 Normat **57**:2, 74–77 (2009)

Näringskedjor

L. Gårding

Matematik, Lunds universitet
larsg@maths.lth.se

Den naturliga utvecklingen av djurlivet på jorden har både givit nya arter och skapat strukturer baserade på relationen ätare-föda. En av dessa är näringskedjor av arter som antingen äter eller föder varandra. Dessa kedjor sägs vara stabila om de i längden behåller alla sina led, annars instabila. Det är klart att den naturliga utvecklingen favorerar stabila näringskedjor. För sådana kedjor finns en liten teori (se bibliografin) som använder lineär algebra för att förklara populationscykler och är ämnet för följande anspråkslösa betraktelse.

Stabila näringskedjor

En näringskedja består av populationer av ett antal arter som lever tillsammans och för sin föda beror av varandra. Det klassiska exemplet är populationer av betande djur som är föda åt en eller flera arter rovdjur. En näringskedja är stabil om den fungerar länge utan att förlora en population eller att en eller flera populationer växer okontrollerat. Detta detta hindrar inte att antalet individer i en population kan variera från år till år, ofta också regelbundet. Av detta kan man göra en enkel matematiska modell.

Låt $x = (x_1, ..., x_n)$ betyda årligen observerade individantal hos n populationer av arter som lever tillsammans i en eller flera näringskedjor och låt T vara en avbildning $x \to T(x)$ som beskriver den årliga förändringen av populationernas individantal. Vi antar också att att T är en bijektion av ett begränsat öppet område Ω i R^n som innehåller alla näringskedjans populationers individantal under upprepade årsövergångar.

Vi ska nu se att en reell lineär avbildning T alstrar en stabil kedja *om och endast om alla dess egenvärden ligger på enhetscirkeln.* Ty att kedjan är stabil betyder att för alla hela potenser T^k av T motsvarande områden $T^k\Omega$ tillhör en fix, kompakt del av R^n. Antag nu att T har ett egenvärde och egenvektor så att $T(u + iv) = \lambda e^{i\theta}(u + iv)$ med $\lambda \geq 0$. Vi kan anta att $u \neq 0$ och har då $T^k u = \lambda^n(\cos k\theta u - \sin k\theta v$. Med $w \in \Omega$ ligger också $w + cu$ i Ω då c är litet. Alltså ligger

$$T^k(w + cu) = T^k w + T^k u = T^k w + \lambda^k(\cos k\theta - \sin k\theta)$$

i en kompakt del av R^n. Här är första termen begränsad och alltså är $\lambda = 1$.

Cykler, perioder. Näringskedjans utveckling under den upprepade årliga förändringen sker i ett begränsat område och kan observeras under långa tider. Det som då kan uppträda är cykler där ett svit av p antalsfördelningar, en cykel, ständigt upprepas. I vår modell betyder det att $T^p y = y$ för alla $y = T^k x_0$ med x_0 antalsfördelningen vid observationernas början. Talet p kallas cykelns period. För egenvärdena $e^{i\theta}$ till T betyder det att varje $p\theta$ är en multipel av 2π. Men det är naturligtvis mycket osannolikt att detta inträffar i praktiken och blir mer och mer osannolikt ju fler arter som är inblandade. Detta är också sant om man tillåter perioder som på ett eller annat sätt är approximativa. Men vi ska nu se ett par enkla fall där perioder finns och deras längder kan beräkna teoretiskt.

Tillämpningar

Vårt första exempel är kedjan ätare-föda. Välj enheter så att en enhet ätare i medeltal förbrukar en enhet föda årligen och låt P vara antalet enheter ätare och F antalet enheter föda vid ett års början. Om ätarnas genomsnittliga livslängd är A år dör i genomsnitt per år delen $a = 1/A$ av detta års ätare. I en stabil kedja kan vi också anse att årsantalet är nästan konstant, dvs att a också är ett genomsnittligt årligt födelsetal. Vi förutsätter att ungar blir mogna och kan räknas som vuxna vid årets slut.

