

O pewnym ciekawym zastosowaniu modelu Lotki-Volterry

Paweł MATEJEK, Urszula FORYŚ*

W pracy podjęta została próba wyjaśnienia nietypowej dysproporcji drapieżników zimno- i ciepłokrwistych w faunie Australii. Do zbadania zaistniałej sytuacji wykorzystany został model Lotki-Volterry. Uzyskane wyniki z analizy stabilnych rozwiązań modelu pokazują prawdopodobną przyczynę występujących dysproporcji.

1. Wprowadzenie

Praca ta została poświęcona próbie wyjaśnienia nietypowej dysproporcji gatunkowej na kontynencie australijskim. Chodzi o niespotykany nigdzie indziej na Ziemi brak stałocieplnych drapieżników, przy jednoczesnym bujnym rozkwicie zimnokrwistych mięsożerców. Na ten stan rzeczy zwrócił uwagę Tim Flannery, pochodzący z Australii teriolog i paleontolog, specjalizujący się w australijskim ekosystemie. Flannery w swoim artykule *The Case of Missing Meat Eaters* [1], opublikowanym w czerwcu 1993 roku w *Natural History*, opisał i spróbował wyjaśnić ów brak.

Powodów zaistniałego stanu rzeczy doszukiwał się w plejstocenie, ok. 60 tys. lat temu — w czasach, gdy człowiek jeszcze nie dotarł na kontynent. W tamtym okresie, w czasie kolejnych epok lodowcowych, poziom wód w oceanach był dużo niższy niż obecnie, w skutek czego Australia wraz z przyległymi wyspami (m.in. Nową Gwineę i Tasmanią) tworzyła jeden zwarty kontynent o powierzchni prawie czterech milionów mil kwadratowych, nazywany Meganezją [1]. W tym czasie na wszystkich kontynentach żyło wiele wymarłych dziś gatunków, należących do tzw. megafauny, czyli populacji zwierząt (zazwyczaj rozważa się plejstoceńskie ssaki), których masa często przekraczała nawet tonę, jak np. mamut włochaty, który osiągał masę 4 do 6 ton, czy *Indrikoterium*, olbrzymi nieparzystokopytny ssak roślinożerny, blisko spokrewniony z żyjącymi do dziś nosorożcowatymi, który osiągał masę nawet do 15 ton. I choć pod koniec plejstocenu wielkie wymieranie dotknęło zwierząt zarówno zmienno- jak i stałocieplnych z całego globu, to wszędzie — poza Australią — przetrwało wiele gatunków ssaków osiągających masę do kilkuset kilogramów. W szczególności przetrwało niemało drapieżników, jak chociażby różne gatunki kotowatych, żyjących w obu Amerykach (puma, ryś), Eurazji (tygrys, ryś, lampart) i Afryce (lew, jaguar, lampart, gepard).

Jako jedną z możliwych przyczyn wymarcia australijskiej megafauny, wskazywaną przez wielu biologów, Flannery przytoczył względnie niewielkie rozmiary Meganezji, co miało skutkować zbyt małą przestrzenią życiową. Jednakże od razu odrzucił tę hipotezę, argumentując, że mimo iż był to istotnie jeden z najmniejszych kontynentów, to Madagaskar posiada porównywalne zróżnicowanie gatunkowe, choć stanowi obszar przeszło dwadzieścia razy mniejszy niż Meganezja.

Kolejną, często przytaczaną hipotezą, jest stwierdzenie, że torbacze miały relatywnie małe mózgi, co uniemożliwiło im wyewoluowanie w skutecznych drapieżników. To także Flannery odrzucił stwierdzając, że w czwartorzędzie, od 65 do 2 milionów lat temu, w Ameryce Południowej żyły podobne do dzisiejszych psów drapieżne torbacze, z których z czasem wyewoluowały drapieżniki przypominające północnoamerykańskie tygrysy szablozębne, zdolne do skutecznego polowania na największe ówczesznie żyjące zwierzęta roślinożerne. Podobnie przodkowie amerykańskiego oposa dali początek wielu przedstawicielom megafauny, zarówno roślinożercom jak i drapieżnikom.

Teriologia (także: mammologia lub mastologia) — dział zoologii zajmujący się ssakami (Mammalia), ich budową, ekologią, systematyką, rozmieszczeniem, ewolucją i biologią.

Paleontologia — dział biologii zajmujący się organizmami kopalnymi, opierający swe badania przede wszystkim na skamieniałościach i śladach dawnych bytności.

Pierwsi ludzie przybyli do Australii ok. 40 tys. lat temu [1].

Ok. 10 mln km². Dla porównania, obecnie powierzchnia Australii wynosi trochę ponad 7,5 mln km².

W zależności od omawianego ekosystemu przyjmuje się najczęściej, że dany gatunek należy do megafauny, jeśli ciężar ciała przeciętnego osobnika przekracza jedną z dwóch wartości granicznych: 45 kg lub 100 kg.

*Wydział Matematyki, Informatyki i Mechaniki, Instytut Matematyki Stosowanej i Mechaniki, UW, Banacha 2, 02-097 Warszawa, urszula@mimuw.edu.pl

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 ciągły nieurodzaj powoduje, że australijscy roślinożercy są zmuszeni żyć w dużo większym rozproszeniu, niż roślinożercy żyjący na innych kontynentach. Nawet w lasach deszczowych Nowej Gwinei i północnej części Australii nie mają możliwości utrzymać zagęszczenia populacji porównywalnego np. z antylopami, żyjącymi w kilkutyśięcznych stadach na afrykańskich sawannach, czy jeleniowatymi występującymi na terenach leśnych Europy, Azji i Ameryki Północnej — w mniej co prawda licznych stadach, ale, dzięki dużej obfitości flory, zajmujących mniejszy teren, co umożliwia utrzymanie wysokiego zagęszczenia.

Jak pisze Flannery, trudny klimat i wywołana nim zmniejszona liczebność potencjalnych ofiar sprawia, że tylko takie populacje mięsożerców, które mają odpowiednio małe zapotrzebowanie na pożywienie, są w stanie przetrwać. Wobec tego spośród konkurujących drapieżników faworyzowane są te o mniejszych rozmiarach ciała oraz te o wolniejszym metabolizmie — w obu przypadkach do przeżycia potrzeba mniejszych ilości pożywienia. Wiadomo, że kręgowce zmiennocieplne mają ponad sześciokrotnie mniejsze zapotrzebowanie na energię, w przeliczeniu na jednostkę masy ciała, niż torbacze i dziesięciokrotnie mniejsze niż łożyskowce [6]. Oznacza to, że np. żyjący w plejstocenie na terenie Meganezji, a obecnie wymarły lew workowaty, największy znany drapieżny torbacz, potrzebował sześć razy więcej upolowanych ofiar niż konkurujący z nim *Quinkana*, olbrzymi lądowy krokodyl mierzący 3 metry długości i ważący ponad 200 kilogramów, *Wonambi*, ważący 50 kg podobny do pytona wąż o trzydziestocentymetrowym obwodzie, czy *Megalania*, spokrewniona z waranem jaszczurka, osiągająca 6 metrów długości i ważąca ponad tonę, 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.

Zniknęły także prawie wszystkie stekowce — do naszych czasów przetrwał jedynie dziobak, ewenement w skali światowej, i cztery gatunki kolczatek.

Przetrwało wiele gatunków roślinożerców osiągających spore rozmiary, jak np. wombaty — wombat tasmański dorastający 70 – 115 cm długości oraz 35 kg wagi, czy kangury — kangur rudy, największy spośród żyjących torbaczy, osiągający 1,2 metra wysokości i wagę do 90 kg.

Zarówno diabeł tasmański jak i wilk workowaty, choć w Australii wyparte przez sprowadzone przez ludzi ok. 3,5 tys. lat temu psy dingo, przetrwały na Tasmanii. Diabeł żyje tam wolno po dziś dzień, zaś wilk został uznany przez Europejczyków przybyłych na Tasmanię w XVIII wieku za szkodnika i jako taki był intensywnie tępiony. Ostatni znany osobnik padł w 1936 roku w ZOO w Hobart, stolicy Tasmanii. W 1986 roku wilk workowaty został przez IUCN oficjalnie uznany za gatunek wymarły [8, 9].

Gady, takie jak *Quinkana*, *Wonambi*, czy *Megalania*, wyginęły w plejstocenie, w czasie wielkiego wymierania, podobnie jak lew workowaty i wiele innych zwierząt megafauny, czy to stało-, czy zmiennocieplnych. Nie mniej jednak potomkowie gadzich olbrzymów, jak np. wspomniany już indonezyjski waran z Komodo, nadal żyją, choć już nie osiągają takich rozmiarów jak ich wymarli krewni. Natomiast większość torbaczy wówczas bezpowrotnie zniknęła. Wyginęły wszystkie drapieżniki osiągające więcej niż 5 kg, wyłączając diabła tasmańskiego i wilka workowatego — w obu przypadkach wymarcie wynikało z przybycia człowieka.

Właśnie to zagadnienie, czyli dynamikę populacji drapieżnika przy ograniczonej zasobności ofiar, analizujemy w przedstawionej pracy. Za pomocą modelu Lotki-Volterry badane będą zmiany w liczebności populacji, w poszukiwaniu stanów stacjonarnych, pozwalających przetrwać danemu drapieżnikowi, bądź też skazujących go na wymarcie. Analiza ta ma na celu zweryfikowanie przypuszczeń Flannery'ego co do powodów zniknięcia drapieżnych torbaczy.

2. Model drapieżnik-ofiara

Przedstawimy teraz modele typu drapieżnik-ofiara, w oparciu o które będziemy analizować sytuację zaistniałą w Australii.

Vito Volterra (ur. 3 maja 1860, zm. 11 października 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 Mussolinemu, za co stracił katedrę [10].

Biologom zdawało się, że działania wojenne trwające na Adriatyku i całym Morzu Śródziemnym powinny doprowadzić do zmniejszenia liczebności wszystkich populacji występujących na tym obszarze. Okazało się jednak, że te działania wojenne były znacznie mniej szkodliwe dla środowiska niż trwające od wieków odłowy ryb.

Alfred James Lotka (ur. 2 marca 1880, zm. 5 grudnia 1949) — urodzony we Lwowie amerykański matematyk, chemik (chemia fizyczna, biofizyka), ekonomista, statystyk i demograf, specjalista w zakresie dynamiki i energetyki populacji [11].

Kompania Zatoki Hudsona, ang. *Hudson's Bay Company, HBC*, fr. *Compagnie de la Baie d'Hudson* — korporacja handlowa powstała w 1670 roku w Kanadzie jako spółka łowiecka i handlująca futrami. Dziś średniej wielkości przedsiębiorstwo [12].

