

Dynamika populací s oddělenými generacemi

Tento text chce představit nejjednodušší diskrétní deterministické dynamické modely populací. *Deterministické* — nebudeme uvažovat náhodné vlivy na populace působící nebo náhodné projevy populací, *dynamické* — zaměříme se na vývoj populace v čase, *diskrétní* — čas nebudeme považovat za plynoucí spojitě ale v krocích, *modely* — přestože je podle Galileova výroku matematika jazykem, kterým Bůh napsal knihu přírody, v oblasti živé přírody (zatím?) neumíme odhalit matematicky formulované zákony, ale pouze jejich projevy pomocí matematiky popisujeme.

1 Malthusův model růstu populace

Označme:

- x_k ... velikost populace v k -tém časovém období,
- d ... úmrtnost, tj. podíl uhynulých jedinců mezi všemi jedinci populace,
- b ... porodnost, tj. podíl nově narozených jedinců mezi všemi jedinci populace.

Velikost populace může být vyjádřena počtem jedinců, populační hustotou, tj. počtem jedinců vztaheným na jednotku plochy, celkovou biomasou a podobně. Označení porodnosti symbolem b je motivováno anglickým termínem „birth rate“, úmrtnosti symbolem d termínem „death rate“. Oba koeficienty d, b jsou nezáporné a koeficient d je navíc menší než 1 (nemůže uhynout více jedinců než kolik jich v populaci je). Velikost populace v následujícím, tj. $k + 1$ -ním období můžeme spočítat následujícím způsobem:

$$\begin{aligned}x_{k+1} &= x_k + \text{množství nově narozených} - \text{množství uhynulých} = \\&= x_k + bx_k - dx_k = (1 + b - d)x_k.\end{aligned}$$

Při označení $r = 1 + b - d$ dostaneme rovnici

$$x_{k+1} = rx_k. \quad (1)$$

To je rekurentní vztah, který definuje geometrickou posloupnost s kvocientem r . Platí tedy

$$x_k = x_0 r^k,$$

kde x_0 je počáteční velikost populace. Kvocient r se nazývá *růstový koeficient*. Protože $d < 1$, platí

$$r = 1 + b - d > 1 + b - 1 = b \geq 0,$$

takže růstový koeficient je kladný. Víme, že za této podmínky geometrická posloupnost neomezeně roste pokud $r > 1$, je stacionární pokud $r = 1$ a klesá k nule pokud $0 < r < 1$. Dostáváme tedy závěr:

- $b > d$, pak velikost populace roste,
- pokud $b = d$, pak se velikost populace v čase nemění,
- $b < d$, pak populace vymírá.

Geometrický růst populace byl u reálných populací (bakterie na Petriho misce, obyvatelstvo USA v 18. století, ...) skutečně pozorován. Malthusův model (1) tedy realisticky popisuje vývoj populací, přinejmenším těch malých. Žádný skutečný růst ale nemůže být neomezený. To znamená, že v případě velkých populací není model (1) adekvátní. Je potřeba vytvořit model, který zachovává „dobré vlastnosti“ Malthusova modelu (popis růstu nebo vymírání malých populací) a nemá jeho „vlastnosti špatné“ (možný neomezený růst).

2 Modely růstu populace v omezeném prostředí (logistické modely)

Rovnici (1) můžeme přepsat na tvar

$$\frac{x_{k+1}}{x_k} = r.$$

Tím dostáváme nové vyjádření růstového koeficientu — je to poměr velikostí populace ve dvou po sobě následujících obdobích nebo také relativní přírůstek (úbytek) populace za jedno období.

Každá populace se vyvíjí v nějakém prostředí a zpětně toto prostředí ovlivňuje. Růstový koeficient by tedy měl záviset na prostředí, které zase závisí na velikosti populace. Stručně řečeno, růstový koeficient je funkcí velikosti populace,

$$\frac{x_{k+1}}{x_k} = f(x_k).$$

V případě Malthusova modelu se jedná o konstantní funkci.

