

Janusz UchmańskiInstytut Ekologii PAN
Dziekanów Leśny
05-092 Łomianki**Modele cyklicznych populacji****Models of cycling populations**

1. Wstęp

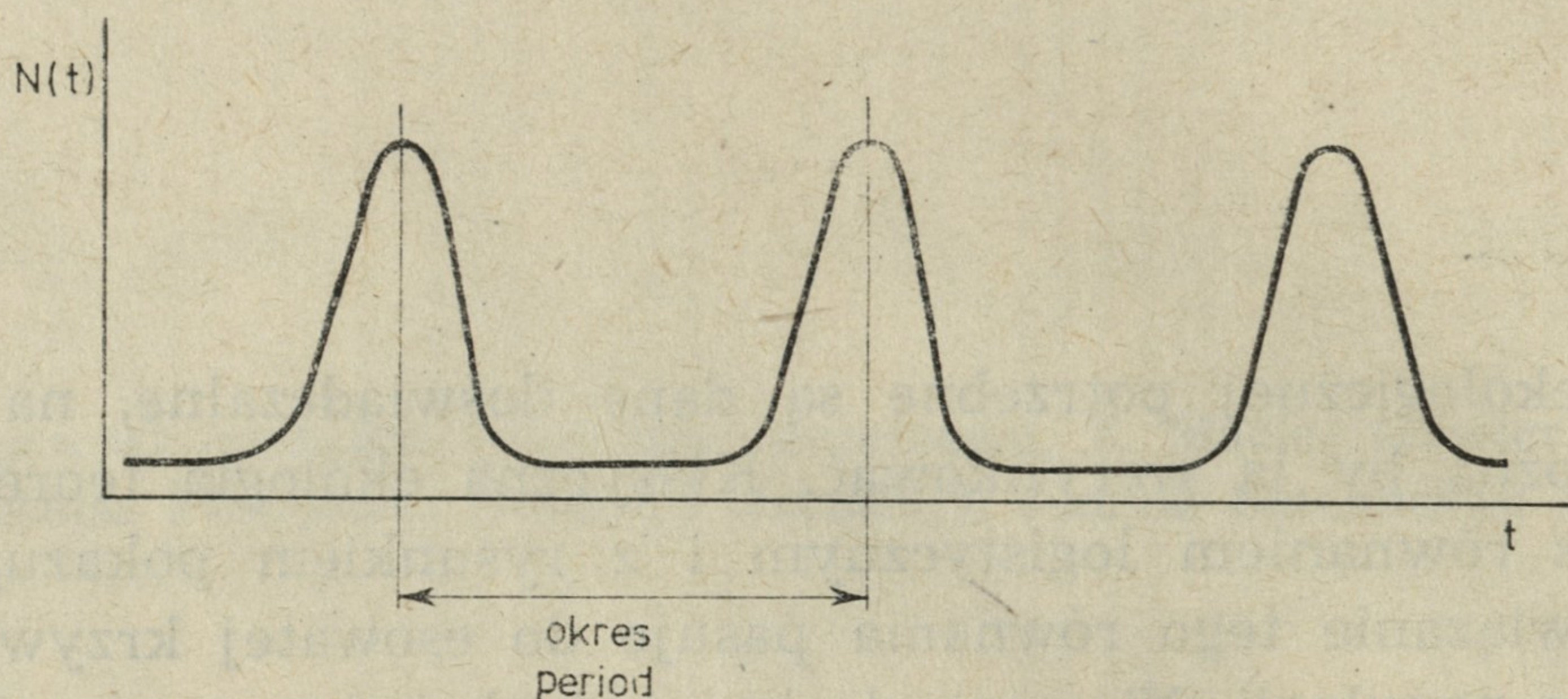
Teorii ekologicznej potrzebne są dane doświadczalne, na podstawie których można by ją weryfikować. Klasyczna ekologia teoretyczna kojarzy się z równaniem logistycznym i z rysunkiem pokazującym, jak dobrze rozwiązanie tego równania pasuje do esowatej krzywej wzrostu zagęszczenia populacji. Nie może to być jednak jedyny sprawdzian słuszności modelu logistycznego. Z jednej bowiem strony bardzo łatwo uzyskać takie rozwiązanie. Tego typu „regulacja zagęszczenia” jest niejako z góry wewnętrznie zakodowana w równaniu logistycznym. Z drugiej strony istnieje ogromna różnorodność krzywych obrazujących zmiany zagęszczenia populacji, z którymi klasyczne modele już tak łatwo sobie nie radzą. A jakby tego było jeszcze mało stosunkowo niewielkie modyfikacje znanych równań ekologii teoretycznej mogą prowadzić do bardzo dziwnych właściwości ich rozwiązań, stwarzających duże kłopoty interpretacyjne (na przykład różnicowe modele dynamiki populacji — patrz Uchmański 1986).