2.1. Klasyczny model Lotki-Volterry

Klasyczny model drapieżnik-ofiara, zwany też modelem Lotki-Volterry, to najstarszy znany nam model opisujący 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, zadawało 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 w czasie wojny 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 rysi i zające, wykonana na podstawie danych dotyczących skupu skór przez *Kompanię Zatoki Hudsona* (dane gromadzone w latach 1847 – 1903). Więcej informacji na temat zastosowań modelu Lotki-Volterry znajdzie Czytelnik np. w [3].

Aby sformułować model musimy przyjąć pewne założenia dotyczące opisywanych populacji i ich środowiska. Niech V oznacza populację ofiar, zaś P populację drapieżników (w dalszej części pracy te same oznaczenia zostaną użyte w analizowanych modelach do opisanego zagęszczenia populacji ofiar i drapieżników odpowiednio — nie powinno to prowadzić do niejasności). Przyjmijmy następujące założenia (por. [2, 3]).

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. W przypadku braku drapieżników środowisko jest sprzyjające dla ofiar — nie ma w nim żadnych innych ograniczeń. W takiej sytuacji ich dynamika jest opisywana równaniem Malthusa (inaczej równaniem wzrostu wykładniczego):

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

3. W przypadku braku ofiar drapieżniki nie mają pożywienia, co powoduje wymieranie gatunku, także w tempie wykładniczym, co odzwierciedla równanie:

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

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 .
5. Pomijamy przestrzenne rozmieszczenie osobników obu gatunków. Rozważać będziemy średnie zagęszczenie populacji V i P , co wymaga przyjęcia założenia, że liczebności obu gatunków są dostatecznie duże, a osobniki rozmieszczone są jednorodnie w przestrzeni.

Przy powyższych założeniach klasyczny model Lotki-Volterry opisujemy następującym układem równań różniczkowych zwyczajnych:

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

gdzie:

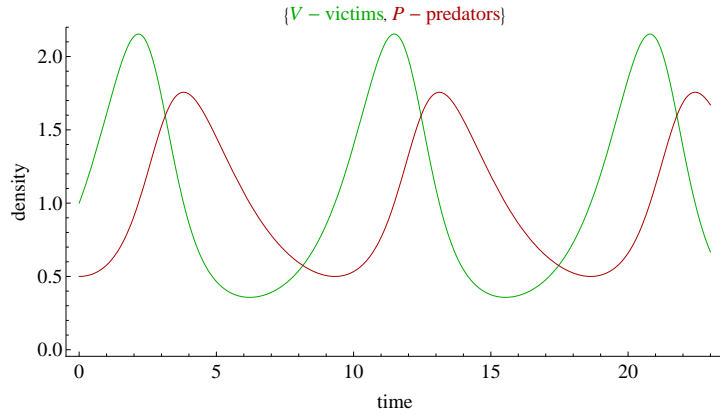
$V = V(t)$ — zagęszczenie populacji ofiar (zmienna względem czasu t),

$P = P(t)$ — zagęszczenie populacji drapieżników (zmienna względem czasu t),

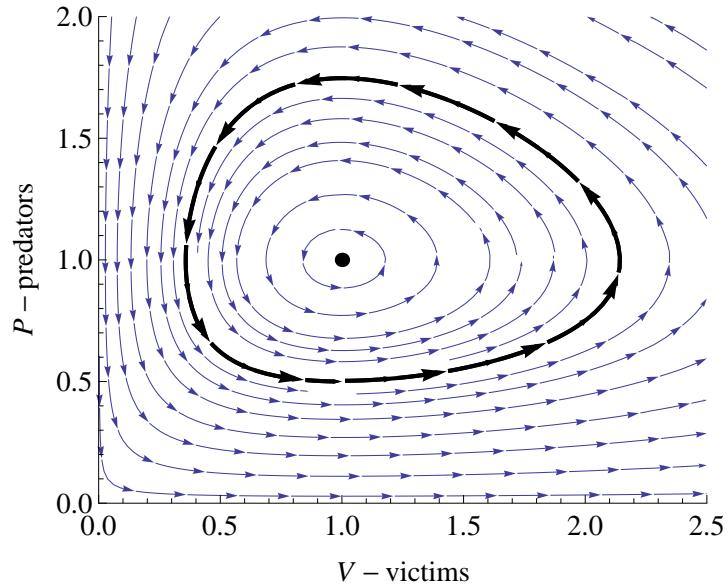
r — współczynnik rozrodczości ofiar,
 a — skuteczność polowań,
 s — śmiertelność w populacji drapieżników,
 b — część biomasy przeznaczona na reprodukcję,

przy czym wszystkie powyższe współczynniki są dodatnie.

Analiza tego modelu, której nie będziemy w całości przedstawiać (model jest obszernie omówiony np. w [2, 3] i [4]), pozwala uzyskać portret fazowy i przebieg rozwiązań, jak przedstawiono na rysunku 1.



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



Portret fazowy modelu (1). Wyróżniono cykl dla warunku początkowego: $V(0) = 1, P(0) = \frac{1}{2}$.

Rys. 1. Wykresy gęstości populacji drapieżników i ofiar (górny wykres) oraz portret fazowy (dolny wykres) klasycznego modelu Lotki-Volterra, opisanego układem (1). Kiedy populacja ofiar się rozwija, drapieżniki mają więcej pożywienia, więc ich liczba 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: $r = 1, a = 1, s = \frac{1}{2}, b = \frac{1}{2}$.

Na rysunku 1 widzimy, że rozwiązania są okresowe, o okresach przesuniętych w czasie względem siebie, co dobrze oddaje cykliczność zjawisk zachodzących w przyrodzie. Ponieważ cykliczność jest zasadniczą własnością tego modelu, więc poniżej przedstawimy metodę badania tejże cykliczności za pomocą funkcji Lapunowa, jak również wyjaśnimy problem połowu ryb, rozwiązany dzięki temu modelowi.

2.1.1. Cykliczność i prawo zachowania średnich w modelu Lotki-Volterra

Znajdziemy teraz funkcję Lapunowa dla układu (1) i dodatniego stanu stacjonarnego. Dodatni stan stacjonarny (\bar{V}, \bar{P}) znajdujemy przyrównując prawą stronę układu do zera, skąd (oprócz punktu $(0, 0)$) łatwo obliczamy $\bar{V} = \frac{s}{ab}$ i $\bar{P} = \frac{r}{a}$.

Funkcją Lapunowa nazwiemy funkcję $L : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^+$, dla której $L(\bar{V}, \bar{P}) = 0$, $L(V, P) > 0$ dla $(V, P) \neq (\bar{V}, \bar{P})$ i $\frac{d}{dt}L \leq 0$, gdzie $\frac{d}{dt}$ oznacza pochodną wzdłuż trajektorii układu (1). Odpowiednie własności tej funkcji i danego układu gwarantują lokalną bądź globalną stabilność badanego stanu stacjonarnego, por. [4].

W celu zastosowania metody rozdzielania zmiennych przesuniemy najpierw układ (1), tak by dodatni stan stacjonarny zamienił się na $(0, 0)$. Niech $x = V - \bar{V}$, $y = P - \bar{P}$. Wtedy układ (1) przyjmuje postać:

$$(2) \quad \begin{cases} \dot{x}(t) = -ay(x + \bar{V}), \\ \dot{y}(t) = abx(y + \bar{P}). \end{cases}$$

Poszukamy funkcji $L(x, y) = f(x) + g(y)$, przy czym także $\frac{d}{dt}L(x, y) = F(x) + G(y)$. Różniczkując L wzdłuż trajektorii dostajemy:

$$\frac{d}{dt}L(x(t), y(t)) = f'(x)(-ay(x + \bar{V})) + g'(y)(abx(y + \bar{P})),$$

a skoro $-ayf'(x)(x + \bar{V}) + abxg'(y)(y + \bar{P}) = F(x) + G(y)$, to musi zachodzić

$$f'(x)\frac{x + \bar{V}}{x} = bg'(y)\frac{y + \bar{P}}{y} = C,$$

gdzie $C = \text{const}$. Otrzymujemy więc analogiczne (z dokładnością do parametru b) równania na $f'(x)$ i $g'(y)$:

$$f'(x) = C\frac{x}{x + \bar{V}} \implies \int_0^x f'(z)dz = C \int_0^x \left(1 - \frac{\bar{V}}{z + \bar{V}}\right) dz,$$

a ponieważ $f(0) = 0$ (z własności funkcji Lapunowa L), to $f(x) = x - \bar{V} \ln \frac{x + \bar{V}}{\bar{V}}$.

Analogicznie $g(y) = b\left(y - \bar{P} \ln \frac{y + \bar{P}}{\bar{P}}\right)$. Ostatecznie

$$L(x, y) = x - \bar{V} \ln \frac{x + \bar{V}}{\bar{V}} + b\left(y - \bar{P} \ln \frac{y + \bar{P}}{\bar{P}}\right)$$

i pochodna wzdłuż dowolnej trajektorii znika: $\frac{d}{dt}L(x, y) = 0$. Wnioskujemy stąd, że $L(x, y)$ jest całką pierwszą układu (2) i rozwiązania tego układu są okresowe, por. [4].

Niech teraz T oznacza okres podstawowy rozwiązania układu (1). Podzielmy równania układu stronami odpowiednio przez V i P i scałkujemy w przedziale czasowym od 0 do T . Mamy:

$$\int_0^T \frac{dV}{V} = \int_0^T (r - aP(t))dt \quad \text{oraz} \quad \int_0^T \frac{dP}{P} = \int_0^T (abV(t) - s)dt,$$

więc z okresowości funkcji $\ln V(t)$ i $\ln P(t)$ dostajemy:

$$P_{\text{sr}} = \frac{r}{a} \quad \text{oraz} \quad V_{\text{sr}} = \frac{s}{ab},$$

gdzie V_{sr} i P_{sr} są średnimi wartościami rozwiązań i nie zależą one od trajektorii, a zatem 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.

