Modele oddziaływań miedzy dwiema populacjami

Spis treści

Model Lotki – Volterry

Jest to pierwszy historycznie model opisujący oddziaływania dwóch populacji w ekosystemie. Dotyczy on układu drapieżnik – ofiara i został zaproponowany równolegle, jako model populacyjny przez Vito Volterre oraz jako model łańcucha reakcji biochemicznych przez Alfreda Lotke. Volterra zaproponował ten model w celu wyjaśnienia pewnego, zdawałoby sie paradoksalnego zjawiska, które zostało zaobserwowane po I wojnie światowej. Po ustaniu działań wojennych, kiedy ludzie na powrót zajęli sie uprawianiem swoich zawodów, rybacy odkryli, ze populacja ryb drapieżnych w Adriatyku zwiększyła się. Uznano to za paradoks, gdyż zdawałoby sie, ze wszystkie gatunki powinny ucierpieć w wyniku działań wojennych. Volterra na bazie swojego modelu wykazał, ze wzrost liczebności drapieżników był całkiem naturalny, ponieważ w czasie wojny zaprzestano połowów i dzięki temu populacja drapieżników mogła wrócić do stanu naturalnego. Co więcej, model ten odzwierciedla znane w ekologii prawo zachowania średnich, które mówi, ze w naturalnych siedliskach zmiany liczebności populacji w czasie zachodzą tak, że zachowana zostaje liczebność średnia.

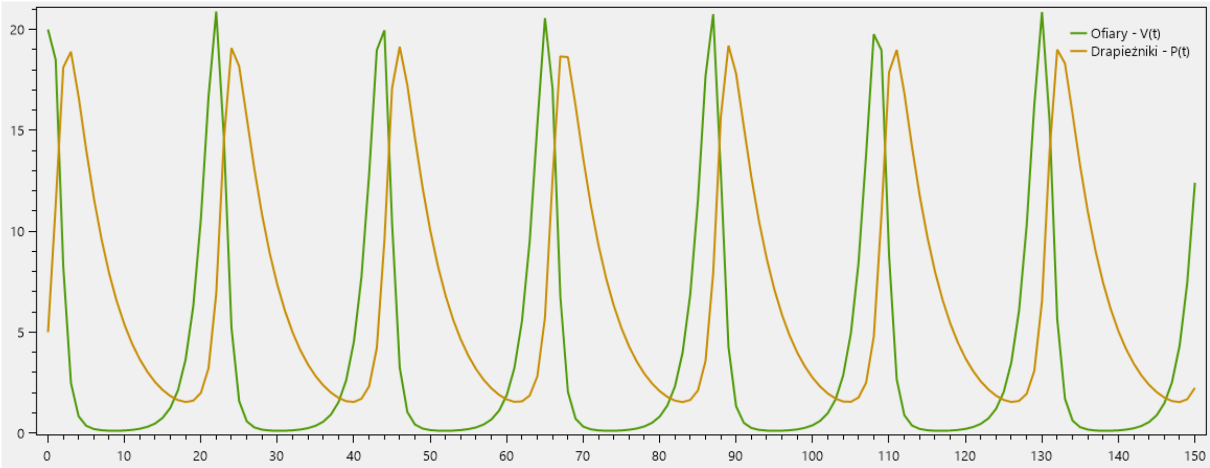
Zakładamy, ze w ekosystemie występują dwa gatunki P_d i P_o, przy czym osobniki drugiego gatunku stanowią pożywienie osobników pierwszego gatunku, czyli drapieżników. Jeśli nie ma drapieżników, to gatunek P_o ma bardzo dobre warunki i może się rozwijać, podlegając prawu Malthusa ze współczynnikiem rozrodczości $r > 0$. Natomiast drapieżniki, jeśli nie ma ofiar, to nie maja, co jeść, wiec giną z głodu. Jeśli w środowisku są osobniki obu gatunków, to drapieżniki polują na ofiary. Zakładamy, ze polowanie jest możliwe tylko w przypadku bezpośredniego kontaktu, osobniki poruszają się losowo, zatem liczba kontaktów jest proporcjonalna do liczebności obu gatunków. Zauważmy, ze w takiej sytuacji dla pojedynczego drapieżnika mamy odpowiedz funkcjonalna Hollinga typu I. W związku z polowaniem ubywa osobników gatunku P_o, proporcjonalnie do liczby spotkań, a współczynnik proporcjonalności odzwierciedla skuteczność drapieżnika. Po upolowaniu ofiary drapieżnik zyskuje energie, której cześć przeznacza na rozmnażanie.

