

Trofické funkce v modelech dravce a kořisti

Keywords: funkce, racionální lomená funkce, asymptota

Při studiu přírody hrají neocenitelnou roli matematické modely. Tyto modely otevírají cestu k předpovědím budoucího vývoje, ale plní i další a důležitější role.

Používání ekologických modelů bývá někdy zmiňováno jako fyzikální postupy v ekologii, protože se studuje ekosystém z hlediska vývoje populací a používají se k tomu matematické metody původně odvozené na řešení fyzikálních úloh. Výstupy z modelů poté nesou například následující informace.

- **Predikce** Schopnost pracovat s matematickými modely ekosystémů umožňuje předpovídat budoucí vývoj. Může se jednat o vývoj v neměnném prostředí, nebo vývoj v prostředí, ve kterém se některý z parametrů mění. Znalost modelu potom umožní posoudit, jaký má tato změna vliv na ekosystém.
- **Porozumění principům** Matematické modely umožňují ekologům a vědcům zkoumat interakce mezi různými složkami ekosystémů a porozumět dynamice těchto systémů. Pomáhají tím identifikovat faktory ovlivňující strukturu a funkci těchto ekosystémů.
- **Optimalizace rozhodování** Matematické modelování ekosystémů může být použito k optimalizaci rozhodování v oblastech jako je ochrana biodiverzity nebo management lesů a rybolovu. Pomáhá identifikovat nejlepší strategie pro dosažení vytyčených cílů.

Jedním ze základních vztahů v ekosystémech je vztah *dravce a kořisti*. Tento vztah může být jedinou interakcí v ekosystému nebo může být doplněn interakcemi dalšími. Důležitost modelování soužití dravce a kořisti si objasníme na následujících historicky významných modelech.

Lotkův-Volterrův model

V roce 1926 publikoval jeden z prvních modelů dravce a kořisti italský matematik Vito Volterra. Motivací k sestavení tohoto modelu byla skutečnost, že během omezení rybolovu za první světové války v úlovcích vzrostlo procento dravých ryb. Na tuto skutečnost upozornil Volterru jeho zeť, mořský biolog Umberto D'Ancona, který si uvedený jev nedokázal zdůvodnit. Dokonce čekal pravý opak: při omezení rybolovu předpokládal zvýšení procentuálního podílu druhů menších ryb, které jsou potravou pro dravce. Volterrův model toto chování vysvětluje jako důsledek jednoduché představy interakce mezi dravými rybami a kořistí.

Model obsahuje dvě rovnice. První rovnice popisující populaci kořisti obsahuje předpoklad, že tato populace přirozeně roste, ale růst je zpomalen působením dravců. Více dravců vede k většímu zpomalení růstu kořisti. Příliš mnoho dravců může vést dokonce k tomu, že velikost populace kořisti bude klesat a kořist vymře. Rovnice věnovaná populaci dravců obsahuje předpoklad, že bez přítomnosti kořisti populace dravce vymírá. Čím více kořisti ale mají dravci k dispozici, tím spíše se toto vymírání převrátí v nárůst populace dravce.

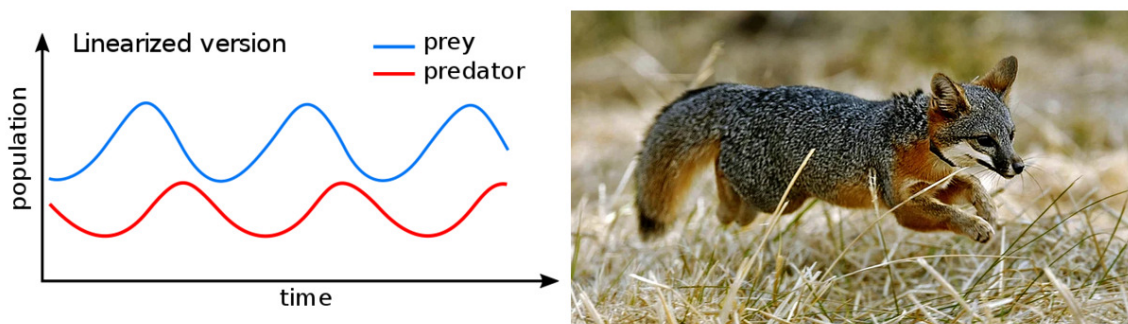
V systému popsaném výše vznikají přirozeně cykly. Dostatek kořisti umožní nárůst populace dravců. Mnoho dravců poté působí na populaci kořisti negativně do té míry, že populace kořisti začne vymírat. Toto vymírání má za následek nedostatek potravy pro dravce a ti začnou také vymírat. Po čase je populace dravce redukována natolik, že kořist přítomnost dravce pocítuje málo. Proto může její populace

