

Janusz Uchmański**Stabilność układów ekologicznych**Instytut Ekologii PAN
Dziekanów Leśny
05-092 Łomianki**Stability of ecological systems**

Motto:

“Individuals die, populations disappear, and species become extinct. This is one view of the world. But another view of the world concentrates not so much on presence or absence as upon the numbers of organisms and the degree of constancy of their numbers”.

C. S. Holling

1. Wstęp

Pojęcie stabilności zajmuje szczególne miejsce w rozważaniach ekologicznych. Większość wysiłków zmierzających do sformułowania praw ekologicznych dotyczyła i w dalszym ciągu dotyczy stabilności układów ekologicznych. Wystarczy tylko przypomnieć klasyczną próbę określenia relacji między stabilnością a złożonością układów ekologicznych. W kręgu tych problemów pozostaje także teoria regulacji liczebności populacji, zasada konkurencyjnego wykluczania i liczne inne zagadnienia.

Sądzę, że wielu bardzo ważnych problemów ekologicznych nigdy nie będzie można oddzielić od rozważań nad stabilnością układów ekologicznych. Dzieje się tak, gdyż w istocie rzeczy odpowiedź na pytanie o stabilność układu jest poszukiwaniem takiego prawa, czy też skromniej mówiąc takiego przepisu, który pozwoli zbudować układ trwały lub też wzmocnić jego trwałość. Staramy się, aby takie stwierdzenia stanowiły trzon naszej wiedzy o układach ekologicznych. Jednakże praw takich, precyzyjnych w ściśle określonych granicach, praw jakie znamy z niektórych innych nauk przyrodniczych, nie udało się w ekologii sformułować wykorzystując pojęcie stabilności. Warto mimo to prześledzić karierę tego pojęcia, usystematyzować wysiłki oraz, jeśli to możliwe, zastanowić się nad przyczynami porażek.

Musimy jednocześnie zdawać sobie sprawę z tego, że w przyrodzie w każdej chwili czasu istnieje prawdopodobnie wiele układów nietrwałych — bardzo często obserwujemy zjawiska, które mogą świadczyć o ich zanikaniu lub rozpadzie. Analiza stabilności układu, rozumiana w szerokim sensie, pozwala także badać i te zjawiska, wszystkie bowiem one dotyczą dynamiki układu. Z naszego ludzkiego punktu widzenia bardziej jesteśmy jednak zainteresowani określeniem warunków trwałości niż rozpadu układu.

Na temat stabilności i pojęć pozostających z nią w relacji, jak zrównowa-

żenie, homeostaza, odporność itp., powiedziano i napisano bardzo wiele. Większość jednak tych stwierdzeń tonie w mrokach niejednoznaczności i braku precyzji. W słownych rozważaniach ekologów nie są najczęściej w stanie wykazać, że rzeczywiście mówią o stabilności. Natomiast ta praca porusza się w świecie modeli matematycznych układów ekologicznych. Nie jest to jej niedostatkim. Świat ten jest równie dobry jak wszystkie inne sposoby wyobrażania sobie rzeczywistości. Ma nawet jedną przewagę. Tylko bowiem dysponując modelem matematycznym jesteśmy w stanie formułować w miarę ogólne i precyzyjne sądy o badanym obiekcie. Także tylko wtedy możemy precyzyjnie badać zagadnienia przyrodnicze związane ze stabilnością układów ekologicznych, podawać definicje stabilności i klasyfikować różne rodzaje dynamiki tych układów. Sądzę, że mimo niezbędnych uproszczeń powstających przy matematycznym modelowaniu procesów ekologicznych postępując tak jesteśmy bliżej rzeczywistości niż pozostając w kręgu werbalnych rozważań.

Stabilność układu ekologicznego jest związana z jego zmianami w czasie. Te ostatnie opisywać można w różny sposób. W ekologii najczęściej robi się to przedstawiając zmiany w czasie liczebności gatunków tworzących układ. Opis taki jest naturalny i celowy, gdy wyjaśnić chcemy eliminację i wymieranie gatunków, masowe pojawy lub cykliczność zmian liczebności i wiele innych kluczowych zagadnień ekologii. Umiejętność dostrzegania osobników i ich liczenia jest tym, co najłatwiej dostępne przy badaniu układu ekologicznego. Na pewno jednak nie jest tak, że liczebność lub zagęszczenie stanowią znaną z fizyki tak zwaną zmienną stanu, to znaczy wielkość, która w sposób pełny opisuje rozważany układ. Skomplikowana jest relacja pomiędzy opisem przy użyciu liczebności a spojrzeniem na układ ekologiczny z punktu widzenia genetyki lub na przykład przepływu energii.

Taki zakres poruszanych problemów oraz taki sposób opisu uświęcone są w ekologii długoletnią tradycją. Zagadnienia, o których mowa wyżej, w bardzo szerokim zakresie podejmowała klasyczna ekologia matematyczna operująca modelami typu „volterrowskiego”. Szereg założeń klasycznych modeli nie wzbudził jednak aprobaty wśród biologów. Wiele wskazuje, że stoimy teraz na progu nowego w ekologii matematycznej. Myślę, że także nowym podejściom nie uda się uciec od zagadnień związanych z dynamiką układów ekologicznych i ich stabilnością, gdyż oddziaływania między gatunkami i ich rezultaty w postaci zmian liczebności są zjawiskami obiektywnymi, które interesują nas chociażby z punktu widzenia praktyki. Tym więcej pożytku może przynieść uświadomienie sobie wszystkich założeń i ograniczeń a także możliwości modeli klasycznych. Praca ta przede wszystkim jest rezultatem przygód autora właśnie w dziedzinie klasycznej ekologii matematycznej. Dlatego nasze zainteresowanie będzie się ogniskować na stabilności matematycznych modeli układów ekologicznych opisujących dynamikę liczebności tworzących je gatunków.

2. Definicje

Aby dyskusję uczynić jak najogólniejszą, celowo zdecydowałem się na używanie terminu układ ekologiczny. Będzie on stosowany w tej pracy w tak samo szerokim znaczeniu, jak gdzie indziej używane pojęcie układ fizyczny. Oznaczać więc będzie zarówno pojedynczą populację jak i cały ekosystem. Unikniemy w ten sposób niejednoznaczności, które pojawiają się, gdy próbujemy zdefiniować te szczegółowe pojęcia.

Niech układ ekologiczny opisywany będzie w chwili t wartościami n zmiennych $N_1(t), N_2(t), \dots, N_n(t)$. Mogą to być liczebności lub zagęszczenia tworzących go gatunków. Jeśli bez zbytnich uproszczeń można przyjąć, że wszystkie procesy wpływające na zmiany zmiennych $N_i, i = 1, \dots, n$, działają w czasie w sposób ciągły, to wtedy w klasycznym podejściu zmiany w czasie układu ekologicznego mogą być opisane następującym układem równań różniczkowych

$$\frac{dN_1}{dt} = f_1(N_1, \dots, N_n)$$

$$\vdots$$

$$\frac{dN_n}{dt} = f_n(N_1, \dots, N_n) \quad (2.1)$$

gdzie w postaciach funkcji $f_i(N_1, \dots, N_n), i = 1, \dots, n$, zawarta jest cała „biologia” opisywanych procesów. Prawe strony równań (2.1) zależą oczywiście od szeregu parametrów.

W przypadku dwóch gatunków układ (2.1) może przyjąć postać jednej z wersji klasycznego układu drapieżnik-ofiara Lotki-Volterry

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - \varepsilon_1 N_1^2 - \gamma_1 N_1 N_2$$

$$\frac{dN_2}{dt} = -r_2 N_2 + \gamma_2 N_1 N_2 \quad (2.2)$$

gdzie N_1 — liczebność ofiar, N_2 — liczebność drapieżników, $r_1, r_2, \varepsilon_1, \gamma_1, \gamma_2$ — parametry modelu.

Także klasyczny model pojedynczej populacji można uzyskać z układu równań (2.1). W ogólnej postaci przedstawia się on następująco

$$\frac{dN}{dt} = f(N) \quad (2.3)$$

W szczególności może to być na przykład równanie logistyczne Verhulsta-Pearla

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) N \quad (2.4)$$

gdzie r i K są stałymi.

W bardzo wielu sytuacjach właściwszym opisem układu ekologicznego jest przedstawienie jego zmian w dyskretnych krokach czasowych. Odpowiednik układu (2.1) będzie teraz układem równań różnicowych wiążących ze sobą wartości zmiennych w kolejnych krokach czasowych t i $t+1$

$$\begin{aligned} N_1(t+1) &= f_1(N_1(t), \dots, N_n(t)) \\ &\vdots \\ N_n(t+1) &= f_n(N_1(t), \dots, N_n(t)) \end{aligned} \quad (2.5)$$

$$N_n(t+1) = f_n(N_1(t), \dots, N_n(t))$$

I znów, jak poprzednio w przypadku układu równań różniczkowych, ogólną postać (2.5) można sprowadzić do różnicowej wersji wszystkich znanych modeli układów ekologicznych. Na przykład logistyczne równanie wzrostu pojedynczej populacji przyjmuje teraz formę

$$N(t+1) = N(t) + rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) \quad (2.6)$$

Przedstawione tu ogólne postacie klasycznych modeli układów ekologicznych nie obejmują oczywiście wszystkich przypadków. Poza takim schematem pozostają bowiem na przykład modele uwzględniające opóźnienia czasowe w trakcie rozwoju układu lub modele stochastyczne. Jednak te, które są najważniejsze można do takich form sprowadzić. Interpretacje szczegółowych modeli, wyjaśnienie znaczenia parametrów w równaniach (2.2), (2.3), (2.4) i (2.5) można znaleźć w jakimkolwiek podręczniku ekologii teoretycznej.

Wróćmy do modelu układu ekologicznego danego równaniami różniczkowymi (2.1). Prawe strony tych równań informują nas o przyrostach wartości zmiennych w zależności od aktualnego stanu układu. Znamy przyrosty zmiennych, a chcielibyśmy widzieć, jak wygląda przebieg tych zmiennych z upływem czasu, inaczej mówiąc interesują nas funkcje $N_1 = N_1(t), \dots, N_n = N_n(t)$. Rozwiązanie takiego układu równań różniczkowych, czyli znalezienie powyższych funkcji, jest na ogół trudne. Zauważmy jednak, że przyrównując prawe strony równań układu (2.1) do zera i rozwiązując tak powstały układ równań

$$\begin{aligned} f_1(N_1, \dots, N_n) &= 0 \\ &\vdots \\ f_n(N_1, \dots, N_n) &= 0 \end{aligned} \quad (2.7)$$

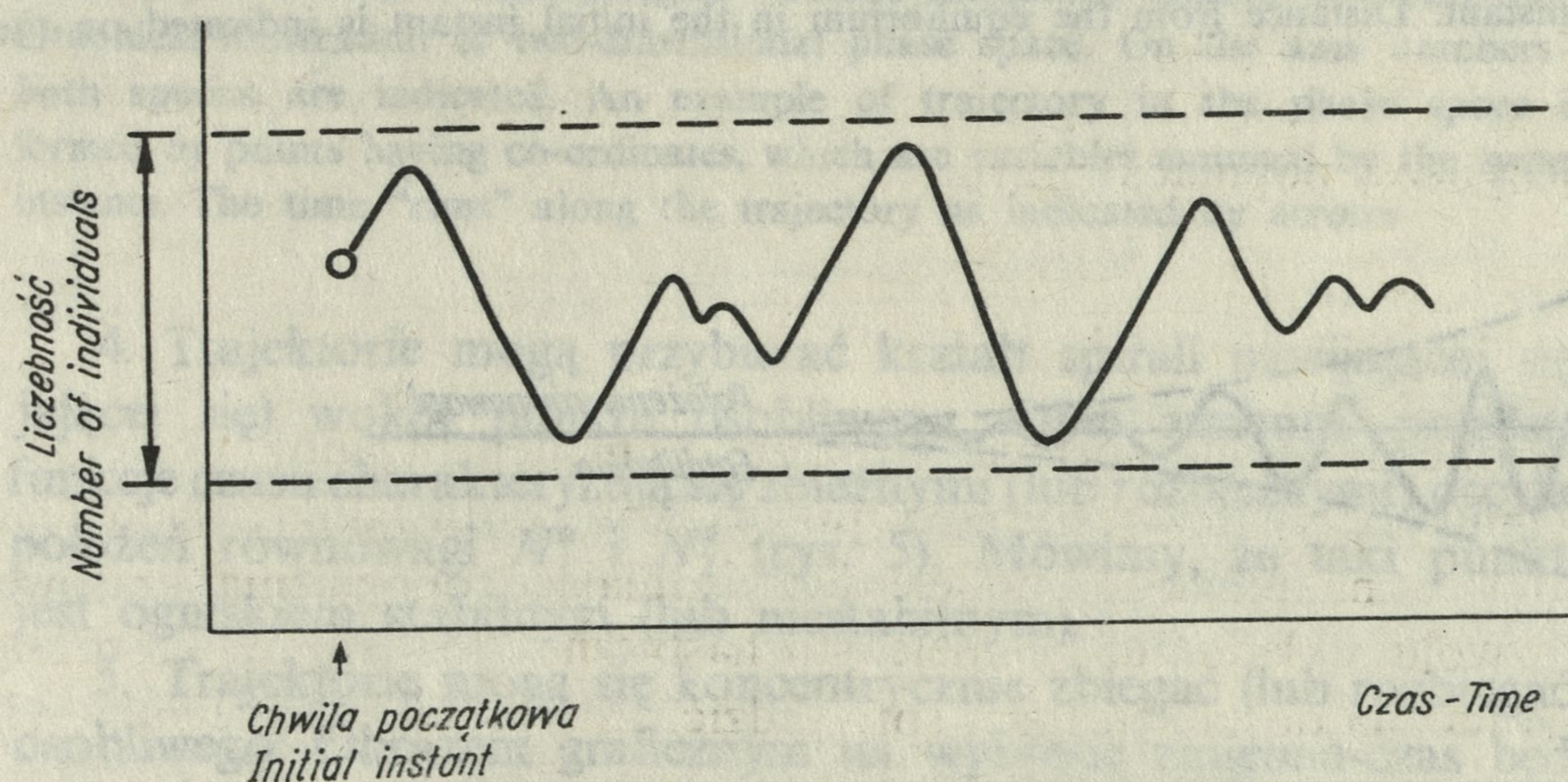
$$f_n(N_1, \dots, N_n) = 0$$

uzyskujemy punkt lub punkty z przestrzeni n -wymiarowej, w których zmienne

$N_i, i = 1, \dots, n$, nie przyrastają. Punkt taki nazywamy punktem osobliwym układu. Oznaczamy go przez N_1^*, \dots, N_n^* .

Wiele ciekawych zjawisk w dynamice układu, które mogą nas interesować w związku z jego stabilnością, odbywa się w okolicach tego punktu (o odstępstwach będzie mowa później). Z upływem czasu wartości zmiennych mogą się oddalać lub zbliżać do punktu osobliwego. Najogólniej rzecz biorąc punkt osobliwy nazywamy stabilnym, jeżeli zmienne układu, które na początku znajdowały się w punkcie osobliwym, a następnie zostały przesunięte poza ten punkt, w dalszym ciągu nie oddalają się od niego. Przyjmuje się różne definicje stabilności w zależności od odległości, na którą dozwolone jest odejście od punktu osobliwego. Przytoczmy niektóre.

1. Jeśli wartości zmiennych, mimo że ciągle ulegają zmianom, cały czas pozostają wewnątrz pewnych określonych granic, to mówimy o stabilności w sensie Laplace'a lub Lagrange'a (rys. 1).



Rys. 1. Ilustracja stabilności w sensie Laplace'a i Lagrange'a. Wartości zmiennej nigdy nie przekraczają wyznaczonych granic. Zakres jej zmian zaznaczono na osi pionowej

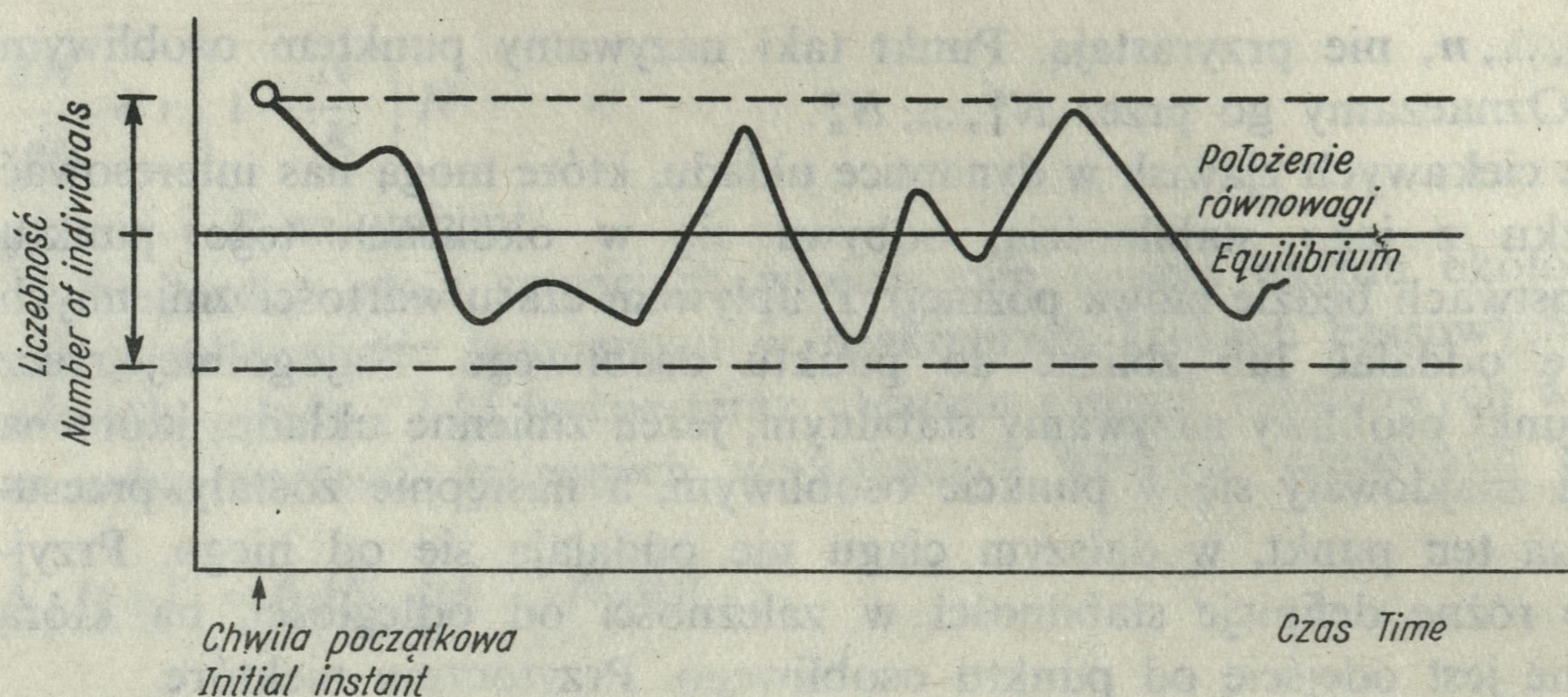
Stability as understood by Laplace and Lagrange

Values of variables never exceed their limits. Changes indicated on the vertical axis

2. O stabilności w sensie Lapunowa mówimy wtedy, gdy z tego, iż w chwili początkowej zmienne mają wartości z pobliża punktu osobliwego wynika, że w następnych chwilach również przebywać będą w jego bliskości, np. nie znajdą się dalej od punktu osobliwego niż na początku (rys. 2).