Niech P(t) oznacza zagęszczenie drapieżników, a V (t) — zagęszczenie ofiar. Na podstawie powyższego modelu heurystycznego zapiszemy układ równań różniczkowych dynamiki obu populacji:

$$\begin{cases} \dot{V} = rV - aVP \\ \dot{P} = -sP + abVP \end{cases} \tag{1.1}$$

gdzie dla uproszczenia zapisu pomijamy zmienna niezależna t. Poszczególne składniki układu maja następująca interpretacje:

- rV i −sP opisują wewnętrzną dynamikę odpowiednio gatunku Po i Pd, r jest współczynnikiem rozrodczości ofiar, a s — współczynnikiem śmiertelności drapieżników;
- aV P odzwierciedla liczbę losowych spotkań osobników obu gatunków, a jest współczynnikiem skuteczności polowania, składnik ten interpretujemy także jako biomasę upolowanych ofiar;
- współczynnik b odzwierciedla część upolowanej biomasy, która gatunek P_d przeznacza na reprodukcje.

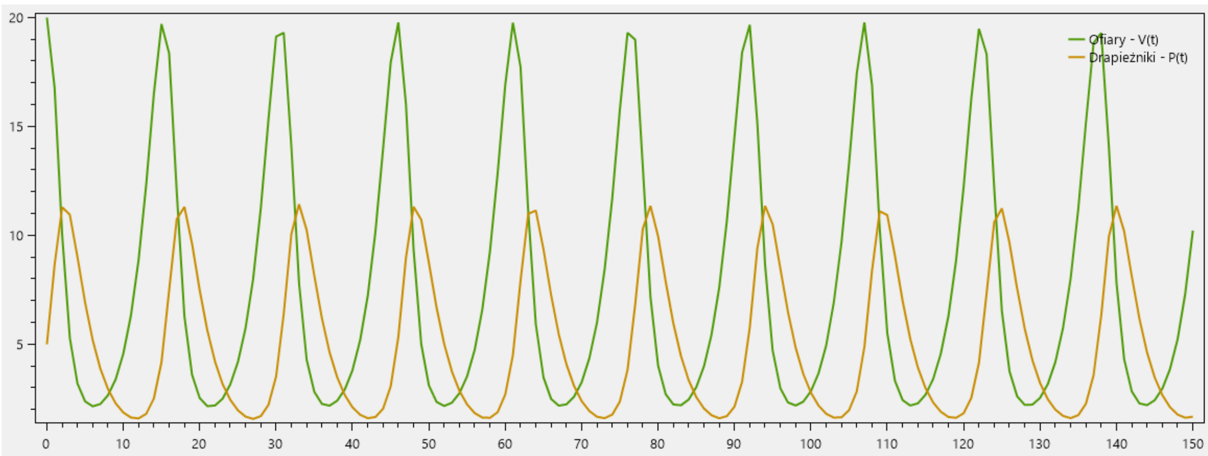


Rysunek 1 - Przykładowe rozwiązanie podstawowego modelu Lotki-Volterry.

Zauważmy, ze jeśli odławiamy ryby, to zakładając jednakowa intensywność odłowu dla obu populacji P_o i P_d, otrzymamy następującą modyfikacje układu (1.1):

$$\begin{cases} \dot{V} = (r-\gamma)V - aVP \\ \dot{P} = -(s+\gamma)P + abVP \end{cases} \tag{1.2}$$

gdzie γ oznacza współczynnik odłowu. Zauważmy dalej, ze aby populacja ofiar nie wyginęła, musimy dokonywać odłowów w sposób sensowny, tak by γ < r. Jeśli łowimy zbyt dużo, γ > r, to $\dot{V}$ < 0 dla wszystkich t i populacja ginie. Natomiast gdy γ < r, to układ (1.2) ma dokładnie taka sama postać jak (1.1).



