Czego ekolog może się dowiedzieć od matematyka, czyli słów kilka o modelu drapieżnik-ofiara

Urszula Foryś

Instytut Matematyki Stosowanej i Mechaniki
Zakład Biomatematyki i Teorii Gier
WMIM UW

Banacha 2, 02-097 Warszawa

urszula@mimuw.edu.pl

Two centuries
Good beginning

Model Lotki-Volterry

Jest to najstarszy znany nam model matematyczny opisujący interakcje między dwiema populacjami.

Został on użyty do opisu dynamiki populacji ryb w Adriatyku.

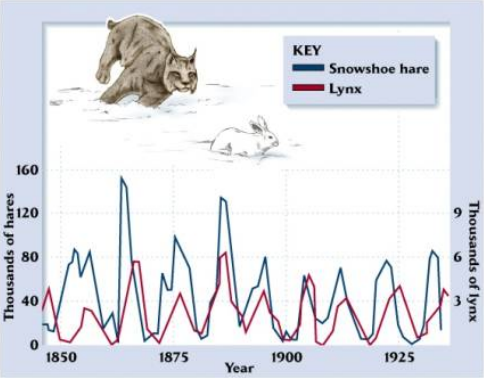
Rybacy łowiący ryby w Adriatyku zauważyli, że niedługo po zakończeniu pierwszej wojny światowej populacja ryb drapieżnych w Morzu Śródziemnym znacznie wzrosła.

Ekolodzy nie potrafili wyjaśnić tego, zdawało im się paradoksalnego, zjawiska.

Włoski matematyk, Vito Volterra, w 1926 roku zaproponował model, za pomocą którego wyjaśnił, dlaczego wstrzymanie połowów spowodowało ten nagły wzrost.

Nieco wcześniej (1920) Alfred Lotka, niezależnie od Volterry, zaproponował ten sam model do opisu zmian stężeń dwóch reagujących ze sobą substancji chemicznych.

Obecnie najbardziej znanym przykładem zastosowania tego modelu jest analiza zmian populacji kanadyjskich rysi i zajęcy, wykonana na podstawie danych dotyczących skupu skór przez *Kompanię Zatoki Hudsona* (dane gromadzone w latach 1847–1903).



Niech V oznacza populację ofiar, zaś P populację drapieżników.

W modelu będziemy opisywali zmiany liczebności obu populacji w czasie.

Od czego zależy zmiana liczebności ofiar w czasie?

- (I) Ofiary żyją w środowisku sprzyjającym, mogą się bez problemu rozmnażać, o ile nie ma drapieżników.

Jak najprościej opisać proces rozmnażania?

Zakładamy, że osobniki w naszej populacji są jednakowe.

Wobec tego także rozmnażają się w jednakowy sposób, przy czym w przedziale czasu o jednostkowej długości każdy osobnik ma λ potomków.

Jeśli $V(t)$ oznacza liczebność populacji w chwili t, to
ile będzie osobników w chwili $t + \Delta t$? ($\Delta t > 0!$)

liczba osobników w chwili $t + \Delta t$ = liczba rodziców + liczba dzieci

Mamy więc

$$V(t + \Delta t) = V(t) + \lambda \cdot V(t) \cdot \Delta t.$$

Dodatkowo możemy uwzględnić proces śmiertelności, który będziemy opisywać w sposób analogiczny.

Zakładamy zatem, że w jednostce czasu umiera odsetek s wszystkich osobników.
Ostatecznie dostajemy

$$V(t + \Delta t) - V(t) = (\lambda - s) \cdot V(t) \cdot \Delta t.$$

$$\frac{\Delta V}{\Delta t} = rV,$$

gdzie $r = \lambda - s > 0$ nazywamy współczynnikiem wzrostu populacji ofiar.

- (II) Drapieżniki polują na ofiary:
  * im więcej ofiar, tym więcej jeden drapieżnik może upolować,
  * im więcej drapieżników, tym łatwiej jedna ofiara może zostać upolowana.