Results matter!

zase růst a namnožit se do původního stavu. To však opět umožní růst populace dravce a uzavírá se cyklus. Velmi pěkně jsou periodické změny velikosti obou populací patrné ze záznamů výkupu kožešin sněžného zajíce a rysa v oblasti Hudsonova zálivu.

Volterra svým modelem vysvětlil nejenom vznik cyklů, ale i to, že omezením lovu se rovnovážná poloha, okolo které populace dravce a kořisti oscilují, posune ve prospěch dravce a nikoliv kořisti. Tento jev, kterého si všiml D'Ancona, se nazývá *Volterrovův efekt*.

Stejný model jako Volterra navrhl již v roce 1910 americký matematik Alfred J. Lotka, a proto se model dnes nazývá Lotkův-Volterrovův model.



Obrázek 1: Vlevo typický průběh velikosti populací dravce a kořisti. Po maximum kořisti následuje maximum dravce a poté propad obou populací. Vpravo liška ostrovní, která se z vrcholového predátora na svém ostrově stala kořistí na pokraji vyhubení.

Model obaleče smrkového

Podobné periodické výkyvy jako v Lotkově-Volterrově modelu je možné pozorovat i v kanadských lesích. Zde přibližně po 30 až 40 letech docházelo k masovému přemnožení obaleče smrkového (*Choristoneura fumiferana*). Populace tohoto motýla je relativně malá, ale některé roky se zvýší tisícinásobně a jeho housenky dokáží zahubit až 80% stromů v lese a ten tak prakticky zničit. Jeden z posledních masových výskytů byl od roku 2006 v Quebecu. Zde bylo do roku 2019 zasaženo cca 9,6 milionu hektarů lesa¹, což je více než rozloha Maďarska.

V roce 1978 navrhli vědci D. Ludwig, D. D. Jones a C. S. Holling model, který dokázal nejenom modelovat vývoj populace obaleče, ale pomohl objasnit i důvody, proč k popisovanému přemnožení dochází. Důvodem byla predace. V tomto případě šlo o konzumaci housenek obaleče ptáky. Ptáci sloužili v přírodě jako faktor omezující počty housenek, ovšem jenom do jistého limitu. Když se les dostatečně rozrostl, poskytl dostatek potravy i populaci housenek. Populace housenek se pak rozrostla do takové míry, že ptáci dosáhli při konzumaci potravy své saturace a nedokázali dál stavy housenek redukovat. Tím se role ptáků jako predátorů stala méně významnou a populace housenek se mohla velmi rychle množit a poté zdevastovat les.

V tomto případě je predace důležitá pro omezení populace housenek. Protože ptáci jako predátoři mají

¹Zdroj viz <https://www.nrcan.gc.ca>.

mnohem pomalejší cyklus rozmnožování než obaleč, je možné jejich populaci považovat za konstantní. Díky saturaci poté ptáci dokáží omezit rychlost růstu obaleče jen do omezené míry. Toto omezení však od určité velikosti populace obaleče přestává stačit a dojde k jeho nekontrolovatelnému přemnožení.