Spośród bogactwa krzywych obrazujących zmiany zagęszczenia w czasie na szczególną uwagę zasługują te, które są cyklicznymi zmianami zagęszczenia. Powód jest prosty. Żadna „sprytna” sztuczka użyta w klasycznych modelach ekologii teoretycznej nie jest w stanie odtworzyć i wyjaśnić całego bogactwa zjawisk związanych z cyklicznymi zmianami zagęszczenia populacji. A to ostatnie jest bardzo charakterystyczne i posiada wyraźne cechy.

Z cyklicznymi zmianami zagęszczenia mamy do czynienia wtedy, gdy co pewien, w przybliżeniu stały odcinek czasu pojawiają się najczęściej wysokie zagęszczenia, o w przybliżeniu stałej wysokości, poprzedzielane odcinkami czasu o stosunkowo niskim zagęszczeniu (rys. 1). Cechą charakterystyczną takich oscylacji jest ich okres, czyli długość odcinka czasowego pomiędzy kolejnymi szczytami, i amplituda. Istnieje bogaty materiał empiryczny dotyczący oscylacji liczebności na przykład u drobnych ssaków. Znane są okresy i amplitudy, zmienność przestrzenna i czasowa tych dwóch charakterystyk, a wszystko to poparte dość zaawansowaną analizą statystyczną.

O modelu matematycznym można dyskutować biorąc pod uwagę jego założenia i sposób konstrukcji. Można też badać to, jakie stwarza możliwości naśladowania rzeczywistości. Wybierzmy ten drugi sposób postępowania. Zobaczmy, w jaki sposób klasyczne modele ekologii teore-

tycznej dają sobie radę z tym tak charakterystycznym i na ogół dobrze poznanym, jeśli chodzi o analizę danych empirycznych a nie mechanizmy, zjawiskiem cyklicznych zmian zagęszczenia populacji.



Rys. 1. Hipotetyczny obraz cyklicznych zmian zagęszczenia. Zaznaczono odcinek czasu, który jest okresem oscylacji

Hypothetical picture of cycling changes in density. Time intervals marked are the oscillation period

Większość modeli ekologicznych rości sobie pretensje do ogólności. Dlatego nie będziemy zajmować się jakimiś bardzo szczegółowymi pomysłami, lecz jedynie przeanalizujemy możliwości drzemiące w dobrze znanych klasycznych modelach ekologii teoretycznej. Sądzę, że próba wyjaśnienia mechanizmów prowadzących do powstawania cyklicznych zmian zagęszczenia jest jednym z najlepszych sprawdzianów wartości tych modeli.

Ani pomysł, ani układ treści tej pracy nie pochodzą ode mnie. Wspomniała książka Finerty'ego (1980) dotycząca cykli populacyjnych u drobnych ssaków była wzorem, którego się trzymałem podczas pisania. Zadanie, jakie sobie postawiłem, polegało właściwie na popularnym przedstawieniu polskiemu czytelnikowi myśli zawartych w tej książce, z niewielkimi uzupełnieniami pochodzącymi z późniejszych prac. Z tego też powodu praca ta w warstwie dotyczącej danych pochodzących z obserwacji i eksperymentów ogranicza się do tych gatunków zwierząt, którymi zajmował się Finerty. Przy pokonywaniu trudności matematycznych szukałem pomocy w równie znakomitej choć znacznie bardziej zmatematyzowanej książce Nisbeta i Gurney'a (1982).

2. Czy cykle populacyjne istnieją rzeczywiście?

Zanim przejdziemy do rzeczy i będziemy próbowali zmusić klasyczne modele ekologii teoretycznej do opisanie cykli populacyjnych, warto się zastanowić, czy przypadkiem sytuacja nie wygląda tak, że w rzeczywistości nie ma oscylacji zagęszczenia, a to, co obserwujemy, jest artefaktem, wynikiem jakiś błędów w opracowywaniu materiałów doświadczalnych (Slobodkin 1962).