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:

$$r \mapsto r - d_1, \quad s \mapsto s + d_2 \quad \Longrightarrow \quad V_{sr}^{\text{odł}} = \frac{s + d_2}{ab}, \quad P_{sr}^{\text{odł}} = \frac{r - d_1}{a},$$

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 skutkuje 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 modelu Lotki-Volterry, nie jest on pozbawiony wad, nie uwzględnia 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. Zasadniczą wadą wydaje się jednak niestabilność strukturalna, która oznacza, że bardzo niewielka zmiana funkcji opisującej prawą stronę modelu prowadzi do zasadniczych zmian dynamiki rozwiązań. Mamy więc model, którego rozwiązania zmieniają swój jakościowy charakter przy niewielkich zaburzeniach prawej strony układu, których to zaburzeń nie da się uniknąć przy modelowaniu zjawisk przyrody. Ponadto dane uzyskane z modelu nierzadko nie odpowiadają danym doświadczalnym, choć jakościowo sytuację model opisuje dość dokładnie (por. [2], [3]). W kolejnym rozdziale zaproponujemy modyfikację układu (1) uwzględniającą pojemność środowiska dla populacji ofiar i pokażemy, że nawet bardzo niewielkie zaburzenie prawej strony biorące się z ograniczenia środowiska prowadzi do jakościowej zmiany dynamiki układu.

2.2. Model z ograniczoną pojemnością środowiska dla gatunku ofiar

Ponieważ klasyczny model drapieżnik-ofiara ma wspomniane wcześniej braki, w tym rozdziale rozbudujemy go o dodatkowy składnik. 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, tj. takie zagęszczenie, że jeśli tylko $V(t) < k$, to pożywienia jest wystarczająco dużo, by konkurencja wewnętrzna ofiar nie zatrzymywała wzrostu liczebności ich populacji. 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 (por. np. [2, 3, 4]):

$$(3) \quad \begin{cases} \dot{V}(t) = rV \left(1 - \frac{V}{k}\right) - aVP, \\ \dot{P}(t) = -sP + abVP, \end{cases}$$

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

W kolejnych paragrafach przeanalizujemy układ (3), ponieważ stanowi on podstawę naszej analizy fauny australijskiej.

2.2.1. Podstawowe własności modelu (3)

Analizę układu (3) rozpoczniemy od zbadania podstawowych własności rozwiązań, tj. ich istnienia, jednoznaczności, nieujemności oraz przedłużalności. Są to własności definiujące zakres stosowalności modelu i jego użyteczność. Zapewniają, że model jest poprawnie określony, a znalezione rozwiązanie nie będzie zależę od żadnych zewnętrznych zjawisk nieobjętych modelem, nie wyjdzie poza dziedzinę rozważań oraz pozwoli badać ewolucję dowolnie wybranego stanu początkowego na dowolnie długim odcinku czasu.

Istnienie i jednoznaczność rozwiązań wynikają bezpośrednio z twierdzenia Picarda-Lindelöfa [4], ponieważ prawa strona układu (3) jest wielomianem dwóch zmiennych, czyli jest gładka w całej swojej dziedzinie, zatem lokalnie spełnia warunek Lipschitza. Nieujemność rozwiązań można łatwo wykazać zapisując równania (3) w równoważnej postaci całkowej (por. [2]). Najpierw zapiszemy równania modelu (3) w następujący sposób:

$$(4) \quad \begin{cases} \dot{V}(t) = V \left(r \left(1 - \frac{V}{k} \right) - aP \right), \\ \dot{P}(t) = P(-s + abV). \end{cases}$$

Każde z powyższych równań zapisaliśmy w postaci:

$$\dot{x}(t) = x(t)F(t),$$

skąd, po podzieleniu stronami przez $x(t)$ i scałkowaniu względem czasu t , otrzymujemy następującą zależność:

$$x(t) = x_0 \exp \left(\int_0^t F(s) ds \right),$$

gdzie $x_0 = x(0)$ (możemy przyjąć bez straty ogólności, że $t_0 = 0$, gdyż układ (3) jest autonomiczny), a $t < T_{\max}$, gdzie $T_{\max} \leq +\infty$ jest maksymalnym czasem, dla którego rozwiązanie istnieje, zgodnie z twierdzeniem o istnieniu rozwiązań. Z tej postaci, wobec dodatniości funkcji wykładniczej, wynika nieujemność rozwiązań $x(t)$ dla nieujemnych warunków początkowych. Ponadto dla dodatnich warunków początkowych rozwiązanie także są dodatnie.

Pozostaje wykazać przedłużalność rozwiązań — pokażemy, że $T_{\max} = +\infty$. Dla dowolnego $t < T_{\max}$, zachodzi oszacowanie:

$$\dot{V} \leq rV \left(1 - \frac{V}{k} \right) \leq \frac{rk}{4},$$

przy czym pierwsza nierówność bierze się z nieujemności, zaś druga z faktu, że funkcja kwadratowa postaci $f(x) = x(a - x)$ dla $x = \frac{a}{2}$ osiąga swoje maksimum globalne równe $f\left(\frac{a}{2}\right) = \frac{a^2}{4}$. Ponieważ pochodna funkcji V jest ograniczona, to współrzędna rozwiązania $V(t)$ także jest ograniczona w skończonym czasie, co gwarantuje istnienie dla dowolnego $t > 0$. Ponadto dostajemy $V(t) \leq V_0 + \frac{rk}{4}t$ dla dowolnego $t \geq 0$. Stąd:

$$\dot{P} \leq P \left(-s + \frac{abrkt}{4} \right) \implies P(t) \leq P_0 \exp \left(-st + \frac{abrkt^2}{8} \right),$$

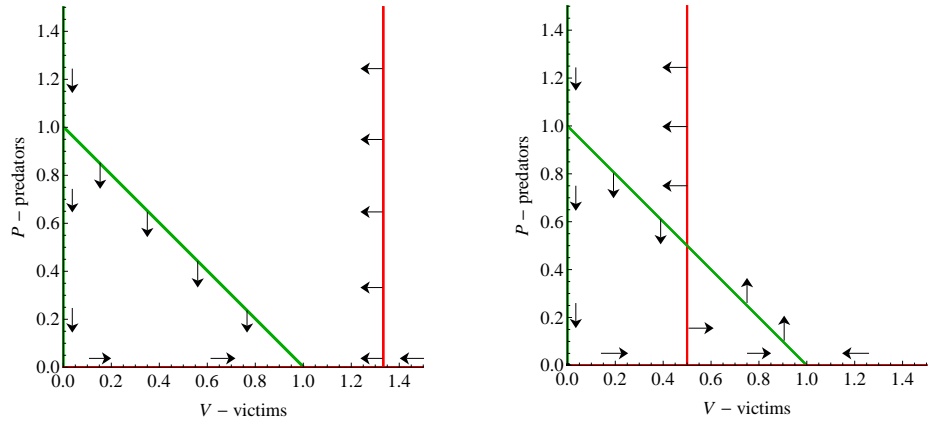
co gwarantuje istnienie rozwiązań dla dowolnego $t > 0$. Pokazaliśmy więc, że dla wszystkich $t \geq 0$ istnieją jednoznaczne i nieujemne rozwiązania układu (3).

2.2.2. Analiza portretów fazowych

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, których położenie najłatwiej odczytać z układu (4). Wnioskujemy, że 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 przedstawia rysunek 2.



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

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

Rys. 2. Izokliny zerowe układu (3), przedstawione w dwóch alternatywnych przypadkach. Stany stacjonarne są wyznaczone jako punkty przecięcia izoklin ofiar z izoklinami drapieżników, na rysunkach zaznaczonych jako proste zielone (ofiary) oraz proste czerwone (drapieżniki). Strzałkami zaznaczony jest kierunek orbit przechodzących przez izokliny. Oba rysunki zostały wygenerowane dla stałych: $r = 1$, $k = 1$, $a = 1$, $s = 1$ i różnią się wyłącznie wartością współczynnika b , przy czym na wykresie z lewej strony $b = \frac{3}{4}$, zaś z prawej $b = 2$.

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, gdy punkt przecięcia izoklin o współrzędnych $P = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{V}{k}\right)$ oraz $V = \frac{s}{ab}$ leży na osi OV — wtedy jego współrzędne upraszczają się do postaci: $V = k$, $P = 0$, czyli punkty stacjonarne $(k, 0)$ oraz $\left(\frac{s}{ab}, \frac{r}{a} \left(1 - \frac{s}{abk}\right)\right)$ sklejają się. Przypadek ten z punktu widzenia przeprowadzonej analizy jest tożsamy z sytuacją, gdy $k < \frac{s}{ab}$, dlatego nie będziemy się nim zajmować.

Stanami stacjonarnymi są:

1. $(0, 0)$,
2. $(k, 0)$,
3. $\left(\frac{s}{ab}, \frac{r}{a} \left(1 - \frac{s}{abk}\right)\right)$, o ile $k > \frac{s}{ab}$.

Oznaczmy dla uproszczenia zapisu: $V_s = \frac{s}{ab}$, $P_s = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{s}{abk}\right)$. Macierz Jacobiego układu (3) ma postać:

$$(5) \quad M(V, P) = \begin{pmatrix} r \left(1 - 2\frac{V}{k}\right) - aP & -aV \\ abP & -s + abV \end{pmatrix}.$$

Obliczymy jej wartości własne w punktach stacjonarnych.

1.

$$\det(M(0, 0) - \lambda I) = \det \begin{pmatrix} r - \lambda & 0 \\ 0 & -s - \lambda \end{pmatrix} = 0,$$

stąd $\lambda_1 = r > 0$, $\lambda_2 = -s < 0$, a więc jest to punkt siodłowy.

2.

$$\det(M(k, 0) - \lambda I) = \det \begin{pmatrix} -r - \lambda & -ak \\ 0 & (-s + abk) - \lambda \end{pmatrix} = 0,$$

stąd: $\lambda_1 = -r < 0$ oraz $\lambda_2 = abk - s$. Zatem:

- $(k, 0)$ jest węzłem stabilnym, gdy $k < \frac{s}{ab}$ (czyli gdy są tylko dwa punkty stacjonarne),
- $(k, 0)$ jest siodłem, gdy $k > \frac{s}{ab}$ (kiedy pojawia się trzeci punkt stacjonarny),
- jeżeli $k = \frac{s}{ab}$, to $V_s = \frac{s}{ab} = k$ oraz $P_s = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{s}{abk}\right) = 0$, a więc punkty stacjonarne $(k, 0)$ i (V_s, P_s) sklejają się w jeden punkt.

3.