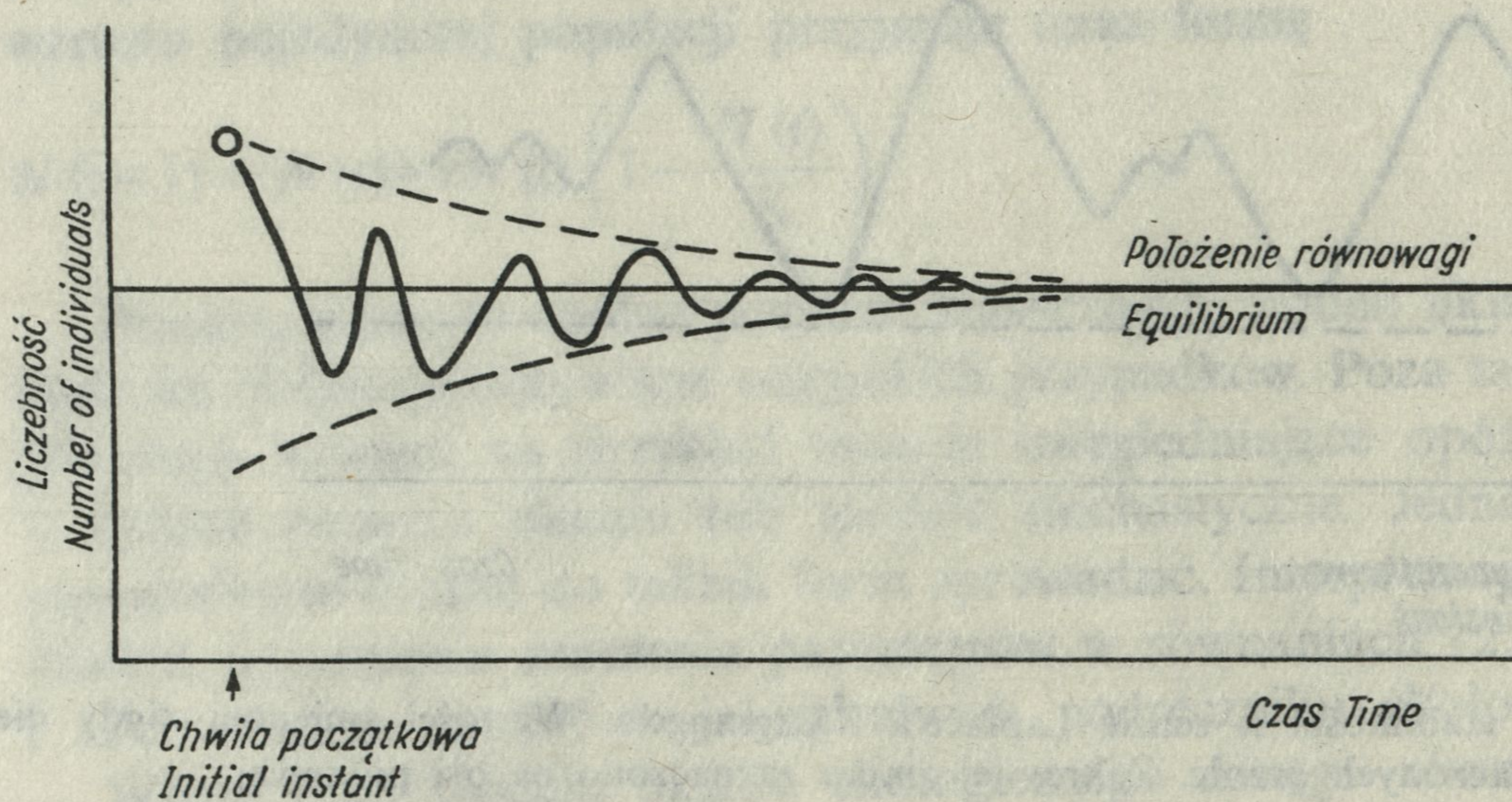
3. Jeśli natomiast z upływem czasu wartości zmiennych zbliżają się coraz bardziej do punktu osobliwego, to mówimy, że punkt ten jest asymptotycznie stabilny w sensie Lapunowa (rys. 3).

Z biologicznego punktu widzenia z uwagi na mnogość działających czynników, często w sposób losowy, większe zastosowanie wydają się mieć dwie pierwsze definicje, zostawiające układom ekologicznym szerszą swobodę. W praktyce jednak, głównie z uwagi na dostępny aparat matematyczny, najczęściej spotykamy się z trzecią definicją.



Rys. 2. Ilustracja stabilności w sensie Lapunowa. Wartości zmiennej nigdy nie znajdują się dalej od położenia równowagi niż w chwili początkowej. Odległość od położenia równowagi w chwili początkowej zaznaczono na osi pionowej

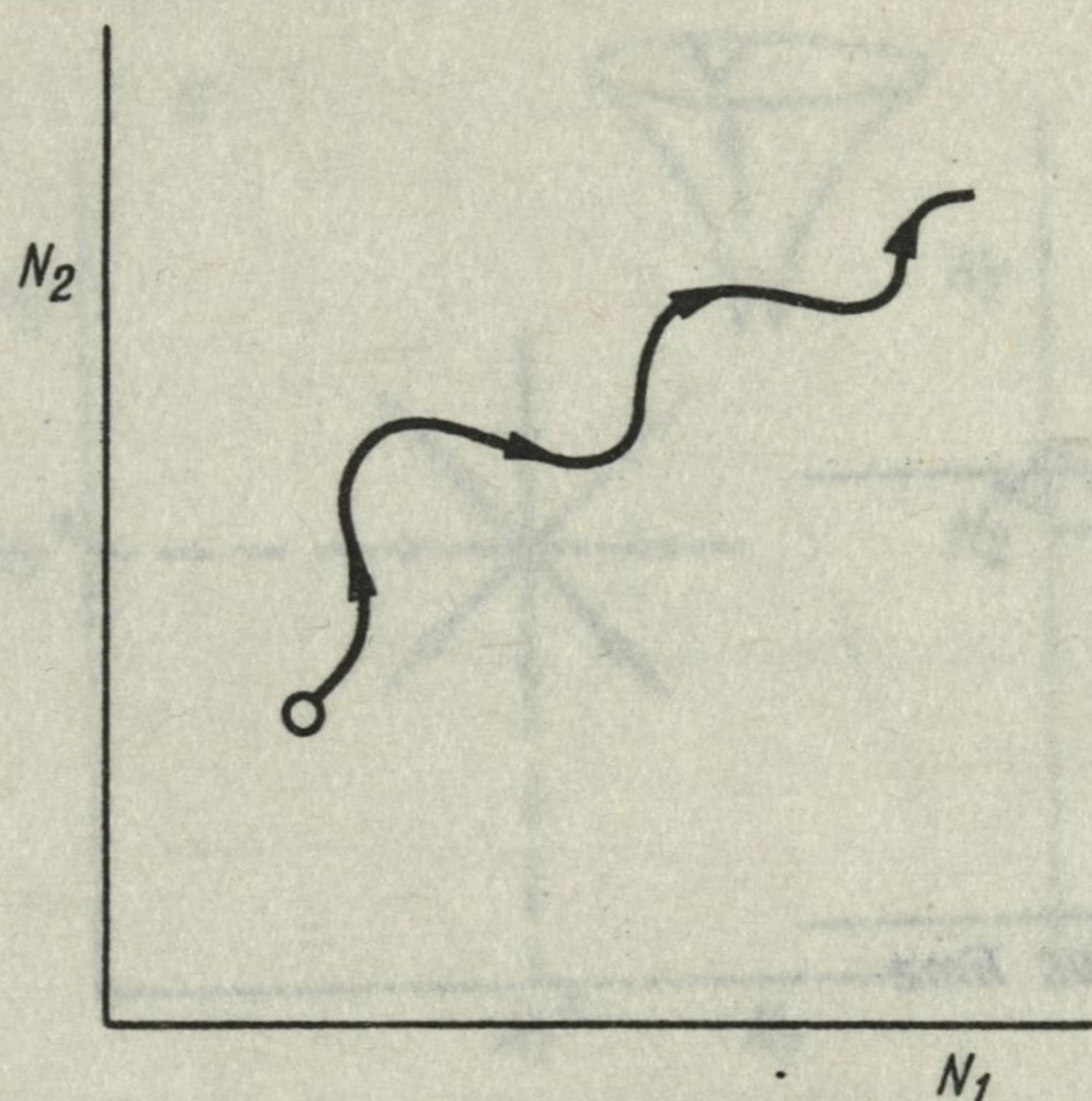
Stability as understood by Lapunov. Variables are never further from the equilibrium than in the initial instant. Distance from the equilibrium in the initial instant is indicated on the vertical axis



Rys. 3. Ilustracja asymptotycznej stabilności w sensie Lapunowa. W miarę upływu czasu zmienna przyjmuje wartości coraz bardziej zbliżone do położenia równowagi

Asymptotic stability as understood by Lapunov. In the course of time the variable assumes values closer to that of the equilibrium than in the initial time instant

W wielu sytuacjach zachowanie się układu w pobliżu punktu osobliwego można szczegółowo sklasyfikować. Szczególnie łatwo zrobić to w przypadku dwuwymiarowym, gdy tylko dwie zmienne N_1 i N_2 opisują układ. Przedstawmy zmiany w czasie układu na płaszczyźnie (N_1, N_2) zwanej przestrzenią fazową. Rozwiązania układu (2.1) będą reprezentowane wtedy przez krzywą (tak zwaną trajektorię), na którą składają się punkty o współrzędnych $N_1(t)$ i $N_2(t)$ odpowiadających wartościom zmiennych w kolejnych chwilach czasu (rys. 4). Lokalnie, w okolicach punktu osobliwego w przestrzeni fazowej, układ może się zachowywać zgodnie z jednym z poniższych sposobów:



Rys. 4. Graficzna reprezentacja dwuwymiarowej przestrzeni fazowej. Na osiach odłożono liczebności N_1 i N_2 obu gatunków. Zaznaczono przykład trajektorii w przestrzeni fazowej. Tworzą ją punkty o współrzędnych, które są wartościami zmiennych przyjmowanymi przez układ w kolejnych chwilach. Czas „biegnie” wzdłuż trajektorii zgodnie ze strzałkami

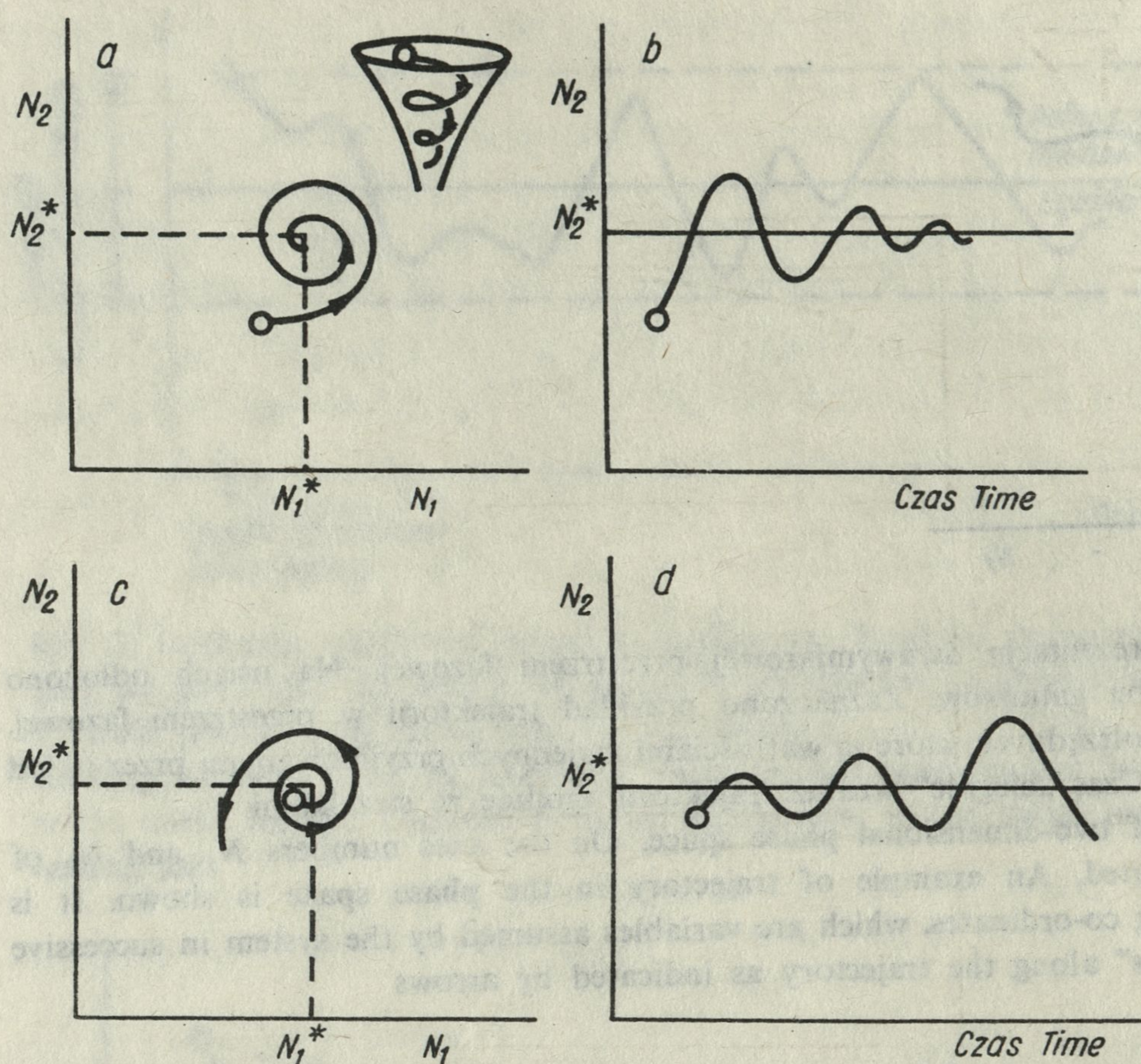
Graphical illustration of two-dimensional phase space. On the axes numbers N_1 and N_2 of both species are indicated. An example of trajectory in the phase space is shown. It is formed by points having co-ordinates, which are variables assumed by the system in successive instants. The time “runs” along the trajectory as indicated by arrows

4. Trajektorie mogą przybierać kształt spirali nawijającej się (lub rozwijającej się) wokół punktu osobliwego. Obie zmienne przedstawione jako funkcje czasu charakteryzują się zbieżnymi (lub rozbieżnymi) oscylacjami wokół położen równowagi N_1^* i N_2^* (rys. 5). Mówimy, że taki punkt równowagi jest ogniskiem stabilnym (lub niestabilnym).

5. Trajektorie mogą się koncentrycznie zbiegać (lub rozbiegać) do punktu osobliwego. Obrazem graficznym na wykresie zmienna-czas będzie monotoniczne zbliżanie się (lub oddalanie) od punktów równowagi (rys. 6). Taki punkt osobliwy nazywamy węzłem stabilnym (lub niestabilnym). Zauważmy, że w tych dwóch pierwszych przypadkach mamy do czynienia ze stabilnością w każdym z wcześniej wymienionych znaczeń (także z asymptotyczną stabilnością w sensie Lapunowa).

6. Trajektorie mogą stanowić zamknięte krzywe wokół punktu osobliwego. Układ porusza się po bardziej lub mniej odległej od punktu osobliwego trajektorii w zależności od warunków początkowych. Jako funkcje czasu obie zmienne wykazują ciągłe oscylacje wokół położen równowagi (rys. 7). Taki punkt osobliwy nazywamy środkiem. Sytuacja ta odpowiada znanej z powszedniego doświadczenia równowadze obojętnej. Według wcześniejszej nomenklatury punkt taki jest stabilny tylko w sensie Laplace’a lub Lagrange’a.

7. Tak zwany punkt siodłowy. Ruch w jego pobliżu przypomina poruszanie się po okolicach przełęczy górskiej. Istnieje tylko jedna linia, ta łącząca dwa sąsiednie szczyty, wzdłuż której monotonicznie zmierza się do punktu osobliwego, leżącego w najniższym punkcie przełęczy. Ruch po każdej innej drodze powoduje oddalanie się od punktu osobliwego, w najlepszym



Rys. 5. Punkt osobliwy typu ognisko

a — zachowanie się trajektorii w pobliżu stabilnego ogniska, *b* — zmiany jednej ze zmiennych w zależności od czasu w przypadku stabilnego ogniska, druga ze zmiennych zachowuje się w sposób podobny, *c* i *d* — analogiczne rysunki dla ogniska niestabilnego. Przedstawiono także ilustrację mechanicznego modelu stabilnego ogniska

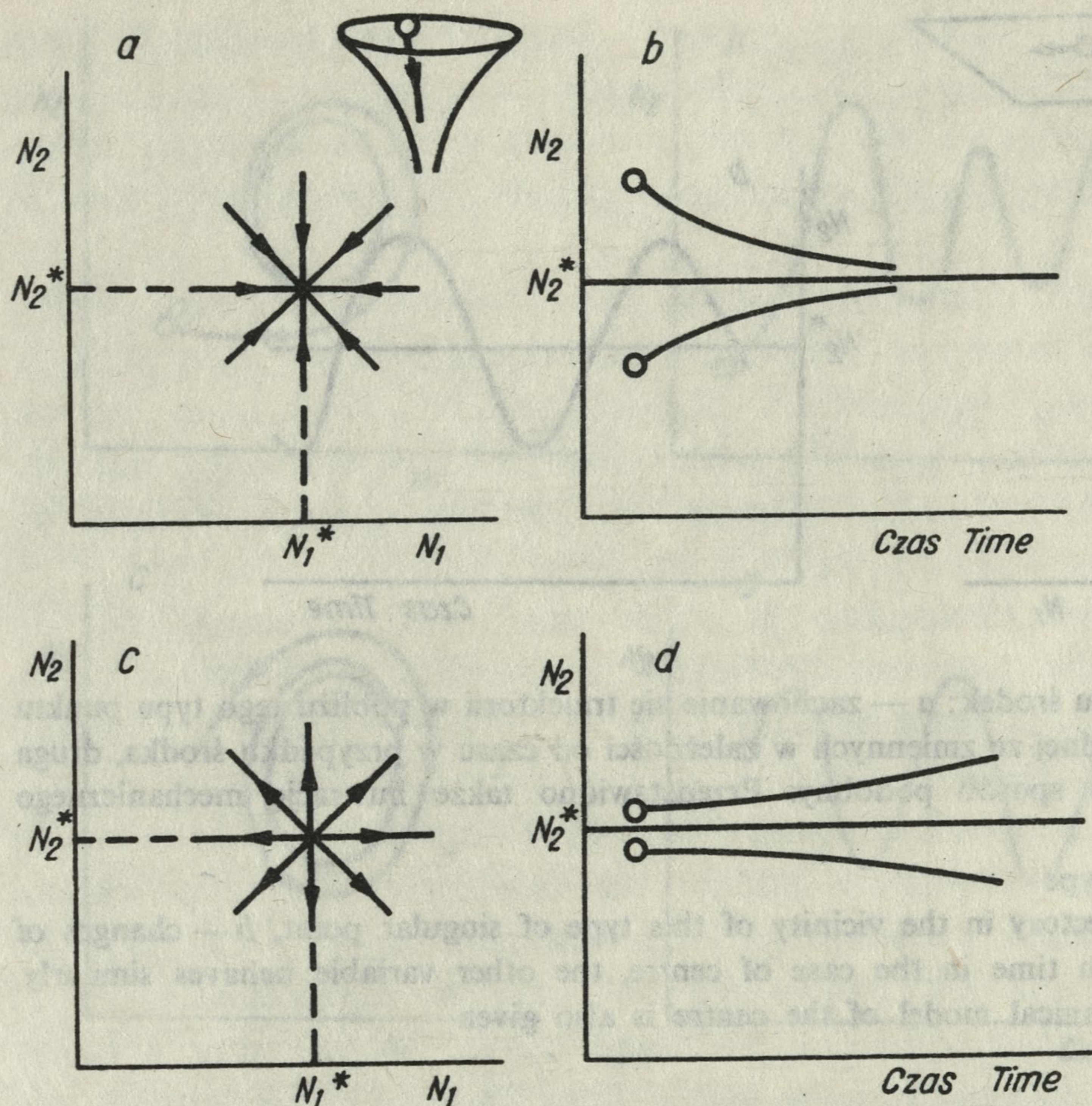
Singular point of focus type

a — behaviour of the trajectory in the vicinity of stable focus, *b* — changes of one variable depending on time in the case of stable focus, the other variable behaves similarly, *c* and *d* — analogous figures for the unstable focus. An illustration of a mechanical model of stable focus is also given

razie po okresie początkowego zbliżania się (rys. 8). Punkt ten nie jest stabilny w żadnym z wymienionych znaczeń.

