

O pewnym ciekawym zastosowaniu modelu drapieżnik–ofiara

Urszula FORYŚ*, Paweł MATEJEK*

W artykule tym podejmiemy próbę wyjaśnienia nietypowej dysproporcji gatunkowej na kontynencie australijskim. Chodzi o niespotykany nigdzie indziej brak stałocieplnych drapieżników, przy jednoczesnym rozkwicie zimmokrwistych mięsożerców. Zwrócił na to uwagę w swoim artykule *The case of missing meat eaters* (opublikowanym w *Natural History* w 1993 roku) Tim Flannery, mammolog i paleontolog, specjalizujący się w australijskim ekosystemie.

Powodów zaistniałego stanu rzeczy doszukiwał się w plejstocenie, gdy człowiek jeszcze nie dotarł na kontynent, a Australia wraz z przyległymi wyspami tworzyła tzw. Meganezję. W tym czasie na wszystkich kontynentach żyło wiele wymarłych dziś gatunków, należących do tzw. megafauny, czyli populacji zwierząt, których masa często przekraczała tonę, jak np. mamut włochaty, który osiągał masę 4–6 ton, czy *Indrikoterium*, nieparzystokopytny ssak roślinożerny, blisko spokrewniony z nosorożcowatymi, o masie do 15 ton. Pod koniec plejstocenu wielkie wymieranie dotknęło zwierzęta z całego globu, ale wszędzie – poza Australią – przetrwało wiele gatunków ssaków, w tym drapieżnych, osiągających dużą masę, w szczególności różne gatunki kotowatych (puma, ryś, tygrys, lampart, lew, jaguar i gepard).

Jako jedną z możliwych przyczyn wymarcia australijskiej megafauny, wskazywaną przez wielu biologów, Flannery przytoczył niewielkie rozmiary Meganezji, co miało skutkować zbyt małą przestrzenią życiową. Jednakże np. Madagaskar wykazuje porównywalne zróżnicowanie gatunkowe, choć jego obszar jest ponad dwadzieścia razy mniejszy.

Kolejną często przytaczaną hipotezą jest stwierdzenie, że torbacze miały relatywnie małe mózgi, co uniemożliwiło im wyewoluowanie w skuteczne drapieżniki. Jednak np. z czwartorzędowych południowoamerykańskich drapieżnych torbaczy wyewoluowały drapieżniki przypominające północnoamerykańskie tygrysy szablozębne, zdolne do skutecznego polowania na największe ówczesnie żyjące zwierzęta roślinożerne. Podobnie przodkowie amerykańskiego oposa dali początek wielu przedstawicielom megafauny.

Bardziej prawdopodobna wydaje się inna przyczyna. Australia jest starym kontynentem, o stabilnej historii geologicznej. Przez ostatnie 50 milionów lat nie doświadczała zlodowaceń, procesów górotwórczych, czy aktywności wulkanicznej – procesów niezbędnych przy tworzeniu gleb. Ponadto zwarta linia brzegowa, brak

większych zatok, wysoka krawędź Wyżyny Zachodnioaustralijskiej oraz Wielkie Góry Wododziałowe położone na wschodzie sprawiają, że przenikanie wpływów oceanicznych do wnętrza kontynentu jest niewielkie. Dlatego 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. Dzieje się tak pomimo tego, że Australia leży na południowej półkuli, gdzie przewaga powierzchni mórz nad lądami jest znaczna, co teoretycznie powinno istotnie łagodzić i stabilizować klimat.

Ten ciągle 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. Kregowce zmiennoocielne mają ponad sześć razy mniejsze zapotrzebowanie na energię niż torbacze, a dziesięć razy mniejsze niż łóżykowie. Oznacza to, że największy znany drapieżny torbacz, lew workowaty, potrzebował sześć razy więcej upolowanych ofiar niż konkurujące z nim *Quinkana* (krokodyle ważące ponad 200 kg), *Wonambi* (węże ważące 50 kg) czy *Megalania* (spokrewnione z waranem jaszczurki, dwa razy większe 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.

Właśnie to zagadnienie, czyli dynamikę populacji drapieżnika przy ograniczonej zasobności ofiar, przeanalizujemy za pomocą modelu Lotki–Volterry z ograniczoną pojemnością środowiska dla ofiar. Analiza ta ma na celu zweryfikowanie przypuszczeń Flannery’ego co do powodów zniknięcia drapieżnych torbaczy.

