

Trofické funkcie v modeloch dravca a koristi

Keywords: funkcie, racionálna lomená funkcia, asymptota

Pri štúdiu prírody hrajú neoceniteľnú úlohu matematické modely. Tieto modely otvárajú cestu k predpovediam budúceho vývoja, ale plnia aj ďalšie a dôležitejšie úlohy.

Používanie ekologických modelov býva niekedy spomínané ako fyzikálne postupy v ekológii, pretože sa študuje ekosystém z hľadiska vývoja populácií a používajú sa na to matematické metódy pôvodne odvodené na riešenie fyzikálnych úloh. Výstupy z modelov potom nesú napríklad nasledujúce informácie.

- **Predikcia** Schopnosť pracovať s matematickými modelmi ekosystémov umožňuje predpovedať budúci vývoj. Môže sa jednať o vývoj v nemennom prostredí, alebo vývoj v prostredí, v ktorom sa niektorý z parametrov mení. Znalosť modelu potom umožní posúdiť, aký má táto zmena vplyv na ekosystém.
- **Porozumenie princípom** Matematické modely umožňujú ekológom a vedcom skúmať interakcie medzi rôznymi zložkami ekosystémov a porozumieť dynamike týchto systémov. Pomáhajú tým identifikovať faktory ovplyvňujúce štruktúru a funkciu týchto ekosystémov.
- **Optimalizácia rozhodovania** Matematické modelovanie ekosystémov môže byť použité na optimalizáciu rozhodovania v oblastiach ako je ochrana biodiverzity alebo manažment lesov a rybolovu. Pomáha identifikovať najlepšie stratégie na dosiahnutie vytýčených cieľov.

Jedným zo základných vzťahov v ekosystémoch je vzťah *dravca a koristi*. Tento vzťah môže byť jedinou interakciou v ekosystéme alebo môže byť doplnený interakciami ďalšími. Dôležitosť modelovania spolužitia dravca a koristi si objasníme na nasledujúcich historicky významných modeloch.

Lotkov-Volterrov model

V roku 1926 publikoval jeden z prvých modelov dravca a koristi taliansky matematik Vito Volterra. Motiváciou k zostaveniu tohto modelu bola skutočnosť, že počas obmedzenia rybolovu za prvej svetovej vojny v úlovkoch vzrástlo percento dravých rýb. Na túto skutočnosť upozornil Volterru jeho zať, morský biológ Umberto D'Ancona, ktorý si uvedený jav nedokázal zdôvodniť. Dokonca čakal pravý opak: pri obmedzení rybolovu predpokladal zvýšenie percentuálneho podielu druhov menších rýb, ktoré sú potravou pre dravce. Volterrov model toto správanie vysvetľuje ako dôsledok jednoduchšej predstavy interakcie medzi dravými rybami a korisťou.

Model obsahuje dve rovnice. Prvá rovnica popisujúca populáciu koristi obsahuje predpoklad, že táto populácia prirodzene rastie, ale rast je spomalený pôsobením dravcov. Viac dravcov vedie k väčšiemu spomaleniu rastu koristi. Príliš veľa dravcov môže viesť dokonca k tomu, že veľkosť populácie koristi bude klesať a korisť vymrie. Rovnica venovaná populácii dravcov obsahuje predpoklad, že bez prítomnosti koristi populácia dravca vymiera. Čím viac koristi ale majú dravce k dispozícii, tým skôr sa toto vymieranie obráti v nárast populácie dravca.

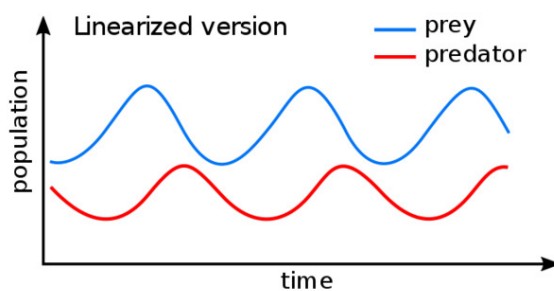
V systéme popísanom vyššie vznikajú prirodzene cykly. Dostatok koristi umožní nárast populácie dravcov. Mnoho dravcov potom pôsobí na populáciu koristi negatívne do tej miery, že populácia koristi začne vymierať. Toto vymieranie má za následok nedostatok potravy pre dravce a tí začnú tiež vymierať. Po

Results matter!

čas je populácia dravca redukovaná natoľko, že korisť prítomnosť dravca pociťuje málo. Preto môže jej populácia zase rásť a namnožiť sa do pôvodného stavu. To však opäť umožní rast populácie dravca a uzatvára sa cyklus. Veľmi pekne sú periodické zmeny veľkosti oboch populácií zreteľné zo záznamov výkupu kožušín snehovej zajaca a rysa v oblasti Hudsonovho zálivu.