Model lišky ostrovní

Liška ostrovní (*Urocyon littoralis*) je jedinečný živočišný druh, endemit žijící jenom na ostrůvcích okolo Kalifornie. Je velká jako kočka a díky absenci přirozených nepřátel důvěřivá. Jako druh je citlivá a zranitelná vlivem malé genetické variability a malé odolnosti vůči nemocem zavlečeným z pevniny. Je to jedna z nejmenších psovitých šelem. Na rozdíl od ostatních psovitých šelem ale umí šplhat po stromech.

Vlivem činnosti člověka se populace lišky ostrovní dostala na přelomu tisíciletí do velkých potíží. Na ostrově San Miguel klesla populace z 450 dospělých jedinců v roce 1994 na 15 v roce 1999². Podobná situace byla i na okolních ostrovech, z nichž každý je osídlen samostatným poddruhem lišky ostrovní. Příčinou úhynu byl celý řetězec událostí: produkce insekticidu DDT ve 40. letech 20. století měla za následek vymření orla bělohlavého (*Haliaeetus leucocephalus*) a ten byl nahrazen orlem skalním (*Aquila chrysaetos*). Predátora živícího se rybami tímto na ostrově vystřídal predátor preferující savce. Toto bylo pro lišky ostrovní fatální. Lišky, dříve vrcholní predátoři, se najednou staly kořistí a na přelomu tisíciletí se ocitly těsně před vyhubením. A na rozdíl od Lotkova–Volterrova modelu nebylo možné doufat v návrat lišek na původní stavy díky oscilacím, protože orli měli i alternativní potravu v podobě divokých prasat a skunků.

Naštěstí se nesmírným úsilím podařilo lišky ostrovní jako druh zachránit. Nejprve se podařilo správně identifikovat příčiny jejich úbytku. Poté již stačilo populaci lišek opětovně rozmnožit a zajistit podmínky, ve kterých je populace stabilní. To zahrnovalo vybití divokých prasat, přesídlení orlů skalních, návrat orlů bělohlavých, umělé rozmnožení lišek, jejich návrat do přírody a jejich vakcinaci proti zavlečeným chorobám. To vše se podařilo v rekordním čase, za jednu dekádu. Jednalo se o jeden z nejúspěšnějších záchranných programů pro savce.

Trofické funkce

Důležitou komponentou modelů dravce a kořisti, ať se jedná o kterýkoliv z výše uvedených případů, je *trofická funkce*. Tato funkce modeluje působení jednoho predátora na populaci kořisti. Udává rychlost, s jakou zpomaluje růst kořisti jeden dravec. Je-li x velikost populace kořisti a y rychlost, s jakou jeden dravec zpomaluje růst kořisti (tj. množství kořisti ulovené dravcem za jednotku času), můžeme tuto funkci matematicky zapsat ve tvaru

$$y = f(x).$$

Budeme se snažit najít přirozené předpoklady, které trofická funkce musí splňovat. Poté se pro ni pokusíme najít vhodný analytický tvar.

²Zdroj viz <https://www.iucnredlist.org/species/22781/13985603>.

Úloha 1. Předpoklady o působení dravce na kořisti mají odraz ve vlastnostech, které musí mít trofická funkce.

1. Dravec v prostředí s chudou nabídkou potravy má i chudý úlovek. Více kořisti znamená snazší dosah kořisti a tím i větší úlovek.
2. Bez potravy dravec nic neuloví. Pokud je množství kořisti nulové, je nulové i množství kořisti, které dravec uloví za jednotku času.
3. Dravci konzumují potravu jenom do své saturace. Je-li potravy nadbytek, dravci neuloví za jednotku času více potravy než odpovídá jejich saturaci.