To, jak będzie zachowywał się w pobliżu punktu osobliwego badany układ, zależy od postaci równań (2.1). Istnieją precyzyjne metody matematyczne, dzięki którym po uprzednim znalezieniu punktu osobliwego (przez rozwiązanie układu równań (2.7)) na podstawie właściwości prawych stron równań (2.1) można orzec, które z zachowań będzie realizowane.

Przedstawione cztery rodzaje punktów osobliwych nie wyczerpują wszystkich możliwych zachowań układu w dwuwymiarowej przestrzeni fazowej. Do tej pory mówiliśmy tylko o punktach, które mają właściwości przyciągania (lub odpychania) trajektorii układu. Często może się jednak zdarzyć (jednakże tylko w przypadku nieliniowych równań różniczkowych), iż w przestrzeni fazowej istnieją już nie punkty osobliwe, ale cała zamknięta krzywa, która przyciąga lub odpycha trajektorie. Niech na przykład w przestrzeni fazowej



Rys. 6. Punkt osobliwy typu węzeł

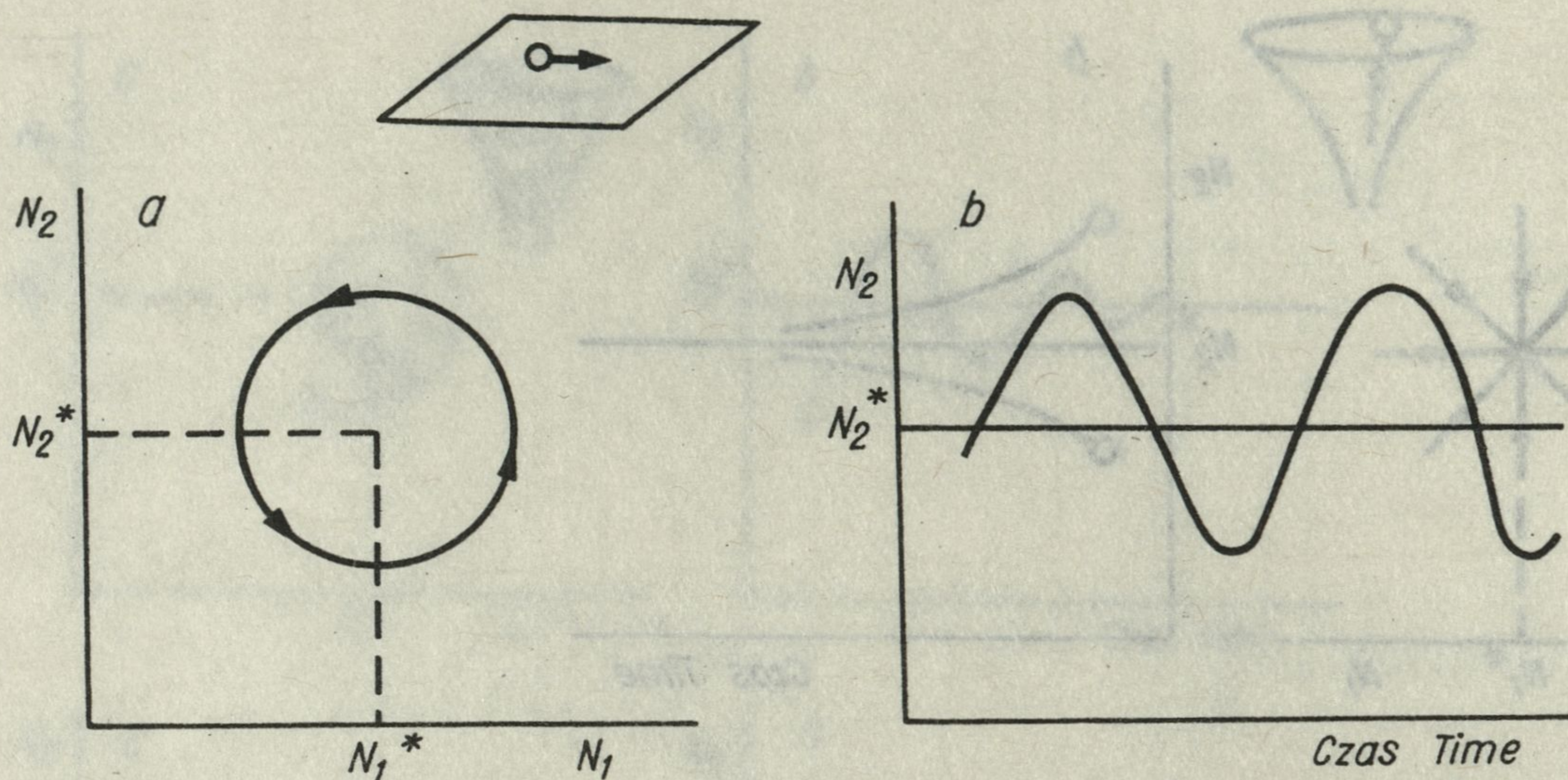
a — zachowanie się trajektorii w pobliżu węzła stabilnego, *b* — zmiany jednej ze zmiennych w zależności od czasu w przypadku węzła stabilnego, druga zmienna zachowuje się w sposób podobny, *c* i *d* — analogiczne rysunki dla węzła niestabilnego. Przedstawiono także ilustrację mechanicznego modelu węzła stabilnego

Singular point of knot type

a — behaviour of the trajectory in the vicinity of stable knot, *b* — changes of one variable depending on time in the case of stable knot, the other variable behaves similarly, *c* and *d* — analogous figures for the unstable knot. An illustration of a mechanical model of stable knot is also given

znajduje się zamknięta krzywa o tej właściwości, że każda trajektoria startująca z dowolnie odległego punktu początkowego z biegiem czasu będzie się nawijała na tę krzywą. Nazywamy ją wtedy stabilnym cyklem granicznym (rys. 9a i b). W przeciwnym wypadku, gdy trajektorie rozwijają się i oddalają od cyklu granicznego mówimy, że jest on niestabilny (rys. 9c i d). Obie zmienne N_1 i N_2 przedstawione jako funkcje czasu wykazywać będą ciągłe oscylacje. W odróżnieniu jednak od poprzednio omawianego środka przesunięcie punktu początkowego nie powoduje zmiany amplitudy drgań, lecz stopniowy powrót do oscylacji wyznaczanych przez ruch po krzywej stanowiącej cykl graniczny.

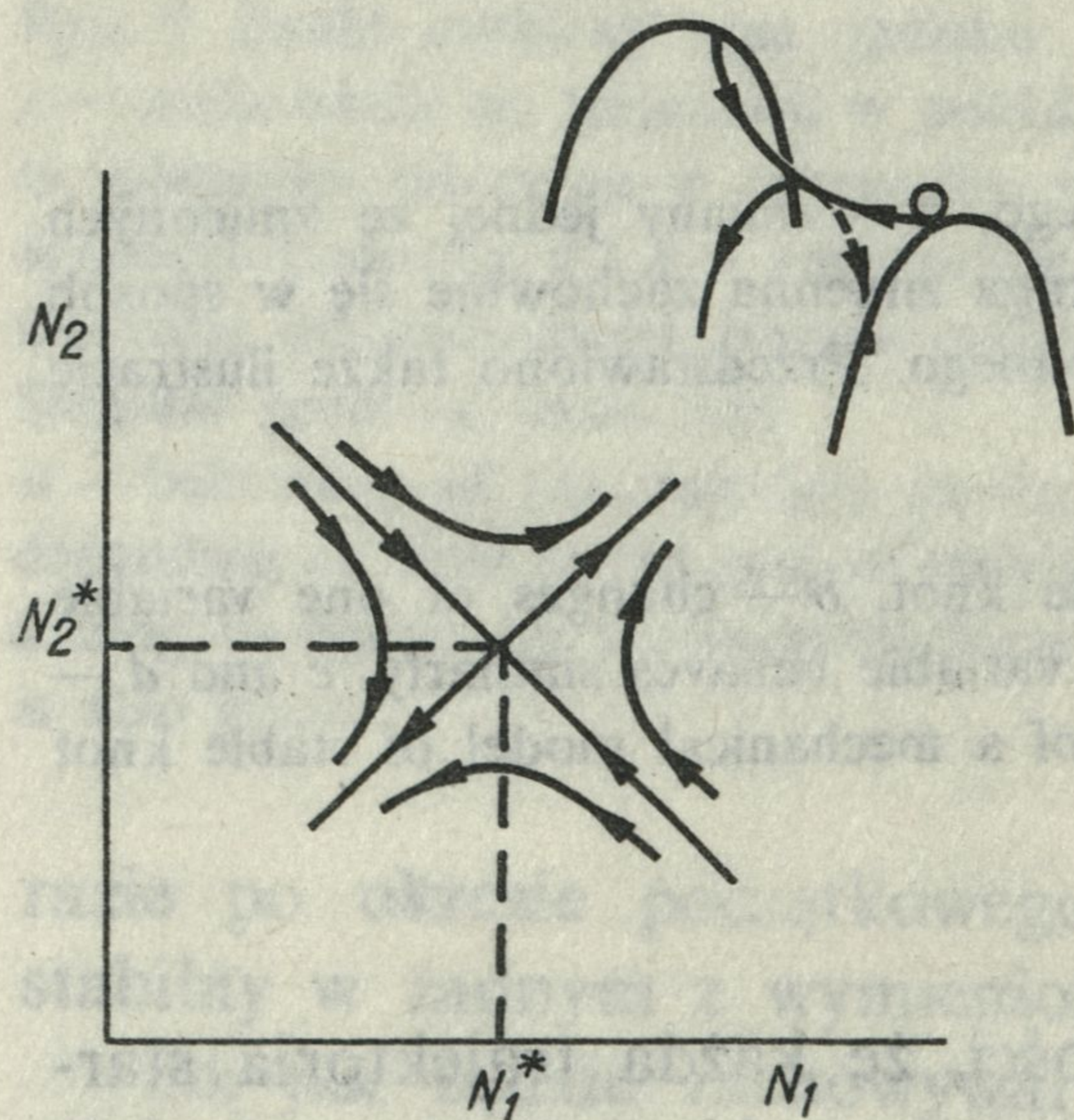
Sytuacja bardziej się komplikuje, jeśli staramy się badać zachowanie układu wielogatunkowego opisywanego zestawem n zmiennych N_1, \dots, N_n .



Rys. 7. Punkt osobliwy typu środek: *a* — zachowanie się trajektorii w pobliżu tego typu punktu osobliwego, *b* — zmiany jednej ze zmiennych w zależności od czasu w przypadku środka, druga zmienna zachowuje się w sposób podobny. Przedstawiono także ilustrację mechanicznego modelu środka

Singular point of centre type

a — behaviour of the trajectory in the vicinity of this type of singular point, *b* — changes of one variable depending on time in the case of centre, the other variable behaves similarly. An illustration of a mechanical model of the centre is also given



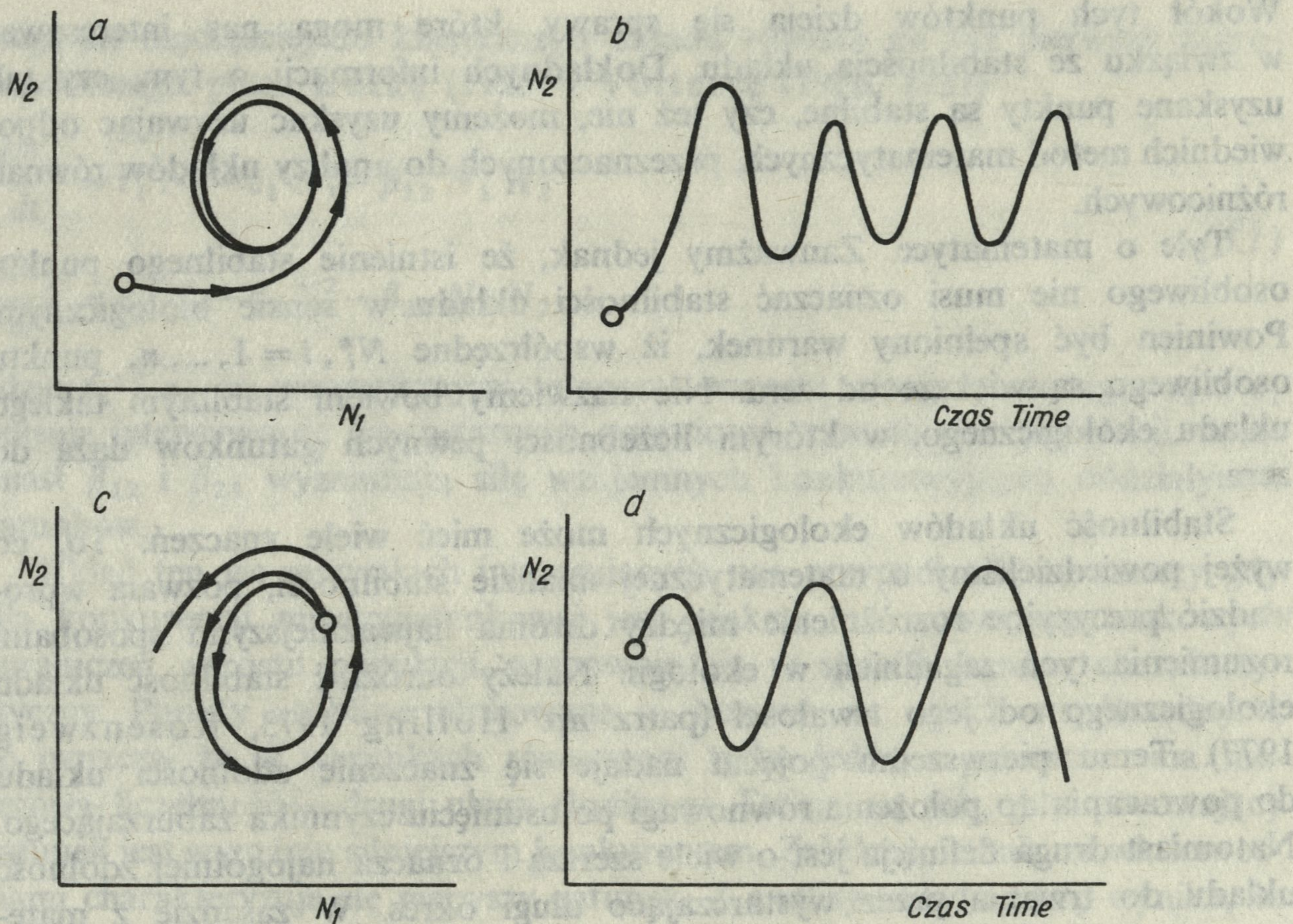
Rys. 8. Punkt osobliwy typu siodło

Pokazano przebieg trajektorii w jego pobliżu oraz jego mechaniczny model

Singular point of saddle type

The course of the trajectory in its vicinity is shown as well as its mechanical model

W dalszym ciągu jednak w podobny sposób można znaleźć punkty osobliwe oraz wyobrażać sobie obraz zmian układu jako kreślenie trajektorii tym razem w n -wymiarowej przestrzeni fazowej. Poprzednia klasyfikacja punktów osobliwych, słuszna dla układu dwuwymiarowego, przestaje oczywiście obowiązywać. Możliwości zachowań w pobliżu punktów osobliwych stają się bogatsze,



Rys. 9. Cykl graniczny

a — zachowanie się trajektorii w okolicach stabilnego cyklu granicznego, *b* — zmiany jednej ze zmiennych w zależności od czasu w przypadku stabilnego cyklu granicznego, druga zmienna zachowuje się w sposób podobny, *c* i *d* — analogiczne rysunki dla niestabilnego cyklu granicznego

Limit cycle
a — behaviour of the trajectory in the vicinity of stable limit cycle, *b* — changes of one variable depending on time in the case of stable limit cycle, the other variable behaves similarly, *c* and *d* — analogous figures for the unstable limit cycle

jednak ciągle przez analogię można myśleć o trajektoriach, które ogniskują się lub nawijają na stabilny punkt osobliwy (albo zachowują się przeciwnie, jeżeli mówimy o punkcie niestabilnym). Także i w tym wielowymiarowym przypadku istnieją metody matematyczne pozwalające badać stabilność punktów osobliwych.

Podobną analizę stabilności można przeprowadzić dla modelu reprezentowanego przez układ równań różnicowych (2.5). Punkty osobliwe, w tym wypadku zwane także punktami stałymi, N_1^*, \dots, N_n^* , to znaczy takie wartości zmiennych układu, które nie dają dalszego ich przyrostu, znajdujemy rozwiązując układ równań

$$\begin{aligned} N_1 &= f_1(N_1, \dots, N_n) \\ &\vdots \\ N_n &= f_n(N_1, \dots, N_n) \end{aligned} \quad (2.8)$$

Wokół tych punktów dzieją się sprawy, które mogą nas interesować w związku ze stabilnością układu. Dokładnych informacji o tym, czy tak uzyskane punkty są stabilne, czy też nie, możemy uzyskać używając odpowiednich metod matematycznych, przeznaczonych do analizy układów równań różnicowych.

Tyle o matematyce. Zauważmy jednak, że istnienie stabilnego punktu osobliwego nie musi oznaczać stabilności układu w sensie biologicznym. Powinien być spełniony warunek, iż współrzędne N_i^* , $i = 1, \dots, n$, punktu osobliwego są większe od zera. Nie nazwiemy bowiem stabilnym takiego układu ekologicznego, w którym liczebności pewnych gatunków dążą do zera.

Stabilność układów ekologicznych może mieć wiele znaczeń. To, co wyżej powiedzieliśmy o matematycznej analizie stabilności, pozwala wprowadzić precyzyjne rozróżnienie między dwoma najważniejszymi sposobami rozumienia tych zagadnień w ekologii. Należy odróżnić stabilność układu ekologicznego od jego trwałości (patrz np. Holling 1973, Rosenzweig 1977). Temu pierwszemu pojęciu nadaje się znaczenie zdolności układu do powracania do położenia równowagi po usunięciu czynnika zaburzającego. Natomiast druga definicja jest o wiele szersza i oznacza najogólniej zdolność układu do trwania przez wystarczająco długi okres. W zasadzie z matematycznego punktu widzenia obie te właściwości układu badać można podobnymi metodami analitycznymi, to znaczy śledząc przebieg trajektorii w przestrzeni fazowej. Jednakże stabilność układu ekologicznego oznacza najczęściej jego lokalną stabilność wokół położenia równowagi, natomiast do oceny trwałości układu potrzebna jest znajomość globalnej stabilności układu oraz natury, natężenia i rozkładu czynników zaburzających.

Niestety, większość metod analitycznych służących badaniu stabilności dotyczy stabilności lokalnej, globalną stabilność badać jest niesłychanie trudno. Prawie wszystkie metody klasyfikacji zachowań układów, o których mówiliśmy wcześniej, dotyczą tylko obszaru w sąsiedztwie punktu osobliwego. Z ich pomocą nie jesteśmy w stanie powiedzieć, czy na przykład lokalnie stabilny węzeł (trajektorie zbiegają do niego, jeśli zaczynają swój bieg w pewnym jego otoczeniu) jest także globalnie stabilny (skupia trajektorie startujące z dowolnego punktu przestrzeni fazowej). Ponieważ zamierzamy mówić o stabilności układów ekologicznych ogólnie, więc tam, gdzie to możliwe, będziemy przedstawiać ich globalne właściwości, jednak najczęściej nie jesteśmy w stanie sięgać tak daleko, ograniczymy się wtedy z konieczności do stabilności lokalnej.