Jak najprościej opisać wpływ polowania na populację ofiar?

Niech $P(t)$ oznacza liczebność populacji drapieżników.

Im więcej ofiar, tym więcej jeden drapieżnik może upolować.

Oznacza to, że zysk z polowania dla pojedynczego drapieżnika jest proporcjonalny do $V(t)$, a tym samym tyle ubywa z populacji ofiar na jednego drapieżnika.

Jeśli więc uwzględnimy wszystkie drapieżniki, to ubytek w populacji ofiar jest proporcjonalny do liczebności obu populacji.

$$\frac{\Delta V}{\Delta t} = -aVP,$$

gdzie $a > 0$ oznacza skuteczność polowań.

Od czego zależy zmiana liczebności drapieżników w czasie?

- (I) Jeśli nie ma ofiar, to drapieżniki nie mają co jeść, więc umierają.

Wiemy już, jak opisać śmiertelność:

$$\frac{\Delta P}{\Delta t} = -sP,$$

gdzie $s > 0$ oznacza współczynnik śmiertelności populacji drapieżników.

- (II) Drapieżniki polują na ofiary i dzięki temu mogą się rozmnażać:

$$\frac{\Delta P}{\Delta t} = abVP,$$

gdzie $b > 0$ oznacza konwersję biomasy upolowanych ofiar.

Biorąc pod uwagę wszystkie procesy dostajemy:

$$\begin{cases} \dfrac{\Delta V}{\Delta t} = rV - aVP, \\ \dfrac{\Delta P}{\Delta t} = -sP + abVP. \end{cases} \tag{1}$$

Analiza tego modelu pozwala uzyskać portret fazowy:

czyli zobrazowanie przebiegu rozwiązań w zmiennych (V, P),

gdzie rozwiązania są krzywymi opisanymi jako funkcje $P(V)$ lub $V(P)$,

a przebieg w czasie zaznaczamy strzałkami, których kierunek wyznaczony jest przez wektor

$$\left(\frac{\Delta V}{\Delta t}, \frac{\Delta P}{\Delta t}\right).$$

Jak narysować portret fazowy?

Interesuje nas, kiedy każda ze zmiennych rośnie, a kiedy maleje:

- V rośnie, czyli $V(t + \Delta t) > V(t)$, gdy $\frac{\Delta V}{\Delta t} > 0$,
- V maleje, czyli $V(t + \Delta t) < V(t)$, gdy $\frac{\Delta V}{\Delta t} < 0$,
- P rośnie, gdy $\frac{\Delta P}{\Delta t} > 0$,
- P maleje, gdy $\frac{\Delta P}{\Delta t} < 0$.

Wobec tego badamy znak wyrażeń:

$$V(r - aP) \quad \text{oraz} \quad P(abV - s).$$

Zauważmy, że nie interesuje nas, co się dzieje dla $V < 0$ lub $P < 0$, gdyż opisujemy liczebność populacji, która nie może być ujemna!

Stąd

- V rośnie, gdy $V > 0$ i $P < \frac{r}{a}$,
- V maleje, gdy $V > 0$ i $P > \frac{r}{a}$,
- P rośnie, gdy $P > 0$ i $V > \frac{s}{ab}$,
- P maleje, gdy $P > 0$ i $V < \frac{s}{ab}$.

