Invoeren matrix (3 rijen, 1 kolom = kolomvector)

#4 $p := \begin{pmatrix} 200 \\ 88 \\ 61 \end{pmatrix}$ Naam aan kolomvector toekennen

#5 A.p Berekening

#6 $\begin{pmatrix} 169 \\ 132 \\ 65 \end{pmatrix}$ Samenstelling in 1975

#7 A^2.p Berekening

#8 $\begin{pmatrix} 213.9 \\ 111.54 \\ 92.2 \end{pmatrix}$ samenstelling in 1980

#9 A^10.p Berekening

#10 $\begin{pmatrix} 442.0703700 \\ 265.2233672 \\ 176.8094669 \end{pmatrix}$ Samenstelling in 2020

#11 [[1, 1, 1]] matrix met 1 rij met allemaal enen

Met behulp van bovenstaande matrix kan het totaal aantal beesten in een populatie worden berekend op de volgende manier.

#12 [[1, 1, 1]]·A ^10 ·p geeft totaal aantal zebra's in 2020

#13 [884.1032042]

De verhouding tussen de verschillende leeftijdsklassen is makkelijk te berekening als

#14 (A ^10 ·p)/([[1, 1, 1]]·A ^10 ·p)

#15 $\begin{pmatrix} 0.5 \\ 0.3 \\ 0.2 \end{pmatrix}$ fracties in elke klasse

Met de bovenstaande kennis in huis kunnen we enkele opdrachten uitvoeren. Van de opdrachten is een uitwerking beschikbaar, maar van de voorgestelde projecten niet. Hier worden alleen enkele suggesties gedaan om een en ander uit te zoeken, wat in een verslag kan worden opgetekend.

Opdrachten

Opdracht 3 Een plantenpopulatie

Neem aan dat een populatie planten kan worden ingedeeld naar ontwikkelingsstadium. De variabele $x_1(t)$ beschrijft bijvoorbeeld het aantal zaden per m^2 op tijdstip t, $x_2(t)$ het aantal juist gevestigde planten per m^2 op tijdstip t en $x_3(t)$ het aantal volwassen (reproductieve) planten per m^2 op tijdstip t. Als we beginnen met observeren bestaat de populatie uit respectievelijk $x_1(0)$ zaden, $x_2(0)$ juist gevestigde planten en $x_3(0)$ volwassen planten. De tijd t wordt gemeten in jaren. Voor het berekenen van de overgang van jaar tot jaar hebben we de matrix A. De berekening van de populatiesamenstelling op het tijdstip 1 vindt plaats volgens y(1) = A y(0). Aangezien ook y(2) = A y(1) volgt dat y(2) = A A y(0) = A^2 y(0). Dezelfde redenering volgend krijgen we voor een willekeurig tijdstip n dat y(n) = A^n y(0).

$$y(0) = \begin{pmatrix} x_1(0) \\ x_2(0) \\ x_3(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 100 \\ 10 \\ 1 \end{pmatrix} \qquad A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 10^6 \\ 0.01 & 0 & 0 \\ 0 & 0.1 & 0 \end{pmatrix}$$

a. Hoe groot is de kans dat een zaadje uitgroeit tot volwassen plant?

b. Wat is de populatiesamenstelling op de tijdstippen 1, 5, 6 , 10 en 11 (resp. y(1), y(5), y(6), y(10) en y(11)?

c. Stabiliseert de verdeling over de drie verschillende klassen in de loop van tijd?

d. Neem eens een andere beginverdeling voor de planten, namelijk $\begin{pmatrix} x_1(0) \\ x_2(0) \\ x_3(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 10^5 \\ 10^2 \\ 1 \end{pmatrix}$. Is er nu sprake van een stabiele verdeling van het totaal aantal planten over de drie klassen?

Opdracht 4 De kleine hoefijzerneus

Om de populatie-ontwikkeling van deze vleermuissoort te modelleren kijken we per periode van twee jaar naar hoe de aantallen vrouwtjes in drie verschillende leeftijdsklassen in de loop van de tijd veranderen. We definiëren de volgende leeftijdsklassen: N(n) stelt het aantal nul tot twee-jarige vrouwtjes, T(n) het aantal twee tot vier-jarige vrouwtjes en V(n) het aantal vrouwelijke vleermuizen van vier jaar en ouder voor in periode n. De aantalsontwikkeling van deze populatie beschrijven we met een Leslie matrix die werkt op de vector x(0) die de populatiesamenstelling in periode 0 beschrijft: $x(0) = \begin{pmatrix} N(0) \\ T(0) \\ V(0) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 360 \\ 270 \\ 180 \end{pmatrix}$.

