

O pewnym ciekawym zastosowaniu modelu drapieżnik–ofiara

Urszula FORYŚ*, Paweł MATEJEK*

W artykule tym podejmiemy próbę wyjaśnienia nietypowej dysproporcji gatunkowej na kontynencie australijskim. Chodzi o niespotykany nigdzie indziej brak stałocieplnych drapieżników, przy jednoczesnym rozkwicie zimmokrwistych mięsożerców. Zwrócił na to uwagę w swoim artykule *The case of missing meat eaters* (opublikowanym w *Natural History* w 1993 roku) Tim Flannery, mammolog i paleontolog, specjalizujący się w australijskim ekosystemie.

Powodów zaistniałego stanu rzeczy doszukiwał się w plejstocenie, gdy człowiek jeszcze nie dotarł na kontynent, a Australia wraz z przyległymi wyspami tworzyła tzw. Meganezję. W tym czasie na wszystkich kontynentach żyło wiele wymarłych dziś gatunków, należących do tzw. megafauny, czyli populacji zwierząt, których masa często przekraczała tonę, jak np. mamut włochaty, który osiągał masę 4–6 ton, czy *Indrikoterium*, nieparzystokopytny ssak roślinożerny, blisko spokrewniony z nosorożcowatymi, o masie do 15 ton. Pod koniec plejstocenu wielkie wymieranie dotknęło zwierzęta z całego globu, ale wszędzie – poza Australią – przetrwało wiele gatunków ssaków, w tym drapieżnych, osiągających dużą masę, w szczególności różne gatunki kotowatych (puma, ryś, tygrys, lampart, lew, jaguar i gepard).

Jako jedną z możliwych przyczyn wymarcia australijskiej megafauny, wskazywaną przez wielu biologów, Flannery przytoczył niewielkie rozmiary Meganezji, co miało skutkować zbyt małą przestrzenią życiową. Jednakże np. Madagaskar wykazuje porównywalne zróżnicowanie gatunkowe, choć jego obszar jest ponad dwadzieścia razy mniejszy.

Kolejną często przytaczaną hipotezą jest stwierdzenie, że torbacze miały relatywnie małe mózgi, co uniemożliwiło im wyewoluowanie w skuteczne drapieżniki. Jednak np. z czwartorzędowych południowoamerykańskich drapieżnych torbaczy wyewoluowały drapieżniki przypominające północnoamerykańskie tygrysy szablozębne, zdolne do skutecznego polowania na największe ówczesnie żyjące zwierzęta roślinożerne. Podobnie przodkowie amerykańskiego oposa dali początek wielu przedstawicielom megafauny.

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 kraweźdź 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. Jak pisze Flannery, zmniejszona liczebność potencjalnych ofiar sprawia, że tylko populacje mięsożerców, które mają odpowiednio małe zapotrzebowanie na pożywienie, są w stanie przetrwać. Wobec tego wśród drapieżników faworyzowane są te o mniejszych rozmiarach ciała albo o wolniejszym metabolizmie – w obu przypadkach do przeżycia potrzeba mniejszych ilości pożywienia. Kręgowce zmiennoceplne mają ponad sześć razy mniejsze zapotrzebowanie na energię niż torbacze, a dziesięć razy mniejsze niż łożyskowce. Oznacza to, że największy znany drapieżny torbacz, lew workowaty, potrzebował sześć razy więcej upolowanych ofiar niż konkurujące z nim *Quinkana* (krokodyle ważące ponad 200 kg), *Wonambi* (węże ważące 50 kg) czy *Megalia* (spokrewnione z waranem jaszczurki, dwa razy większe 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.

Gady, takie jak *Quinkana*, *Wonambi* czy *Megalia*, wyginęły w plejstocenie, podobnie jak lew workowaty i wiele innych zwierząt megafauny. Jednak potomkowie gadzi olbrzymów, jak waran z Komodo, nadal żyją, natomiast większość torbaczy wówczas bezpowrotnie zniknęła. Wyginęły wszystkie drapieżniki osiągające więcej niż 5 kg, wyłączając diabła tasmańskiego i wilka workowatego.

Właśnie to zagadnienie, czyli dynamikę populacji drapieżnika przy ograniczonej zasobności ofiar, przeanalizujemy za pomocą modelu Lotki–Volterry z ograniczoną pojemnością środowiska dla ofiar. Analiza ta ma na celu zweryfikowanie przypuszczeń Flannery'ego co do powodów zniknięcia drapieżnych torbaczy.

Model matematyczny

Zastosowany przez nas model matematyczny bazuje na klasycznym modelu Lotki–Volterry, który jest najstarszym znanym modelem opisującym 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, zdawało 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 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 zajęcy, wykonana na podstawie danych z lat 1847–1903, dotyczących skupu skór przez Kompanię Zatoki Hudsona.

Aby sformułować model, musimy przyjąć pewne założenia dotyczące opisywanych populacji i ich środowiska. Niech V oznacza populację ofiar, zaś P populację drapieżników (poniżej te same oznaczenia zostaną użyte do opisanego zagęszczenia populacji ofiar i drapieżników odpowiednio – nie powinno to prowadzić do niejasności).

Vito Volterra (1860–1940)
– 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 Mussolinimu, za co stracił katedrę.

Alfred James Lotka (1880–1949)
– urodzony we Lwowie amerykański matematyk, chemik (chemia fizyczna, biofizyka), ekonomista, statystyk i demograf.

*Wydział Matematyki, Informatyki i Mechaniki, Uniwersytet Warszawski