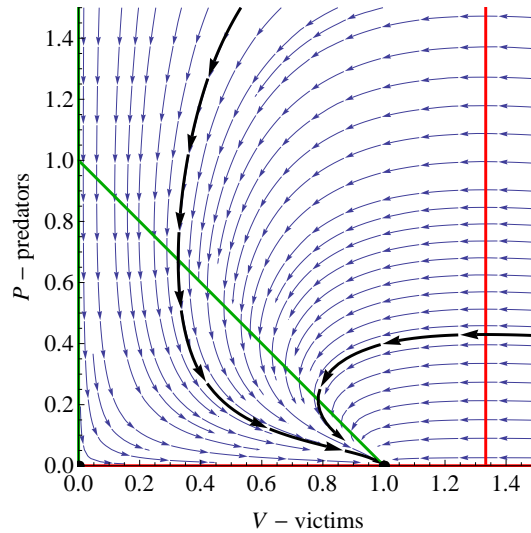
$$\det(M(V_s, P_s) - \lambda I) = \det \begin{pmatrix} \left(r \left(1 - 2\frac{V_s}{k}\right) - aP_s\right) - \lambda & -aV_s \\ abP_s & (-s + abV_s) - \lambda \end{pmatrix} =$$

$$= \lambda^2 + \frac{rV_s}{k}\lambda + a^2bV_sP_s = 0.$$

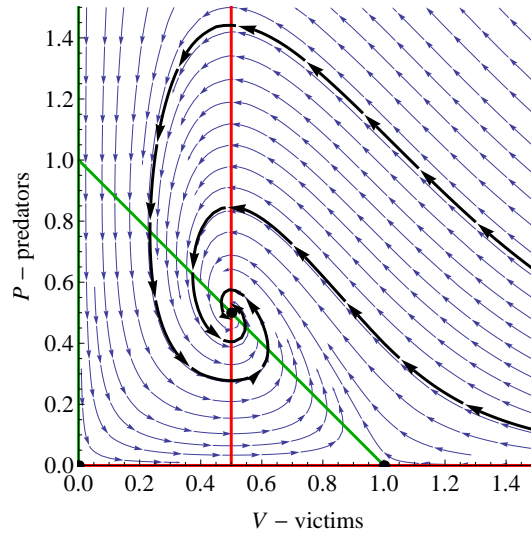
Mamy więc równanie kwadratowe o dodatnich współczynnikach, a zatem:

- jeśli $\Delta > 0$, to $\lambda_1, \lambda_2 < 0$, czyli mamy węzeł stabilny,
- jeśli $\Delta < 0$, to $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{C} \setminus \mathbb{R}$ i $\Re\lambda_1 = \Re\lambda_2 = -\frac{rV_s}{k} < 0$, czyli mamy ognisko stabilne.

Na podstawie rysunku 2 i informacji o charakterze stanów stacjonarnych możemy naszkicować portrety fazowe modelu (3), które przedstawiamy na rysunku 3 (w przypadku $k > \frac{s}{ab}$ punkt (V_s, P_s) narysowany został jako ognisko, choć zgodnie z uzyskanymi wynikami może być też węzłem).



(a) Portret fazowy w przypadku, gdy $k < \frac{s}{ab}$.



(b) Portret fazowy w przypadku, gdy $k > \frac{s}{ab}$.

Rys. 3. Portrety fazowe modelu (3). 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 górnym $b = \frac{3}{4}$, zaś na dolnym $b = 2$. Na obu portretach wyróżnione zostały po dwie przykładowe orbity: jedna przechodząca przez punkt $(1, \frac{2}{5})$, druga przez punkt $(\frac{2}{5}, \frac{3}{10})$

Wnioski z portretów fazowych:

1. Osie układu są orbitami.
2. Jeśli punkt (V_s, P_s) jest poza dziedziną lub skleja się z $(k, 0)$, tj. gdy $k \leq \frac{s}{ab}$, 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.

3. Gdy punkt (V_s, P_s) jest wewnątrz dziedziny ($k < \frac{s}{ab}$), to jest on lokalnie stabilny.

Aby wykluczyć istnienie cykli granicznych wokół punktu (V_s, P_s) , skorzystamy z kryterium Bendixona (por. [2]). Weźmy funkcję $B(x, y) = \frac{1}{xy} > 0$ w $(\mathbb{R}^+)^2$. Mamy wtedy:

$$\operatorname{div}(B \cdot G(V, P)) = \frac{\partial}{\partial V} \left(\frac{r}{P} \left(1 - \frac{V}{k} \right) - a \right) + \frac{\partial}{\partial P} \left(-\frac{s}{V} + ab \right) = -\frac{r}{kP} < 0.$$

Nierówność ta zachodzi dla każdego $P > 0$, bo $r > 0$ i $k > 0$, zatem wśród rozwiązań nie ma żadnych cykli granicznych. Skoro tak, to z twierdzenia Poincarégo-Bendixsona ([4]) wynika, że zbiór graniczny jest skończoną sumą stanów stacjonarnych, ale wiemy już, z portretu fazowego układu (3) przedstawionego na rysunku 3, że jest tylko jeden stabilny stan stacjonarny, punkt (V_s, P_s) .

2.3. Wnioski

Po przeanalizowaniu układu (3) 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 zmiennocieplnym 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 porównywać 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 (3) opisuje część energii pozyskanej z upolowanej ofiary przeznaczoną na rozród drapieżnika. Jak już było zaznaczone we wstępie, zwierzęta zmiennocieplne mają kilkakrotnie mniejsze zapotrzebowanie na energię niż zwierzęta stałocieplne, gdyż nie muszą utrzymywać stałej temperatury ciała i szybkiego tempa metabolizmu, co oznacza, że relatywnie więcej energii pozyskanej z upolowanej zwierzyny mogą przeznaczyć na reprodukcję. W kontekście omawianego modelu (3) oznacza to większą wartość współczynnika b .

Można tę sytuację interpretować w ten sposób, że dwa różne przypadki portretów fazowych, jakie otrzymaliśmy w wyniku analizy układu, a więc i różne możliwe zachowania rozwiązań, odpowiadają dwóm różnym gatunkom drapieżników, przy czym przypadek pierwszy, gdy rozwiązania układają się jak na rysunku 3(a), oznacza, że mamy do czynienia z drapieżnikiem stałocieplnym, zaś gdy wyglądają jak na rysunku 3(b), z drapieżnikiem zmiennocieplnym. To każe wnioskować, jak przypuszczał Flannery, o nieuchronności zagłady australijskich drapieżnych torbaczy, przy jednoczesnym przetrwaniu stabilnej populacji mięsożernych gadów.

3. Model konkurencji

W poprzednim rozdziale opisana została sytuacja, gdy w środowisku występuje jeden drapieżnik. W celu lepszego dopasowania modelu do rozważanego zagadnienia wprowadzimy konkurencję pomiędzy drapieżnikami.

3.1. Konstrukcja modelu

Do układu (3) wprowadzimy teraz element konkurencji dwóch drapieżników polujących na tych samych roślinożerców. Model zmieni się w następujący sposób: na populację ofiar będzie oddziaływać suma populacji drapieżników, zaś dwaj drapieżnicy zostaną opisani każdy swoim równaniem, analogicznym do równania drapieżnika w układzie (3). Rozważać będziemy zatem następujący model (uogólniony układ tego typu, z n gatunkami drapieżników i m gatunkami ofiar, pojawia się np. w [3]):

$$(6) \quad \begin{cases} \dot{V}(t) = rV \left(1 - \frac{V}{k}\right) - V(a_1P_1 + a_2P_2), \\ \dot{P}_1(t) = -s_1P_1 + a_1b_1VP_1, \\ \dot{P}_2(t) = -s_2P_2 + a_2b_2VP_2, \end{cases}$$

gdzie:

$V = V(t)$ — zagęszczenie populacji ofiar,
 $P_i = P_i(t)$ — zagęszczenie i -tej populacji drapieżników,
 r — współczynnik rozrodczości ofiar,
 k — pojemność środowiska (względem ofiar),
 a_i — skuteczność polowań i -tego gatunku drapieżnika,
 s_i — śmiertelność w populacji i -tego drapieżnika,
 b_i — część biomasy przeznaczona na reprodukcję i -tego drapieżnika,

przy czym, jak poprzednio, wszystkie powyższe współczynniki są dodatnie.

Aby uprościć analizę konkurencji międzygatunkowej, skorzystamy z *metody małego parametru*, opisanej w [5] oraz omówionej w [4] na przykładzie równania Van der Pola. W celu posłużenia się metodą małego parametru założymy, że populacja ofiar V jest duża. To oczywiście pociąga konieczność założenia, że pojemność środowiska k jest odpowiednio duża. Podzielmy teraz stronami przez V równanie opisujące populację ofiar. Otrzymamy:

$$(7) \quad \frac{\dot{V}}{V} = r \left(1 - \frac{V}{k}\right) - (a_1P_1 + a_2P_2).$$

Założymy, że $\frac{1}{V} = \varepsilon \ll 1$ (będzie to nasz mały parametr) i zastosujemy przybliżenie quasi-stacjonarne dla zmiennej V . Znaczy to, że dla niewielkich ε populacja V zmienia się dużo wolniej niż P_1 czy P_2 — jest to tzw. *ruch powolny*, a o zmiennej V mówi się, że *plynie*. Możemy więc zastosować przybliżenie $\varepsilon \dot{V} \approx 0$. To pozwala przyrównać do zera prawą stronę równania (7), skąd po odpowiednich przekształceniach otrzymamy:

$$(8) \quad V = k \left(1 - \frac{a_1P_1}{r} - \frac{a_2P_2}{r}\right).$$

Przy powyższych założeniach, możemy zmodyfikować model (6) w następujący sposób: pominiemy równanie opisujące populację V , a równość (8) wstawimy do pozostałych równań. Po podstawieniu i uporządkowaniu otrzymamy następujący model konkurencji dwóch drapieżników (por. model konkurencji w [2] i [3]):

$$(9) \quad \begin{cases} \dot{P}_1(t) = P_1 \left((a_1b_1k - s_1) - \frac{a_1b_1k}{r} (a_1P_1 + a_2P_2) \right), \\ \dot{P}_2(t) = P_2 \left((a_2b_2k - s_2) - \frac{a_2b_2k}{r} (a_2P_2 + a_1P_1) \right). \end{cases}$$

Na koniec wprowadzimy następujące oznaczenia:

$r_i = a_i b_i k - s_i$ — rozrodczość i -tego gatunku,
 $k_i = \frac{a_i^2 b_i k}{r}$ — konkurencja wewnątrzgatunkowa,

Równanie Van der Pola to równanie postaci $\ddot{x} - k(1 - x^2)\dot{x} + \omega_0^2 x = 0$, mające ważne zastosowania m. in. w elektronice i teorii obwodów. W [4] równanie to jest przekształcane do postaci:

$$\begin{cases} \varepsilon \dot{x} = y - \frac{1}{3}x^3 + x, \\ \dot{y} = -\omega_0^2 \varepsilon x, \end{cases}$$

gdzie $\varepsilon = \frac{1}{k}$ jest mały, po czym przeprowadzana jest analiza cyklu granicznego tego równania przy $\varepsilon \rightarrow 0$.