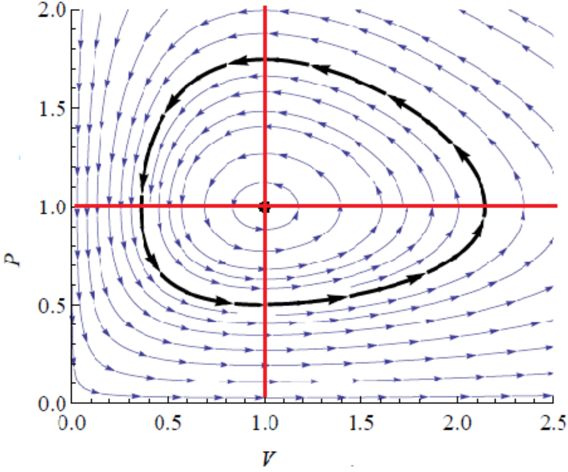
Dodatkową informację uzyskujemy, badając zależności

$$\frac{\Delta V}{\Delta t} = 0$$

oraz

$$\frac{\Delta P}{\Delta t} = 0.$$

Krzywe te nazywamy izoklinami zerowymi.



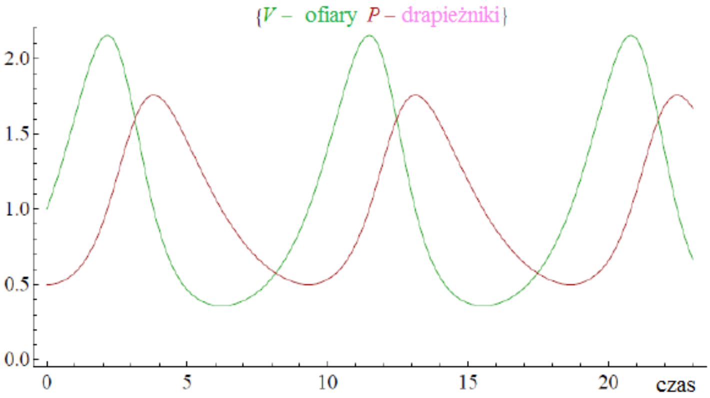
Portret fazowy

układu (1)

Wyróżniono cykl

dla warunku
początkowego
V(0)=1,
P(0)=1/2

Izokliny zerowe
dla V: P = 1
dla P: V = 1



Wykresy liczebności populacji drapieżników i ofiar.
Warunek początkowy: $V(0) = 1, P(0) = \frac{1}{2}$.

Widzimy, że rozwiązania są okresowe, o okresach przesuniętych w czasie względem siebie, co dobrze oddaje cykliczność zjawisk zachodzących w przyrodzie.

Co więcej, rozwiązania oscylują wokół dodatniego stanu stacjonarnego, czyli takiego rozwiązania, które nie zależy od czasu.

Rozwiązanie to leży na przecięciu izoklin zerowych, czyli

$$(\bar{V}, \bar{P}) = \left(\frac{s}{ab}, \frac{r}{a}\right).$$

Wartości średnie rozwiązań są równe współrzędnym tego punktu niezależnie od trajektorii, czyli także od warunku początkowego.

Własność tę nazywamy **prawem zachowania średnich** w układzie drapieżnik-ofiara i jest ona przyczyną zmian zaobserwowanych przez rybaków po pierwszej wojnie światowej.

Faktycznie, jeśli w układzie (1) uwzględnimy odławianie, to dostaniemy:

$$\begin{cases} \dfrac{\Delta V}{\Delta t} = rV - aVP - d_1 V, \\ \dfrac{\Delta P}{\Delta t} = -sP + abVP - d_2 P, \end{cases}$$

gdzie d_1, d_2 są współczynnikami odławiania odpowiednio ofiar i drapieżników.

Przy założeniu, że $r > d_1$, czyli odłowy nie prowadzą do zagłady gatunku ofiar, dostajemy układ Lotki-Volterry ze zmienionymi współczynnikami:

$$r \mapsto r - d_1, \quad s \mapsto s + d_2 \quad \Longrightarrow \quad V_{\text{śr}}^{\text{odł}} = \frac{s + d_2}{ab} > \bar{V}, \quad P_{\text{śr}}^{\text{odł}} = \frac{r - d_1}{a} < \bar{P},$$

czyli odławianie działa zawsze na niekorzyść drapieżników, a na korzyść ofiar.