V realističtějších modelech by tato funkce, kterou opět nazveme *růstový koeficient*, měla být klesající — čím větší je populace, tím více znečišťuje prostředí produkty svého metabolismu a tím se zvětšuje úmrtnost; navíc, čím je populace větší, tím více spotřebuje zdrojů z prostředí, musí více energie vynakládat na shánění potravy a méně jí zbude na rozmnožování, tedy porodnost klesá. Tento jev — pokles růstového koeficientu se zvětšováním populace — se nazývá *vnitrodruhová konkurence*.

Růstový koeficient by také měl být pro malé populace větší než 1. V čistém prostředí nepoškozeném vlastní přítomností a se zdroji nevyčerpávanými musí být populace schopna se rozmnožovat. Pro velké populace by naopak měl být menší než 1. V prostředí zdevastovaném vlastní přítomností populace vymírá. Z těchto jednoduchých úvah (spolu s „technickým předpokladem“, že funkce f je spojitá) již plyne, že existuje nějaká „optimální“ velikost populace, pro niž je růstový koeficient roven 1. V takovém případě se velikost populace v čase nemění, je v dynamické rovnováze s prostředím. Velikost populace, která je dynamicky stálá, se nazývá (*nosná*) *kapacita* nebo *úživnost prostředí*, označuje se K . Skutečnost, že malé populace se vyvíjejí podle Malthusova modelu (1) vyjádříme tak, že $f(0) = r$. V tomto případě se parametr r nazývá *vnitřní koeficient růstu*. Vyjadřuje maximální fyziologicky možný relativní přírůstek velikosti populace za jedno období.

Požadavky kladené na funkci f stručně zapíšeme: spojitá funkce $f : [0, \infty) \rightarrow \mathbb{R}$ je klesající a platí $f(0) = r > 1$, $f(K) = 1$ pro nějaké $K > 0$. Nejjednodušší funkcí, která tyto předpoklady splňuje, je funkce lineární,

$$f(x_k) = r - \frac{r-1}{K}x_k.$$

Při této volbě růstového koeficientu dostaneme model vývoje populace ve tvaru

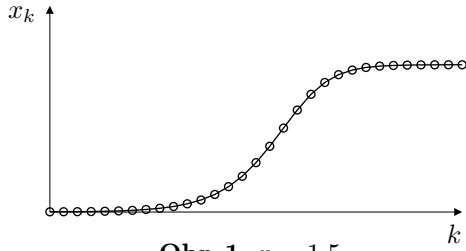
$$x_{k+1} = x_k \left(r - \frac{r-1}{K}x_k \right). \quad (2)$$

Pokud počáteční velikost x_0 populace je menší než kapacita prostředí K , může se velikost populace vyvíjet různými způsoby. Vývoj konkrétní populace závisí na velikosti vnitřního koeficientu růstu:

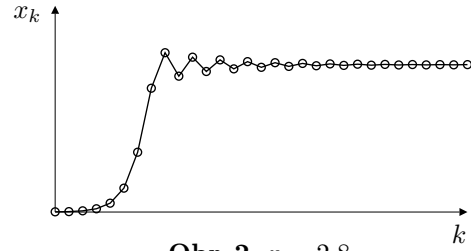
- $1 < r < 2$... velikost populace monotonně roste k hodnotě K ,
- $2 < r < 3$... velikost populace se k hodnotě K přibližuje s tlumenými oscilacemi,
- $3 < r < 3.828427$... velikost populace kolísá kolem hodnoty K pravidelně
- $r > 3.828427$... velikost populace může kolísat kolem hodnoty K nepravidelně, chaoticky.

Příklady jsou uvedeny na následujících obrázcích 1 až 4.

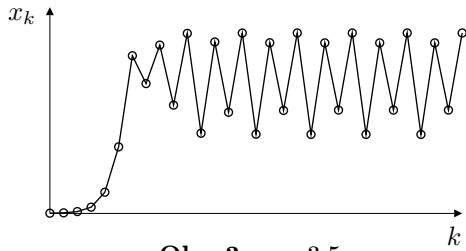
Všechny tyto teoreticky možné způsoby chování populace se v přírodě skutečně vyskytují. Organismy s malým koeficientem růstu (například velcí savci) bývají nazýváni K -stratégové. Vyznačují se tím, že plně využívají kapacitu prostředí, ale špatně se vyrovnávají s jeho změnami. Organismy s velkým vnitřním koeficientem růstu (například drobní hlodavci) se nazývají r -stratégové. Ti sice nevyužívají bezrezervní kapacitu prostředí, ale velkou reprodukční aktivitou se brání vyhynutí při jeho změnách.