$d_{ij} = \frac{a_i b_i k a_j}{r} = \frac{k_i a_j}{a_i}$ — konkurencja międzygatunkowa, opisująca wpływ populacji j na populację i ,

gdzie $i, j \in \{1, 2\}$ oznaczają numer populacji drapieżników, przy czym zawsze $i \neq j$. Przy powyższych oznaczeniach równania modelu (9) przyjmują postać:

$$(10) \quad \begin{cases} \dot{P}_1(t) = P_1 (r_1 - k_1 P_1 - d_{12} P_2), \\ \dot{P}_2(t) = P_2 (r_2 - k_2 P_2 - d_{21} P_1). \end{cases}$$

3.2. Analiza modelu konkurencji

Analizę modelu (10) przeprowadzimy przy założeniu, że wszystkie współczynniki są dodatnie. Badanie rozpoczniemy od krótkiego opisu podstawowych własności rozwiązań, następnie zbadamy ich własności asymptotyczne za pomocą portretów fazowych, by ostatecznie porównać otrzymane wyniki z wynikami z rozdziału 2.

Własności rozwiązań takie jak istnienie, jednoznaczność, nieujemność i przedłużalność w sposób oczywisty przenoszą się z równań (3) na równania (6): twierdzenie Picarda-Lindelöfa gwarantuje istnienie i jednoznaczność na pewnym przedziale $[0, T_{\max}]$, a postać całkowa daje nieujemność rozwiązań $V(t)$, $P_1(t)$, $P_2(t)$; ponadto wszystkie omówione wcześniej oszacowania dla $V(t)$ pozostają prawdziwe, zaś oszacowania na $P_1(t)$ oraz $P_2(t)$ można przeprowadzić analogicznie jak dla $P(t)$, co razem dowodzi przedłużalności rozwiązań układu (6) na przedział $[0, \infty)$. Dalej, własności te bezpośrednio przenoszą się z modelu (6) na układ równań (10), co wynika z przeprowadzonej wyżej konstrukcji tychże równań. Możemy więc przejść do analizy portretów fazowych, którą zaczniemy od wyznaczenia stanów stacjonarnych.

3.2.1. Stany stacjonarne układu (10)

Zacniemy, jak w rozdziale 2, od wyznaczenia izoklin zerowych:

- dla zmiennej P_1 : $P_1 = 0$, $P_1 = \frac{r_1}{k_1} - \frac{d_{12}}{k_1} P_2$,
- dla zmiennej P_2 : $P_2 = 0$, $P_2 = \frac{r_2}{k_2} - \frac{d_{21}}{k_2} P_1$,

które są przedstawione na rys. 4.

Na rysunku tym widać cztery możliwe wzajemne położenia nietrywialnych izoklin przy następujących zależnościach zachodzących pomiędzy parametrami:

1. Rys. 4(a):

$$(11) \quad \frac{r_2}{k_2} < \frac{r_1}{d_{12}}, \quad \frac{r_1}{k_1} < \frac{r_2}{d_{21}},$$

2. Rys. 4(b):

$$(12) \quad \frac{r_2}{k_2} < \frac{r_1}{d_{12}}, \quad \frac{r_1}{k_1} > \frac{r_2}{d_{21}},$$

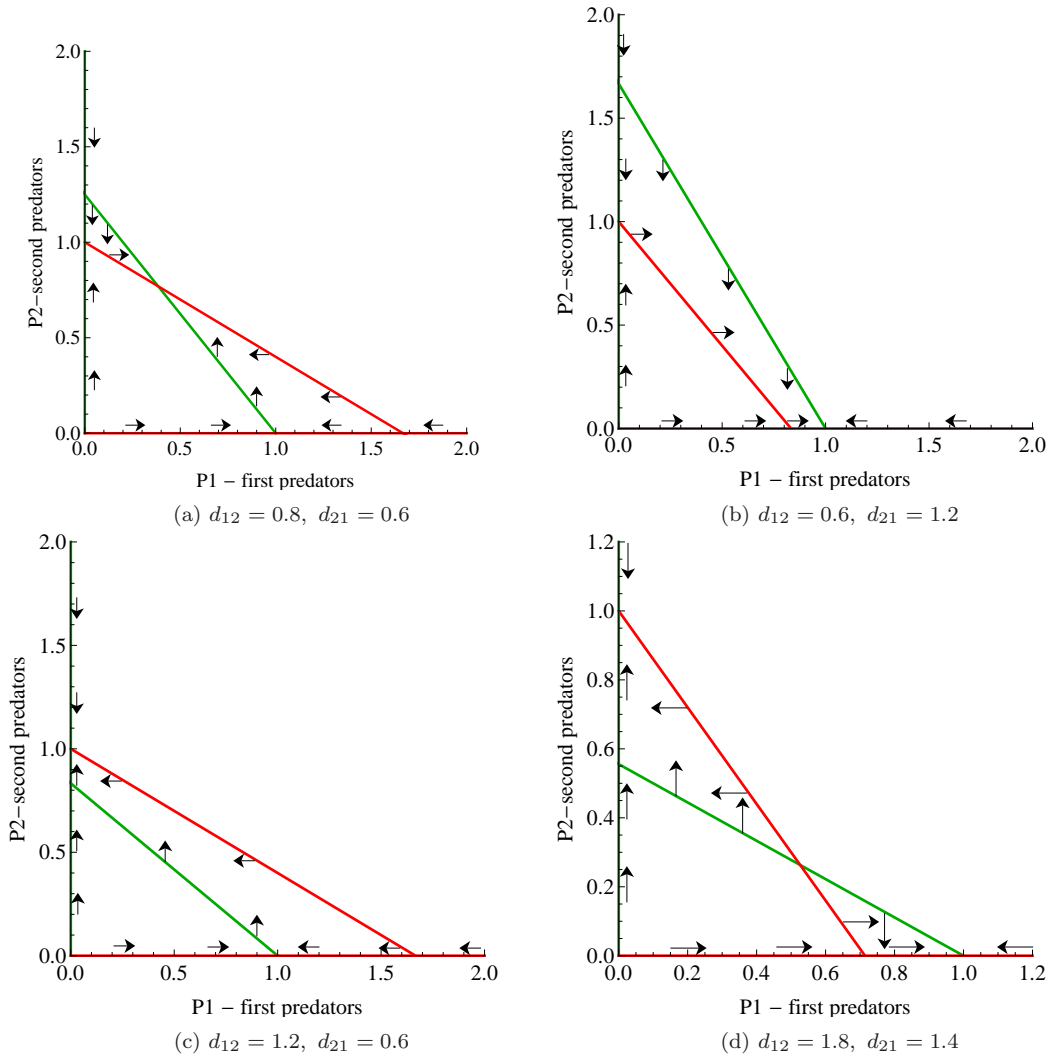
3. Rys. 4(c):

$$(13) \quad \frac{r_2}{k_2} > \frac{r_1}{d_{12}}, \quad \frac{r_1}{k_1} < \frac{r_2}{d_{21}},$$

4. Rys. 4(d):

$$(14) \quad \frac{r_2}{k_2} > \frac{r_1}{d_{12}}, \quad \frac{r_1}{k_1} > \frac{r_2}{d_{21}}.$$

Przypadek, gdy $\frac{r_2}{k_2} = \frac{r_1}{d_{12}}$ lub $\frac{r_1}{k_1} = \frac{r_2}{d_{21}}$ oznacza, że nietrywialne izokliny przecinają się odpowiednio na osi OP_2 lub OP_1 , co z punktu widzenia dalszej analizy jest tożsame z przypadkiem z rys. 4(c) lub z rys. 4(d) odpowiednio.



Rys. 4. Izokliny zerowe układu (10) przedstawione w czterech alternatywnych przypadkach. Stany stacjonarne są wyznaczone jako punkty przecięcia izoklin jednego drapieżnika z izoklinami drugiego drapieżnika, na rysunkach zaznaczonych jako proste zielone (P_1) oraz proste czerwone (P_2). Strzałkami zaznaczony jest kierunek orbit przechodzących przez izokliny. Wszystkie rysunki zostały wykonane dla stałych: $r_1 = 1, k_1 = 1, r_2 = 1, k_2 = 1$, przy czym każdy z przypadków różni się wartościami parametrów d_{12} oraz d_{21} — przyjmując one wartości opisane pod odpowiednimi rysunkami.

Wyjątek stanowi sytuacja, kiedy obie te równości zachodzą jednocześnie. Wynika z nich równość:

$$(15) \quad \frac{r_2}{r_1} = \frac{k_2}{d_{12}} = \frac{d_{21}}{k_1},$$

która powoduje sklejenie obu nietrywialnych izoklin oraz degenerację modelu (10) do pojedynczego równania logistycznego postaci:

$$\dot{x}(t) = rx(1 - kx),$$

gdzie $x(t) = (P_1(t), CP_2(t))$ dla pewnej $C > 0$ zależnej od warunków początkowych $P_1(0)$ oraz $P_2(0)$. Przypadek ten przedstawia sytuację, gdy orbity przebiegają wzdłuż prostych $P_2 = CP_1$ zgodnie z równaniem logistycznym, przy czym dodatni stan stacjonarny na każdej prostej jest stabilny, a wszystkie te punkty tworzą odcinek będący izokliną jednocześnie dla obu zmiennych wyjściowego układu (10). Nie mniej, z punktu widzenia modelowania zjawisk zachodzących w przyrodzie, sytuacja taka jest mało prawdopodobna. Zawsze należy brać pod uwagę losowe zaburzenia parametrów modelu, a w tym przypadku zmiany takie prowadzić będą do przejścia od równości (15) do jednego z warunków (11)–(14), a więc do jakościowych zmian rozwiązań. Dlatego w dalszej analizie nie będziemy uwzględniać tego przypadku, zajmiemy się tylko tzw. przypadkami generycznymi.