3. Zasada konkurencyjnego wykluczania

Nasze wyobrażenia o możliwościach matematycznego opisu zmian liczebności w układzie składającym się z dwóch konkurujących gatunków sprowa-

dzają się najczęściej do klasycznego układu równań po raz pierwszy zaproponowanego przez Lotkę (1925) i Volterre (1926, 1931)

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - \varepsilon_1 N_1^2 - \beta_{12} N_1 N_2$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 - \varepsilon_2 N_2^2 - \beta_{21} N_1 N_2$$

(3.1)

gdzie r_1 i r_2 są wewnętrznymi tempami wzrostu nieograniczonego, ε_1 i ε_2 opisują intensywność wewnętrznych ograniczeń wzrostu obu populacji, natomiast β_{12} i β_{21} wyznaczają siłę wzajemnych konkurencyjnych oddziaływań gatunków.

Układ ten we wszystkich interesujących nas przypadkach, to znaczy gdy siła konkurencji międzygatunkowej jest większa od wewnątrzgatunkowych ograniczeń wzrostu populacji, zachowuje się w sposób bardzo charakterystyczny. Punkty osobliwe ulokowane są bowiem na osiach współrzędnych, co oznacza, że w warunkach równowagi tylko jeden z gatunków ma niezerową liczebność — drugi ulega eliminacji. Dzieje się tak, gdy pozostający gatunek jest wyraźnie silniejszym konkurentem. Załóżmy, że takimi właściwościami charakteryzuje się pierwszy gatunek. Z analizy układu (3.1) wynika, że nie ulega on eliminacji, jeśli spełnione są następujące nierówności między parametrami

$$\frac{r_1}{\varepsilon_1} > \frac{r_2}{\beta_{21}} \quad i \quad \frac{r_1}{\beta_{12}} > \frac{r_2}{\varepsilon_2}$$

(3.2)

Także w sytuacji, gdy oba gatunki są równie silnymi konkurentami, czyli jeśli

$$\frac{r_2}{\varepsilon_2} > \frac{r_1}{\beta_{12}} \quad i \quad \frac{r_1}{\varepsilon_1} > \frac{r_2}{\beta_{21}}$$

(3.3)

na placu boju pozostaje jeden z nich, lecz rezultat procesu eliminacji zależy od warunków początkowych. Stabilne współistnienie gatunków jest możliwe tylko wtedy, gdy oddziaływania konkurencyjne między gatunkami są słabsze od wewnętrznych mechanizmów hamujących wzrost populacji, to znaczy jeśli

$$\frac{r_2}{\beta_{21}} > \frac{r_1}{\varepsilon_1} \quad i \quad \frac{r_2}{\varepsilon_2} < \frac{r_1}{\beta_{12}}$$

(3.4)

ale ta sytuacja z punktu widzenia naszych rozważań jest nieinteresująca.

Analiza tych modeli zainspirowała Gausego (1934, 1935) do przeprowadzenia szeregu laboratoryjnych eksperymentów nad konkurencją o bakterie lub drożdże pomiędzy różnymi gatunkami *Paramecium*. Uzyskiwany obraz zachowań układu był podobny: najczęściej jeden z gatunków ulegał eliminacji. Wszystko to skłoniło ekologów do sformułowania tak zwanej zasady konkurencyjnego wykluczania (Hardin 1960). Różni autorzy formułowali ją

na wiele odmiennych sposobów (patrz np. Armstrong i McGehee 1980). Tutaj przedstawimy ją w następującej w miarę ogólnej wersji. (MacArthur i Levins 1964, Levins 1968): n gatunków nie może trwale współistnieć konkurując o m rodzajów zasobów, gdy $n > m$, aby układ istniał trzeba, żeby co najmniej liczba zasobów równała się liczbie gatunków $n \leq m$.

Pomiędzy klasycznym układem równań (3.1) opisującym rezultaty konkurencji dwóch gatunków a zasadą konkurencyjnego wykluczania istnieje ogromny przeskok myślowy. W równaniach zasoby nie występują w sposób jawny. Trzeba dopiero sformułować przepis pozwalający powiązać parametry modelu z opisem mechanizmu konkurencji. Jeszcze bardziej rzuca się w oczy różnica w stopniu ogólności obu stwierdzeń. Zasada konkurencyjnego wykluczania rości sobie pretensję do zajmowania miejsca pośród najogólniejszych praw ekologii, układ (3.1) zaś, poprzez wybór szczególnych postaci prawych stron równań, opisuje bardzo konkretną sytuację.

Uporządkujmy te zagadnienia. Bardzo pomocna w tym miejscu jest cytowana wcześniej praca Armstronga i McGeheego (1980). W paru następnych akapitach przeprowadzimy klasyfikację modeli układów ekologicznych z punktu widzenia zasady konkurencyjnego wykluczania korzystając głównie ze spostrzeżeń tych autorów.

Założmy mianowicie tak, jak robili to MacArthur i Levins (1964), że zmiany w czasie liczebności obu konkurujących gatunków zależą w sposób liniowy od ilości V pewnego rodzaju zasobów

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 (b_1 V - \rho_1) \quad (3.5)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2 (b_2 V - \rho_2)$$

Jeśli dodatkowo przyjmiemy, że w każdej chwili czasu równowaga między dopływem i zużyciem zasobów daje zależność liniową

$$V = V_{\max} - a_1 N_1 - a_2 N_2 \quad (3.6)$$

gdzie V_{\max} jest pewną stałą i podstawimy (3.6) do układu (3.5), to przy odpowiednim przedefiniowaniu parametrów uzyskamy układ analogiczny do klasycznego opisu zmian liczebności konkurujących gatunków (patrz równania (3.1)).

Widać więc, że zasada konkurencyjnego wykluczania obowiązuje dla układu liniowego (względne tempa zmian liczebności populacji są liniowymi funkcjami ilości zasobów) i dla zasobów typu niebiotycznego (ilość zasobów określana jest przez liniową regułę algebraiczną). Podobnie sprawa się ma z zasobami typu biotycznego przy nie zmienionej liniowej postaci równań (3.5). To znaczy w przypadku intensywnej konkurencji jeden z gatunków ulega eliminacji także wtedy, gdy zasoby podlegają regeneracji według następującego równania różniczkowego:

$$\frac{dV}{dt} = Vg(V, N_1, N_2) \quad (3.7)$$

gdzie $g(V, N_1, N_2)$ jest pewną, niekoniecznie liniową funkcją zmiennych układu.

Dowód słuszności zasady konkurencyjnego wykluczania, zasugerowanej pierwotnie przez Volterrę (1926, 1931) dla n gatunków i jednego rodzaju zasobów, został rozciągnięty na dowolną liczbę n gatunków i m rodzajów zasobów biotycznych i niebiotycznych (MacArthur i Levins 1964, Rescigno i Richardson 1965, Levins 1968, Levin 1970). Jednakże we wszystkich tych wypadkach rozważano tylko liniowe równania opisujące zmiany liczebności N_1, \dots, N_n od zasobów oraz uznawano za stabilny tylko taki układ, którego liczebności z upływem czasu stabilizowały się na pewnych wybranych wartościach N_1^*, \dots, N_n^* .

Jeśli jednak zrezygnować z tych dwóch ograniczeń, to okazuje się, że możliwe jest trwałe współistnienie gatunków, których liczba jest większa od liczby zasobów, o jakie konkurują. Rozważmy dwugatunkowy układ, w którym przyrost liczebności jednego z gatunków zależy w sposób nieliniowy od ilości zasobów typu niebiotycznego

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= N_1 \left(-k_1 + \frac{c_1 \eta_1 V}{V+q} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2 (-k_2 + c_2 \eta_2 V) \\ \frac{dV}{dt} &= V \left(r \left(1 - \frac{V}{K} \right) - \frac{\eta_1 N_1}{V+q} - \eta_2 N_2 \right) \end{aligned} \quad (3.8)$$

Koch (1974), który analizował numerycznie ten układ, uzyskiwał trwałe oscylacje wszystkich zmiennych. McGehee i Armstrong (1977) udowodnili analitycznie stabilność tych oscylacyjnych zachowań.

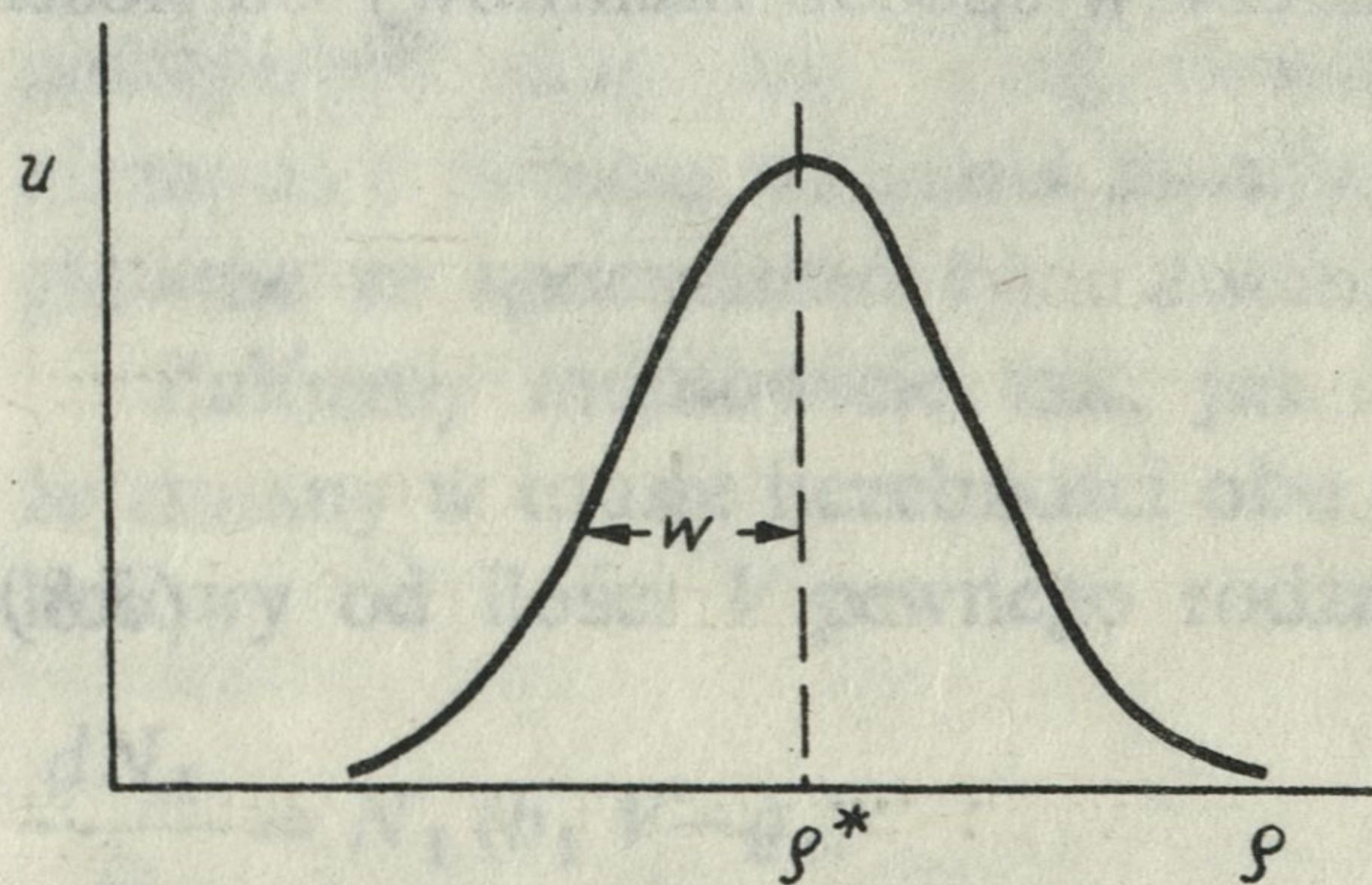
Zicarelli (1975, cytowany wg Armstronga i McGeheego 1980) rozszerzył wnioski płynące z powyższego modelu dowodząc, że dowolna liczba gatunków może trwale współistnieć korzystając z jednego rodzaju zasobów typu biotycznego, byleby tylko przyrosty liczebności zależały w sposób nieliniowy od zasobów i dozwolone były oscylacje liczebności. Z kolei Armstrong i McGehee (1976) udowodnili podobne właściwości dla układu składającego się z n gatunków korzystających z czterech rodzajów niebiotycznych zasobów, przy czym $n > 4$.

Niewielkie więc zmiany klasycznego modelu (3.1), który zasugerował sformułowanie zasady konkurencyjnego wykluczania — zmiany nie budzące z biologicznego punktu widzenia żadnych sprzeciwów, sprowadzające się do rezygnacji z liniowej zależności tempa zmian liczebności od zasobów oraz uznania, że układ wykazujący stabilne oscylacje typu cykl graniczny jest także układem stabilnym — pozwoliły na wskazanie bardzo wielu sytuacji, w któ-

rych zasada konkurencyjnego wykluczania nie obowiązuje, uświadomiły wręcz, jak ograniczony jest zasięg jej zastosowania.

Wróćmy teraz do wyjściowego układu (3.1). Wiemy, że dwa gatunki spełniające założenia, jakie wynikają z postaci tych równań, nie mogą trwale współistnieć korzystając z jednego rodzaju zasobów. Potrzebne do tego są co najmniej dwa rodzaje zasobów. W sposób naturalny pojawia się więc pytanie: jak podobne mogą być te dwa rodzaje zasobów, aby utrzymać w trwałym współistnieniu dwa konkurujące gatunki?

Założmy, że rodzaj zasobów można opisać pewną ciągłą zmienną ϱ . Dobrego modelu dostarcza nam wyobrażenie pokarmu jako cząstek o różnych wymiarach. Oznaczamy przez u stopień wykorzystania różnych rodzajów zasobów przez wybrany gatunek. Jest on wypadkową ich dostępności i preferencji gatunku. Funkcję $u(\varrho)$ opisuje się najczęściej krzywą o kształcie rozkładu normalnego. Położenie średniej ϱ^* wyznacza rodzaj zasobów najbardziej wykorzystywany, zaś odchylenie standardowe w mówi o szerokości niszy ekologicznej zasiedlanej przez gatunek (rys. 10).

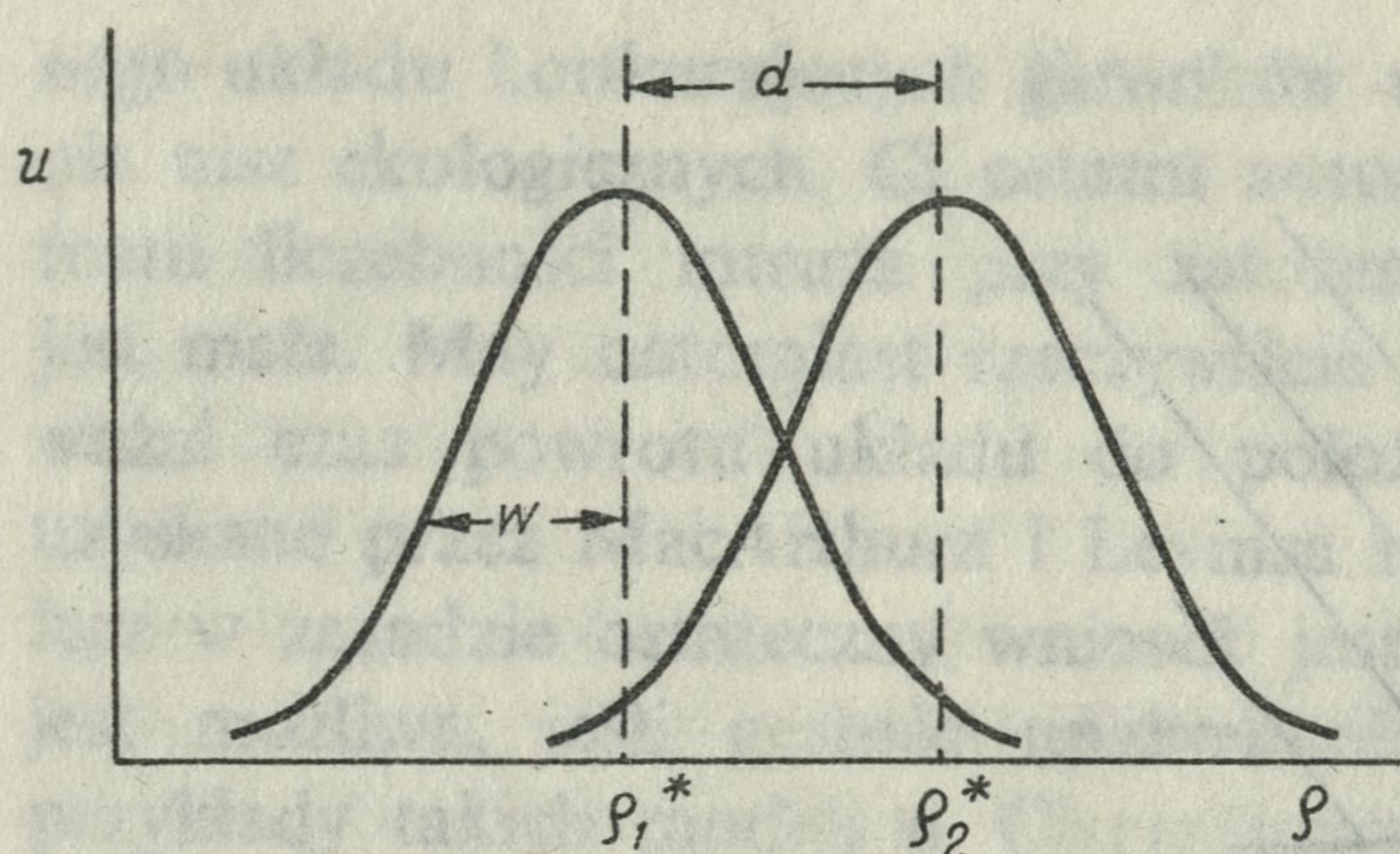


Rys. 10. Zależność stopnia u wykorzystania zasobów od ich rodzaju ϱ . Tak w klasycznych modelach wyobrażano sobie jednowymiarową niszę ekologiczną. Krzywa ma kształt rozkładu normalnego. ϱ^* — najbardziej wykorzystywany rodzaj zasobów, w — miara szerokości niszy ekologicznej

Dependence of degree u of utilization of resources on their kind ϱ . One-dimensional ecological niche as seen in classic models. The curve has the shape of normal distribution. ϱ^* — the most used kind of resources, w — width of ecological niche

Przyjmijmy dalej, że konkurujące gatunki, których liczebność można opisywać układem (3.1), charakteryzują się krzywymi wykorzystania zasobów u_1 i u_2 , zachodzącymi w pewnym obszarze na siebie. Parametry tych rozkładów oznaczmy odpowiednio indeksami 1 i 2 i założmy, że odległość między najbardziej wykorzystywanymi zasobami ϱ_1^* oraz ϱ_2^* równa się d (rys. 11). Wtedy współczynniki β_{12} i β_{21} opisujące w układzie (3.1) intensywność konkurencji można przedstawić w sposób następujący (Levins 1968).

$$\beta_{12} = \frac{\int u_1(\varrho) u_2(\varrho) d\varrho}{\int u_1(\varrho)^2 d\varrho} \quad (3.9)$$



Rys. 11. Ilustracja zachodzenia na siebie nisz ekologicznych. Nisze są równej szerokości, d — odległość między najbardziej wykorzystywanymi rodzajami zasobów. Współczynniki β_{12} i β_{21} z równań (3.1) są związane z wielkością wspólnej części pól pod obiema krzywymi

Overlapping ecological niches of an equal width, d — distance between the most used kinds of resources. Coefficients β_{12} and β_{21} from equations (3.1) are connected with the size of common field parts under both curves

$$\beta_{21} = \frac{\int u_1(\varrho) u_2(\varrho) d\varrho}{\int u_2(\varrho)^2 d\varrho} \quad (3.10)$$