Cole (1951, 1954) pokazał w bardzo prosty sposób, jak z obserwacji losowego przebiegu można uzyskać, średnio rzecz biorąc, oscylacje zagęszczenia.

Po pierwsze na wynik ma wpływ „zdolność rozdzielcza” obserwatora. Załóżmy, że jesteśmy w stanie rozróżnić tylko dwa poziomy zagęszczenia — zagęszczenie duże D i małe M . Przyjmijmy, że z każdego sezonu pochodzi tylko jedna obserwacja. Rozważmy wszystkie trzyletnie sekwencje zagęszczeń: MDM, DDM, \dots . Jest ich 8, ale tylko jedna MDM odpowiada rzeczywistemu szczytowi zagęszczenia. Prawdopodobieństwo więc tego, że wybrane trzy kolejne zagęszczenia z losowego ciągu na przykład M, D, M, M, D, \dots będą odpowiadały szczytowi jest równe $1/8$. A średnio, jeśli obserwujemy wiele takich ciągów, to po 8 latach zobaczymy następny szczyt. Stąd okres pozornych oscylacji wynosić będzie 8 lat.

Jeśli jednak wyróżniamy trzy poziomy zagęszczenia: D — duże, M — małe i S — średnie, to wszystkich możliwych trzyletnich sekwencji jest 27, z tego tylko MDM, SDS, MSM, SDM, MDS odpowiadają szczytowi zagęszczenia. A średnia pozorna odległość między szczytami, czyli fałszywy okres cyklu, równa się $27/5 = 5,4$. Natomiast jeżeli jesteśmy w stanie wyróżnić 100 poziomów zagęszczenia, to z tych losowo rozmieszczonych zagęszczeń uzyskamy pozorną długość okresu równą 3 lata.

Wynik takich rozważań zależy także od tego, jak długim ciągiem obserwacji dysponujemy. Załóżmy, że są to losowe ciągi zagęszczeń, każdemu sezonowi przyporządkowane jest jedno zagęszczenie, a „zdolność rozdzielcza” obserwatora jest duża. Szczyt zagęszczenia wystąpi wtedy, gdy w trzech kolejnych sezonach ponumerowanych odpowiednio 1, 2 i 3 mamy

$$N_1 < N_2 < N_3 \quad (2.1)$$

Prawdopodobieństwo tego, że spośród trzech zagęszczeń największe wypadnie w środku jest równe $1/3$.

Przyjmijmy dalej, że dysponujemy sekwencją n zagęszczeń. Z niej można wybrać $n-2$ trójki składające się z trzech kolejnych zagęszczeń (łatwo to sprawdzić przez indukcję). Wśród tych $n-2$ trójek będzie więc $1/3(n-2)$ szczytów zagęszczenia. Jak łatwo sprawdzić szczytów jest zawsze o jeden więcej niż cykli, czyli sekwencji zagęszczeń od szczytu do szczytu. Stąd w naszym ciągu mamy $1/3(n-2)-1 = (n-5)/3$ cykli. Przy założeniu, że szczyty są średnio przy obserwacji wielu takich ciągów rozłożone równomiernie dostajemy średnią odległość między szczytami, czyli okres pozornych oscylacji równy

$$\frac{\frac{n}{3}}{n-5} = \frac{3n}{n-5} \quad (2.2)$$

Innymi słowami okres oscylacji pozornych zależy od długości ciągu zagęszczeń, czyli od czasu obserwacji i dla dużych n równa się w przybliżeniu 3.

Można z kolei pokazać, że jeżeli przy analizie danych doświadczalnych stosuje się uśrednianie wyników metodą ruchomej średniej, to także i w tym przypadku z losowego ciągu zagęszczeń można uzyskać oscylacje zagęszczenia o pozornym okresie zależnym od sposobu uśredniania.

Widać więc, że jeśli obserwujemy wiele losowych ciągów zagęszczeń, to średnio rzecz biorąc widzieć będziemy oscylacje zagęszczenia z całkiem rozsądnymi okresami. Uzyskiwane tutaj bowiem dwukrotnie okresy zbliżone do 3 lat bardzo przypominają okresy wynikające z obserwacji niektórych populacji drobnych ssaków. Długość tych pozornych okresów zależy jednak w bardzo niepokojący sposób od sposobu obserwacji.