De juveniele periode van deze vleermuissoort duurt twee jaar. Reproductie vindt pas plaats na het tweede levensjaar. Gemiddeld brengen de vrouwtjes per jaar (4/3) jongen groot. De populatie bestaat uit evenveel vrouwtjes als mannetjes (sex ratio = 1 : 1). De kans dat een pasgeborene twee jaar oud wordt is (1/6) en de kans dat een tweejarige de vierjarige leeftijd bereikt is (1/3). Per periode van twee jaar overleeft slechts (1/3) van de dieren die vier jaar of ouder zijn.

a. Stel voor de vrouwelijke vleermuizen de Leslie-matrix op behorende bij deze populatie ontwikkeling .

b. Hoe groot is de kans dat een nuljarige de leeftijd van zes jaar bereikt?

c. Bepaal om een beeld te krijgen van de aantalsontwikkeling van deze vleermuispopulatie de vectoren: x(1), x(2), x(3), x(10), x(11) en x(20).

d. Wat is de verhouding van de aantallen in de drie klassen op den duur?

e. Door de vectoren met de populatie samenstelling te vermenigvuldigen met de matrix (1 1 1) krijg je het totaal aantal vleermuizen. Hoe groot is de verhouding (totaal na 22 jaar)/(totaal na 20 jaar)? Is deze populatie in haar voortbestaan bedreigd?

f. Om deze vleermuispopulatie voor uitsterven te behoeden zijn er in theorie twee mogelijke strategieen: (i) de aantallen jongen per periode vergroten (ii) de overleving van de oudere vleermuizen vergroten.
   (i) Om te onderzoeken wat het effect is van verhoogde reproductie vermenigvuldigen we de eerste rij van de matrix met 2 en bepalen weer de populatiesamenstelling en grootte na 1,2, 10, 11 en 20 perioden.
   (ii) Om het effect van een betere overleving te onderzoeken vermenigvuldigen we alleen de tweede en derde rij van de matrix met 2 en bepalen nu de populatiesamenstelling en –grootte na 1, 2, 10, 11 en 20 perioden.

   Welke strategie zou een natuurbeheerder kiezen (i) of (ii) als beide maatregelen evenveel inspanning vereisen?

Opdracht 5: Rendieren op het eiland South Georgia.

In 1911 hebben walvisvaarders uit Noorwegen op het eiland South Georgia in het zuidelijke deel van de Atlantische Oceaan 10 rendieren losgelaten. Gedurende meer dan veertig jaar ging het voorspoedig met deze populatie rendieren. In 1958 waren er zelfs drieduizend rendieren. Vanaf die tijd gaan de aantallen rendieren achteruit.
Jonge dieren worden geboren in November van elk jaar (1 jong per moeder). Deze kalveren hebben een kans van 0.71 om het eerste jaar te overleven. Vrouwelijke rendieren kunnen vanaf de leeftijd 1.5 zwanger worden en gemiddeld 90% van de vrouwen in die leeftijd raakt zwanger. Van de dieren van 1 jaar oud blijft 68% het volgende jaar leven. Volwassen vrouwtjes kunnen hooguit 12 jaar worden.
We nemen aan dat de sex ratio in deze populatie een 0.5 is en dat de vrouwelijke rendieren in 1958 als volgt over de klassen verdeeld zijn 750 0-1 jarigen, 500 1-2 jarigen en 250 vrouwelijke rendieren van 2 jaar of ouder. Deze getallen staan in de matrix R en de vector met beginverdelingen v(0):

$$R = \begin{pmatrix} 0 & 0.45 & 0.9 \\ 0.71 & 0 & 0 \\ 0 & 0.68 & 0.1 \end{pmatrix}, \; v(0) = \begin{pmatrix} 750 \\ 500 \\ 250 \end{pmatrix}$$

a. Hoeveel procent van de vrouwelijke rendieren bereikt de leeftijd van 12 jaar?
b. Probeer analoog aan wat bij de vleermuispopulatie (in opdracht 4) gedaan is, een idee te krijgen over hoe de aantalsontwikkeling in deze populatie rendieren is vanaf 1958.

Bepaal daartoe bijvoorbeeld de vectoren: v(1), v(2), v(3), v(10), v(11) en v(20). Het berekenen van de verhouding van de aantallen in de drie klassen op den duur geeft ook informatie.
Bepaal de verhouding (totaal na 22 jaar)/ (totaal na 20 jaar) en zie waarom deze populatie in haar voortbestaan is bedreigd. Waardoor sterft de rendierpopulatie uit, door gebrekkige voortplanting of door een te lage overleving? Merk op dat in dit geval vermenigvuldiging van de voortplantings- en overlevingsgetallen met een factor twee niet gaat. Gebruik daarom als vermenigvuldigingsfactor voor beiden 1.1.

Suggesties voor projecten

1. Zoek zelf een dieren- of plantensoort uit waarvan je gegevens hebt over jaarlijkse aantal nakomelingen en de overleving tot een volgend jaar. Het eenvoudigste model gaat uit van twee groepen planten namelijk planten die net gevestigd zijn (jonger dan één jaar) en planten die al meer dan één jaar hebben overleefd. Met een simpel 2x2 matrix model kun je kijken of deze populatie op de lange duur zal gaan groeien, juist afnemen of op een bepaald aantal planten zal blijven hangen.