Zauważmy, że z tej prostej zasady wynika też, że

**nie warto trwale ingerować w układy ekologiczne,
w których ofiara jest jakimś szkodnikiem
(np. populacją dokuczliwych owadów),
bo poskutkuje to głównie zmniejszeniem populacji drapieżników,
które z naszego punktu widzenia są pożyteczne.**

Oczywiście, jeśli wytępimy gatunek ofiar, to zginie także gatunek drapieżników.

Prosty model matematyczny wyjaśnił zjawisko biologiczne!

Co więcej,

znana zasada ekologiczna zachowania średnich

w układzie drapieżnik–ofiara jest prostą konsekwencją tego modelu.

Model Lotki-Volterry z ograniczoną pojemnością siedliska dla gatunku ofiar

Zaproponowany model ma pewną wadę — gdy nie ma drapieżników, liczebność ofiar rośnie nieograniczenie:

$$V(t+1) = (r-1)V(t) \quad \Longrightarrow \quad V(t) = V(0)(r-1)^t.$$

Dla wielu populacji pojemność siedliska odgrywa zasadniczą rolę i prowadzi do konkurencji o jego zasoby.

Jak najprościej opisać konkurencję między osobnikami?

$$\sim \quad V^2$$

Otrzymamy w ten sposób następujący zmodyfikowany model drapieżnik-ofiara:

$$\begin{cases} \dfrac{\Delta V}{\Delta t} = rV\left(1 - \dfrac{V}{k}\right) - aVP, \\ \dfrac{\Delta P}{\Delta t} = -sP + abVP, \end{cases} \tag{2}$$

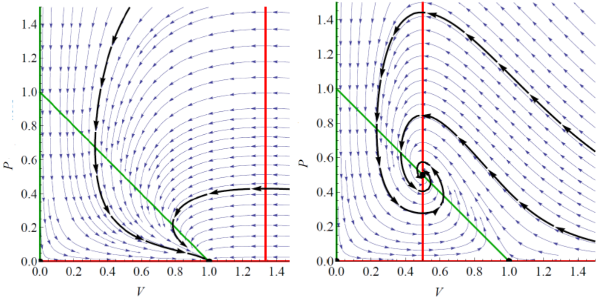
gdzie zmienne i parametry (oprócz k) mają taką samą interpretację jak dla (1), zaś parametr k oznacza pojemność siedliska dla gatunku ofiar.

Zachowanie rozwiązań układu (2) zależy od wielkości współczynnika k:

- jeśli pojemność siedliska dla gatunku ofiar jest mała, $k < \frac{s}{ab}$, to nie ma dodatniego stanu stacjonarnego,

- jeśli $k > \frac{s}{ab}$, to stan ten istnieje, mamy

$$\left(\bar{V}, \bar{P}\right) = \left(\frac{s}{ab}, \frac{r}{a}\left(1 - \frac{\bar{V}}{k}\right)\right).$$



$k < \frac{s}{ab}$ $\qquad$ $k > \frac{s}{ab}$

Widzimy, że:

- **jeśli $k < \frac{s}{ab}$, to populacja drapieżników ginie, a ofiary stabilizują się na poziomie pojemności siedliska,**
- **jeśli $k > \frac{s}{ab}$, to przeżywają obie populacje, stabilizując swoje wielkości na poziomie dodatniego stanu stacjonarnego.**

Spróbujemy na tej podstawie wyjaśnić nietypową dysproporcję gatunkową na kontynencie australijskim.

Chodzi o niespotykany nigdzie indziej

brak stałocieplnych drapieżników,

przy jednoczesnym rozkwicie zimnokrwistych mięsożerców.