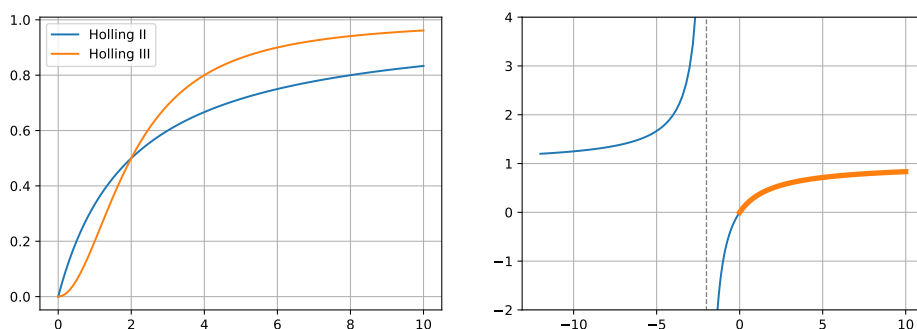
Vyjádřete tyto vlastnosti pomocí pojmů, které používáme pro popis vlastností funkcí. Jaké vlastnosti funkcí odpovídá každý z uvedených bodů?

Řešení.

1. Funkce $y = f(x)$ je rostoucí.
2. Funkce $y = f(x)$ prochází počátkem, tj. platí $f(0) = 0$.
3. Funkce $y = f(x)$ je shora ohraničená. Jelikož je funkce rostoucí a shora ohraničená, tak má její graf vodorovnou asymptotu v nekonečnu.

Trofická funkce Hollingova typu II

Trofická funkce udává, kolik kořisti zahubí jeden dravec za jednotku času při dané velikosti populace kořisti. Musí tedy být definována na množině nezáporných čísel a funkční hodnoty budou nezáporné (toto plyne i z bodů 1 a 2 v předchozí úloze). V předchozí části bylo ukázáno, že trofická funkce má procházet počátkem a růst k vodorovné asymptotě (růst a ohraničenost shora). Tyto vlastnosti nebudou splněny, pokud budeme hledat trofickou funkci mezi lineárními funkcemi. Zkusíme tedy nejjednodušší nelineární funkci, nepřímou úměrnost.



Obrázek 2: Vlevo dvě typické trofické funkce, nazývané funkce Hollingova typu. Funkce typu II roste stále pomaleji. Funkce typu III roste ze začátku pomalu, růst se zrychluje a poté opět zpomaluje. Vpravo funkce typu II jako část transformovaného grafu nepřímé úměrnosti. (vlastní obrázek)

Úloha 2. Vyjděte z grafu funkce $y = \frac{1}{x}$. Na této funkci provádějte transformace, které mění graf způsobem popsaným níže.

1. Přeskálujte graf k -krát ve svislém směru. Tím se nezmění monotonie ani poloha vodorovné asymptoty, ale můžeme měnit rychlost růstu.
2. Převraťte graf okolo vodorovné osy a posuňte o S nahoru. Tím docílíme toho, že pro kladné x bude funkce rostoucí a poroste k asymptotě S .
3. Po uvedených transformacích má graf v nule svislou asymptotu a jeden průsečík s vodorovnou osou vpravo od počátku. Posuňte graf doleva tak, aby se svislá asymptota dostala vlevo od svislé osy a průsečík s osou x se posunul do počátku.

Řešení. Funkce, jejíž graf vznikne přeskáláním grafu funkce $y = \frac{1}{x}$ ve svislém směru k -krát je

$$y = \frac{k}{x}.$$

Převrácení dosáhneme vynásobením funkce fakorem -1 a posunu docílíme přičtením hodnoty S . Těmito úpravami dostáváme funkci

$$y = S - \frac{k}{x}.$$

Posun doleva o b zajistíme substitucí výrazu $x + b$ za x . Tím dostáváme funkci

$$y = S - \frac{k}{x + b}.$$

Po převedení na společného jmenovatele má funkce tvar

$$y = \frac{Sx + Sb}{x + b} - \frac{k}{x + b} = \frac{Sx + (Sb - k)}{x + b}.$$

Má-li platit $f(0) = 0$, musí být splněna podmínka

$$Sb - k = 0.$$

Tato podmínka ukazuje, že tři konstanty nejsou nezávislé, ale je mezi nimi uvedená vazba.