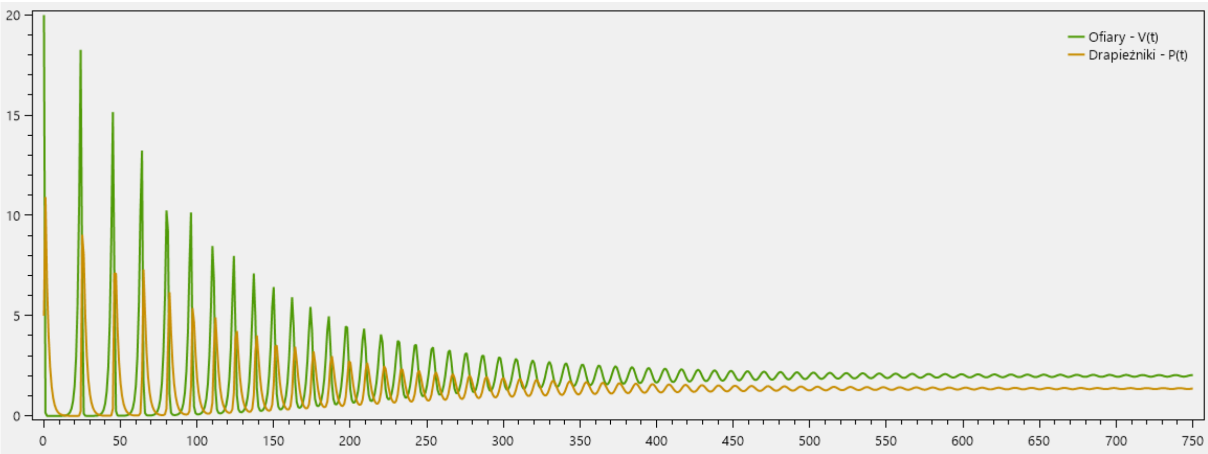
Rysunek 2 - Przykładowe rozwiązanie modelu Lotki-Volterry z uwzględnieniem odławiania obydwóch populacji.

Model drapieżnik – ofiara
z ograniczona pojemnością środowiska dla ofiar

W modelu Lotki – Volterry zostały pominięte różne istotne czynniki, gdyż w zamyśle Volterry taki model powinien być możliwie najprostszy. W szczególności wewnętrzna dynamika populacji ofiar została zbudowana w oparciu o model Malthusa zakładający nieograniczoność pojemności środowiska dla tego gatunku, co przy niewielkiej liczebności drapieżników prowadzi do gwałtownego wzrostu populacji ofiar i przyczynia sie do okresowości rozwiązań. Załóżmy wiec, ze wewnętrzna dynamika gatunku Po rządzi sie innymi prawami, w szczególności liczebność tej populacji jest ograniczona przez pojemność środowiska. Najprostszym znanym nam modelem opisującym taka dynamikę jest równanie logistyczne. Wobec tego, przy oznaczeniach wprowadzonych w wyjściowym modelu Lotki – Volterry, model z ograniczona pojemnością środowiska dla ofiar możemy opisać następującym układem równań

$$\begin{cases} \dot{V} = rV\left(1 - \frac{V}{K}\right) - aVP \\ \dot{P} = -sP + abVP \end{cases} \tag{2.1}$$

gdzie K oznacza pojemność środowiska.



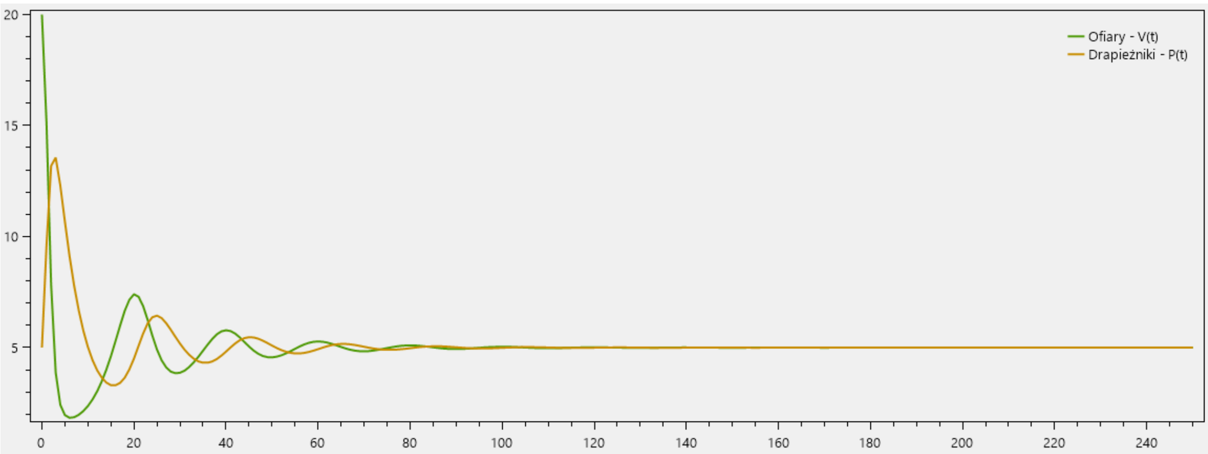
Rysunek 3 - Przykładowe rozwiązanie modelu Lotki-Volterry z uwzględnieniem ograniczonej pojemności ofiar w środowisku.