Stanami stacjonarnymi układu (10) są:

1. $(0, 0)$,
2. $\left(\frac{r_1}{k_1}, 0\right)$,
3. $\left(0, \frac{r_2}{k_2}\right)$,
4. (S_1, S_2) , o ile $S_1 > 0$ i $S_2 > 0$, przy czym przyjęto oznaczenia:

$$S_1 = \frac{r_1 k_2 - r_2 d_{12}}{k_1 k_2 - d_{12} d_{21}}, \quad S_2 = \frac{r_2 k_1 - r_1 d_{21}}{k_1 k_2 - d_{12} d_{21}}.$$

Oczywiście $k_1 k_2 \neq d_{12} d_{21}$, gdyż równość ta jest tożsąma równości (15), którą wykluczaliśmy z rozważań. Ostatni stan stacjonarny może być rozpatrywany, tylko gdy leży w pierwszej ćwiartce układu współrzędnych, tj. gdy $S_1 > 0$ i $S_2 > 0$. Jest to spełnione wtedy i tylko wtedy, gdy zachodzi (11) lub (14), ponieważ:

1. Z nierówności (11) mamy:

$$\begin{cases} r_1 k_2 > r_2 d_{12} \\ r_2 k_1 > r_1 d_{21} \end{cases} \implies k_1 k_2 > d_{12} d_{21} \implies S_1 > 0, S_2 > 0.$$

2. Z nierówności (12) mamy:

$$\begin{cases} r_1 k_2 > r_2 d_{12} \\ r_2 k_1 < r_1 d_{21} \end{cases} \implies S_1 S_2 < 0.$$

3. Z nierówności (13) mamy:

$$\begin{cases} r_1 k_2 < r_2 d_{12} \\ r_2 k_1 > r_1 d_{21} \end{cases} \implies S_1 S_2 < 0.$$

4. Z nierówności (14) mamy:

$$\begin{cases} r_1 k_2 < r_2 d_{12} \\ r_2 k_1 < r_1 d_{21} \end{cases} \implies k_1 k_2 < d_{12} d_{21} \implies S_1 > 0, S_2 > 0.$$

Mając wyznaczone stany stacjonarne możemy więc przystąpić do zbadania ich stabilności.

3.2.2. Analiza stabilności stanów stacjonarnych

Skorzystamy, jak poprzednio, z macierzy Jacobiego, która dla układu (10) przyjmuje postać:

$$(16) \quad M(P_1, P_2) = \begin{pmatrix} r_1 - 2k_1 P_1 - d_{12} P_2 & -d_{12} P_1 \\ -d_{21} P_2 & r_2 - 2k_2 P_2 - d_{21} P_1 \end{pmatrix}.$$

Obliczmy jej wartości własne:

- 1.

$$\det(M(0, 0) - \lambda I) = \det \begin{pmatrix} r_1 - \lambda & 0 \\ 0 & r_2 - \lambda \end{pmatrix} = 0,$$

stąd $\lambda_1 = r_1 > 0$, $\lambda_2 = r_2 > 0$, a więc jest to węzeł niestabilny.

- 2.

$$\det \left(M \left(\frac{r_1}{k_1}, 0 \right) - \lambda I \right) = \det \begin{pmatrix} -r_1 - \lambda & -\frac{r_1 d_{12}}{k_1} \\ 0 & r_2 - \frac{r_1 d_{21}}{k_1} - \lambda \end{pmatrix} = 0,$$

stąd $\lambda_1 = -r_1 < 0$, $\lambda_2 = r_2 - \frac{r_1 d_{21}}{k_1}$. Zatem:

- $\left(\frac{r_1}{k_1}, 0\right)$ jest siodłem, gdy $\lambda_2 > 0$, czyli gdy spełniony jest warunek (11) lub (13),
- $\left(\frac{r_1}{k_1}, 0\right)$ jest węzłem stabilnym, gdy $\lambda_2 < 0$, czyli gdy spełniony jest warunek (12) lub (14),
- przypadek $\lambda_2 = 0$ implikuje jedną z równości (15), a te wykluczaliśmy.

- 3.

$$\det \left(M \left(0, \frac{r_2}{k_2} \right) - \lambda I \right) = \det \begin{pmatrix} r_1 - \frac{r_2 d_{12}}{k_2} - \lambda & 0 \\ -\frac{r_2 d_{21}}{k_2} & -r_2 - \lambda \end{pmatrix} = 0,$$

stąd $\lambda_1 = r_1 - \frac{r_2 d_{12}}{k_2}$, $\lambda_2 = -r_2 < 0$. Zatem:

- $\left(0, \frac{r_2}{k_2}\right)$ jest siodłem, gdy $\lambda_1 > 0$, czyli gdy spełniony jest warunek (11) lub (12),
- $\left(0, \frac{r_2}{k_2}\right)$ jest węzłem stabilnym, gdy $\lambda_2 < 0$, czyli gdy spełniony jest warunek (13) lub (14),
- przypadek $\lambda_1 = 0$, analogiczne jak powyżej, implikuje jedną z równości (15), a te wykluczaliśmy.

4. Policzmy ślad i wyznacznik macierzy $M(S_1, S_2)$. Mamy:

$$\begin{aligned} \operatorname{tr} M(S_1, S_2) &= -(k_1 S_1 + k_2 S_2) < 0, \\ \det M(S_1, S_2) &= \det \begin{pmatrix} -k_1 S_1 & -d_{12} S_1 \\ -d_{21} S_2 & -k_2 S_2 \end{pmatrix} = S_1 S_2 (k_1 k_2 - d_{12} d_{21}). \end{aligned}$$

Wielomian charakterystyczny przyjmuje postać:

$$\lambda^2 - \operatorname{tr} M(S_1, S_2) \lambda + \det M(S_1, S_2) = 0,$$

a wartości własne zapisują się jako:

$$\lambda_1 = \frac{1}{2} \left(\operatorname{tr} M(S_1, S_2) - \sqrt{\Delta} \right), \quad \lambda_2 = \frac{1}{2} \left(\operatorname{tr} M(S_1, S_2) + \sqrt{\Delta} \right),$$

gdzie: $\Delta = (\operatorname{tr} M(S_1, S_2))^2 - 4 \det M(S_1, S_2)$.

Mamy zatem możliwe dwa przypadki:

- dla nierówności (11) mamy: $\operatorname{tr} M(S_1, S_2) < 0$ oraz $\det M(S_1, S_2) > 0$, bo zachodzi $k_1 k_2 > d_{12} d_{21}$. To pozwala na oszacowania:

$$\begin{aligned} \Delta &= (k_1 S_1 + k_2 S_2)^2 - 4 S_1 S_2 (k_1 k_2 - d_{12} d_{21}) = \\ &= k_1^2 S_1^2 + k_2^2 S_2^2 - 2 k_1 k_2 S_1 S_2 + 4 d_{12} d_{21} S_1 S_2 > \\ &> k_1^2 S_1^2 + k_2^2 S_2^2 - 2 k_1 k_2 S_1 S_2 = \\ &= (k_1 S_1 - k_2 S_2)^2 > 0, \end{aligned}$$

a stąd:

$$\lambda_1 = \frac{1}{2} \left(\operatorname{tr} M(S_1, S_2) - \sqrt{\Delta} \right) < 0,$$

$$\lambda_2 < \frac{1}{2} \left(\operatorname{tr} M(S_1, S_2) + \sqrt{(\operatorname{tr} M(S_1, S_2))^2} \right) = 0.$$

Mamy więc $\lambda_1, \lambda_2 < 0$, czyli punkt (S_1, S_2) jest węzłem stabilnym.

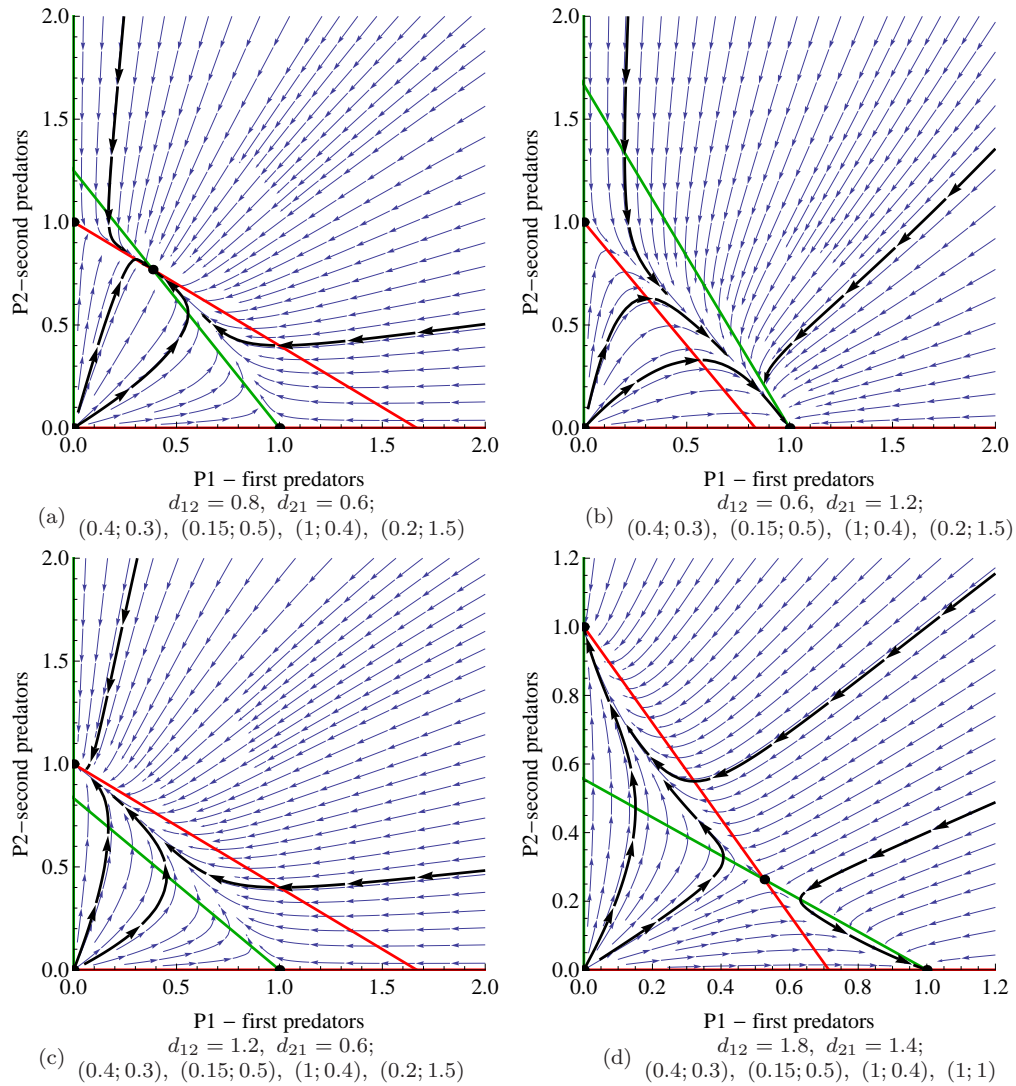
- dla nierówności (14) mamy: $\operatorname{tr} M(S_1, S_2) < 0$ oraz $\det M(S_1, S_2) < 0$, bo zachodzi $k_1 k_2 < d_{12} d_{21}$. Zatem $\Delta > 0$, a stąd:

$$\lambda_1 = \frac{1}{2} \left(\operatorname{tr} M(S_1, S_2) - \sqrt{\Delta} \right) < 0,$$

$$\lambda_2 > \frac{1}{2} \left(\operatorname{tr} M(S_1, S_2) + \sqrt{(\operatorname{tr} M(S_1, S_2))^2} \right) = 0.$$

Mamy więc $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$, czyli w tym przypadku punkt (S_1, S_2) jest siodłem.