Om $F = P$ kommer P att vara oförändrad vid årets slut. Annars leder brist på föda att P minskar och överflöd att P ökar genom extra överlevande avkomma. Detta kan åstadkommas enkelt med följande ierationsschema:

$$P \to P + a(F - P), F \to F - P + Q$$

där Q är ett årlig födotillskott. Schemat kan motiveras på följande sätt. Om $F > P$ finns det $F - P$ extra födoenheter som om de konsumeras av samma antal enheter ätare ger $a(F - P)$ ungar, ett nntal som vi antar har producerats av P ätare genom födoöverskottet. Om $F < P$ fattas föda för $P - F$ enheter ätare viLket ger en brist på motsvarande antal överlevande ungar.

Iterationer av schemat lämnr paret $F = P = Q$ invariant och betyder i allmänhet att paret P, F utför en cirkulär rörelse krin jämvikten Q, Q. Då $a > 4$ upphör kedjan att vara stabil och iterationerna divergerar mot oändligheten. För enheterna $P* = P - Q, F' = F - Q$ betyder schemat en lineär iteration med $Q = 0$ och en rörelse kring origo.

Det lineära schemat ovan innebär att $1 - a, a$ är den första raden i vår matris T och $-1, 1$ är den andra raden. Egenvärdena till T ges av

$$\lambda^2 - (2 - a)\lambda + 1 = 0$$

varav $\lambda = 1 - (a/2) \pm \sqrt{1 - (...)^2}$ så att $\lambda = e^{\pm i\theta}$ med $\cos\theta = 1 - a/2$. Denna formel ger egenvärden med absolutbelopp 1 precis då $a < 4$. Vi kan nu tillämpa den på lämmelcykeln i norr där lämlarna är ätare och deras föda är mossa och gräs. Lämmelns medellivslängd är omkring ett halvt år så att $a = 2$ varav $\cos\theta = 1 - a/2 = 0$ och $\theta = \pi/2$ så att lämmelcykeln är fyra år vilket stämmer med observationer. En andra tillämpning är den tioåriga cykeln för den kanadensiska snöskoharen i interaktion med sin ätare, lo. Medellivslängden för lo har uppskattas

till 2.6 år vilket enligt schemat ovan ger den observerade cykellängden 10.0 år.
Schemat kan utvidgas till tre aktörer, en predator Q som äter en art P som äter födan F. Det antas som tidigare att en enhet Q äter en enhet P som äter en enhet F i medeltal per år. Om Q, P har födotalen b, a så får man följande årsövergång:$Q \to (1-b)Q + bP, P \to P - Q + a(F - (P - Q)) = (1-a)(P-Q) + aF, F \to Q - P + F$ där mellanledet uttrycker att bara $P - Q$ av den andra predatorn äter föda när Q har fått sitt. Övergången ger en matris med raderna

$$(1-b, b, 0)/(a-1, 1-a, a)/(1, -1, 1)$$

skilda åt med snedsträck och ordnade uppifrån. Multiplicerad med en kolumn Q, P, F ger T årsövergången. Dess egenvärden visar sig vara 1 och ett par $e^{\pm i\theta}$ med $\cos\theta = 1 - (b+a)/2$.
Här kan vi anta att P betyder lämmel. För Q finns flera val, arktiska rävar, rovfåglar eller vesslor som jagar lämmel i deras egna gångar. I de första fallen rör det sig om livslängder kring 2 år och alltså ett a kring 1/2 som sänker lämmelperioden till 3.5. Vesslorna med en kortare livslängd på 1 år kortar den ytterligare till 3. I allt detta är lämlarnas precisa medellivslängd, här beräknad till ett halvår, litet osäker. Jag slutar med att låta detta vara ett exempel på mötet mellan en exakt teori och en mångfacetterad verklighet.
Alla tillämpningar nämnda här plus ett par till finns diskuterade i de två arbetena i referenslistan

En lång kedja

Denna sektion har ett exempel på en kedja med två arter predatorer A_1, A_2 och en art A_3 med vegetabilisk föda. Vi antar att alla lever i en stabil situation där den första arten äter den andra, den andra den tredje och den tredje äter av jordens gröda V. Enheterna är valda så att en enhet A_1 äter i genomsnitt en enhet A_2 årligen och analogt för A_2, A_3 och A_3, V. I fortsättningen låter vi F vara antalet årligen uppätna enheter gröda och låter P_1, P_2, P_3, F betyda antal enheter i motsvarande arter, allt under ett löpande år. Vi låter också a_1, a_2, a_3 betyda motsvarande predatorers födelsetal. Med mönster från fallet med två predatorer leder detta till årsövergångar för de tre populationerna givna av en matris T med raderna