Model matematyczny

Zastosowany przez nas model matematyczny bazuje na klasycznym modelu Lotki–Volterry, który jest najstarszym znanym modelem opisującym interakcje między dwiema populacjami. Został on użyty do opisu dynamiki populacji ryb w Adriatyku przez Volterrę w 1926 roku. Rybacy łowiący ryby w Adriatyku zauważyli, że w czasie trwania i niedługo po zakończeniu pierwszej wojny światowej populacja ryb drapieżnych w Morzu Śródziemnym znacznie wzrosła. Ówczesni biolodzy nie potrafili wyjaśnić tego, zdawało im się, paradoksalnego zjawiska. Volterra w swojej pracy *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi* zaproponował model, za pomocą którego wyjaśnił, dlaczego wstrzymanie połowów spowodowało ten nagły wzrost. Nieco wcześniej, w 1920 roku, Lotka niezależnie od Volterry, skonstruował ten sam model i użył go do opisu zmian stężeń dwóch reagujących ze sobą substancji chemicznych. Obecnie najbardziej znanym przykładem zastosowania tego modelu jest analiza zmian populacji kanadyjskich rysy i zajęcy, wykonana na podstawie danych z lat 1847–1903, dotyczących skupu skór przez Kompanię Zatoki Hudsona.

Aby sformułować model, musimy przyjąć pewne założenia dotyczące opisywanych populacji i ich środowiska. Niech V oznacza populację ofiar, zaś P populację drapieżników (poniżej te same oznaczenia zostaną użyte do opisanego zagęszczeń populacji ofiar i drapieżników odpowiednio – nie powinno to prowadzić do niejasności).

Vito Volterra (1860–1940)
– włoski matematyk i fizyk, profesor uniwersytetów w Pizie, Turynie i Rzymie. Zajmował się opracowywaniem modeli matematycznych w biologii. Był jednym z trzynastu włoskich profesorów, którzy w 1931 roku odmówili złożenia przysięgi na wierność Mussolinimu, za co stracił katedrę.

Alfred James Lotka (1880–1949)
– urodzony we Lwowie amerykański matematyk, chemik (chemia fizyczna, biofizyka), ekonomista, statystyk i demograf.

*Wydział Matematyki, Informatyki i Mechaniki, Uniwersytet Warszawski

\dot{X} oznacza pochodną X względem czasu.



Portret fazowy danego układu równań różniczkowych to zobrazowanie przebiegu rozwiązań w przestrzeni (V, P) , gdzie rozwiązania są krzywymi opisanymi lokalnie jako funkcje $P(V)$ lub $V(P)$, a przebieg w czasie zaznaczamy strzałkami, których kierunek wyznaczony jest przez wektor (\dot{V}, \dot{P}) .

Stan (punkt) stacjonarny danego układu to takie rozwiązanie, które nie zależy od czasu, więc prawa strona układu zeruje się w tym punkcie.

1. W środowisku występują wyłącznie rozważane gatunki V oraz P . Innych zwierząt w danym środowisku nie ma, lub nie mają wpływu na badaną dynamikę populacji, zarówno drapieżników P , jak i ofiar V .
2. Gdy nie ma drapieżników, środowisko jest sprzyjające dla ofiar – nie ma w nim żadnych innych ograniczeń. W takiej sytuacji ich dynamika jest opisywana równaniem Malthusa (wzrostu wykładniczego):