Pozostaje zauważyć, że na izoklinach kierunek zmian jest jak na rys. 4. Możemy już naszkicować portrety fazowe, takie jak przedstawione na rys. 5. Portrety fazowe wykonano dla stałych: $r_1 = 1, k_1 = 1, r_2 = 1, k_2 = 1$. Parametry d_{12} oraz d_{21} , które przyjmują różne wartości, zostały opisane pod odpowiednimi wykresami. Ponadto wyróżnione zostały orbity przechodzące przez punkty o współrzędnych wypisanych pod odpowiednimi wykresami.



Rys. 5. Portrety fazowe wykonano dla stałych: $r_1 = 1, k_1 = 1, r_2 = 1, k_2 = 1$. Parametry d_{12} oraz d_{21} , które przyjmują różne wartości, zostały opisane pod odpowiednimi wykresami. Ponadto wyróżnione zostały orbity przechodzące przez punkty o współrzędnych wypisanych pod odpowiednimi wykresami.

Wnioski z portretów fazowych:

1. Wszystkie punkty stacjonarne są siodłami bądź węzłami (stabilnymi lub nie).
2. Osie układu współrzędnych są orbitami. Ponadto na każdej osi znajduje się stan stacjonarny, do którego zbiegają rozwiązania wzdłuż danej osi. Wynika to z faktu, że jeśli jedna ze współrzędnych jest zerowa, to równanie drugiej redukuje się do równania logistycznego.
3. Wszystkie orbity zaczynające się powyżej izoklin, zbiegają do punktu wewnątrz obszaru ograniczonego izoklinami. Wynika to stąd, że dla odpowiednio dużych wartości P_1 i P_2 zachodzi: $\dot{P}_1 < 0$ oraz $\dot{P}_2 < 0$.
4. Dodatni stabilny stan stacjonarny istnieje tylko w przypadku (11), czyli jeśli zachodzą nierówności:

$$\frac{r_2}{k_2} < \frac{r_1}{d_{12}}, \quad \frac{r_1}{k_1} < \frac{r_2}{d_{21}}.$$

Jest to sytuacja, w której konkurencja zewnętrzna obu gatunków jest niewielka, w istocie jest mniejsza niż konkurencja wewnętrzna, gdyż z powyższych nierówności mamy:

$$\frac{d_{12}}{r_1} < \frac{k_2}{r_2}, \quad \frac{d_{21}}{r_2} < \frac{k_1}{r_1},$$

gdzie $\frac{d_{ij}}{r_i}$ można traktować jako konkurencję zewnętrzną, zaś $\frac{k_i}{r_i}$ jako konkurencję wewnętrzną dla gatunku P_i . W pozostałych przypadkach jeden z konkurujących gatunków musi wyginać, przy czym ginie ten, dla którego

współczynnik konkurencji zewnętrznej jest duży, większy niż konkurencja wewnętrzna, czyli gdy jedna z powyższych nierówności zachodzi z przeciwnym znakiem. Wyjątkiem jest sytuacja z przypadku (14), gdy dla obu gatunków konkurencja zewnętrzna jest większa niż wewnętrzna. Wtedy także jeden gatunek ginie, ale sytuacja jest nieco subtelniejsza.

5. W przypadku (14) pojawia się niestabilny dodatni stan stacjonarny. Jest on siodłem, a zatem istnieje krzywa zwana *separatryszą*, która odzwierciedla rozmaitość stabilną tego punktu. Krzywa ta oddziela baseny przyciągania dwóch stabilnych punktów o współrzędnych $\left(\frac{r_1}{k_1}, 0\right)$ oraz $\left(0, \frac{r_2}{k_2}\right)$.

Rozwiązania spoza separatrysy zbiegają do jednego ze stabilnych rozwiązań na osiach układu. To, do którego z tych dwóch punktów będzie zbiegać dana orbita, zależy tylko od punktu początkowego. Oznacza to, że przetrwanie danego gatunku w tej sytuacji zależy od początkowej liczebności obu populacji — tylko liczniejsza populacja ma zagwarantowane przetrwanie (oczywiście w stosunku do wzajemnego oddziaływania — gatunek silniej oddziałujący może być nieco mniej liczny), a ponieważ równowaga pomiędzy liczebnością obu populacji jest podatna na zaburzenia, zaś orbity o stanach początkowych leżących po obu stronach separatrysy zbiegają do odpowiednich rozwiązań stabilnych, to także i w tym przypadku jeden z konkurujących drapieżników musi wyginąć.

Powyższe wyniki pozwalają sformułować *zasadę konkurencyjnego wykluczania* (pojawia się ona m.in. w [3]) mówiącą, że z dwóch gatunków konkurujących o te same ograniczone zasoby środowiska jeden zazwyczaj ginie. Współistnienie możliwe jest tylko, jeśli oba gatunki unikają rywalizacji między sobą, co opisuje przypadek (11).

3.3. Porównanie wyników

Analiza modelu konkurencji doprowadziła do opisu czterech możliwych sytuacji, w których mogą znaleźć się dwaj konkurujący drapieżcy, przy czym jedna z nich dopuszcza współistnienie obu gatunków, a w pozostałych jeden z drapieżników musi wyginąć, zgodnie z zasadą konkurencyjnego wykluczania. Konkretnie zachowanie rozwiązań układu (10) jest zdefiniowane nierównościami (11)–(14), określającymi związki pomiędzy parametrami r_i, k_i, d_{ij} . Parametry te zostały określone za pomocą współczynników układu (6), a zatem wynikają pośrednio z modelu drapieżnik-ofiara omówionego w rozdziale 2. Tam też, dzięki analizie równań (3), uzyskaliśmy następujący wynik: drapieżnik przetrwa, jeśli zachodzi: $\frac{s}{ab} < k$. Przyjęliśmy wtedy następującą interpretację: dla zmiennocieplnego drapieżnika P_1 zachodzi $\frac{s_1}{a_1 b_1} < k$, zaś dla drapieżnika stałocieplnego P_2 zachodzi $\frac{s_2}{a_2 b_2} > k$.

Jeżeli spróbujemy przenieść te warunki na model konkurencji zgodnie z oznaczeniami (3.1), to okaże się, że uzyskamy:

$$\frac{s_2}{a_2 b_2} > k \iff s_2 > a_2 b_2 k \iff r_2 = a_2 b_2 k - s_2 < 0,$$

co jest sprzeczne z założeniem poczynionym na początku analizy modelu (10), że wszystkie współczynniki tego modelu są dodatnie. Ignorując to założenie i przyjmując $r_2 < 0$ wobec $k_2, d_{21} > 0$, z drugiego równania układu (10) otrzymamy:

$$\dot{P}_2(t) = P_2 (r_2 - k_2 P_2 - d_{21} P_1) \leq 0, \quad \forall t \in \mathbb{R},$$

co oznacza wymieranie gatunku P_2 w wykładniczym tempie, niezależnie od jakiegokolwiek konkurencji. Wynik ten nie jest zaskoczeniem, gdyż nawet bez konkurencji drapieżnik P_2 ginął z powodu zbyt małych zasobów środowiskowych (co zostało wyjaśnione w rozdziale 2), więc tym bardziej w przypadku konieczności walki o pożywienie z innym drapieżnikiem nie będzie w stanie przetrwać. W tej sytuacji wzajemna konkurencja obu drapieżników nie wnosi nic nowego do naszych rozważań.

Wobec tego, żeby móc skorzystać z analizy modelu konkurencji przyjmijmy, że $\frac{s_i}{a_i b_i} < k$ zarówno dla P_1 jak i P_2 . Innymi słowy zakładamy, że w przypadku

braku konkurencji każdy z drapieżników osiągnie równowagę swojej populacji, zgodnie z rozwiązaniem modelu drapieżnik-ofiara. Wtedy model konkurencji daje nam cztery przypadki, opisane w rozdziale 3. Korzystając z podstawień (3.1) otrzymujemy:

1. Z nierówności (11) mamy:

$$\begin{cases} \frac{r_2}{k_2} < \frac{r_1}{d_{12}}, \\ \frac{r_1}{k_1} < \frac{r_2}{d_{21}}, \end{cases} \implies \begin{cases} \frac{r_2}{k_2} < \frac{r_1}{k_1} \frac{a_1}{a_2}, \\ \frac{r_1}{k_1} < \frac{r_2}{k_2} \frac{a_2}{a_1}, \end{cases} \implies \frac{r_2}{k_2} < \frac{a_1 r_1}{a_2 k_1} < \frac{r_2}{k_2}.$$

Nierówność jest sprzeczna, co wyklucza możliwość wspólnej koegzystencji obu drapieżców, przedstawionej na rys. 11.

2. Z nierówności (12) mamy:

$$\begin{cases} \frac{r_2}{k_2} < \frac{r_1}{d_{12}}, \\ \frac{r_1}{k_1} > \frac{r_2}{d_{21}}, \end{cases} \implies \begin{cases} \frac{r_2}{k_2} < \frac{r_1}{k_1} \frac{a_1}{a_2}, \\ \frac{r_1}{k_1} > \frac{r_2}{k_2} \frac{a_2}{a_1}, \end{cases} \implies \frac{a_2 r_2}{k_2} < \frac{a_1 r_1}{k_1}.$$

Z nierówności tej, po podstawieniu r_i oraz k_i zgodnie z (3.1), otrzymamy:

$$\begin{aligned} \frac{a_2 r_2}{k_2} &< \frac{a_1 r_1}{k_1}, \\ \frac{a_2(a_2 b_2 k - s_2)r}{a_2^2 b_2 k} &< \frac{a_1(a_1 b_1 k - s_1)r}{a_1^2 b_1 k}, \\ r - \frac{r s_2}{a_2 b_2 k} &< r - \frac{r s_1}{a_1 b_1 k}, \\ (17) \quad \frac{s_2}{a_2 b_2} &> \frac{s_1}{a_1 b_1}. \end{aligned}$$

Zatem warunek (12) jest równoważny nierówności (17).

3. Z nierówności (13) mamy:

$$\begin{cases} \frac{r_2}{k_2} > \frac{r_1}{d_{12}}, \\ \frac{r_1}{k_1} < \frac{r_2}{d_{21}}, \end{cases} \implies \begin{cases} \frac{r_2}{k_2} > \frac{r_1}{k_1} \frac{a_1}{a_2}, \\ \frac{r_1}{k_1} < \frac{r_2}{k_2} \frac{a_2}{a_1}, \end{cases} \implies \frac{a_2 r_2}{k_2} > \frac{a_1 r_1}{k_1}.$$

Stąd, analogicznie jak w poprzednim punkcie, uzyskujemy nierówność:

$$(18) \quad \frac{s_2}{a_2 b_2} < \frac{s_1}{a_1 b_1},$$

która jest równoważna warunkowi (13).