Model z kryjówkami dla ofiar

W modelu tym przyjemy założenie, ze cześć ofiar jest stale niedostępna dla drapieżników — w środowisku występuje pewna liczba kryjówek, w których może sie schować określona liczba ofiar. Niech liczba ofiar, która może sie schować przed drapieżnikiem wynosi K. Jeśli zatem w chwili początkowej t = 0 liczebność całkowita ofiar V(t) nie przekracza K, to wszystkie ofiary chowają sie przed drapieżnikami i drapieżniki nie są w stanie nic upolować. W takiej sytuacji liczebność ofiar rośnie i w pewnym momencie przekracza K — dopiero wtedy możemy mówić o właściwym układzie drapieżnik – ofiara i zastosować odpowiedni model. W modelu tym zakładamy, ze liczba ofiar dostępnych dla drapieżników wynosi V − K, V > K, zatem tylko takie ofiary mogą zostać upolowane i wpłynąć na rozwój populacji drapieżników. Wyjściowy model Lotki – Volterry przyjmuje przy takim założeniu postać:

$$\begin{cases} \dot{V} = rV - a(V-K)P \\ \dot{P} = -sP + ab(V-K)P \end{cases} \tag{3.1}$$

przy czym parametry r, a, s, b maja takie same znaczenie jak dla układu (1.1), natomiast K oznacza tu liczbę kryjówek (w odróżnieniu od typowego oznaczenia pojemności środowiska).



Rysunek 4 - Przykładowe rozwiązanie modelu Lotki-Volterry z uwzględnieniem kryjówek dla ofiar.

Układ konkurujących gatunków

Jak poprzednio zakładamy, ze w środowisku występują dwa gatunki P_1 i P_2, ale tym razem osobniki tych gatunków konkurują ze sobą o zasoby środowiska. Ponieważ gatunki konkurują ze sobą, to nie widać powodu do wyróżniania któregokolwiek z nich, zatem opis powinien być symetryczny — jeśli zamienimy te gatunki i nazwiemy gatunek Pi (i = 1, 2) gatunkiem Pj (j = 2, 1) i na odwrót, to układ powinien pozostać taki sam.

Jeśli w środowisku występuje tylko jeden z tych gatunków, to jego zagęszczenie $N_i(t)$ w chwili t opisuje równanie:

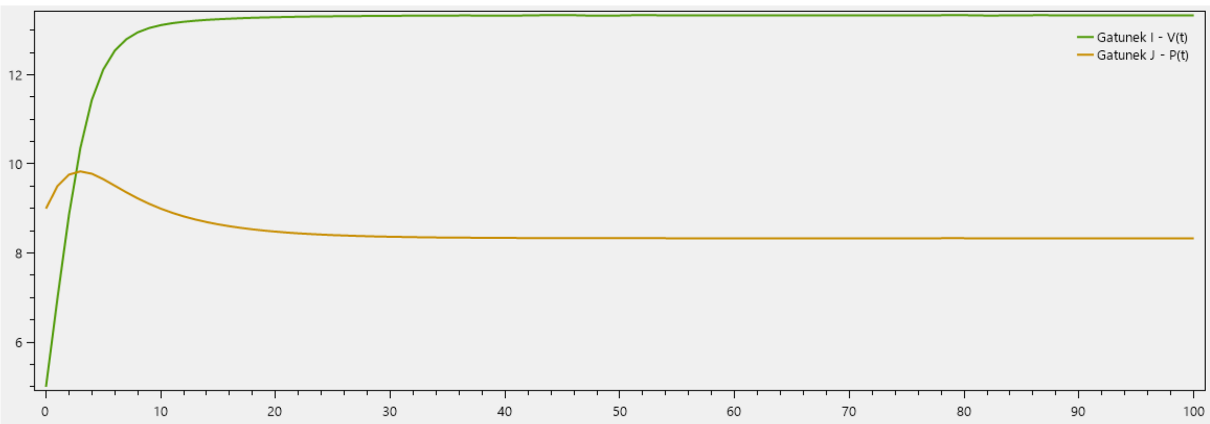
$$\dot{N}_i = r_i N_i \left(1 - \frac{N_i}{K_i}\right)$$

gdzie r_i oznacza współczynnik rozrodczości netto dla gatunku P_i, zaś K_i — pojemność środowiska dla tego gatunku. Oczywiście założenie ograniczonej pojemności środowiska implikuje tez występowanie konkurencji miedzy osobnikami tego samego gatunku. Te konkurencje nazywamy w tym kontekście konkurencja wewnątrzgatunkowa lub krócej — konkurencja wewnętrzna. Oprócz tego mamy tez do czynienia z konkurencja zewnątrzgatunkowa, albo konkurencja zewnętrzna, która opisujemy podobnie do konkurencji wewnętrznej. Zakładamy wiec, ze osobniki konkurują ze sobą w trakcie spotkań miedzy dwoma osobnikami różnego gatunku i liczba tych spotkań jest proporcjonalna do liczebności każdego z gatunków P_i, i = 1, 2. Wobec tego składnik konkurencji zewnętrznej w obu równaniach układu jest proporcjonalny do $N_1(t)N_2(t)$.