$$\dot{V}(t) = rV.$$

3. Gdy nie ma ofiar, drapieżniki nie mają pożywienia, co powoduje wymieranie gatunku:

$$\dot{P}(t) = -sP.$$

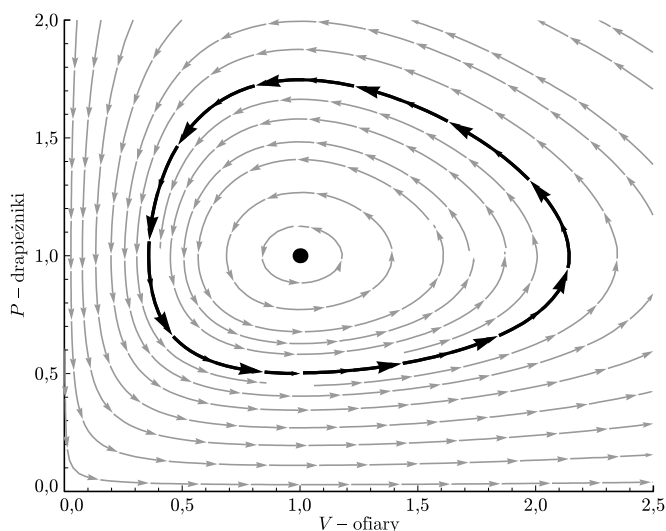
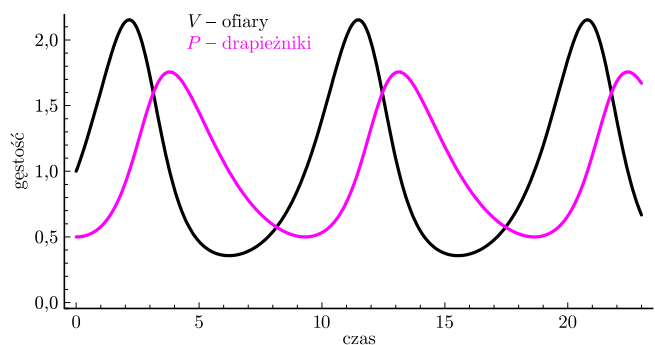
4. Ofiary rozmnażają się niezależnie od polowań drapieżników. Drapieżniki polując na ofiary, zmniejszają ich populację, zatem wzrost populacji P powoduje spadek populacji V . Jednocześnie drapieżniki zdobywają pokarm, który dostarcza im energię potrzebną do życia, w tym do rozmnażania się – zatem populacja P wzrasta wraz ze wzrostem populacji V .

Zakładając dodatkowo równomierne rozmieszczenie osobników w przestrzeni, otrzymujemy klasyczny model Lotki–Volterry, opisany następującym układem równań różniczkowych zwyczajnych:

$$(1) \quad \begin{cases} \dot{V}(t) = rV - aVP, \\ \dot{P}(t) = -sP + abVP, \end{cases}$$

gdzie: $V = V(t)$, $P = P(t)$ to odpowiednio zagęszczenie populacji ofiar drapieżników (zmiennie względem czasu t), r – współczynnik rozrodczości ofiar, a – skuteczność polowań, s – śmiertelność w populacji drapieżników i b to część biomasy przeznaczona na reprodukcję, przy czym wszystkie powyższe współczynniki są dodatnie.

Analiza tego modelu pozwala uzyskać portret fazowy i przebieg rozwiązań, jak przedstawiono na rysunkach. Górny to wykres gęstości populacji drapieżników i ofiar, dolny zaś to portret fazowy klasycznego modelu Lotki–Volterry, opisanego układem (1). Wyróżniony cykl odpowiada warunkowi początkowemu $V(0) = 1$, $P(0) = \frac{1}{2}$.



Kiedy populacja ofiar się rozwija, drapieżniki mają więcej pożywienia, więc ich liczebność również wzrasta. Jednakże im więcej drapieżników, tym więcej odławianych przez nie ofiar, a zatem po pewnym czasie liczebność populacji ofiar zmaleje. To z kolei powoduje zmniejszenie dostępności pożywienia dla drapieżników, a więc spadek ich liczebności, a to z konieczności zmniejsza odsetek upolowanych ofiar i umożliwia wzrost ich liczby – tak cykl się zamyka. Rysunki wykonane zostały przy stałych równych odpowiednio: $r = 1$, $a = 1$, $s = \frac{1}{2}$, $b = \frac{1}{2}$.

Widzimy też, że rozwiązania są okresowe, o maksimach przesuniętych w czasie, co dobrze oddaje cykliczność zjawisk zachodzących w przyrodzie. Co więcej, rozwiązania oscylują wokół dodatniego stanu stacjonarnego $(\bar{V}, \bar{P}) = (\frac{s}{ab}, \frac{r}{a})$ i ich wartości średnie 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:

$$\begin{cases} \dot{V}(t) = rV - aVP - d_1V, \\ \dot{P}(t) = -sP + abVP - d_2P, \end{cases}$$

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 V , dostajemy układ Lotki–Volterry ze zmienionymi współczynnikami:

$$\begin{aligned} r &\mapsto r - d_1, \quad s \mapsto s + d_2 \\ \Rightarrow \quad V_{\text{sr}}^{\text{odl}} &= \frac{s + d_2}{ab} > \bar{V}, \quad P_{\text{sr}}^{\text{odl}} = \frac{r - d_1}{a} < \bar{P}, \end{aligned}$$

czyli odławianie działa zawsze na niekorzyść drapieżników, a na korzyść ofiar. Zauważmy, że z tej prostej zasady wynika też, iż warto się zastanowić ingerując 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 wytypimy gatunek ofiar, to zginie także gatunek drapieżników.