$$(1-a_1, a_1, 0, 0)/(a_2-1, 1-a_2, a_2, 0)/(1-a_3, a_3-1, 1-a_3, a_3)/(-1, 1-1, 1)$$

tagna i ordning uppifrån och skilda åt med snedsträck. Koefficienterna i expansionen $\det(T+z) = z^4 + c_1 z^3 + c_2 z^2 + c_3 z + 1$ är matrisens spår av ordningarna 1,2,3,4 och kan uträknas. Resultatet är

$$c_1 = 4 - a_1 - a_2 - a_3, c_2 = 6 - 2(a_1 + a_3) + a_1 a_3, c_3 = c_1, c_4 = 1$$

Symmetrin visar att matrisens egenvärden är symmetriska under konjugation och invers vilket ännu inte betyder att den ger en stabil näringskedja. Två konjugerade egenvärden $re^{\pm i\theta}$ med $r < 1$ innanför enhetscirkeln med inverserna $r^{-1}e^{\pm i\theta}$ utanför är ännu tänkbart men ger inte stabilitet då $r < 1$. Detta fall ger alternativa spår för matrisen T,

$$c_1 = 2(r + 1/r)\cos\theta, c_2 = 2 + r^2 + r^{-2} + 2\cos 2\theta . c_3 = c_1, c_4 = 1$$

som inte kan uppkomma av T utan en koppling mellan födelsedata som beror på r och inte kan ge ett fall där dessa är lokalt fria. Vi går inte vidare med detta mycket speciella fall utan antar att att kedjan har alla sina egenvärden e î $\pm\theta_1, e^{\pm\theta_2}$ på enhetscirkeln. Spåren blir då

$$c_1 = 2\cos\theta_1 + 2\cos\theta_2; c_2 = 2 + 4\cos\theta_1\cos\theta_2; c_3 = c_1, c_4 = 1$$

så att

$$\cos\theta_1 + \cos\theta_2 = c_1/2; \cos\theta_1\cos\theta_2 = (c_2 - 2)/4$$

Våra två cosiner är alltså rötter absolut mindre än 1 till andragradsekvationen $t^2 - c_1 t/2 + (c_2 - 2)/4 = 0$. Detta ger villkor på koefficienterna, nämligen $0 < c_1/2 < 2$ och $-1 < (c_2 - 2)/4 < 1$, vilket för födelsetalen innebär villkoren

$$0 < a_1 + a_2 + a_3 < 4, -1 < 1 - (a_1 + a_3)/2 + a_1 a_3/4 < 1.$$

Alla är uppfyllda för små födelsetal. Om alla är lika med t betyder det att $1/4 < t < 3/4$, dvs att ingen art då kan ha ett högt födelsetal. Ett fall som påminner om situationen för lemmel är då de två första arterna i vår modell har ett litet födelsetal $a_1 = a_2 = t$ vilket betyder att

$$2t + a_3 < 4, 1 - (t + a_3)/2 + t a_3 < 1$$

där den andra olikheten inte begränsar a_3 och den första säger att ,$a_3 < 4 - 2t$. Det är alltså möjligt för stabilitet att A_3 är betesdjur som får mycket avkomma och sedan förser de två andra arterna med mat. I praktiken kan naturligtvis många andra fall uppträda men man skulle kanske ändå kunna dra ett par allmänna slutsatser i det stabila fallet.

Långa stabila näringskedjor av predatorer kan förekomma då alla deltagande arter (eller grupper av arter) har små födelsetal eller då ett led i kedjan äter vegetabilisk föda och har ett större födelsetal.

Speciella näringscykler har uppmärksammats mycket i den zoologiska litteraturen men en allmän teori för har hittills inte funnits. Vår anspråkslösa början på en sådan teori kan utsträckas till från predatorer och betesdjur till mera allmänna fall och kan kanske belysa de mäktiga näringskedjor som finns i havet och på den afrikanske savannen.

Referenser

[1] Gårding, L. A simple model for the interplay of predators, rodents and food. *J. Theoretical Biology* (2000) vol. 206, 73-80.

[2] Gårding, L. Applications of the eater-food model to predator-prey-food cycles. *Pol. J. Ecology 55.1* (2007) 187-189.