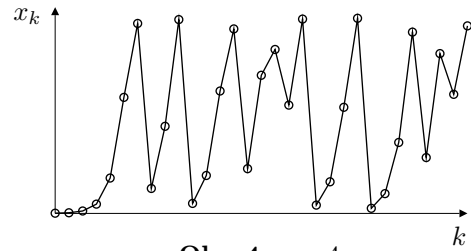
Obr. 1. $r = 1.5$



Obr. 2. $r = 2.8$



Obr. 3. $r = 3.5$



Obr. 4. $r = 4$

Model (2) je tedy realističtější než model Malthusův (1). Jeden závažný nežádoucí rys ale má. Pokud je počáteční velikost populace příliš velká, konkrétně větší než $Kr/(r-1)$, bude její velikost v následujícím období podle modelu záporná. To samozřejmě není fyzicky možné. Tento jev je způsoben tím, že funkce f je pro velké hodnoty nezávisle proměnné záporná.

Model tedy dále přiblížíme realitě přidáním dalšího požadavku na funkci f : funkce má být na celém svém definičním oboru kladná, $f(x) > 0$ pro $x \geq 0$. Funkcí, která splňuje všechny uvedené požadavky je například lomená funkce (nepřímá úměrnost)

$$f(x_k) = \frac{rK}{K + (r-1)x_k}.$$

S jejím použitím dostaneme model

$$x_{k+1} = x_k \frac{rK}{K + (r-1)x_k}. \quad (3)$$

Pokud je počáteční velikost x_0 populace menší než kapacita prostředí K , populace monotonně naroste do velikosti K ; pokud je x_0 větší než K , populace monotonně na velikost K klesne. Model (3) se tedy hodí pouze pro popis vývoje populací K -stratégů. Odstranili jsme nedostatek modelu (2) (možnost záporné velikosti populace), ale ztratili jsme jeho přednost (flexibilitu pro modelování různých typů populací).

Jiná funkce splňující všechny požadavky kladené na růstový koeficient je funkce exponenciální

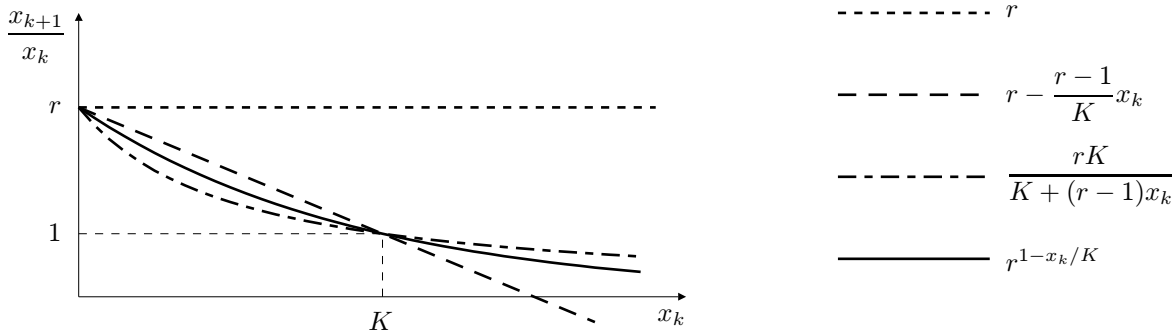
$$f(x_k) = r^{1-x_k/K},$$

s jejímž použitím dostaneme model

$$x_{k+1} = x_k r^{1-x_k/K}. \quad (4)$$

Podle tohoto modelu se populace může chovat všemi způsoby uvedenými u modelu (2) a nemůže dojít k záporným velikostem populace. Cenou za toto přiblížení modelu k realitě je větší výpočetní náročnost.