Jak widzimy, nawet tak prosty model, jak opisany powyżej, może przyczynić się do wyjaśnienia pewnych zjawisk biologicznych. Jednak mimo tych zalet model Lotki–Volterry nie jest pozbawiony wad, nie uwzględnia on bowiem wielu zjawisk mających istotny wpływ na dynamikę populacji, jak chociażby konkurencji o pokarm pomiędzy ofiarami, gdy ich populacja wzrasta. Dałoby to pewne ograniczenie górne, a tym samym hamulec wzrostu wykładniczego ofiar. Ponieważ ten właśnie czynnik ma, według Flannery’ego, zasadnicze znaczenie w środowisku australijskim, więc przedstawimy modyfikację układu (1) uwzględniającą pojemność środowiska dla populacji ofiar. Do równania opisującego populację ofiar w modelu (1) dodamy składnik postaci $-\frac{rV^2}{k}$, odpowiadający wewnątrzgatunkowej konkurencji o pożywienie, gdzie współczynnik k oznacza pojemność środowiska. Składnik ten można także interpretować w następujący sposób. Rozważmy model dynamiki populacji ofiar w przypadku braku drapieżników:

$$\dot{V} = Vf(V),$$

gdzie mamy $f(V) = r$ przy wykładniczym wzroście populacji, natomiast jeśli założymy, że populacja rozwija się w ograniczonym środowisku, to oczywiste wydaje się założenie, że $f(V)$ powinna być malejącą funkcją V , gdyż im więcej jest osobników w środowisku, tym wolniej może się ta populacja rozwijać. Musi także być taka wielkość populacji k , dla której następuje całkowite zahamowanie wzrostu, czyli $f(k) = 0$. Najprostszą funkcją spełniającą wymienione założenia jest liniowa funkcja $f(V) = r\left(1 - \frac{V}{k}\right)$, gdzie r oznacza teraz maksymalny współczynnik wzrostu populacji.

Otrzymamy w ten sposób następujący rozbudowany model drapieżnik–ofiara:

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

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

Zajmiemy się teraz analizą jakościową przebiegu rozwiązań. W tym celu narysujemy portret fazowy modelu, z którego odczytamy globalne zachowanie rozwiązań. Zaczniemy od wyznaczenia izoklin zerowych, czyli krzywych, na których zerują się prawe strony pierwszego (dla zmiennej V) i drugiego (dla zmiennej P) równania. Izokliny mają postać:

- dla zmiennej V : $V = 0, P = \frac{r}{a}\left(1 - \frac{V}{k}\right)$,
- dla zmiennej P : $P = 0, V = \frac{s}{ab}$,

co przedstawiają rysunki na marginesie.

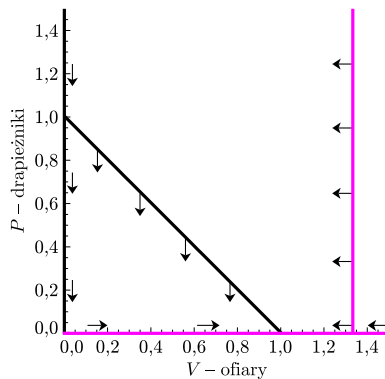
Stany stacjonarne odczytujemy jako punkty przecięcia odpowiednich izoklin. Zauważmy, że gdy $k < \frac{s}{ab}$, to jeden z punktów przecięcia pojawia się poza pierwszą ćwiartką układu (w ćwiartce czwartej, na przedłużeniu odpowiednich prostych), a zatem wykracza poza dziedzinę rozważań modelu, zaś gdy $k > \frac{s}{ab}$, to punkt ten mieści się w pierwszej ćwiartce. Ponieważ żadna z tych nierówności nie jest wyróżniona przez nasz model, analiza musi obejmować dwa przypadki. Przypadek trzeci, $k = \frac{s}{ab}$, jest przypadkiem granicznym, w którym punkty $(k, 0)$ i (\bar{V}, \bar{P}) sklejają się – jest on tożsamy z sytuacją, gdy $k < \frac{s}{ab}$.