4. Z nierówności (14) mamy:

$$\begin{cases} \frac{r_2}{k_2} > \frac{r_1}{d_{12}}, \\ \frac{r_1}{k_1} > \frac{r_2}{d_{21}}, \end{cases} \implies \begin{cases} \frac{r_2}{k_2} > \frac{r_1}{k_1} \frac{a_1}{a_2}, \\ \frac{r_1}{k_1} > \frac{r_2}{k_2} \frac{a_2}{a_1}, \end{cases} \implies \frac{r_2}{k_2} > \frac{a_1 r_1}{a_2 k_1} > \frac{r_2}{k_2}.$$

Otrzymana sprzeczność wyklucza rozwiązania przedstawione na rys. 5(d).

W świetle powyższych rozważań okazuje się, że jeśli model konkurencji jest wyprowadzony z modelu drapieżnik-ofiara, tak jak na początku rozdziału 3, to jest możliwy właściwie tylko jeden sposób zachowania się rozwiązań. Jeden z drapieżników ginie, a to, który przeżyje, zależy wyłącznie od tego, czy zachodzi nierówność (17), czy przeciwna do niej nierówność (18). Ponadto dla danego gatunku P_i nierówność $\frac{s_i}{a_i b_i} < k$ określa samodzielną zdolność przetrwania drapieżnika przy ograniczonych zasobach, zaś sukces w przypadku konkurencji dodatkowo wymaga, by iloraz ten był mniejszy niż u konkurujących drapieżników.

Jak już zostało nadmienione wcześniej, konieczność utrzymania stałej temperatury ciała oraz kilkukrotnie szybszy metabolizm ssaków powoduje, że potrzebują one więcej pokarmu niż gady, by utrzymać się przy życiu. Dlatego na reprodukcję mogą one przeznaczyć mniejszą część upolowanej biomasy, co oznacza, że współczynnik b_2 jest mniejszy niż b_1 . Żeby więc ssaki mogły przetrwać, musiałyby zachodzić nierówność (18). Jednak przy porównywalnych rozmiarach ciała ówczesnych drapieżnych gadów i ssaków można się spodziewać raczej podobnych wartości współczynników a_i oraz s_i — skuteczności polowań

Podobny wniosek pojawia się w [2] przy omówieniu modelu konkurencji, z tym że współczynniki modelu są tam nieco inaczej opisane.

i śmiertelności — obu grup drapieżników. Byłaby więc spełniona nierówność (17) wskazująca na wyginięcie drapieżników stałocieplnych. To też tłumaczy, dlaczego spośród drapieżnych torbaczy przetrwały do czasów nowożytnych tylko wilk workowaty i diabeł tasmański — zwierzęta o zdecydowanie mniejszych rozmiarach, a zatem o mniejszym zapotrzebowaniu na energię, niż ich zmiennoocieplni konkurenci.

4. Podsumowanie

W literaturze zostało opisanych wiele modyfikacji klasycznego modelu Lotki-Volterry. Zamiast wybranego w niniejszej pracy modelu z ograniczoną pojemnością środowiska dla ofiar można było rozpatrywać np. model Maya, którego rozwiązania zbiegają do cyklu granicznego, lub wprowadzić większą liczbę konkurujących gatunków, tak roślinożerców, jak i mięsożerców (por. [2]). Wydaje się jednak, że uzyskane wyniki byłyby w ogólnym zarysie podobne, a w przypadku modelu (3) jego nieskomplikowana postać ułatwiła analizę. Niestety w niniejszej pracy zabrakło miejsca dla pełniejszej analizy modelu (6), który z racji swej trójwymiarowej dziedziny daje większe możliwości jakościowego zachowania rozwiązań — w trzech wymiarach możliwe są np. rozwiązania chaotyczne, które nie mogą mieć miejsca w układach jedno- lub dwuwymiarowych. Ponadto, gdyby udało się przeprowadzić badania dla konkretnych gatunków drapieżników i zmierzyć możliwie dokładnie liczbowe wartości odpowiednich współczynników występujących w opisanych modelach, wtedy za pomocą analizy numerycznej można by było uzyskać bardziej precyzyjne wyniki ilościowe. Niestety w przypadku wymarłych gatunków zwierząt nie wydaje się to możliwe.

Pomimo wymienionych wyżej niedogodności, przeprowadzona w rozdziale 2 analiza modelu drapieżnik-ofiara z ograniczoną pojemnością środowiska dla ofiar potwierdza hipotezę Flannery'ego mówiącą, że pryncypalnym wymarciem plejstocенских drapieżnych torbaczy było zbyt ubogie w pożywienie środowisko naturalne ówczesnej Australii. Ponadto, model konkurencji zbadany w rozdziale 3 potwierdza ten wynik, a oprócz tego pozwala wnioskować, że konieczność walki o pokarm ze zmiennoocieplnymi mięsożercami była dodatkowym powodem wymarcia drapieżników stałocieplnych. Obecność gadów, których specyficzny, wolniejszy metabolizm był faworyzowany w sytuacji ograniczonego dostępu do ofiar, mogła okazać się wręcz kluczowym czynnikiem prowadzącym do wymarcia torbaczy — model konkurencji pokazuje, że być może torbacze mogłyby przetrwać, gdyby populacja gadów była wystarczająco niewielka.

Należy jednak pamiętać, że wyginięcie torbaczy mogło mieć przyczyny nie objęte żadnym z omówionych modeli. Mogły one wyginać z powodu konkurencji nie z gadami, lecz ze stopniowo napływającymi z Azji łożyskowcami, wobec których stekowce i torbacze są starszymi i zdecydowanie prymitywniejszymi ssakami. Przykładem tego mechanizmu mógłby być pies dingo. Został on przywieziony do Australii przez ludzkich osadników ok. 3,5 tys. lat temu, gdzie następnie wtórnie zdziczał i zajął niszę ekologiczną wspomnianych we wstępie wilka workowatego i diabła tasmańskiego, które jako jedyne drapieżne torbacze przetrwały wielkie wymieranie. Oba drapieżniki znalazły schronienie na Tasmanii, dokąd dingo nie dotarły.

Ponadto Flannery w swoich najnowszych badaniach rozpoczął poszukiwania znalezisk potwierdzających tzw. *hipotezę blitzkriegu*, która po raz pierwszy pojawiła się wśród paleontologów w latach 60. XX wieku. Mówi ona, że możliwą przyczyną masowego wymierania megafauny plejstocенskiej na wszystkich kontynentach był człowiek, który używając kamiennych narzędzi oraz ognia stał się najsukcesywniejszym drapieżnikiem na Ziemi — tak skutecznym, że zdziesiątkował, a nierzadko całkowicie wybił, populacje wielu gatunków dużych zwierząt. W przypadku obu Ameryk istnieją dowody na poparcie tej hipotezy, w postaci kamiennych grotów tkwiących w znajdowanych szkieletach wymarłych zwierząt, czy stosów zwierzęcych kości w pobliżu węgla drzewnego pochodzącego z ludzkich ognisk. Natomiast w przypadku Australii sprawa jest niejasna. Po pierwsze, w Australii brakuje materialnych dowodów, które by jasno

W jednym bądź dwóch wymiarach, żeby mógł pojawić się chaos, rozwiązania musiałyby się przecinać, łączyć lub być nieciągłe, co jest niemożliwe ze względu na gładką zależność rozwiązań od czasu oraz od warunków początkowych. Natomiast w przypadku równań dyskretnych bądź równań z opóźnieniem, chaos jest możliwy.

Dokładniej o australijskich badaniach na temat hipotezy *blitzkriegu* można przeczytać w [7].

Współczesne zagrożenie dla tych zwierząt wynika nie z ludzkich polowań, a wywołanej działalnością ludzką degradacji środowiska naturalnego.

stwierdziły, że ludzie masowo polowali na wymarłe zwierzęta, bądź też współegzystowali z nimi przez długi czas. Po drugie, w Ameryce duże ssaki żyją po dziś dzień bez widocznej szkody, jak np. łosie, bizona i niedźwiedzie w Ameryce Północnej, czy jaguary i pumy w Ameryce Południowej; zaś w Australii największy ssak, który przetrwał, to mierzący 120 cm kangur rudy. Flannery te kwestie wyjaśnia następująco: pierwsi ludzie, którzy przybyli do Australii ok. 50 tys. lat temu, polowali z użyciem ognia, co doprowadziło do wylesienia kontynentu i zaburzenia cyklu hydrologicznego, by ostatecznie stworzyć suchy, pustynny klimat obserwowany współcześnie (por. [7]). Jest to jednak hipoteza niepotwierdzona, a badania wciąż trwają.

Literatura

- [1] Tim Flannery, *The Case of Missing Meat Eaters*, Natural History, Czerwiec 1993, strony 22–24
- [2] Urszula Foryś, *Matematyka w biologii*, Wydawnictwa Naukowo-Techniczne, Warszawa 2005
- [3] J.D. Murray, *Wprowadzenie do biomatematyki*, Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa 2006
- [4] Andrzej Palczewski, *Równania różniczkowe zwyczajne*, Wydawnictwa Naukowo-Techniczne, Warszawa 2004
- [5] W.I. Arnold, *Równania różniczkowe zwyczajne*, Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa 1975
- [6] Piotr Poczopko, *Ciepło a życie. Zarys termofizjologii zwierząt*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa 1990
- [7] Joel Achenbach, *Zaginione giganty*, National Geographic Polska, październik 2010, strony 58–77
Artykuł ten jest dostępny także on-line, pod adresem:
<http://www.national-geographic.pl/artykuly/pokaz/zaginione-giganty/>
- [8] Opis lwa workowatego na stronie internetowej Australijskiego Muzeum Narodowego:
<http://www.australianmuseum.net.au/Thylacoleo-carnifex>
- [9] Opis diabła tasmańskiego na stronie internetowej Australijskiego Muzeum Narodowego:
<http://www.australianmuseum.net.au/Tasmanian-Devil>
- [10] Biografia Vito Volterry:
http://www.lafrusta.net/pro_volterra.html
- [11] Biografia Alfreda J. Lotki:
<http://www.jehps.net/juin2008/Veron.pdf>
- [12] Strona internetowa *Kompanii Zatoki Hudsona*:
<http://www.hbcheritage.ca/hbcheritage/history/overview.asp>