Všechny uvažované závislosti růstového koeficientu na velikosti populace jsou znázorněny na obr. 5.



Obr. 5. Závislosti růstového koeficientu na velikosti populace

3 Modely vývoje interagujících populací (Lotkovy-Volterrovy modely)

Model (4) lze vzít za základ při dalším modelování populací. Nejdříve ho přepíšeme na tvar

$$x_{k+1} = x_k \exp \left\{ \left(1 - \frac{x_k}{K} \right) \ln r \right\},$$

nebo při označení $\alpha = \ln r$, $\beta = (\ln r)/K$,

$$x_{k+1} = x_k e^{\alpha - \beta x_k}.$$

Parametr α charakterizuje samotnou populaci (vnitřní koeficient růstu), parametr β charakterizuje vztah populace a prostředí. Současně parametr β vyjadřuje, jak se zmenší růstový koeficient, když se zvětší velikost populace. Z tohoto pozorování lze vyjít při vytváření modelů populací, které se vzájemně ovlivňují. Označíme y_k velikost druhé populace v k -tém časovém období a vývoj velikostí dvou populací můžeme modelovat následujícími rovnicemi:

$$x_{k+1} = x_k e^{\alpha_1 - \beta_1 x_k - \gamma_1 y_k}, \quad (5)$$

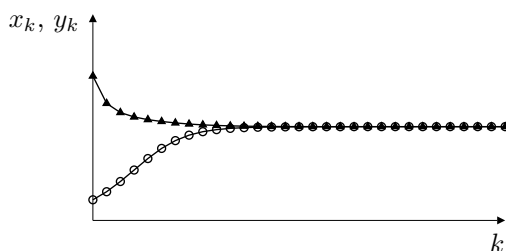
$$y_{k+1} = y_k e^{\alpha_2 - \beta_2 y_k - \gamma_2 x_k}. \quad (6)$$

Parametry α_1 , α_2 lze nazvat *vnitřní parametry růstu*, parametry β_1 , β_2 lze nazvat *parametry vnitrodruhové konkurence* a parametry γ_1 , γ_2 lze nazvat *parametry mezidruhové interakce*. Podle jejich znaménka klasifikujeme typ interakce (při postupu „od modelu k realitě“) nebo znaménka parametrů γ_1 , γ_2 volíme podle typu interakce (při postupu „od reality k modelu“):

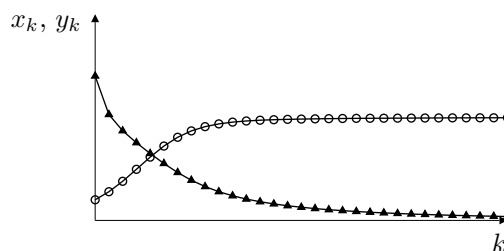
- $\gamma_1 > 0$, $\gamma_2 > 0$ — druhá populace omezuje růst první a první populace omezuje růst druhé. Tento vztah populací se nazývá *konkurence* nebo *kompetice*.
- $\gamma_1 < 0$, $\gamma_2 < 0$ — druhá populace stimuluje růst první a první populace stimuluje růst druhé. Tento vztah se nazývá *mutualismus* nebo *symbióza*.
- $\gamma_1 > 0$, $\gamma_2 < 0$ — druhá populace omezuje růst první a první populace stimuluje růst druhé. Tento vztah se nazývá *predace* nebo *parazitismus*; první populace je kořistí, hostitelem, rostlinou a podobně, druhá je dravcem, parazitem, býložravcem a podobně.
- $\gamma_1 = 0$, $\gamma_2 > 0$ — druhá populace neovlivňuje první, ale je jí omezována, tzv. *amenzalizmus*.
- $\gamma_1 = 0$, $\gamma_2 < 0$ — druhá populace neovlivňuje první a má z ní užitek, tzv. *komenzalizmus*.
- $\gamma_1 = 0$, $\gamma_2 = 0$ — populace se vzájemně neovlivňují. Tento vztah se nazývá *neutralismus*.