Ostatecznie otrzymujemy dwóch układ równań:

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} - a_{12}\frac{N_2}{K_2}\right) \\ \dot{N}_2 = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} - a_{21}\frac{N_1}{K_1}\right) \end{cases} \tag{4.1}$$

gdzie a_{ij} są współczynnikami konkurencji zewnętrznej, przy czym dla uproszczenia obliczeń związanych z układem (4.1) współczynnik ten odnosi sie do liczebności populacji P_j w stosunku do jej pojemności środowiska.



Rysunek 5 - Przykładowe rozwiązanie modelu Lotki-Volterry dla układu konkurujących gatunków.

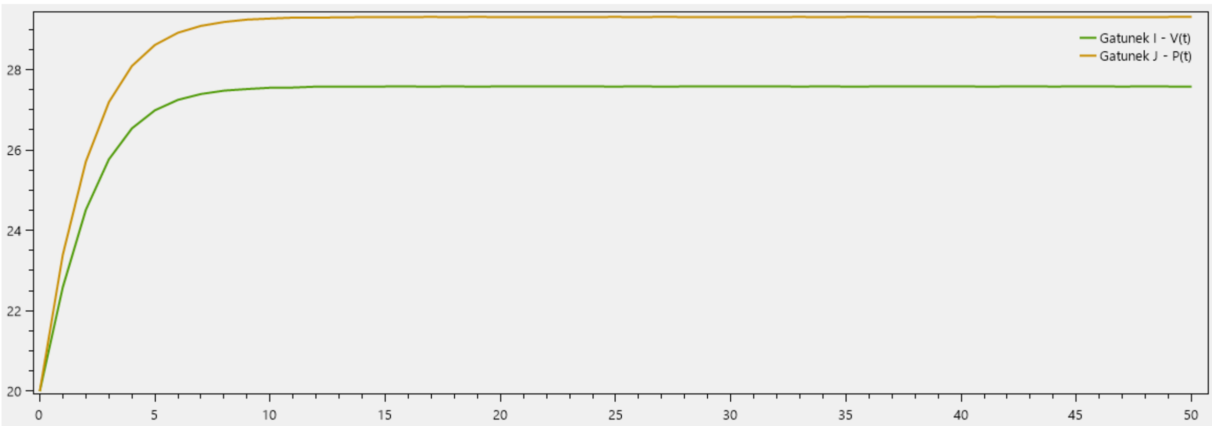
Modelowanie symbiozy

Kolejnym typem oddziaływań występujących miedzy dwoma gatunkami P1, P2 jest symbioza. Analogicznie jak w przypadku modelu konkurujących gatunków budując model heurystyczny zakładamy, ze wewnętrzna dynamikę każdego z gatunków można opisać za pomocą modelu logistycznego, ze względu na ograniczona pojemność środowiska, a co za tym idzie — występowanie konkurencji wewnątrzgatunkowej. Oddziaływania międzygatunkowe pojawiają sie oczywiście wtedy, gdy spotykają sie osobniki różnych gatunków i — ponownie podobnie do poprzednich przypadków — zakłada sie, ze wpływ tych oddziaływań na dynamikę każdego z gatunków zależy od liczby spotkań miedzy osobnikami gatunków P_1 oraz P_2.

Niech $N_i(t)$ oznaczają liczbę osobników (zagęszczenia) gatunków P_i, i = 1, 2. Układ symbiotyczny możemy opisać za pomocą następujących równań

$$\begin{cases} \dot{N}_1 = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} + b_{12} N_2\right) \\ \dot{N}_2 = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} + b_{21} N_1\right) \end{cases} \tag{5.1}$$

gdzie tradycyjnie r_i oznacza współczynnik rozrodczości gatunku i, pojemności środowiska dla danego gatunku oznaczamy Ki, natomiast bij opisuje siłę wpływu oddziaływań symbiotycznych dla gatunku i w symbiozie z gatunkiem j.



Rysunek 6 - Przykładowe rozwiązanie modelu Lotki-Volterry dla układu gatunków żyjących w symbiozie.