Volterra svojim modelom vysvetlil nielen vznik cyklov, ale aj to, že obmedzením lovu sa rovnovážna poloha, okolo ktorej populácie dravca a koristi oscilujú, posunie v prospech dravca a nie koristi. Tento jav, ktorého si všimol D'Ancona, sa nazýva *Volterrov efekt*.

Rovnaký model ako Volterra navrhol už v roku 1910 americký matematik Alfred J. Lotka, a preto sa model dnes nazýva Lotkov-Volterrov model.



Obr. 1: Vľavo typický priebeh veľkosti populácií dravca a koristi. Po maxime koristi nasleduje maximum dravca a potom prepad oboch populácií. Vpravo líška ostrovná, ktorá sa z vrcholového predátora na svojom ostrove stala korisťou na pokraji vyhubenia.

Model bukač smrekový

Podobné periodické výkyvy ako v Lotkovom-Volterrovom modeli je možné pozorovať aj v kanadských lesoch. Tu približne po 30 až 40 rokoch dochádzalo k masovému premnoženiu bukača smrekového (*Choristoneura fumiferana*). Populácia tohto motýľa je relatívne malá, ale niektoré roky sa zvýši tisícnásobne a jeho húsenice dokážu zahubiť až 80% stromov v lese a ten tak prakticky zničiť. Jeden z posledných masových výskytov bol od roku 2006 v Quebecu. Tu bolo do roku 2019 zasiahnutých cca 9,6 milióna hektárov lesa ¹, čo je viac ako rozloha Maďarska.

V roku 1978 navrhli vedci D. Ludwig, D. D. Jones a C. S. Holling model, ktorý dokázal nielen modelovať vývoj populácie bukača, ale pomohol objasniť aj dôvody, prečo k popisovanému premnoženiu dochádza. Dôvodom bola predácia. V tomto prípade išlo o konzumáciu húseníc bukača vtákmi. Vtáky slúžili v prírode ako faktor obmedzujúci počty húseníc, avšak len do istého limitu. Keď sa les dostatočne rozrástol, poskytol dostatok potravy aj populácii húseníc. Populácia húseníc sa potom rozrástla do takej miery, že vtáky dosiahli pri konzumácii potravy svoju saturáciu a nedokázali ďalej stavy húseníc redukovať. Tým sa úloha vtákov ako predátorov stala menej významnou a populácia húseníc sa mohla veľmi rýchlo množiť a potom zdevastovať les.

¹Zdroj pozri <https://www.nrcan.gc.ca>.

V tomto prípade je predácia dôležitá pre obmedzenie populácie húseníc. Pretože vtáky ako predátori majú oveľa pomalší cyklus rozmnožovania než bukač, je možné ich populáciu považovať za konštantnú. Vďaka saturácii potom vtáky dokážu obmedziť rýchlosť rastu bukača len do obmedzenej miery. Toto obmedzenie však od určitej veľkosti populácie bukača prestáva stačiť a dôjde k jeho nekontrolovateľnému premnoženiu.

Model líšky ostrovnej

Líška ostrovná (*Urocyon littoralis*) je jedinečný živočíšny druh, endemit žijúci len na ostrovčekoch okolo Kalifornie. Je veľká ako mačka a vďaka absencii prirodzených nepriateľov dôverčivá. Ako druh je citlivá a zraniteľná vplyvom malej genetickej variability a malej odolnosti voči chorobám zavlečeným z pevniny. Je to jedna z najmenších psovitéch šeliem. Na rozdiel od ostatných psovitéch šeliem ale vie šplhať po stromoch.

Vplyvom činnosti človeka sa populácia líšky ostrovnej dostala na prelome tisícročí do veľkých ťažkostí. Na ostrove San Miguel klesla populácia z 450 dospelých jedincov v roku 1994 na 15 v roku 1999². Podobná situácia bola aj na okolných ostrovoch, z ktorých každý je osídlený samostatným poddruhom líšky ostrovnej. Príčinou úhynu bol celý reťazec udalostí: produkcia insekticídu DDT v 40. rokoch 20. storočia mala za následok vymretie orla bielostravého (*Haliaeetus leucocephalus*) a ten bol nahradený orlom skalným (*Aquila chrysaetos*). Predátora živiaceho sa rybami týmto na ostrove vystriedal predátor preferujúci cicavce. Toto bolo pre líšky ostrovné fatálne. Líšky, predtým vrcholní predátori, sa zrazu stali korisťou a na prelome tisícročí sa ocitli tesne pred vyhynutím. A na rozdiel od Lotkovho–Volterrovho modelu nebolo možné dúfať v návrat líšok na pôvodné stavy vďaka osciláciám, pretože orly mali aj alternatívnu potravu v podobe divokých ošípaných a skunkov.