Parametry α_1 , α_2 nemusí být kladné, izolovaná populace bez přítomnosti druhé nemusí přežívat. To je případ vztahu dravec-kořist — populace dravce bez kořisti vymírá, koeficient α_2 je záporný; může to být i případ mutualismu nebo komenzalizmu — bez přítomnosti mutualisty nebo komenzála nemusí být populace schopna přežít (pak mluvíme o *obligatorním mutualismu*). Podobně ani parametry β_1 , β_2 nemusí být kladné, populace nemusí vnitrodruhovou konkurenci projevovat, nebo dokonce může prokazovat vnitrodruhovou kooperaci.

Dvě konkurující si populace mohou dlouhodobě koexistovat, jejich velikosti se ustálí na nějaké hodnotě, která je pro každou z populací menší než nosná kapacita prostředí pro samotnou populaci bez přítomnosti druhé (příklad takového společenstva je na obr. 6, parametry: $\alpha_1 = \alpha_2 = 0.5$, $\beta_1 = \beta_2 = 1$, $\gamma_1 = \gamma_2 = 0.1$), nebo kolem takových hodnot oscilují. Jiná možnost vývoje konkurujících si populací je vymření jedné populace a ustálení velikosti druhé populace na hodnotě kapacity prostředí (příklad je na obr. 7, parametry: $\alpha_1 = \alpha_2 = 0.5$, $\beta_1 = \beta_2 = 1$, $\gamma_1 = 0.1$, $\gamma_2 = 1.1$) nebo oscilace kolem ní. V takovém případě mluvíme o *kompetičním vyloučení*. Přitom buď jedna populace vždy vyloučí druhou bez ohledu na počáteční velikosti populací (jedna populace je *dominantní*), nebo o tom, která z populací přežije, rozhodují počáteční velikosti populací.



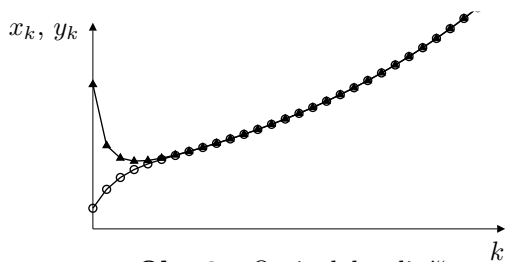
Obr. 6. Koexistence



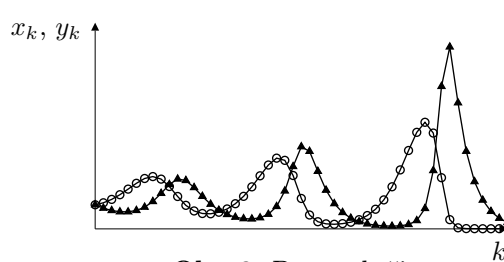
Obr. 7. Kompetiční vyloučení

Mutualistické populace mohou koexistovat a jejich velikosti se buď ustálí na hodnotách, které jsou větší než kapacita prostředí pro každou z nich, nebo kolem takových hodnot oscilují. Je-li však mutualismus příliš silný a užitek jedné populace pro druhou je veliký, může dojít k tomu, že velikosti obou populací budou neomezeně exponenciálně růst (to by v přírodě znamenalo zhroutení prostředí, v němž populace žijí); v takovém případě mluvíme o „orgiích vzájemné dobročinnosti“ (orgy of mutual benefaction; příklad je na obr. 8, parametry $\alpha_1 = \alpha_2 = 0.05$, $\beta_1 = \beta_2 = 1$, $\gamma_1 = \gamma_2 = -1$).

Populace ve vztahu predace koexistují. Typickým chováním společenstva dravec-kořist je kolísání velikostí populací kolem nějaké hodnoty, přičemž maximum velikosti kořisti předchází velikost populace dravce. Příklad je na obr. 9, kolečky je znázorněna populace kořisti, trojúhelníčky populace dravce; použité parametry byly $\alpha_1 = 0.5$, $\alpha_2 = -0.5$, $\beta_1 = 0.1$, $\beta_2 = 0$, $\gamma_1 = 0.5$, $\gamma_2 = -0.5$.



Obr. 8. „Orgie dobrodinií“



Obr. 9. Dravec-kořist