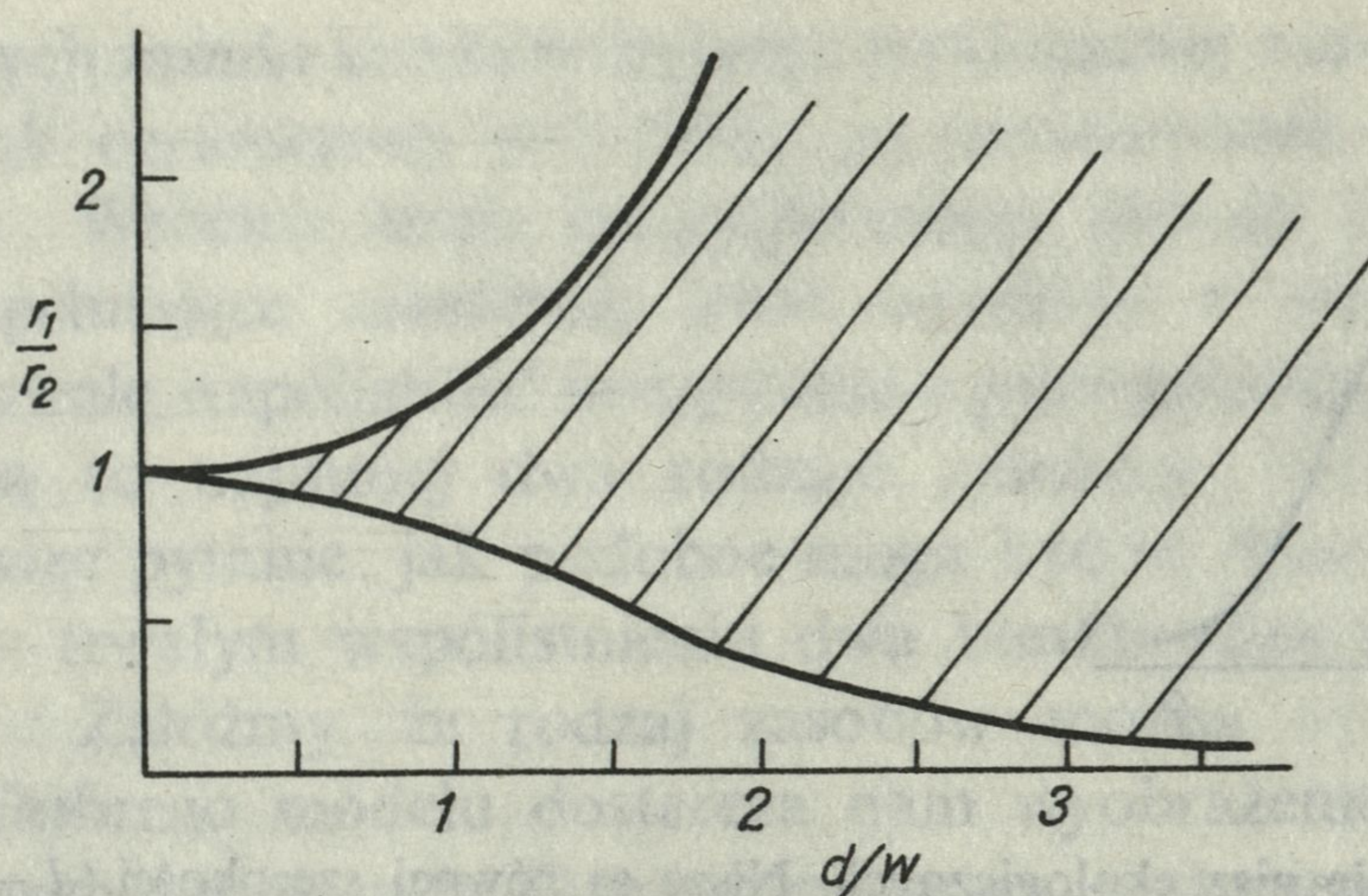
Założenie takie zapewnia maksymalną intensywność konkurencji przy całkowitym pokrywaniu się krzywych wykorzystania zasobów oraz brak konkurencji przy zupełnym ich rozsunięciu, gdyż oba współczynniki konkurencji (3.9) i (3.10) wyznaczone są przez wspólną część pola zawartego pod obiema krzywymi wykorzystania zasobów.

Wpływ stopnia zachodzenia na siebie krzywych wykorzystania zasobów na stabilność układów ekologicznych był intensywnie badany między innymi przez Maya (1973, 1976b), przy czym autor rozważał także wielogatunkowe układy konkurencyjne opisywane analogicznymi do (3.1) równaniami, w których człony konkurencyjne są proporcjonalne do sum iloczynów par liczebności poszczególnych gatunków, a szerokości nisz jednakowe, równe w .

Uzyskane przez Maya rezultaty można streścić w sposób następujący. W środowiskach nie podlegających losowym fluktuacjom, to znaczy wtedy, gdy wszystkie parametry układu (3.1) i podobnych do niego wielogatunkowych układów konkurencyjnych mają ściśle określone wartości, krzywe wykorzystania zasobów mogą być nieograniczenie zbliżane do siebie bez powodowania całkowitej destabilizacji układu. Nawet wtedy, gdy

$$\frac{d}{w} \rightarrow 0 \quad (3.11)$$

istnieje taki zakres parametrów modelu, który zapewnia trwałe współistnienie wszystkich gatunków konkurujących. Jednakże dla $d/w \rightarrow 0$ zakres tych wartości jest bardzo ograniczony i maleje przy dalszym spadku ilorazu d/w (rys. 12). Ponadto czas powrotu układu do położenia równowagi rośnie ze spadkiem d/w i zmierza do nieskończoności dla $d/w \rightarrow 0$.



Rys. 12. Zachowanie się układu (3.1) opisującego zmiany liczebności dwóch konkurujących gatunków w zależności od stopnia zachodzenia nisz ekologicznych mierzonego stosunkiem d/w . Na osi pionowej odłożono stosunek szybkości wzrostu nieograniczonego r_1 i r_2 obu gatunków. Układ jest stabilny dla parametrów r_1 i r_2 pochodzących z obszaru zakreskowanego, dla parametrów spoza tego obszaru jeden z gatunków ulega eliminacji (według Maya 1973)

Behaviour of system (3.1) describing changes in numbers of two competing species depending on the degree of overlapping of ecological niches measured by d/w ratio. On vertical axis the ratio of unlimited growth rate r_1 and r_2 of both species. The system is stable for parameters r_1 and r_2 from the shaded area, for parameters from beyond this area one of the species is eliminated (acc. to May 1973)

Natomiast w środowisku podlegającym losowym fluktuacjom, które przejawiają się w przypadkowości o charakterze białego szumu w wartościach r wewnętrznych temp nieograniczonego wzrostu konkurujących gatunków, ich nieograniczenie ciasne upakowanie nie jest możliwe, gdyż układ o dużym czasie powrotu do równowagi nie będzie odpowiadał na fluktuacje środowiska. Zaczyna wtedy obowiązywać zasada ograniczonego podobieństwa gatunków, której treść w tym wypadku sprowadza się do stwierdzenia, że w losowym środowisku konkurujące gatunki mogą trwale współistnieć, tylko jeśli odległość d pomiędzy maksimumami krzywych wykorzystania zasobów jest równa co najmniej szerokości w nisz ekologicznych

$$\frac{d}{w} \geq 1 \quad (3.12)$$

Dla odmiennych modeli różniących się na przykład liczbą konkurujących gatunków granica podobieństwa może leżeć dalej lub bliżej poniżej jedności. Ogólnie jednak za granicę upakowania gatunków przyjmuje się odległość równą szerokości niszy, nawet w przypadku układów całkowicie deterministycznych bez losowych fluktuacji środowiska.

Podobnymi zagadnieniami zajmowali się także MacArthur i Levins (1967). Podejście do zagadnienia było jednakże inne. Podczas gdy May rozpatrywał rzeczywisty wpływ gęstości upakowania gatunków na osi zasobów na stabilność układu konkurencyjnego, to MacArthur i Levins badali możliwość uwiecznionego powodzeniem wprowadzenia nowego gatunku do stabil-

nego układu konkurujących gatunków w zależności od gęstości rozmieszczenia nisz ekologicznych. Ci ostatni autorzy sprawdzali więc możliwość przyrostu liczebności intruza przy założeniu, że jego początkowa liczebność jest mała. May natomiast rzeczywiście zajmował się stabilnością, gdyż rozważał czas powrotu układu do położenia równowagi. Dlatego rezultaty uzyskane przez MacArthura i Levinsa różnią się trochę od wyników Maya, lecz w zasadzie ostateczny wniosek jest podobny: inwazja nowego gatunku jest możliwa, jeśli gęstość upakowania spełnia nierówność (3.12) (patrz przykłady takich modeli u Christiansena i Fenchela 1977).

Do tego miejsca zastanawialiśmy się nad właściwościami układów składających się tylko z konkurujących gatunków. Okazywało się, że przy wystarczająco ciasnym upakowaniu na osi zasobów jeden z gatunków układu (3.1) ulegał eliminacji. Nie uwzględnialiśmy jednak wpływu, jaki może mieć obecność drapieżnika. Niech układ (3.1) rozszerzony o obecność drapieżnika ma postać

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 - \varepsilon_1 N_1^2 - \beta_{12} N_1 N_2 - \gamma_1 \frac{N_1^2 N_3}{N_1 + N_2} \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 - \varepsilon_2 N_2^2 - \beta_{21} N_1 N_2 - \gamma_2 \frac{N_2^2 N_3}{N_1 + N_2} \\ \frac{dN_3}{dt} &= -r_3 N_3 + \gamma_3 \frac{N_1^2 + N_2^2}{N_1 + N_2} N_3 \end{aligned} \quad (3.13)$$

gdzie N_3 jest liczebnością drapieżnika, r_3 wewnętrznym tempem nieograniczonego wzrostu jego liczebności, zaś γ_1 , γ_2 i γ_3 są parametrami opisującymi intensywność drapieżnictwa i „przetwarzania” zjedzonych ofiar w drapieżniki. Zauważmy, że drapieżnik w tym modelu charakteryzuje się zdolnością do przełączania się — dzięki nieliniowej funkcji opisującej jego wpływ na populacje ofiar, drapieżnik korzysta znacznie bardziej z tej ofiary, która przeważa liczbowo w układzie, niż to wynika z prostego stosunku liczebności ofiar. Właśnie ta właściwość drapieżników stabilizuje układ (Teramoto, Kawasaki i Shigesada 1979). Przy intensywnej konkurencji między ofiarami, czyli w sytuacji, która pod nieobecność drapieżnika prowadzi do eliminacji jednej z ofiar, dostajemy teraz, uwzględniając wpływ drapieżników, stabilny trójgatunkowy układ.

Podobne rezultaty uzyskali Raugharden i Feldman (1975), jednakże z rozważań przeprowadzonych w duchu MacArthura i Levinsa. Okazuje się, że korzystając z klasycznego wielogatunkowego układu drapieżnik-ofiara można udowodnić możliwość udanej introdukcji nowego gatunku do układu dwu konkurentów, przy ciasnym upakowaniu nisz tych gatunków, jednakże tylko pod warunkiem, że układ znajduje się pod presją drapieżnika.

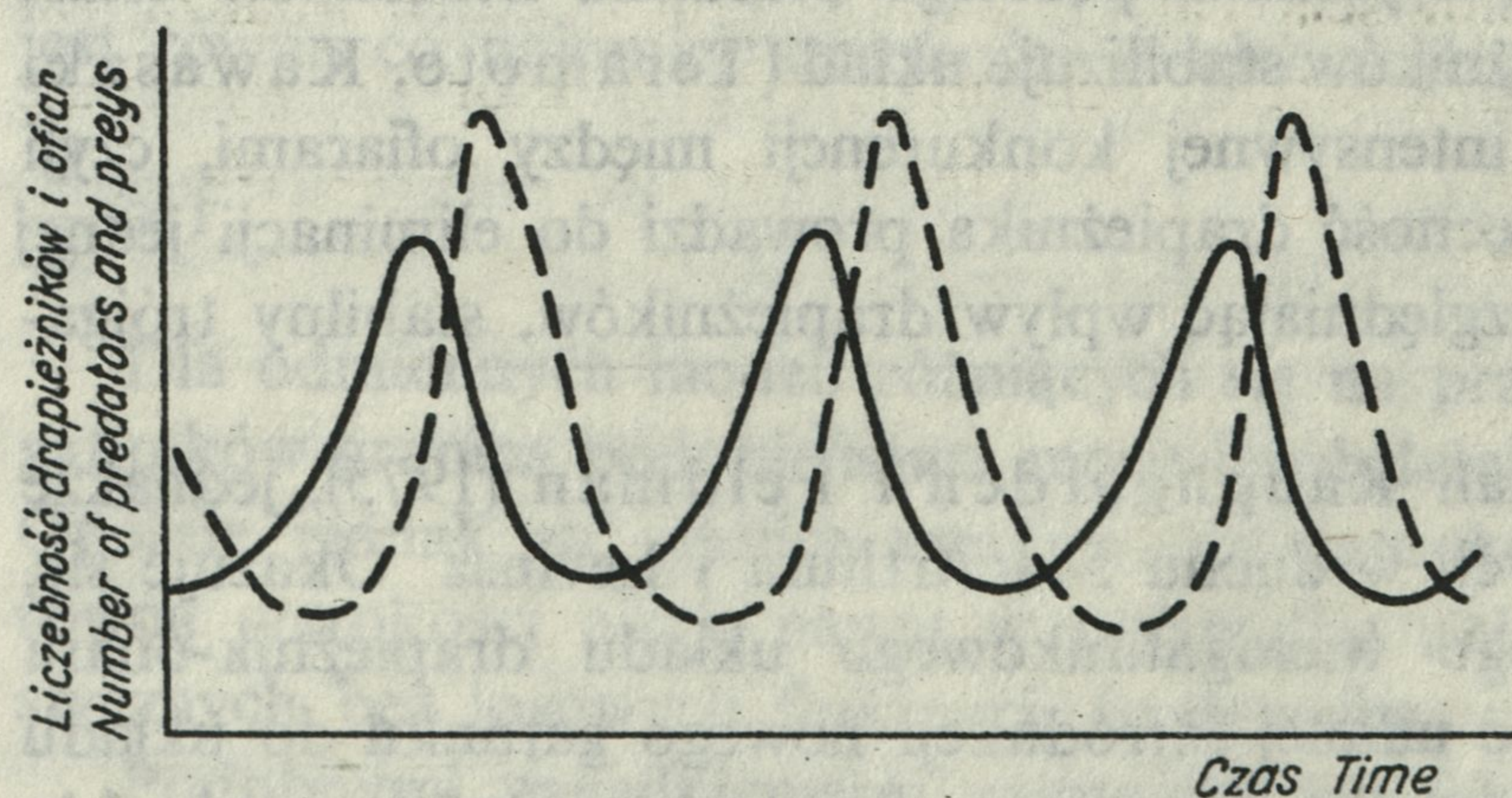
4. Złożoność a stabilność układów ekologicznych

Ustalenie relacji między złożonością a stabilnością układów ekologicznych było kolejną próbą sformułowania prawa ekologicznego. Intuicja, często mylący doradca, podpowiada nam, że komplikując układ uzyskamy wzrost jego stabilności. Elton (1958) przedstawił racjonalniejsze argumenty przemawiające za stwierdzeniem, że bardziej stabilne są układy ekologiczne o większej złożoności — laboratoryjne modele układów ekologicznych istnieją przez dłuższy czas tylko wtedy, gdy wprowadza się dodatkowe komplikacje strukturalne: na przykład w postaci kryjówek dla ofiar, naturalne układy na małych wyspach są znacznie bardziej podatne na uszkodzenia niż ich odpowiedniki na kontynentach, inwazje i masowe pojawy zdarzają się częściej w układach sztucznych, na plantacjach i polach uprawnych, i w końcu skomplikowany układ, jakim jest tropikalny las deszczowy uznawany jest dość powszechnie za wzór stabilności.

Częściową pomoc przy ustaleniu relacji między tymi dwoma pojęciami stanowi analiza właściwości modeli matematycznych układów ekologicznych o różnym stopniu złożoności. Wzrost tej ostatniej uzyskuje się zwiększając liczby gatunków na poszczególnych poziomach troficznych lub zwiększając liczbę samych poziomów i powiązań między nimi. May (1973) przeprowadził taką analizę. Przytoczmy pokrótce uzyskane przez niego wyniki.

Najprostszą wersję „volterrowskiego” modelu układu drapieżnik-ofiara (różni się ona od (2.2) brakiem logistycznego członu w równaniu opisującym zmiany liczebności ofiar) przedstawić można w sposób następujący

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 - \gamma_1 N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} &= -r_2 N_2 + \gamma_2 N_1 N_2 \end{aligned} \quad (4.1)$$



Rys. 13. Zmiany liczebności ofiary (linia ciągła) i drapieżnika (linia przerywana) w klasycznym układzie drapieżnik—ofiara opisanym równaniem (4.1) (wg Hassella 1976)

Changes in numbers of prey (solid line) and predators (dotted line) in the classic predator-prey system described by equation (4.1) (acc. to Hassell 1976)

gdzie N_1 jest liczebnością ofiar, N_2 — liczebnością drapieżników, zaś γ_1 i γ_2 są jak wcześniej parametrami opisującymi intensywność drapieżnictwa i „przetwarzania” zjedzonych ofiar w drapieżniki. Liczebność ofiar przy braku drapieżników rośnie, natomiast liczebność drapieżników, które nie korzystają z populacji ofiar, maleje. Układ ten ma punkt osobliwy typu środek i charakteryzuje się tzw. neutralną stabilnością (patrz rozdział 2. punkt 6). Liczebności obu gatunków oscylują, przy czym zmiany liczebności ofiar wyprzedzają w czasie zmiany liczebności drapieżników, przesunięcie warunków początkowych w inne położenie powoduje zmianę amplitudy drgań, ale ich częstość pozostaje stała (rys. 13).

Jeśli teraz napiszemy analogiczny układ dla n ofiar N_1, \dots, N_n i n drapieżników N_{n+1}, \dots, N_{2n}

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i - \sum_{k=n+1}^{2n} \gamma_{ki} N_i N_k \quad (4.2)$$

$$\frac{dN_j}{dt} = -r_j N_j + \sum_{i=1}^n \gamma_{ji} N_j N_i$$

gdzie $i = 1, \dots, n$ oraz $j = n+1, \dots, 2n$, to okaże się, że albo układ taki wykazuje takie same właściwości, jak prosty układ drapieżnik-ofiara, albo nie jest stabilny.

Z kolei pewne światło na związek między stabilnością pojedynczego poziomu troficznego a stabilnością całego układu rzucić może analiza zachowania się dwóch drapieżników i dwóch ofiar, między którymi występuje konkurencja. Oznaczmy przez N_1, N_2 liczebności ofiar, a przez N_3 i N_4 liczebności drapieżników. Wtedy

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 - \varepsilon_1 N_1^2 - \beta_{12} N_1 N_2 - \sum_{k=3}^4 \gamma_{k1} N_1 N_k \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 - \varepsilon_2 N_2^2 - \beta_{21} N_1 N_2 - \sum_{k=3}^4 \gamma_{k2} N_2 N_k \end{aligned} \quad (4.3)$$

$$\begin{aligned} \frac{dN_3}{dt} &= -r_3 N_3 + \sum_{l=1}^2 \gamma_{3l} N_l N_3 \\ \frac{dN_4}{dt} &= -r_4 N_4 + \sum_{l=1}^2 \gamma_{4l} N_l N_4 \end{aligned}$$

Stosunkowo łatwo ustalić można dwa kryteria: pierwsze wyznacza warunki, kiedy sam układ konkurujących ofiar bez udziału drapieżników jest stabilny i drugie określające stabilność całego wielogatunkowego modelu. Okazuje się, że losowo wybierając parametry modelu najczęściej spotykamy się będziemy z sytuacją taką, gdy stabilny poziom troficzny idzie w parze ze stabilnością całego układu lub niestabilność poziomu związana jest z niestabilnością układu. Najrzadziej zaś uzyskamy sytuację, gdy dołączenie drapieżników stabilizuje układ jako całość, mimo że układ dwóch ofiar sam w sobie jest niestabilny.