Našťastie sa nesmiernym úsilím podarilo líšky ostrovné ako druh zachrániť. Najprv sa podarilo správne identifikovať príčiny ich úbytku. Potom už stačilo populáciu líšok opätovne rozmnožiť a zabezpečiť podmienky, v ktorých je populácia stabilná. To zahŕňovalo vybijanie divokých ošípaných, presídlenie orlov skalných, návrat orlov bielostravých, umelé rozmnoženie líšok, ich návrat do prírody a ich vakcináciu proti zavlečeným chorobám. To všetko sa podarilo v rekordnom čase, za jednu dekádu. Jednalo sa o jeden z najúspešnejších záchranných programov pre cicavce.

Trofické funkcie

Dôležitou komponentou modelov dravca a koristi, či ide o ktorýkoľvek z vyššie uvedených prípadov, je *trofická funkcia*. Táto funkcia modeluje pôsobenie jedného predátora na populáciu koristi. Udáva rýchlosť, s akou spomaľuje rast koristi jeden dravec. Je-li x veľkosť populácie koristi a y rýchlosť, s akou jeden dravec spomaľuje rast koristi (t. j. množstvo koristi ulovenej dravcom za jednotku času), môžeme túto funkciu matematicky zapísať v tvare

$$y = f(x).$$

Budeme sa snažiť nájsť prirodzené predpoklady, ktoré trofická funkcia musí spĺňať. Potom sa pre ňu pokúsime nájsť vhodný analytický tvar.

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

Úloha 1. Predpoklady o pôsobení dravca na korisť majú odraz vo vlastnostiach, ktoré musí mať trofická funkcia.

1. Dravec v prostredí s chudobnou ponukou potravy má aj chudobný úlovok. Viac koristi znamená ľahšie dosiahnutie koristi a tým aj väčší úlovok.
2. Bez potravy dravec nič neuloví. Ak je množstvo koristi nulové, je nulové aj množstvo koristi, ktoré dravec uloví za jednotku času.
3. Dravce konzumujú potravu len do svojej saturácie. Je-li potravy nadostatok, dravce neuloví za jednotku času viac potravy než zodpovedá ich saturácii.

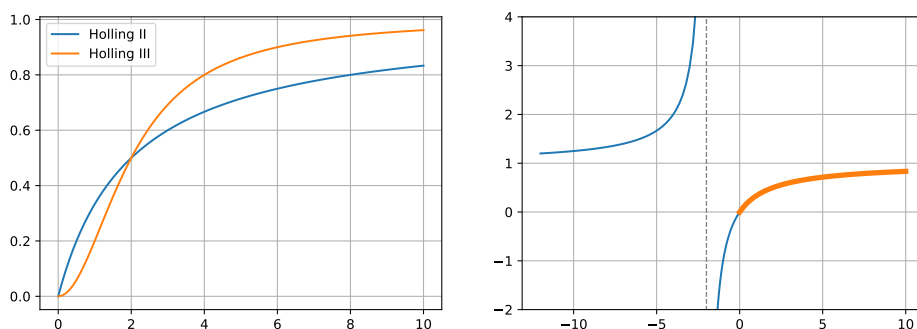
Vyjadrite tieto vlastnosti pomocou pojmov, ktoré používame na popis vlastností funkcií. Aké vlastnosti funkcií zodpovedá každý z uvedených bodov?

Riešenie.

1. Funkcia $y = f(x)$ je rastúca.
2. Funkcia $y = f(x)$ prechádza počiatkom, t. j. platí $f(0) = 0$.
3. Funkcia $y = f(x)$ je zhora ohraničená. Keďže je funkcia rastúca a zhora ohraničená, tak má jej graf vodorovnú asymptotu v nekonečne.

Trofická funkcia Hollingova typu II

Trofická funkcia udáva, koľko koristi zahubí jeden dravec za jednotku času pri danej veľkosti populácie koristi. Musí teda byť definovaná na množine nezáporných čísel a funkčné hodnoty budú nezáporné (toto plyní aj z bodov 1 a 2 v predchádzajúcej úlohe). V predchádzajúcej časti bolo ukázané, že trofická funkcia má prechádzať počiatkom a rásť k vodorovnej asymptote (rast a ohraničenosť zhora). Tieto vlastnosti nebudú splnené, ak budeme hľadať trofickú funkciu medzi lineárnymi funkciami. Skúsime teda najjednoduchšiu nelineárnu funkciu, nepriamo úmernosť.