Możemy wykazać, że są dwa lub trzy stany stacjonarne o następującym charakterze:

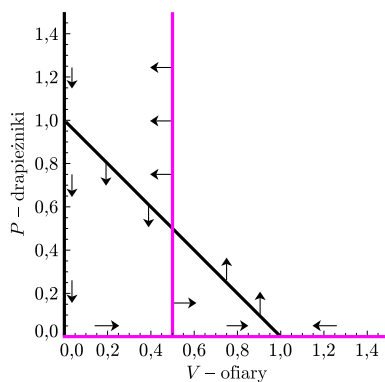
- $(0, 0)$ jest siodłem,
- $(k, 0)$ jest węzłem stabilnym asymptotycznie lub siodłem,
- $(\bar{V}, \bar{P}) = \left(\frac{s}{ab}, \frac{a}{c}\left(1 - \frac{s}{abk}\right)\right)$, istnieje o ile $k > \frac{s}{ab}$ i jest węzłem lub ogniskiem stabilnym.

Na podstawie tych rysunków możemy naszkicować portrety fazowe, które przedstawiamy na sąsiedniej stronie (w przypadku $k > \frac{s}{ab}$ punkt (\bar{V}, \bar{P}) narysowany został jako ognisko, choć może być też węzłem).

Izokliny zerowe układu (2)



w przypadku, gdy $k < \frac{s}{ab}$



i w przypadku, gdy $k > \frac{s}{ab}$.

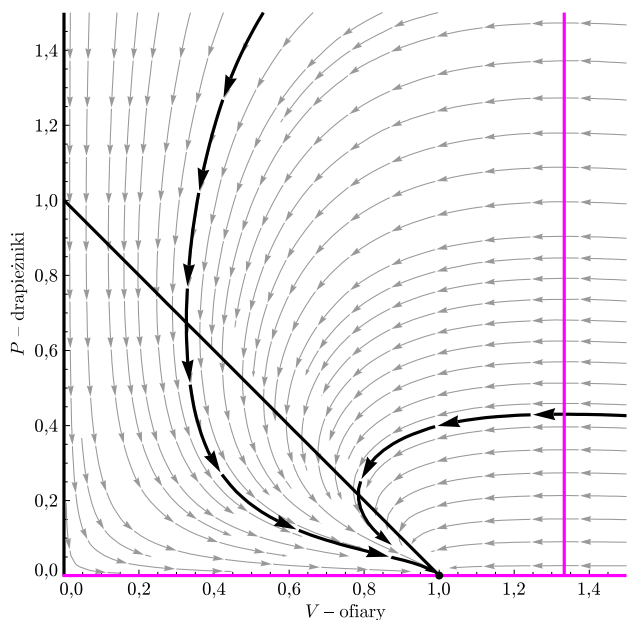
Proste czarne reprezentują ofiary, a kolorowe drapieżniki. Strzałkami zaznaczony jest kierunek orbit przechodzących przez izokliny. Oba rysunki zostały wygenerowane dla stałych $r = k = a = s = 1$ i różnią się wyłącznie wartością współczynnika b , przy czym na górnym rysunku wynosi on $3/4$, a na dolnym 2 .

Punkt jest siodłem, jeśli orbity w jednym kierunku są przyciągane, a w drugim odpychane.

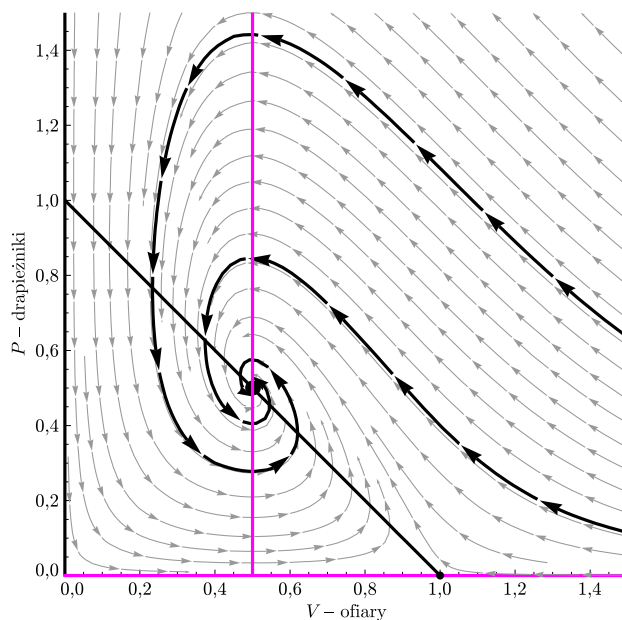
Gdy punkt jest węzłem, orbity są krzywymi, które kończą się/zaczynają bezpośrednio w tym punkcie.