2. De knobbelzwaan in Nederland.
In een project uitgevoerd door mensen van het Centrum voor Biometrie in Wageningen is de aantalsontwikkeling van de knobbelzwaanpopulatie in Nederland weergegeven als een matrixmodel.
Onderscheiden worden zes stadia voor de individuen, namelijk (1) ei en net uitgekomen jong (=pul), (2) jonge zwanen (juvenielen), (3) subadult (net niet volwassen zwanen), (4) broedende volwassen zwanen, (5) oude volwassen zwanen en (6) bejaarde volwassen zwanen. De lengten van deze zes stadia verschillen en daarom is de projectiematrix geen Leslie-matrix (merk op dat in Matrix A, B en E, die hieronder worden gedefinieerd ook soms getallen ongelijk nul op de diagonaal staan). Stadium (1) tot en met (6) beslaan in totaal 24 jaar, als volgt te verdelen (1) 1 jaar, (2) 1 jaar, (3) 3 jaar, (4) 9 jaar, (5) 10 jaar en (6) 1 jaar. Zwanen die stadium zes bereiken gaan met zekerheid het volgende jaar dood (merk op, dat het rechtsonder element gelijk is aan nul in matrices A, B en E).

De matrix A beschrijft de situatie voor de knobbelzwanen in Nederland, waarbij er geen zwanen worden afgeschoten noch eieren worden geraapt of geschud. Deze maatregelen kunnen nodig zijn als de Nederlandse populatie zwanen exponentieel groeit. Deze matrix beschrijft de populatie-ontwikkeling van knobbelzwanen tijdens “normale” jaren met een niet zo strenge winter.

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 3 & 1.5 & 1.5 \\ 0.64 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.6 & 0.51 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.12 & 0.80 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.05 & 0.81 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.04 & 0 \end{pmatrix} \qquad B = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 1.5 & 1 & 1 \\ 0.64 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.1 & 0.36 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.04 & 0.69 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.01 & 0.69 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.01 & 0 \end{pmatrix}$$

Daarentegen beschrijft de matrix B de populatie-ontwikkeling van knobbelzwanen tijdens jaren met een strenge winter. Merk op dat reproductie-aantallen en veel overlevingskansen lager uitvallen in een strenge winter.
Gebaseerd op gegevens van de Engelse populatie knobbelzwanen komen we tot de matrix E.

$$E = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 3 & 1.5 & 1.5 \\ 0.35 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.72 & 0.55 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.17 & 0.80 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.05 & 0.81 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.04 & 0 \end{pmatrix}$$

Voor een populatie knobbelzwanen is het interessant om:
- de normale situatie in Nederland en in Engeland te vergelijken.
- de strenge winters en de normale winters in de Nederlandse situatie met elkaar te vergelijken.

- de aantalsontwikkeling van een populatie knobbelzwanen in beeld te brengen waarbij eens op de 10 jaar een strenge winter optreedt (B A^9). Wat is bijvoorbeeld de gemiddelde groei over 10 jaar heen?

Al deze vragen kunnen worden bestudeerd door van een populatie die begint met bijvoorbeeld 100 individuen in elk van de zes stadia te kijken naar de grootte van de groeifactor, de aantalsontwikkelingen, een op den duur vaste verhouding tussen individuen in een bepaalde leeftijdsklasse.
Als uitbreiding kan gekeken worden naar het effect van lager of hoger broedsucces van bijvoorbeeld broedende adulten of naar effect van betere of slechtere overleving van een bepaalde leeftijdsklasse.

Matrixberekeningen met de grafische rekenmachine

De aanwijzingen in het volgende stuk slaan op het gebruik van de grafische rekenmachine CASIO CPX-9850 GB plus.

Invoeren van matrices
Kies het MAT-menu (opties)
We gaan als voorbeeld de matrix van opdracht 1 invoeren:
Selecteer daartoe Mat A en type voor het aantal rijen (3) en kolommen (3):
We gaan als voorbeeld de matrix van opdracht 1 invoeren:
Selecteer daartoe Mat A en type voor het aantal rijen (3) en kolommen (3):

3 EXE 3 EXE

Nu kun je achtereenvolgens de elementen van de matrix A invullen; de elementen worden gescheiden met de toets:

EXE

De volgorde van de elementen is: begin met het matrix-element in te voeren dat linksboven in de hoek staat. Eerst worden zo alle elementen van de bovenste rij ingevoerd en vervolgens de tweede rij (te beginnen met het meest linkse element) en zo verder. Kies nadat je alle matrix-elementen hebt ingevoerd de toets:

EXIT

Selecteer vervolgens Mat P en type

3 EXE 1 EXE

Vul de elementen van vector P(0) in en kies ter afsluiting

EXIT

Selecteer vervolgens Mat E en type

1 EXE 3 EXE

De rijvector E krijgt waarde 1 voor elk element; kies EXIT terug naar het hoofdmenu.

Het vermenigvuldigen van matrices
Het vermenigvuldigen van matrices gebeurt in het RUN nu (optie 1). Kies OPTN vervolgens MAT

Kies Mat ALPHA A Mat ALPHA P EXE

Maak het scherm leeg met AC

Kies Mat ALPHA A^2 Mat ALPHA P EXE

Maak het scherm weer leeg.

Kies Mat ALPHA E Mat ALPHA A^10 Mat ALPHA P EXE

Je kunt het gevonden resultaat intypen en via → ALPHA A opslaan.