Jak już wspominaliśmy w rozdziale 2, każdy klasyczny model opisujący dynamikę liczebności oddziałujących gatunków sprowadzić można do ogólnej postaci (2.1). Dla każdego takiego opisu układu ekologicznego skonstruować można tak zwaną macierz zespołu $[\alpha_{ij}]$ (Levins 1968), której elementy dane są przez równanie

$$\alpha_{ij} = \left. \frac{\partial f_i}{\partial N_j} \right|_{N_1^*, \dots, N_n^*} \quad (4.4)$$

gdzie N_1^*, \dots, N_n^* jest punktem osobliwym układu. Macierz ta stanowi pewną charakterystykę układu. Pozadiagonalne elementy macierzy α_{ij} , $i \neq j$ informują o sile i kierunku oddziaływania gatunku j na gatunek i , ujemny znak elementu pozwala sądzić, że oddziaływanie to prowadzi do spadku liczebności gatunku i , dodatni zaś znak świadczy o wzroście liczebności gatunku i pod wpływem gatunku j . Natomiast elementy diagonalne α_{ii} macierzy zespołu mówią nam o sile i kierunku wewnętrznych ograniczeń wzrostu liczebności gatunku i . Stabilność całego układu w okolicach punktu osobliwego określa się badając właściwości macierzy zespołu.

Gardner i Ashby (1970) badali stabilność dużych, n -gatunkowych modeli układów ekologicznych analizując właściwości odpowiednich macierzy zespołów. Pozadiagonalne elementy tych macierzy wybierano losowo z rozkładu normalnego o średniej równej zero. Elementy diagonalne były równe -1 we wszystkich przypadkach. Tak więc siła i kierunek oddziaływań międzygatunkowych była zmienną losową, przy czym wariancja s rozkładu normalnego była miarą siły oddziaływań charakteryzującą cały układ. W każdej próbie ustalono jedynie procent C elementów macierzy różnych od zera. Badano prawdopodobieństwo $P(n, C, s)$ tego, że macierz wybrana ze zbioru macierzy charakteryzowanych przez stałe n, C, s będzie odpowiadać układowi stabilnemu. Okazuje się, że dla $n \gg 1$

$$P(n, C, s) \approx 0 \text{ gdy } s(nC)^{1/2} < 1$$

oraz

$$P(n, C, s) \approx 1 \text{ gdy } s(nC)^{1/2} > 1$$

Duża więc liczba oddziaływań międzygatunkowych lub ich wysoka intensywność prowadzi do niestabilności modelu wielogatunkowego układu ekolo-

gicznego. Inaczej mówiąc gatunki, które realizują wiele oddziaływań w ramach stabilnego wielogatunkowego układu „powinny” to robić słabo, natomiast te, które chcą silnie oddziaływać „muszą” ograniczyć się do niewielu gatunków.

Jeszcze jednego ciekawego spostrzeżenia dostarczają badania Gardnera i Ashby'ego. Weźmy dla przykładu dwunastogatunkowy układ, w którym realizowane jest 15% możliwych związków między gatunkami ($C = 0,15$). Ma on bliskie zeru prawdopodobieństwo tego, że będzie stabilny. Natomiast ten sam układ podzielony na trzy czterogatunkowe podukłady będzie miał prawdopodobieństwo stabilności równe 0,35 przy znacznie wyższej liczbie oddziaływań, bo dla $C = 0,45$ w obrębie podukładów.

Na marginesie zwróćmy uwagę, że Gardner i Ashby prowadzili swoje rozważania przy ustalonych elementach diagonalnych macierzy zespołów. Nie badali więc wpływu wewnętrznych mechanizmów regulacji liczebności poszczególnych gatunków na stabilność całego układu. Ich analiza dotyczyła wpływu oddziaływań międzygatunkowych. Natomiast Yodzis (1981) pokazał, że jeśli na diagonalu macierzy zespołu znajdują się elementy ujemne i zera, to zwiększenie wewnętrznych ograniczeń wzrostu liczebności gatunków wyrażające się we wzroście liczby elementów różnych od zera i ich bezwzględnych wartości prowadzi do zwiększenia prawdopodobieństwa znalezienia stabilnego układu wśród układów z losowo wybranymi parametrami.

Nie ma więc ściśle określonej odpowiedzi na pytanie, jaka jest relacja między złożonością a stabilnością układów ekologicznych (Armstrong 1982). Większość argumentów, uzyskanych na podstawie analiz modeli matematycznych, przemawia za tym, że wzrost złożoności układu pociąga za sobą zmniejszenie jego stabilności (May 1973). Argumenty Maya dotyczące głównie układów drapieżnik-ofiara należy jednak osłabić przypominając wcześniej omawianą pracę Teramoto, Kawasakiego i Shigesady (1979) dotyczącą takiego też układu z uwzględnieniem efektu przełączania, który stabilizował początkowo niestabilny układ dwóch konkurujących gatunków ofiar oraz model przytoczony przez Maynarda Smitha (1974) opisujący układ trzech poziomów troficznych i sześciu gatunków (dwie ofiary, dwóch drapieżników pierwszego rzędu i dwóch drugiego), w którym wprowadzenie konkurencji między szczytowymi drapieżnikami (a więc komplikacja układu) prowadzi do stabilizacji całości. O wiele bardziej ciekawa i jednoznaczna jest wymowa przytaczanej przez Maya pracy Gardnera i Ashby'ego. W bardziej ogólny sposób potwierdza on tezę o tym, że wzrost złożoności prowadzi do zmniejszenia stabilności układu ekologicznego. Równie ważny jest inny wniosek wynikający ze wszystkich tych prac. Otóż widać, że do tego, aby model złożonego układu ekologicznego był stabilny, parametry jego powinny być wybrane w wysokim stopniu w sposób nielosowy (May 1973, Maynard Smith 1974).

5. Heterogeniczność środowiska a stabilność układów ekologicznych

Heterogeniczności środowiska oraz dyspersji organizmów przypisuje się najczęściej stabilizujący wpływ na dynamikę układów ekologicznych. Najbardziej spektakularnym, laboratoryjnym potwierdzeniem tej relacji między niejednorodnością środowiska a stabilnością są zapewne klasyczne eksperymenty Huffakera (1958). Podobną wymowę mają właściwości bardzo wielu modeli matematycznych.

Heterogeniczne środowisko przedstawia się jako przestrzeń o charakterze mozaiki. Są tam „wyspy”, na których toczy się ekologiczna gra, poprzedzielane barierami w postaci nie sprzyjających obszarów. Pomiedzy wyspami odbywa się migracja. Bada się najczęściej jej wpływ na stabilność rozmaitych wielogatunkowych układów ekologicznych funkcjonujących w takiej konfiguracji przestrzennej. Możliwości rozwiązań jest oczywiście znacznie więcej niż w przypadku układu w środowisku jednorodnym. Asymptotycznie osiągnięty stan stabilny może wcale nie być reprezentowany przez równomierny rozkład liczebności w przestrzeni. Natomiast stabilne oscylacyjne rozwiązania prowadzić mogą do wahań liczebności, które w poszczególnych podobszarach będą różnić się amplitudą i przesunięciem czasowym, co w rezultacie da skomplikowany, zmienny w czasie przestrzenny rozkład liczebności (Levin 1976).

Kawasaki i Teramoto (1979) rozpatrywali klasyczny układ drapieżnik-ofiara (4.1) w środowisku składającym się z liniowo ułożonych podobszarów różniących się szybkościami przyrostów obu składników i intensywnością drapieżnictwa. Tylko drapieżniki mogły poruszać się między sąsiednimi podobszarami, nasilenie migracji uzależnione było od różnicy liczebności drapieżników. Okazało się, że układ, który w środowisku homogenicznym (po prostu równania (4.1)) charakteryzuje się obojętną równowagą i oscylacjami o stałym okresie w środowisku heterogenicznym (przyjmuje teraz postać równań (4.1) z członami dyfuzyjnymi) zmienia swoje zachowania — w każdym z podobszarów liczebności dążą do pewnych równowagowych wartości, przy czym rozkład tych liczebności jest nierównomierny. Podobne rezultaty uzyskali Comins i Blatt (1974).

Stenseth (1980) przypomniał, że mniej bezpośrednio wprowadzenie niejednorodności środowiska wpływa na stabilizację innych wersji klasycznego układu drapieżnik-ofiara. I tak jeśli się założy (a założenie to wydaje się być uzasadnione), że w środowisku heterogenicznym pojemność środowiska dla ofiar lub wydajność drapieżników w ich poszukiwaniu są mniejsze niż w obszarach jednorodnych, to z modelu Rosenzweiga i MacArthura (patrz np. Rosenzweig i MacArthur 1963), który jest pewnym uogólnieniem modelu Lotki-Volterry wynika, że przy odpowiednio dużym nasileniu różnic między tymi środowiskami układ drapieżnik-ofiara jest stabilny w środowisku heterogenicznym, niestabilny zaś w homogenicznym. Podobnie rzecz się ma z modelem układu drapieżnik-ofiara, do którego Maynard

Smith (1974) wprowadził matematyczny opis schronień dla ofiar. Zwykły układ Lotki-Volterra (4.1) charakteryzuje się, jak wiemy, neutralną stabilnością, natomiast układ z kryjówkami daje zbieżność liczebności obu gatunków do pewnej stabilnej wartości równowagowej. Także, jak zwraca uwagę Stenseth w modelu Tannera (1975), w którym rozważano środowisko podzielone na dwa podobszary — w jednym część ofiar unikała drapieżnictwa, w drugim była na nie narażona w całości, jeśli w wersji z jednym obszarem istniał cykl graniczny, czyli trwałe stabilne oscylacje liczebności, to po dodaniu drugiego podobszaru z kryjówkami uzyskiwano zanikające oscylacje wokół położenia równowagi.

Christiansen i Fenchel (1977) opisali za pomocą klasycznego schematu (3.1) los gatunku zasiedlającego wyspę otoczoną obszarem zajmowanym przez inny konkurujący z pierwszym gatunek. Oba gatunki spotykają się na wyspie, przy czym zewnętrzny emigruje tam ze stałą prędkością. Okazuje się, że mimo iż gatunek rodzimy jest lepszym konkurentem i eliminuje gatunek zewnętrzny w środowisku jednorodnym, to w środowisku heterogenicznym oba gatunki mogą trwale współistnieć. Z kolei Goh (1980) pokazał, iż układ dwóch konkurujących gatunków podlegający w środowisku jednorodnym zasadzie konkurencyjnego wykluczania (jeden z gatunków ulega eliminacji), w środowisku heterogenicznym z możliwością migracji obu konkurentów między sąsiednimi podobszarami, proporcjonalnej do różnicy liczebności, charakteryzuje się trwałym współistnieniem obydwu gatunków.

6. Różnice między osobnikami a regulacja liczebności populacji

Łomnicki (1978, 1980a, 1980b) wysunął hipotezę, że indywidualne różnice między osobnikami i ukształtowanie się hierarchii w populacji wyrażające się w nierównomiernym podziale zasobów pomiędzy osobnikami prowadzą do regulacji liczebności populacji, czyli czynią z niej układ stabilny. Z konieczności do wykazania tego autor musiał posłużyć się zupełnie odmiennym od dotychczas rozważanych modelem dynamiki pojedynczej populacji. Każdemu osobnikowi przypisał pewną rangę x , odpowiadającą jego pozycji w populacji, jeśli chodzi o ilość wykorzystywanych zasobów. Funkcja $y(x, N, V)$ opisuje ilość zasobów (np. pokarmu) zużywanych w czasie cyklu życiowego przez osobnika o randze x , jeśli liczba osobników w populacji równa się N , a całkowita ilość zasobów V . Jeżeli przez R oznaczamy ilość zasobów potrzebną osobnikowi do przeżycia do czasu wydania potomstwa, a przez L liczbę osobników, które otrzymały taką wystarczającą porcję zasobów, to przy założeniu, że zasoby są przekształcane w potomstwo z wydajnością h , otrzymamy następujące równanie wiążące liczebność populacji w dwóch kolejnych krokach czasowych

$$N(t+1) = h \sum_{x=1}^L (y(x, V, N(t)) - R) \quad (6.1)$$

gdzie przyjęliśmy, że ranga osobnika jest równa jego numerowi w hierarchii. Równanie to opisuje oczywiście populację z niezachodzącymi pokoleniami. Należy także dołączyć do niego równanie obrazujące dynamikę zasobów.

Okazuje się, że przy skrajnie równomiernym podziale zasobów, tzn. gdy $y(x, V, N) = V/N$, układ jest niestabilny, jeśli tylko koszty przeżycia do okresu dojrzałości są większe od kosztów wydania jednego potomka, a więc w przeważającej większości znanych przypadków. Natomiast przy skrajnie nierównomiernym podziale zasobów, gdy L osobników dostaje maksymalnie możliwą ilość zasobów równą a , przy czym $V = L \cdot a$, dla pozostałych zaś $y = 0$, układ jest stabilny. Autor postuluje na podstawie tych dwóch skrajnych przypadków, że przy stopniowym zmienianiu sposobu rozdziału zasobów, od skrajnie równomiernego do skrajnie nierównomiernego, uzyskiwać będziemy układy coraz bardziej stabilne — od rozbieżnych oscylacji liczebności poprzez oscylacje stałe aż do zbieżnych.

7. Czy układy ekologiczne są stabilne?

Różnice między układami fizycznymi a biologicznymi polegają na odmiennych mechanizmach ewolucji. Oba typy układów mogą zmieniać się w czasie, lecz tylko w przypadku układów biologicznych to, co obserwujemy, jest rezultatem ewolucji pod wpływem doboru naturalnego. Tak więc teoria doboru naturalnego powinna rozstrzygać o najbardziej podstawowych kwestiach biologicznych, w tym także dotyczących układów ekologicznych. Przyjmując program maksimum powinniśmy dążyć do wyjaśnienia zjawisk biologicznych w kategoriach doboru naturalnego lub, przyjmując program minimum, poprzestać na takich wyjaśnieniach, które z tą teorią nie są sprzeczne (Łomnicki 1980b). Sądzę, że żadne inne wytłumaczenie zjawisk biologicznych nie jest nas w stanie w pełni zadowolić.

Pojęcie doboru naturalnego, aczkolwiek kryje w sobie za każdym razem opis mechanizmu, którego warunki i sposób działania są ściśle określone, to jednak interpretowany jest na różne sposoby — na przykład w zależności od założenia dotyczącego poziomu, na jakim działa. Na pierwszy rzut oka wydaje się, że stosunkowo łatwo dowodzić konieczności stabilności układów ekologicznych w kategoriach doboru grupowego i w gruncie rzeczy większość stwierdzeń dotyczących tego zagadnienia jest właśnie w tym duchu wypowiedziana. Załóżmy, że nasz „świat” składa się z oddziaływujących na siebie lokalnych populacji rozmieszczonych wyspowo w środowisku. Dobór grupowy działający na te lokalne populacje będzie z definicji iść w kierunku selekcji takich ich właściwości, które zapewniają im trwanie, czyli np. drogą zwiększenia stabilności dynamiki liczebności. Oczywiście interesy poszczególnych populacji mogą być na tyle sprzeczne, zakłócone jeszcze dodatkowo obecnością innych poziomów troficznych, że stan taki może nie być osiągalny. Może nie istnieć stabilna populacja tak wybrana, jak również szerszy układ, w którym ona funkcjonuje, może okazać się niestabilny. W kategoriach

doboru grupowego dowód twierdzenia, że układy ekologiczne są stabilne, nie jest taki prosty, jakby się mogło wydawać, jeśli chcemy przeprowadzić go uczciwie. Trudności pojawiają się już na etapie samego sformułowania problemu. Wiele bowiem zależy od tego, na jakim poziomie organizacji zakładamy działanie doboru grupowego.

Okazuje się jednak, że dobór grupowy, jeśli w ogóle działa, to jego znaczenie jest bardzo ograniczone (patrz np. Maynard Smith 1976, Łomnicki 1980c). Warto także zapoznać się z krytyką takich modeli np. u Wade'a (1978). Niebezpiecznie jest więc wyjaśniać za pomocą niepewnego mechanizmu. Nie istnieją z kolei żadne w pełni przekonujące dowody oparte na doborze indywidualnym, które uzasadniałyby stabilność układów ekologicznych (Maynard Smith 1974). Nikt jednoznacznie nie wykazał, że interesy osobników mogą być całkowicie realizowane tylko w stabilnym układzie ekologicznym. Osobiście jestem skłonny przyznać rację tym, którzy twierdzą, że dynamika liczebności, jej ewentualna stabilność w różnych układach ekologicznych jest produktem ubocznym gry, która toczy się o coś zupełnie innego — o przeżycie i wydanie potomstwa przez poszczególne organizmy.

To prawda, że większość modeli układów ekologicznych tylko w nieznanym stopniu zahacza o te najistotniejsze problemy, a te prace, w których próbuje się dowodzić stabilności układów ekologicznych opierając rozumowanie na rozważaniach nad doborem naturalnym, czynią to, jak już mówiliśmy najczęściej w sposób bardzo mało przekonujący i dotyczą bardzo szczególnych sytuacji. Jednakże trzeba sobie zdawać sprawę, że modele układów ekologicznych, te najbardziej powszechne — klasyczne, w większości przypadków są to modele specyficzne biologiczne, takie, które opisują inne istotne cechy układów ekologicznych. Można ich więc użyć do zasugerowania odpowiedzi na tytułowe pytanie, do ustalenia wstępnych warunków, kiedy odpowiedź ta jest pozytywna.

Analiza klasycznych modeli matematycznych układów ekologicznych wskazuje, że na ogół opisują one układy stabilne, chociaż trzeba im zarzucić, iż tę stabilność mają niejako narzuconą z zewnątrz w postaci specjalnych form równań gwarantujących stabilność. Tak jest zarówno z klasycznymi modelami wzrostu pojedynczych populacji (patrz równanie logistyczne), jak i licznych układów wielogatunkowych. Kolmogorov (1936) wykazał, że większość wersji klasycznego modelu układu drapieżnik-ofiara, a także pasożyt-żywiciel, gdyż matematyczne opisy tych układów są podobne, jest stabilna — charakteryzują się one albo stabilnym punktem, do którego liczebności obu gatunków z upływem czasu zbiegają, albo cyklem granicznym, czyli stabilnymi oscylacjami liczebności drapieżnika i ofiary. Także próby urealniania klasycznego układu pasożyt-żywiciel (a co za tym idzie i drapieżnik-ofiara) przez wprowadzenie nielosowego poszukiwania żywiciela, uwzględnienie oddziaływań między pasożytami itd. prowadzą najczęściej do wzrostu stabilności układu (Rogers i Hubbard 1974).