Zwrócił na to uwagę w swoim artykule

The Case of Missing Meat Eaters (1993, *Natural History*) Tim Flannery

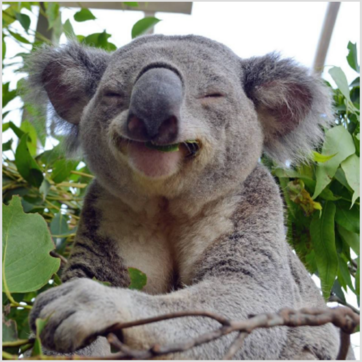
Tim Flannery

- Timothy Fridtjof "Tim" Flannery (ur. 28 stycznia 1956) – australijski teriolog, paleontolog, ekolog i badacz zmian klimatu
- Napisał wiele książek i artykułów z zakresu biologii, paleontologii i wpływu człowieka na środowisko
- Wielokrotnie nagradzany, m.in. laureat nagrody: Australijczyk Roku 2007

Na kontynencie australijskim mamy ciekawych przedstawicieli fauny.

Koala – *Phascolarctos cireneus*

- ~ 70 cm długości
- ~ 12 kg wagi
- Roślinożerca – przede wszystkim liście eukaliptusa
- Leniwiec, ale dobrze się wspina i skacze
- Praktycznie nie schodzi z drzew
- Niepijący
- Niezagrożony

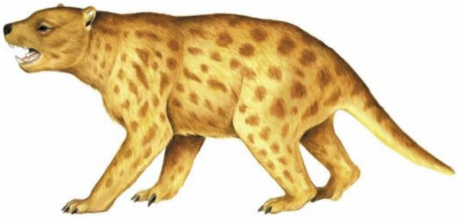


Diabeł Tasmański – *Sarcophilus harrisii*

- ~ 60 + 20 cm długości
- 7,5 kg wagi
- Padlinożerca i drapieżnik
- Wyjątkowo agresywny
- Przetrwał wyłącznie na Tasmanii
- Liczebność szybko maleje ze względu na zakaźny rak pyska diabła
- Zagrożony wyginięciem

Niektóre gatunki wyginęły.

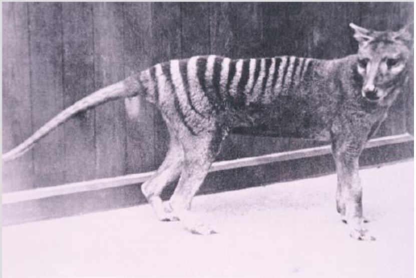
Lew workowaty – *Thylacoleo carnifex*



- ~ 150 + 75 cm długości
- Ponad 100 kg wagi
- Największy znany drapieżny torbacz
- Szczytowy drapieżnik Meganezji
- Wymarł w Plejstocenie, ok. 45 000 lat temu
- Najbliżsi żyjący krewni to wombaty i koala

Wilk workowaty – *Thylacinus cynocephalus*

- ~ 100 + 50 cm długości
- ~ 25 kg wagi
- Największy drapieżny torbacz w czasach współczesnych
- W Australii wyginął po przybyciu człowieka, przetrwał na Tasmanii
- Wymarły – ostatni znany wilk padł w 1936 w ZOO w Hobart, stolicy Tasmanii



Na większości terenów Australia jest wyjątkowo nieurodzajna — panuje tam suchy klimat kontynentalny. Bywa, że pora deszczowa nie nadchodzi przez kilka lat z rzędu, a szata roślinna tworzy przede wszystkim stepy, półpustynie i pustynie.

Ten ciągły nieurodzaj powoduje, że australijscy roślinożercy są zmuszeni żyć w dużo większym rozproszeniu, niż roślinożercy żyjący na innych kontynentach.

Jak pisze Flannery,

zmniejszona liczebność potencjalnych ofiar sprawia,
że tylko populacje mięsożerców, które mają odpowiednio
małe zapotrzebowanie na pożywienie, są w stanie przetrwać.

Wobec tego wśród drapieżników faworyzowane są te o mniejszych rozmiarach ciała albo o wolniejszym metabolizmie — w obu przypadkach do przeżycia potrzeba mniejszych ilości pożywienia.