Punkt stabilny asymptotycznie przyciąga rozwiązania ze swego otoczenia.

Punkt jest ogniskiem, gdy orbity przebiegają spiralnie wokół niego – nie kończą się/zaczynają bezpośrednio w nim.



Portret fazowy w przypadku, gdy $k < \frac{s}{ab}$



i w przypadku, gdy $k > \frac{s}{ab}$.

Podobnie jak w przypadku izoklin, oba rysunki zostały wygenerowane dla stałych: $r = 1$, $k = 1$, $a = 1$, $s = 1$; różnią się wyłącznie wartością współczynnika b , przy czym na wykresie lewym $b = 0,75$, zaś na prawym $b = 2$. Na obu portretach wyróżnione zostały po dwie przykładowe orbity: jedna przechodząca przez punkt $(1, 0,4)$, druga przez punkt $(0,4, 0,3)$.

Patrząc na te portrety fazowe, widzimy ciekawe rzeczy.

- Oś układu są orbitami.
- Jeśli punkt (\bar{V}, \bar{P}) jest poza dziedziną lub skleja się z $(k, 0)$, to izokliny dzielą przestrzeń fazową na trzy obszary – nazwijmy je A , B , C , licząc od lewej. Rozwiązanie zaczynające się w C musi przejść do B , bo w przeciwnym razie współrzędna P uciekałaby do nieskończoności, zaś w obszarach A i B obie współrzędne są monotoniczne i ograniczone, a więc zbieżne. Zatem punkt stacjonarny $(k, 0)$ jest rozwiązaniem globalnie stabilnym.
- Gdy punkt (\bar{V}, \bar{P}) jest wewnątrz dziedziny ($k < \frac{s}{ab}$), to jest on lokalnie stabilny. Stosując odpowiednie metody (np. metodę funkcji Lapunowa), możemy też wykazać, że jest on globalnie stabilny.

Wnioski

Po przeanalizowaniu układu (2) otrzymaliśmy jeden punkt globalnie stabilny:

- punkt $(k, 0)$, o ile $k \leq \frac{s}{ab}$,
- punkt (V_s, P_s) , o ile $k > \frac{s}{ab}$.

Każdy z tych punktów jest zbiorem granicznym, do którego zbiegają wszystkie inne orbity układu, poza orbitami biegnącymi wzdłuż układu współrzędnych. Znaczący to, że dowolne rozwiązanie z warunkiem początkowym o obu współrzędnych dodatnich, czyli zaczynające się od dodatnich populacji tak drapieżnika, jak i ofiary, będzie z upływem czasu zbiegało do rozwiązania stacjonarnego, jednego z dwóch powyższych – do którego, to zależy od wartości parametrów układu.

Pamiętamy, że chcieliśmy porównać dynamikę populacji drapieżnika stałocieplnego ze zmiennoocieplnym w tym samym środowisku. Skoro tak, to możemy przyjąć, że współczynniki r oraz k , jako opisujące populację ofiar, są zadane z góry przez model (albo np. pomiary terenowe). Natomiast dla drapieżników – skoro chcemy porównywać dwa różne gatunki, to będziemy porównywali model z dwoma zestawami parametrów: (a_1, b_1, s_1) dla pierwszego drapieżnika oraz (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. Jak już było zaznaczone we wstępie, zwierzęta zmiennoociepne 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, przy czym przypadek pierwszy, gdy rozwiązania układają się jak na rysunku z lewej, oznacza, że mamy do czynienia z drapieżnikiem stałocieplnym, zaś gdy wyglądają jak na rysunku z prawej, z drapieżnikiem zmiennoocieplnym. To uzasadnia, zgodnie z przypuszczeniami Flannery'ego, nieuchronność zagłady australijskich drapieżnych torbaczy i jednoczesne przetrwanie stabilnej populacji mięsożernych gadów.