Poznámka. V předchozí úloze jsme odvodili analytický tvar pro jednu ze základních trofických funkcí. Jedná se o rostoucí funkci, která z počátku roste směrem k vodorovné asymptotě a rychlost růstu postupně klesá. Taková funkce se nazývá Hollingova funkce II typu. Bývá obvyklé ji psát ve tvaru

$$f(x) = \frac{Sx}{x + b}, \quad (1)$$

kde S je hladina saturace a b konstanta, jejíž význam objasníme v následující úloze.

Úloha 3. Ukažte, že pro velikost populace rovnu b je hodnota trofické funkce (1) rovna polovině hodnoty saturace.

Řešení. Přímým dosazením do (1) dostáváme

$$f(b) = \frac{Sb}{b + b} = \frac{Sb}{2b} = \frac{S}{2}.$$

Tím je tvrzení dokázáno.

Následující úkol ukazuje opačný proces, kdy z trofické funkce ve tvaru (1) odvodíme tvar ukazující postupné transformace funkce $y = \frac{1}{x}$.

Úloha 4. Upravte předpis funkce

$$y = \frac{6x}{x+2}$$

do základního tvaru, tj. tak, abychom mohli vyčíst postupné transformace funkce $y = \frac{1}{x}$ na graf zadané funkce.

Řešení. Úlohu vyřešíme tak, že zlomek šikovně upravíme. V čitateli vytvoříme násobek jmenovatele, zlomek rozdělíme na dva a zkrátíme:

$$\frac{6x}{x+2} = \frac{6(x+2) - 12}{x+2} = \frac{6(x+2)}{x+2} - \frac{12}{x+2} = 6 - 12 \frac{1}{x+2}$$

Tento výpočet ukazuje, že graf uvedené funkce obdržíme rozšířením grafu funkce ve svislém směru dvanáctkrát, převrácením okolo vodorovné osy, posunutím o šest jednotek nahoru a dvě jednotky doleva.

Stejného výsledku bychom docílili i tak, že bychom jmenovatele vydělili čitatelem.

Úloha 5. Sestavte trofickou funkci, pokud víte, že rychlost konzumace potravy při saturaci predátorů je 6, a že konzumace probíhá poloviční rychlostí pro populaci kořisti o velikosti 210.

Řešení. Díky poznámce před třetí úlohou o obecném tvaru trofické funkce víme, že předpis bude tvaru

$$y = \frac{Sx}{x+b},$$

kde S je hodnota saturace predátora, tj.

$$y = \frac{6x}{x+b}.$$

Hodnotu parametru b můžeme rovnou říci díky Úloze 3, ale můžeme ji též rychle dopočítat z druhé podmínky ze zadání, jelikož víme, že

$$3 = \frac{6 \cdot 210}{210+b}$$

a odtud plyne $b = 210$. Předpis výsledné funkce je tedy

$$y = \frac{6x}{x+210}.$$

Literatura a odkazy

Literatura

- Wikipedia, https://en.wikipedia.org/wiki/Lotka%E2%80%93Volterra_equations March 3, 2024
- R Mařík, Dynamické modely populací, <https://robert-marik.github.io/dmp/uvod.html>, March 3, 2024
- D. Ludwig, D.D. Jones, C.S. Holling: Qualitative analysis of insect outbreak systems: the spruce budworm and forest, *Journal of Animal Ecology* 47(1): 315–332, February 1978.

Zdroje obrázků

- https://en.wikipedia.org/wiki/Lotka%E2%80%93Volterra_equations#/media/File:Lotka_Volterra_dynamics.pdf
- <https://www.npr.org/sections/thetwo-way/2016/08/11/489695842/once-nearly-extinct-california-monarchs>
Kevork Djansezian/AP