Obr. 2: Vľavo dve typické trofické funkcie, nazývané funkcie Hollingova typu. Funkcia typu II rastie stále pomalšie. Funkcia typu III rastie zo začiatku pomaly, rast sa zrýchľuje a potom opäť spomaľuje. Vpravo funkcia typu II ako časť transformovaného grafu nepriamo úmernosti. (vlastný obrázok)

Úloha 2. Vychádzajte z grafu funkcie $y = \frac{1}{x}$. Na tejto funkcii vykonávajte transformácie, ktoré menia graf spôsobom popísaným nižšie.

1. Preškálujte graf k -krát vo zvislom smere. Tým sa nezmení monotónnosť ani poloha vodorovnej asymptoty, ale môžeme meniť rýchlosť rastu.
2. Prevráťte graf okolo vodorovnej osi a posuňte o S nahor. Tým dosiahneme toho, že pre kladné x bude funkcia rastúca a porastie k asymptote S .
3. Po uvedených transformáciách má graf v nule zvislú asymptotu a jeden priesečník s vodorovnou osou vpravo od počiatku. Posuňte graf doľava tak, aby sa zvislá asymptota dostala vľavo od zvislej osi a priesečník s osou x sa posunul do počiatku.

Riešenie. Funkcia, ktorej graf vznikne preškálovaním grafu funkcie $y = \frac{1}{x}$ vo zvislom smere k -krát je

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

Prevrátenie dosiahneme vynásobením funkcie faktorom -1 a posunu dosiahneme pripočítaním hodnoty S . Týmto úpravami dostávame funkciu

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

Posun doľava o b zabezpečíme substitúciou výrazu $x + b$ za x . Tým dostávame funkciu

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

Po prevedení na spoločného menovateľa má funkcia tvar

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

Má-li platiť $f(0) = 0$, musí byť splnená podmienka

$$Sb - k = 0.$$

Táto podmienka ukazuje, že tri konštanty nie sú nezávislé, ale je medzi nimi uvedená väzba.

Poznámka. V predchádzajúcej úlohe sme odviedli analytický tvar pre jednu zo základných trofických funkcií. Jedná sa o rastúcu funkciu, ktorá zo začiatku rastie smerom k vodorovnej asymptote a rýchlosť rastu postupne klesá. Taká funkcia sa nazýva Hollingova funkcia II typu. Býva obvyklé ju písať v tvare

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

kde S je hladina saturácie a b konštanta, ktorej význam objasníme v nasledujúcej úlohe.

Úloha 3. Ukážte, že pre veľkosť populácie rovnú b je hodnota trofickej funkcie (1) rovná polovici hodnoty saturácie.

Riešenie. Priamym dosadením do (1) dostávame

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

Tým je tvrdenie dokázané.

Nasledujúca úloha ukazuje opačný proces, keď z trofickej funkcie v tvare (1) odvodíme tvar ukazujúci postupné transformácie funkcie $y = \frac{1}{x}$.

Úloha 4. Upravte predpis funkcie

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

do základného tvaru, t. j. tak, aby sme mohli vyčítať postupné transformácie funkcie $y = \frac{1}{x}$ na graf zadanej funkcie.

Riešenie. Úlohu vyriešime tak, že zlomok šikovne upravíme. V čitateli vytvoríme násobok menovateľa, zlomok rozdelíme na dva a skrátíme:

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

Tento výpočet ukazuje, že graf uvedenej funkcie obdržíme rozšírením grafu funkcie vo zvislom smere dvanásťkrát, prevrátením okolo vodorovnej osi, posunutím o šesť jednotiek nahor a dve jednotky doľava.

Rovnakého výsledku by sme dosiahli aj tak, že by sme menovateľa vydělili čitateľom.

Úloha 5. Zostavte trofickú funkciu, ak viete, že rýchlosť konzumácie potravy pri saturácii predátorov je 6, a že konzumácia prebieha polovičnou rýchlosťou pre populáciu koristi o veľkosti 210.

Riešenie. Vďaka poznámke pred tretou úlohou o všeobecnom tvare trofickej funkcie vieme, že predpis bude tvaru

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

kde S je hodnota saturácie predátora, t. j.

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

Hodnotu parametra b môžeme rovno povedať vďaka Úlohe 3, ale môžeme ju tiež rýchlo dopočítať z druhej podmienky zo zadania, keďže vieme, že

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

a odtiaľ plynie $b = 210$. Predpis výslednej funkcie je teda

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

Literatúra a odkazy

Literatúra

- 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