Modele opisujące układy gatunków pozostających w związkach mutualistycznych, analizowane przez Maya (1976b), np. równania

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 - \varepsilon_1 N_1^2 + \delta_1 N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 - \varepsilon_2 N_2^2 + \delta_2 N_1 N_2\end{aligned}\tag{7.1}$$

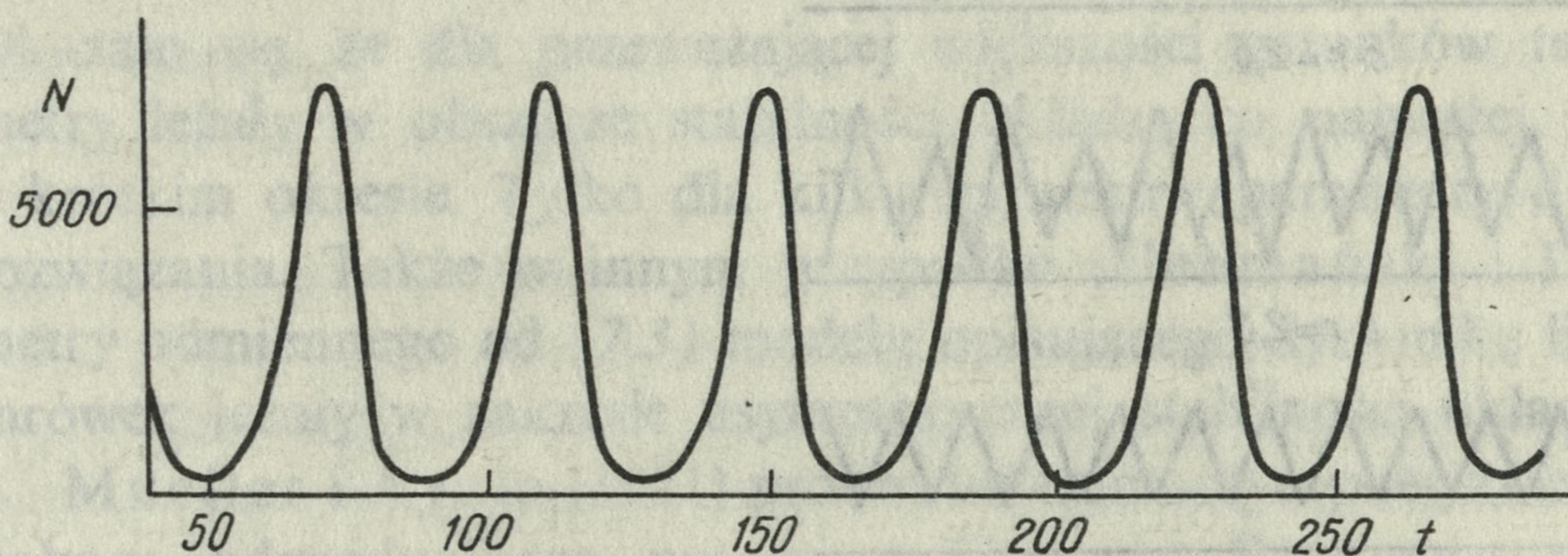
opisują na ogół układy stabilne. Charakteryzują się one zanikającymi oscylacjami liczebności wokół położenia równowagi lub jej monotoniczną zbieżnością do wartości równowagowych. Zakres parametrów odpowiadających układowi stabilnemu jest szeroki, aczkolwiek stosunkowo łatwo znaleźć takie ich wartości, kiedy jednemu z gatunków wiedzie się na tyle dobrze, że jego liczebność rośnie nieograniczenie. Charakterystyczną cechą modeli układów mutualistycznych jest to, iż ich czas powrotu do położenia równowagi jest większy niż dla każdego z gatunków z osobna.

Najwięcej problemów stwarzają klasyczne modele układów konkurencyjnych, przy czym stabilność takiego układu zawsze można uzyskać. Zasadę konkurencyjnego wykluczania i zasadę ograniczonego podobieństwa można traktować jako przepisy na konstrukcję stabilnych układów grupujących konkurencyjne gatunki. Ostrość tych zasad jest osłabiana i to w kierunku zwiększenia stabilności układów przez obecność wyższego piętra troficznego — drapieżników korzystających z konkurujących ofiar lub też przez heterogeniczność środowiska, co stwarza możliwości migrowania do wolnych fragmentów przestrzeni gatunkom, które są słabszymi konkurentami.

Klasyczne modele typu „volterrowskiego” opisujące dynamikę liczebności w rozmaitych układach ekologicznych konstruowano robiąc wiele nierealistycznych założeń. Oto najważniejsze: wszystko co się dzieje w układzie i co ma wpływ na zmiany liczebności zależy od tejże liczebności i to w ściśle określony sposób; wszystkie procesy przebiegają w sposób ciągły; środowisko jest stałe w czasie i najczęściej w przestrzeni; nawet przy najmniejszych liczebnościach obowiązują te same mechanizmy, czynniki losowe nie mają wpływu na dynamikę liczebności; zmiany liczebności odbywają się w sposób natychmiastowy bez opóźnienia w czasie; organizmy traktowane są jako jednakowe molekuly o cechach stałych w czasie. Rezygnując z poszczególnych lub części tych założeń dostajemy nowe, bardziej realistyczne wersje klasycznych modeli układów ekologicznych, z których pewne zresztą wcześniej omawialiśmy.

Wprowadzenie opóźnienia czasowego do modeli układu ekologicznego zmienia dość znacznie jego dynamikę. Zabieg taki może być np. uzasadniony koniecznością uwzględnienia cyklu rozwojowego gatunków składających się na układ, w przypadku układu „zjadający — zjadany” skończonym czasem potrzebnym na restytuowanie liczebności dolnego poziomu troficznego. Generalnie rzecz biorąc stabilność układu z opóźnieniem może być zachowana pod warunkiem, że nie jest ono zbyt duże, większe opóźnienia powodują

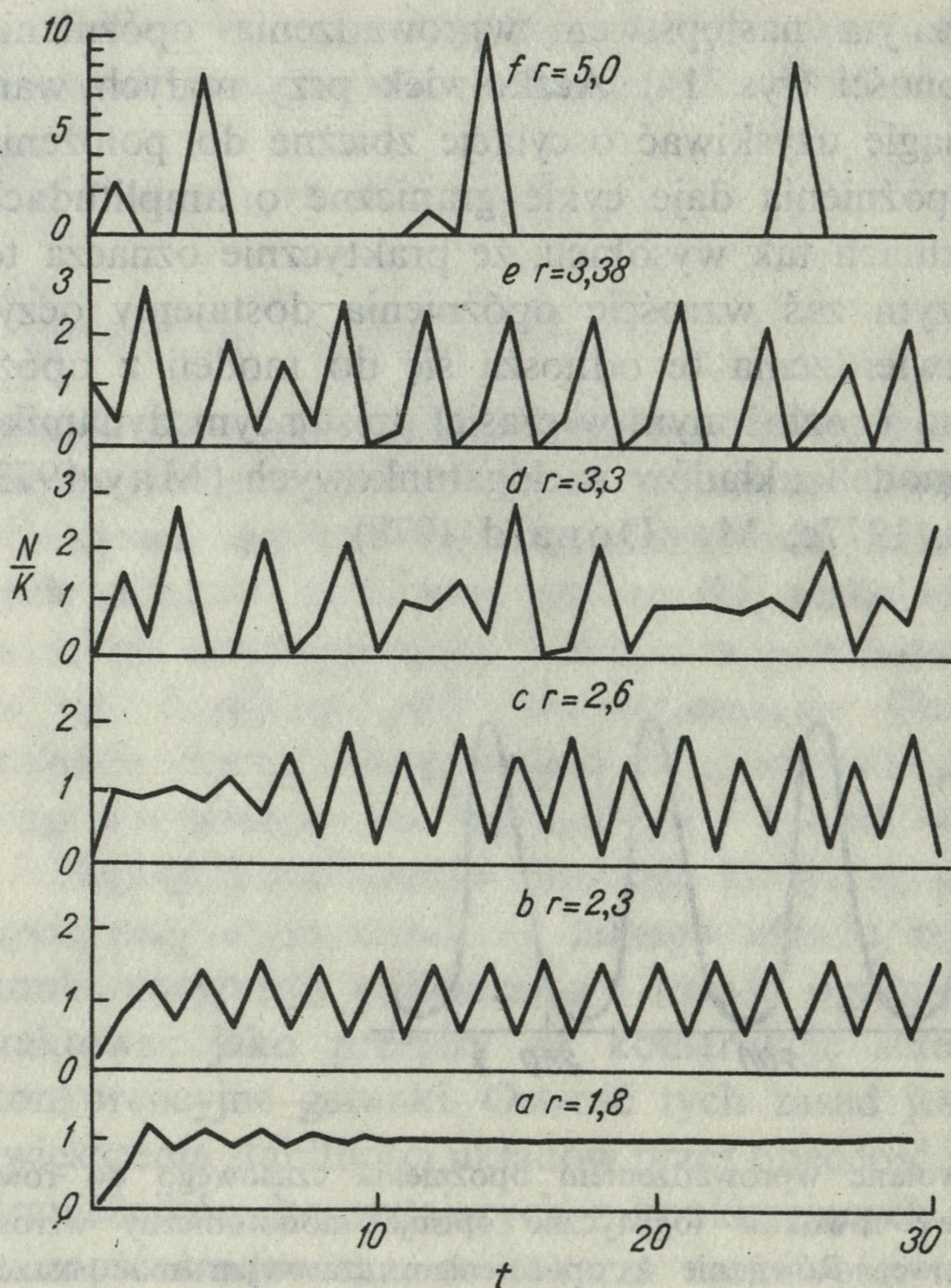
destabilizację. Charakterystycznym następstwem wprowadzenia opóźnienia czasowego są oscylacje liczebności (rys. 14). Aczkolwiek przy małych wartościach opóźnień możemy ciągle uzyskiwać oscylacje zbieżne do położenia równowagi, to zwiększenie opóźnienia daje cykle graniczne o amplitudach oscylacji przy dużych opóźnieniach tak wysokich, że praktycznie oznacza to wyginięcie układu, przy dalszym zaś wzroście opóźnienia dostajemy oczywiście rozbieżne oscylacje. Stwierdzenia te odnoszą się do modeli z opóźnieniem czasowym (dyskretnym i rozłożonym w czasie) opisującym dynamikę pojedynczych populacji oraz modeli układów wielogatunkowych (May 1973, Cushing 1976, 1977a, 1977b, 1977c, MacDonald 1978).



Rys. 14. Oscylacje liczebności wywołane wprowadzeniem opóźnienia czasowego do równania logistycznego (2.4). Wyjściowe równanie logistyczne opisuje monotoniczny wzrost liczebności do wartości równowagowej. Równanie z opóźnieniem czasowym ma postać: $dN(t)/dt = r(1 - N(t-T)/K)N(t)$, gdzie T jest opóźnieniem czasowym (wg Maya 1973) | Oscillations in numbers as a result of time delay introduced into logistic equation (2.4). Initial logistic equation describes the monotonic increase in numbers to the equilibrium. The equation with time delay is: $dN(t)/dt = r(1 - N(t-T)/K)N(t)$ where T — time delay (acc. to May 1973)

Założenie, że wszystkie procesy wpływające na dynamikę liczebności układu ekologicznego przebiegają w czasie w sposób ciągły, wydaje się być także nieprawdziwe. W istocie bowiem prawie nic w przyrodzie nie dzieje się ciągle, rytm pracy układów ekologicznych wyznaczają cykle życiowe organizmów, pory roku i wiele innych czynników ujawniających się tylko w pewnych odcinkach czasu. Dlatego bardzo często właściwszym opisem niż równania różniczkowe jest użycie równań różnicowych, odtwarzających zachowanie układu w kolejnych, dyskretnych krokach czasowych. Można na przykład w ten sposób opisywać szczytowe liczebności populacji w kolejnych sezonach. Ilustrację tego podejścia stanowi różnicowa wersja logistycznego równania wzrostu liczebności pojedynczej populacji (2.6).

Równania różnicowe mają pewne ciekawe właściwości. Zmiany parametrów tych równań prowadzą do gwałtownych jakościowych zmian zachowań ich rozwiązań (Li i Yorke 1975, May 1976a, May i Oster 1976). Prześledźmy to za Mayem na przykładzie różnicowej wersji równania wzrostu liczebności populacji w postaci



Rys. 15. Różnice w zachowaniu się równania różnicowego (7.2) w zależności od wartości parametru r . Na osi pionowej odłożono liczebność mierzona w wartościach K . $a - r = 1,8$, zanikające oscylacje wokół położenia równowagi, $b - r = 2,3$, trwałe oscylacje typu cykl graniczny o okresie równym dwóm jednostkom czasu, $c - r = 2,6$, trwałe oscylacje typu cykl graniczny o okresie równym czterem jednostkom czasu, d, e i f — różne przykłady chaotycznych zachowań układu, w tych przypadkach r jest większe od wartości granicznej 2,692 (wg Maya 1976a)

Differences in the behaviour of difference equation (7.2) depending on value of parameter r . On vertical axis numbers measured in values K . $a - r = 1.8$, decreasing oscillations around equilibrium, $b - r = 2.3$, permanent oscillations of limit cycle type of a period equal to two units of time, $c - r = 2.6$, permanent oscillations of limit cycle type of a period equal to four units of time, d, e and f — various examples of chaotic behaviour of the system, in these instances r is greater than the limit value 2.692 (acc. to May 1976a)

$$N(t+1) = N(t) \exp \left(r \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) \right) \quad (7.2)$$

gdzie r i K są stałymi (rys. 15). Dla małych wartości r ($0 < r < 2,0$) równanie opisuje monotoniczny wzrost liczebności do wartości równowagowej. Zwiększanie r w tym zakresie powoduje wzrost szybkości przyrostu populacji, jednak w pewnej chwili pojawiają się oscylacje wokół położenia równowagi, początkowo zanikające o wzrastającym czasie powrotu, aż dla $r > 2,0$ powstają nie zanikające oscylacje o charakterze stabilnego cyklu

granicznego o okresie równym dwóm krokom czasowym. Dalszy wzrost r daje oscylacje o okresie 2, 4, 8, ... kroków czasowych do momentu, gdy dla $r > 2,692$ rozwiązania równania (7.2) zaczynają się zachowywać zupełnie chaotycznie, dając nieregularne zmiany liczebności, przy czym charakter i zakres tych zmian mogą być takie, że praktycznie wykluczają ich biologiczną interpretację i mogą oznaczać wymarcie populacji.

Hassell, Lawton i May (1976) przeanalizowali tabele życiowe kilkudziesięciu gatunków z różnych jednostek taksonomicznych i starali się na podstawie tych danych wybrać dla każdego z gatunków parametry modelu opisującego zmiany liczebności w postaci

$$N(t+1) = \lambda N(t) (1 + aN(t))^{-b} \quad (7.3)$$

Okazało się, że dla przeważającej większości gatunków tak dobrane parametry leżały w obszarze stabilności układu, co najwyżej były to oscylacje o krótkim okresie. Tylko dla kilku gatunków parametry dawały chaotyczne rozwiązania. Także w innym przypadku (Uchmański i Pętał 1982) parametry odmiennego od (7.3) modelu opisującego dynamikę liczebności kolonii mrówek leżały w zakresie asymptotycznej stabilności układu.

Mueller i Ayala (1981) próbowali tłumaczyć powyższe fakty działaniem doboru indywidualnego, natomiast Thomas, Pomerantz i Gilpin (1980) dla tego samego zjawiska szukali wyjaśnienia w kategoriach doboru grupowego. Niestety do obu tych prac w pełni odnosi się to, co wcześniej mówiliśmy o podobnych usiłowaniach wyjaśnienia stabilności układów ekologicznych działaniem doboru naturalnego — obie są bardzo nieprzekonywające.

Dalszym urealnieniem klasycznego modelu jest uwzględnienie w nim struktury wiekowej. Dla dyskretnego modelu pojedynczej populacji zrobił to Leslie (1959) (p. omówienie w Pielou 1977) uwzględniając zależność od liczebności elementów macierzy układu. Rezultatem tego zabiegu była stabilizacja dynamiki liczebności (zanikające oscylacje wokół położenia równowagi) oraz struktury wiekowej populacji.

Największym znanym mi odstępstwem od tradycyjnego schematu „volterrowskiego” są modele proponowane przez Łomnickiego (patrz rozdział 6). Modele te w dyskretnych krokach czasowych rozpatrują układ: populacja i jej zasoby, uwzględniając różnice między osobnikami, nierówny podział zasobów, heterogeniczność środowiska i możliwość migracji. Opisują one układ stabilny. Liczebność populacji wykazuje zanikające oscylacje wokół położenia równowagi.

Podobnie sytuacja wygląda — układy są stabilne — w przypadku innych nielicznych prób „nievolterrowskiego” podejścia do dynamiki pojedynczej populacji. Tak jest dla stymulacyjnego modelu dynamiki liczebności kohorty owadów skonstruowanego przez Fujiego (1975). W modelu tym uwzględnia się: istnienie stadiów rozwojowych, kanibalizm starszych stadiów rozwojowych (zjadane są młodsze stadia) oraz zależne od zagęszczenia ograniczenia w pro-

dukcji jaj. Ponadto osobniki w tym modelu rosną, przy czym ciężar początkowy jest cechą indywidualną przypisywaną poszczególnym osobnikom, a szybkość przyrostu ciężaru zależy od ilości dostępnego pokarmu w środowisku. Przejście do następnego stadium rozwojowego uzależnione jest od osiągnięcia odpowiedniego ciężaru, osobnik ulega zaś eliminacji, jeśli ciężar spadnie poniżej pewnej wartości progowej.

Stabilność układu jest także rezultatem podejścia zaproponowanego przez Matessiego (1980). W modelu tym z kolei uwzględnia się dynamikę zasobów populacji, od których uzależniony jest wzrost osobników. Niestety wszystkie osobniki rosną jednakowo. Istnieje w modelu pewna standardowa krzywa opisująca zmiany ciężaru osobnika. Śmiertelność występuje tylko wtedy, gdy aktualny ciężar spada poniżej standardowego i jest proporcjonalna do ich różnicy. Liczba zaś nowych osobników produkowanych po zakończeniu wzrostu jest proporcjonalna do nadwyżki ciężaru końcowego nad końcowym ciężarem standardowym.

Każdy z omawianych do tej pory modeli opisywał sytuację stałą, jeśli chodzi o skład i strukturę układu ekologicznego, jedynymi zmiennymi były liczebności. Widzieliśmy, że model każdej z tych wielu różnych sytuacji ekologicznych posiadał taki zakres parametrów, który zapewniał mu stabilność. Pojawia się jednak pytanie: w jaki sposób w naturalnych warunkach może się ukształtować układ o takich właściwościach? Nie wyjaśnia tego trywialne na pozór stwierdzenie, że obserwujemy tylko stabilne układy, gdyż niestabilne „wyginęły”. Przecież proces kształtowania się układu przebiega na ogół po zawilej drodze, której nie wszystkie meandry są znane. Trzeba dopiero udowodnić, że jego rezultatem może być układ stabilny.

Prześledźmy rozważania Maynarda Smitha (1974) dotyczące tychże problemów, uzupełniając je kilkoma świeżymi przykładami. Pewne światło na te zagadnienia rzuca wniosek, jaki z analizy zależności między złożonością i stabilnością układów ekologicznych uzyskał May (p. rozdz. 4). Aby model układu był stabilny, potrzeba żeby jego parametry wybrane były w wysokim stopniu nielosowo. W jaki sposób taki „wybór” może przebiegać? Załóżmy, że gatunki składające się na układ działają na siebie przez pewien czas. Wtedy, jeśli tylko czas ten jest wystarczająco długi, z dużym prawdopodobieństwem zajdą w nich jakieś zmiany genetyczne wywołane dobozem naturalnym działającym w tym układzie. Gatunki będą wspólnie ewoluować, czyli podlegać procesowi koewolucji (Maynard Smith 1974, Slatkin i Maynard Smith 1979). Odbiciem tego procesu będą zmiany parametrów modelu naszego układu ekologicznego. Jednak nie musi on odbywać się w kierunku stabilizacji układu. Kierunek zmian całego układu, tej jego cechy, która jest najłatwiej dla nas dostępna, czyli dynamiki liczebności tworzących go gatunków, zależy bowiem od zmian tego, co z kolei najmniej dostępne, od właściwości osobników.

W pewnych sytuacjach można jednak oczekiwać przy okazji wzrostu stabilności całego układu. Pimentel (1961, 1968, 1973) zaproponował pewien

mechanizm o bardzo ogólnym charakterze, który zapewnia zmiany układu w kierunku większej stabilności — tak zwane genetyczne sprzężenie zwrotne. Zauważył on mianowicie, że kierunek działania doboru zależy może od liczebności gatunków składających się na układ ekologiczny. Działanie genetycznego sprzężenia zwrotnego w przypadku stabilizacji dynamiki liczebności układu dwóch konkurujących gatunków można wyobrazić sobie w sposób następujący. Jeśli założymy, że pierwszy gatunek jest liczny, a drugi nie, to dobór działać będzie na osobniki pierwszego gatunku w kierunku zwiększenia ich odporności na konkurencję wewnątrzgatunkową, w przypadku drugiego zwiększana będzie odporność na konkurencję międzygatunkową. Spowoduje to oczywiście wzrost liczebności drugiego gatunku względem pierwszego. Podobnie genetyczne sprzężenie zwrotne działa, jeśli relacja między liczebnościami jest odwrócona.