Kręgowce zmiennocieplne mają ponad sześć razy mniejsze zapotrzebowanie na energię niż torbacze, a dziesięć razy niż łożyskowce.

Oznacza to, że największy znany drapieżny torbacz, lew workowaty, potrzebował sześć razy więcej upolowanych ofiar niż konkurujący z nim:

- *QUINKANA* (krokodyl ważący ponad 200 kg),
- *WONAMBI* (wąż ważący 50 kg),
- czy *MEGALANIA* (spokrewniona z waranem jaszczurka, dwa razy większa niż współczesne, mierzące 2,5 do 3 metrów warany z Komodo).

Ponadto, krokodyle, węże i jaszczurki, ponieważ nie muszą utrzymywać stałej temperatury ciała, potrafią przetrwać bez pokarmu znacznie dłużej niż zwierzęta stałocieplne, co przy trudnym australijskim klimacie jest dodatkową zaletą.

Gady, takie jak *quinkana*, *wonambi* czy *megalania*, wyginęły w plejstocenie, podobnie jak lew workowaty i wiele innych zwierząt megafauny.

Jednak potomkowie gadzich olbrzymów, jak waran z Komodo, nadal żyją, natomiast większość torbaczy wówczas bezpowrotnie zniknęła.

Wyginęły wszystkie drapieżniki osiągające więcej niż 5 kg, wyłączając diabła tasmańskiego i wilka workowatego — w obu przypadkach wymarcie/wymieranie wynika z przybycia człowieka.

W kontekście naszego modelu — chcemy porównać dynamikę populacji drapieżnika stałocieplnego ze zmiennocieplnym w tym samym siedlisku.

Skoro tak, to możemy przyjąć, że współczynniki r oraz k, jako opisujące populację ofiar, są zadane z góry.

Natomiast dla drapieżników — skoro chcemy porównywać dwa różne gatunki, to będziemy porównywać model z dwoma zestawami parametrów:

- (a_1, b_1, s_1) dla pierwszego drapieżnika,
- (a_2, b_2, s_2) dla drugiego drapieżnika.

Zauważmy, że wystarczy manipulacja współczynnikiem b, aby wybrać, czy $k < \frac{s}{ab}$, czy $k > \frac{s}{ab}$ — im większe b, tym mniejszy ułamek po prawej stronie.

> Parametr b w modelu (2) opisuje część energii pozyskanej z upolowanej ofiary przeznaczoną na rozród drapieżnika.

Pamiętamy, że zwierzęta zmiennocieplne mają kilkakrotnie mniejsze zapotrzebowanie na energię niż stałocieplne, gdyż nie muszą utrzymywać stałej temperatury ciała i szybkiego tempa metabolizmu, co oznacza, że relatywnie więcej energii mogą przeznaczyć na reprodukcję.

W kontekście omawianego modelu (2) oznacza to większą wartość współczynnika b.

Można tę sytuację interpretować w ten sposób, że dwa różne przypadki portretów fazowych, a więc i różne możliwe zachowania rozwiązań, odpowiadają dwóm różnym gatunkom drapieżników:

- przypadek pierwszy, gdy rozwiązania układają się jak na rysunku z lewej, oznacza, że mamy do czynienia z drapieżnikiem stałocieplnym,
- przypadek drugi, gdy wyglądają jak na rysunku z prawej, oznacza, że mamy do czynienia z drapieżnikiem zmiennocieplnym.

**To każe wnioskować,
jak przypuszczał Flannery,
o nieuchronności zagłady
australijskich drapieżnych torbaczy,
przy jednoczesnym przetrwaniu
stabilnej populacji
mięsożernych gadów.**

Więcej na ten temat i na temat innych ciekawych zastosowań matematyki można przeczytać w miesięczniku „Delta”.

UNIVERSITAS VARSOVIENSIS

UW 2 Two centuries Good beginning

BIOMATΣMATYKA TEORIA GIER

Dziękuję!

UW Two centuries Good beginning