Ale nie jest to jedyny możliwy sposób realizacji genetycznego sprzężenia zwrotnego, które poprzez zmiany genetyczne w układzie konkurujących gatunków powoduje jego stabilizację. Można bowiem wyobrazić sobie także, że zmiany nie dotyczą oddziałujących gatunków, lecz pokarmu, o który konkurują. Niech pod wpływem liczniejszego gatunku w pokarmie, którym może być pewien trzeci gatunek, pojawia się mechanizm odpornościowy zmniejszający jego użyteczność czy też dostępność dla liczniejszego gatunku, ale zachodzący w takim kierunku, że pokarm ten staje się bardziej użyteczny dla drugiego mniej liczniejszego gatunku. Wtedy liczebność pierwszego gatunku będzie spadać, a drugiego rosnać. Dokładnie tak samo mechanizm ten działa przy odwróconych proporcjach liczebności. Poszukiwano także skutków działania genetycznego sprzężenia zwrotnego w innych układach ekologicznych. Laboratoryjne modele wskazują, że może ono działać również w układzie roślina—roślinożerca i pasożyt—żywiciel powodując ich stabilizację.

Można sobie wyobrazić inny mechanizm — działający nie poprzez zmiany genetyczne, ale na drodze zmian składu gatunkowego układu, zmian, które w efekcie mogą dać układ ze stabilną dynamiką liczebności. Załóżmy, że na nie zasiedloną wyspę przybywa w pewnej chwili szereg gatunków. Powstaje pewien system skomplikowanych relacji. Niektóre gatunki zaczynają konkurować ze sobą, inne tworzą układy drapieżnik—ofiara, jeszcze inne pozostają w związkach mutualistycznych. Oddziaływania te eliminują wiele gatunków. Nie można jednak wykluczyć, że w końcu ukształtuje się układ stabilny, składający się z mniejszej niż wyjściowa liczby gatunków.

Możliwość powstania stabilnego układu na drodze eliminacji gatunków wykazali ostatnio w eksperymentach numerycznych Tregonning i Roberts (1979). Rozważali oni układy początkowo składające się z wielu gatunków ($n \approx 50$) opisane ogólnymi równaniami

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i - \sum_{j=1}^n a_{ij} N_i N_j \quad (7.4)$$

gdzie $i = 1, \dots, n$. Współczynniki a_{ij} , $i = j$, w kolejnych wersjach układu wybierano tak, aby z pewnym stałym prawdopodobieństwem C były różne od zera i równe stałej g w tym przypadku, natomiast o współczynnikach r_i i a_{ii} zakładano, że są równe odpowiednio 1 i -1 . Wyjściowe układy na ogół były niestabilne, usuwano wtedy kolejno te gatunki, których liczebności przekraczały biologicznie uzasadnione wartości i badano stabilność mniejszych układów. Okazało się, że we wszystkich przypadkach (badano 25 takich układów) średnio po 25 krokach eliminacji uzyskiwano układ stabilny, przy czym największy uzyskany tą drogą układ liczył 29, a najmniejszy 21 gatunków. Porównano tę metodę uzyskiwania układów stabilnych z metodą losowej eliminacji (poprzednio usuwano gatunki „najgorzej” się zachowujące) i okazało się, że tylko w 24% przypadków prowadziła ona do układów stabilnych, które były zresztą znacznie mniejsze, gdyż największy składał się tylko z 4 gatunków.

8. Zakończenie

Spróbujmy na to, o czym do tej pory mówiliśmy, popatrzeć trochę inaczej. Rozpatrywaliśmy układy proste, najczęściej dwugatunkowe. Układy rzeczywiste są na ogół bardziej skomplikowane, a co za tym idzie czynniki i mechanizmy, które jak wynika z modeli klasycznych, sprzyjają stabilności, działają nie we wzajemnej izolacji, ale łącznie. Gatunki ulegają eliminacji, materiał genetyczny gatunków tworzących układy podlega zmianom, w miejsce eliminowanych pojawiają się nowe gatunki, mało tego — środowisko abiotyczne fluktuuje tak, że układy, które nawet posiadają położenia równowagi, nigdy się w nich nie znajdują, najczęściej zdążają tylko ciągle do tego stanu (Connell 1978). Wszystko to oznacza, że chociaż układ ekologiczny w swojej konkretnej postaci może przestać istnieć, to świat istnieje dalej, podlegając ciągłym zmianom. To od Hutchinsona (1951) pochodzi pojęcie „fugitive species”, czyli gatunku tworzącego rozmieszczone wyspowo w środowisku niestabilne populacje, który lokalnie ustępuje każdemu innemu gatunkowi, ale globalnie istnieje dzięki zdolności do dyspersji i kolonizacji nowych lub zwalnianych obszarów. Miejmy tylko nadzieję, że można ten świat zrozumieć za pomocą metod, jakich używaliśmy, a wnioski, które uzyskujemy, mają istotne znaczenie.

Podsumujmy więc krótko rezultaty wędrówek po zawiłościach ekologii matematycznej. Jeden wniosek jest chyba najważniejszy. Rzeczywiście warto zastanowić się nad stabilnością układów ekologicznych. Stabilność (względnie niestabilność) jest jedną z najważniejszych cech układu ekologicznego, a wszystkie jej uwarunkowania to bogate źródło informacji o jego funkcjonowaniu i strukturze.

Wiemy, że klasyczne opisy matematyczne wszystkich układów ekologicznych mają stabilne rozwiązania, a zakresy parametrów odpowiadających stabilności

pozostają w granicach naszych biologicznych wyobrażeń o ich funkcjonowaniu. Świat klasycznych modeli ekologicznych jest więc stabilny. Najpełniejszy wyraz temu przeświadczeniu dał chyba w swojej książce Slobodkin (1962). Wszelkie próby urealnienia klasycznych modeli (uwzględnienie heterogeniczności środowiska, wprowadzenie innych poziomów troficznych, itd.) nie osłabiają na ogół stabilności, a najczęściej zwiększają ją. Jesteśmy także w stanie wyobrazić sobie przynajmniej dwa mechanizmy, które prowadzą układ do stabilności, powodują, że parametry jego modelu pochodzą z obszaru odpowiadającego stabilności — jest to genetyczne sprzężenie zwrotne i eliminacja gatunków.

Chociaż matematyka na tym polu poszczycić się może wieloma sukcesami, to jednak trzeba z całą stanowczością podkreślić, że wszystkie te wnioski zbudowano na podstawie klasycznych modeli typu „volterrowskiego”, w których zależność od zagęszczenia gra rolę decydującą, a często jedyną. Musimy więc zdawać sobie sprawę z tego, że nasze wnioski należy ograniczyć tylko do tych sytuacji, które odpowiadają założeniom klasycznych modeli.

Większość rzeczywistych sytuacji jest jednak daleka od założeń modeli klasycznych. Natomiast próby konstruowania modeli typu „nievolterrowskiego”, to dopiero opisy dynamiki liczebności co najwyżej pojedynczych populacji. Aczkolwiek nieklasyczne modele, które znamy, charakteryzują się także stabilnymi rozwiązaniami, to daleka jest jeszcze droga przed tym bardziej realistycznym podejściem, jeśli chcemy odpowiedzieć na pytanie stawiane wcześniej przed klasyczną ekologią matematyczną. Nie wiemy nawet, czy odpowiedź uzyskamy, ale możemy się z kolei spodziewać, że to nowe podejście stworzy nowe, przedtem nieznanne pytania.

Piśmiennictwo

- Armstrong R. A. — The effects of connectivity on community stability — *Am. Nat.* 120: 391—402.
- Armstrong R. A., McGehee R. 1976 — Coexistence of species competing for shared resources — *Theor. Popul. Biol.* 9: 317—328.
- Armstrong R. A., McGehee R. 1980 — Competitive exclusion — *Am. Nat.* 115: 151—170.
- Christiansen F. B., Fenchel T. M. 1977 — *Theories of populations in biological communities* — Ecological studies no. 20, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, ss. 144.
- Comins H. N., Blatt D. W. E. 1974 — Prey-predator models in spatial heterogeneous environments — *J. theor. Biol.* 48: 75—83.
- Connell J. H. 1978 — Diversity in tropical rain forests and coral reefs — *Science, N. Y.* 199: 1302—1310.
- Cushing J. M. 1976 — Predator prey interactions with time delays — *J. math. Biol.* 3: 369—380.
- Cushing J. M. 1977a — Time delays in predator-prey systems (W: *Nonlinear systems and applications. An international conference*) — Academic Press, Inc., New York, San Francisco, London, 469—472.
- Cushing J. M. 1977b — On the oscillatory nature of solutions of general predator-prey models with time delays — *Nonlinear Analysis, Theory, Methods, Applications* 1,6: 583—592.

- Cushing J. M. 1977c — Integrodifferential equations and delay models in population dynamics — Lecture notes in biomathematics no. 20, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, ss. 196.
- Elton Ch. S. 1958 — The ecology of invasions by animals and plants — Methuen and Co., Ltd., London, ss. 188.
- Fuji K. 1975 — A general simulation model for laboratory insect population I. From cohort of eggs to adult emergences — Res. Popul. Ecol. 17: 85—133.
- Gardner M. R., Ashby W. R. 1970 — Connectance of large dynamical (cybernetic) systems: critical values for stability — Nature, Lond. 228: 784.
- Gause G. F. 1934 — The struggle for existence — Williams and Wilkins Publ., Baltimore, ss. 163.
- Gause G. F. 1935 — Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie — Actualities scientifiques et industrielles 277, Herman et C^{ie}, Paris, ss. 62.
- Goh B. S. 1980 — Management and analysis of biological populations — Developments in agricultural and managed-forest ecology, vol. 8, Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Oxford, New York, ss. 288.
- Hardin G. 1960 — The competitive exclusion principle — Science, N.Y. 131: 1292—1298.
- Hassell M. P. 1976 — The dynamics of competition and predation — Edward Arnold, London, ss. 68.
- Hassell M. P., Lawton J. H., May R. M. 1976 — Patterns of dynamical behavior in single species populations — J. anim. Ecol. 45: 471—486.
- Holling C. S. 1973 — Resilience and stability of ecological systems — Ann. Rev. Ecol. Syst. 4: 1—23.
- Huffaker C. B. 1958 — Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations — Hilgardia, 27: 343—383.
- Hutchinson G. E. 1951 — Copepodology for the ornithologist — Ecology, 32: 571—577.
- Kawasaki K., Teramoto E. 1979 — Spatial pattern formation of prey-predator populations — J. math. Biol. 8: 33—46.
- Koch A. L. 1974 — Competitive coexistence of two predators utilizing the same prey under constant environmental conditions — J. theor. Biol. 44: 387—395.
- Kolmogorov A. N. 1936 — Sulla teoria di Volterra della lotta per l'esistenza — G. Inst. ital. Attuari, 7, 74—80.
- Leslie P. H. 1959 — The properties of a certain lag type of population growth and the influence of an external random factors on a number of such populations — Physiol. Zool. 32: 151—159.
- Levin S. A. 1970 — Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle — Am. Nat. 104: 413—423.
- Levin S. A. 1976 — Population dynamic models in heterogeneous environments — Ann. Rev. Ecol. Syst. 7: 287—310.
- Levins R. 1968 — Evolution in changing environments. Some theoretical explorations — Monographs in population biology no. 2, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, ss. 120.
- Li T-Y., Yorke J. A. 1975 — Period three implies chaos — Am. math. month. 82: 985—992.
- Lotka A. J. 1925 — Elements of physical biology — Williams and Wilkins, Baltimore, ss. 460.
- Lomnicki A. 1978 — Individual differences between animal and natural regulation of their numbers — J. anim. Ecol. 47: 461—475.
- Lomnicki A. 1980a — Regulation of population density due to individual differences and patchy environment — Oikos, 35: 185—193.
- Lomnicki A. 1980b — Zróźnicowanie osobników a regulacja zagęszczenia populacji — Wiad. ekol. 26: 361—390.
- Lomnicki A. 1980c — Group selection and self-regulation in animal populations — Ekol. pol. 28: 543—555.
- MacArthur R. H., Levins R. 1964 — Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 51: 1207—1210.

- MacArthur R. H., Levins R. 1967 — The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species — *Am. Nat.* 101: 377—385.
- MacDonald N. 1978 — Time lags in biological models — *Lecture notes in biomathematics* nr. 27, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, ss. 112.
- Matessi C. 1980 — A theoretical approach to the dynamics of single population (W: Vito Volterra symposium on mathematical models in biology, Red. C. Barigozzi) — *Lecture notes in biomathematics* no. 39, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 222—247.
- May R. M. 1973 — Stability and complexity in model ecosystems — *Monographs in population biology* no. 6, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, ss. 235.
- May R. M. 1976a — Models for single populations (W: Theoretical ecology. Principles and applications, Red. R. M. May) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 4—25.
- May R. M. 1976b — Models for two interacting populations (W: Theoretical ecology. Principles and applications, Red. R. M. May) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 49—70.
- May R. M., Oster G. F. 1976 — Bifurcation and dynamic complexity in simple ecological models — *Am. Nat.* 110: 573—599.
- Maynard Smith J. 1974 — *Models in ecology* — Cambridge University Press, Cambridge, ss. 146.
- Maynard Smith J. 1976 — Group selection — *Q. Rev. Biol.* 51: 277—283.
- McGehee R., Armstrong R. A. 1977 — Some mathematical problems concerning the ecological principle of competitive exclusion — *J. Differ. Equat.* 23: 30—52.
- Mueller L. D., Ayala F. J. 1981 — Dynamics of single-species population growth: stability or chaos — *Ecology*, 62: 1148—1154.
- Pielou E. C. 1977 — *Mathematical ecology* — A Wiley-Interscience Publications, John Wiley and Sons, New York, London, Sydney, Toronto, ss. 385.
- Pimentel D. 1961 — Animal population regulation by the genetic feedback mechanism — *Am. Nat.* 95: 65—79.
- Pimentel D. 1968 — Population regulation and genetic feedback — *Science*, N.Y. 159: 1432—1437.
- Pimentel D. 1973 — Genetics and ecology of population control — An Addison-Wesley module in biology no. 10, Addison-Wesley Publishing Company Inc., Reading, Mass., ss. 39.
- Raughgarden J., Feldman M. 1975 — Species packing and predation pressure — *Ecology*, 56: 489—492.
- Rescigno A., Richardson I. W. 1965 — On the competitive exclusion principle — *Bull. Math. Biophys. Supp.* 27: 85—89.
- Rogers D., Hubbard S. 1974 — How the behaviour of parasites and predators promotes population stability (W: Ecological stability, Red. M. B. Usher, M. H. Williamson) — Chapman and Hall Ltd., London, 99—119.
- Rosenzweig M. L. 1977 — Aspects of biological exploitation — *Q. Rev. Biol.* 52: 371—380.
- Rosenzweig M. L., MacArthur R. H. 1963 — Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions — *Am. Nat.* 97: 209—223.
- Slatkin M., Maynard Smith J. 1979 — Models of coevolution — *Q. Rev. Biol.* 54: 233—263.
- Slobodkin L. B. 1962 — Growth and regulation of animal population — Holt, Reinhart and Winston, New York, ss. 184.
- Stenseth N. C. 1980 — Spatial heterogeneity and population stability: some evolutionary consequences — *Oikos*, 35: 165—184.
- Thomas W. R., Pomerantz M. J., Gilpin M. E. 1980 — Chaos, asymmetric growth and group selection for dynamical stability — *Ecology*, 61: 1312—1320.
- Tanner J. T. 1975 — The stability and the intrinsic growth rates of prey and predator populations — *Ecology*, 56: 855—867.
- Teramoto E., Kawasaki K., Shigesada N. 1979 — Switching effect of predation on competitive prey species — *J. theor. Biol.* 79: 303—315.

- Tregonning K., Roberts A. 1979 — Complex systems which evolve towards homeostasis — *Nature*, 281: 563—564.
- Uchmański J., Pętal J. 1982 — Long-term stability of an ant colonies — a simulation model — *J. anim. Ecol.* 51: 349—362.
- Volterra V. 1926 — *Variazione e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi* — *Mem. Accad. naz. Lincei (Ser. VI)* 2: 31—113.
- Volterra V. 1931 — *Lecons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie* — Gauthiers-Villars et C^{ie}, Paris, ss. 242.
- Wade M. J. 1978 — A critical review of the models of group selection — *Q. Rev. Biol.* 53: 101—114.
- Yodzis P. 1981 — The stability of real ecosystems — *Nature*, 289: 674—676.

Summary

Stability of ecological systems is one of the basic conceptions of mathematical ecology. There has been many attempts to use it in shaping the ecological laws. The paper presents problems connected with the stability of models, mainly classic ones, of ecological systems describing the changes in numbers of species they consist of.

The general form of the classic model of ecological system is expressed presenting some elements of the theory of differential and difference equations. Some definitions of stability are given showing the relationship between the conception related to the ecological system and the persistence of the latter. The paper gives also some elements of qualitative analysis of the system of differential equations, classification of singular points for the two-dimensional system and an illustration of limit cycle.

Various versions of systems describing changes in numbers as in the case of interspecific competition have been analysed. The classic Volterra's description of such situation allows to express the so-called principle of competitive exclusion: in order to have stable coexistence of competing species their numbers must at least equal that of various kinds of resources, otherwise some species are eliminated. But this principle does not necessarily have to be always fulfilled. It can be proved that some modifications of the model by introducing nonlinearity in a dependence of changes of numbers on resources and allowing for oscillatory behaviour of the system, make it possible to construct a stable system which doesn't fulfil the principle of competitive exclusion. Also the presence of predators may stabilize the system of competing species, which fulfils this principle without the higher trophic level.

Results concerning the question to what extent the resources may be similar as to avoid elimination of competitors, are also discussed. Papers on the so-called principle of limiting similarity are presented. When imagining the ecological niches of species, on the axis of resources, as a curve having the shape of normal distribution the distance between niches must be greater than their width.

The increasing complexity of ecological systems is frequently connected with their increasing stability. But according to classic models this is not the rule as increasing complexity frequently decreases the stability of the system. When choosing the model parameters at random and increasing the system complexity we shall usually come across unstable systems. In order to obtain a stable multispecific system its parameters should not be chosen at random. Also discussed are papers indicating that the relation between the complexity and stability depends on a strength of interactions. A system in order to be stable "should" realize a number of weaker reactions, or few but strong ones.

The stability of classic models of ecological systems greatly increases when considering their spatial heterogeneity of environment. Papers confirming this thesis are presented. For example, the system of competing species, subject to competitive elimination in a homogeneous environment, is a stable one in a heterogenous environment with the possibility of

migration. The same is true for the predators—prey system. Thanks to heterogeneity the prey can avoid the predator thus stabilizing the system.

Other than classic versions of models of single populations, constructed on the basis of difference equations, indicate that such system is also stabilized by individual differences among individuals and by hierarchic order among population members.

Nobody has managed to prove that ecological systems "should" be stable. Neither the argumentation in categories of group selection (majority of oral statements) nor that in categories of individual selection, have been convincing. There are only some clues provided by models of ecological systems. The world of classic models is a world of stable models. The majority of classic models describing basic ecological interactions have stable solutions. Almost all attempts of making these models real (introduction of time delay, age classes and the already discussed elements: nonlinearity of equations, increasing complexity, heterogeneity of environment etc.) do not destroy this stability and always allow to find such parameter values which either result in stable solutions or increase it. Available are also descriptions of some mechanisms showing the formation of stable ecological systems. One of them is the so-called genetic feedback, which may stabilize the system of competing species and perhaps other ecological systems. Its essence are genetic changes in acting species due to selection, the direction of which depends on density. Another one is the elimination of some species from a large initial system. By removing species, which disturb the dynamics of the whole system, it is most likely that at the end of the elimination process a stable system will be obtained.