Wszystko to nie podważa całkowicie realności istnienia cykli populacyjnych, gdyż dotyczy tylko długości okresu a nie wyjaśnia na przykład często obserwowanej synchronizacji cykli w dużej przestrzeni. Stanowi jednak poważne ostrzeżenie i bodziec do poszukiwań obiektywnych metod wykazania, że oscylacje zagęszczenia mają rzeczywiście miejsce.

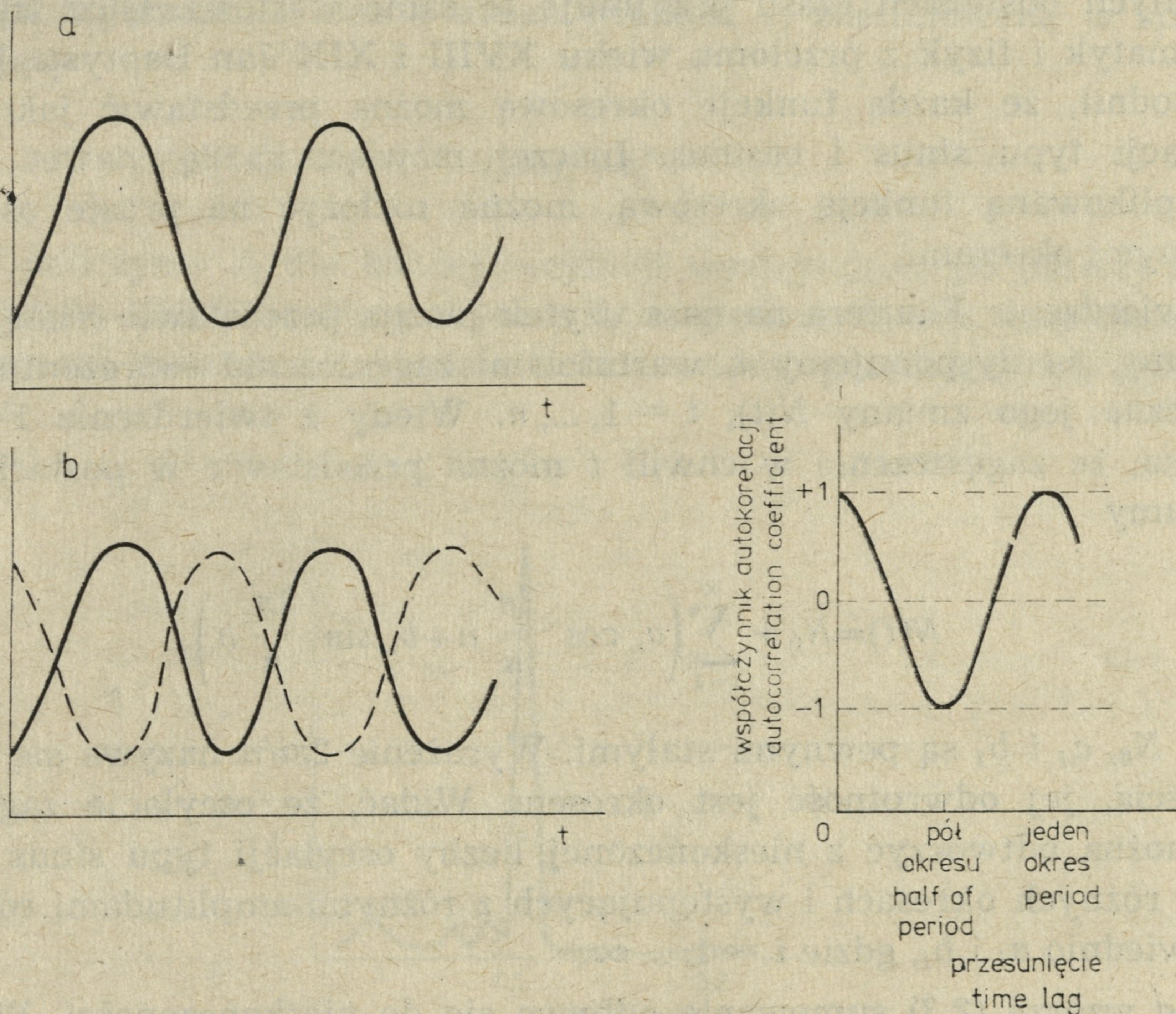
Jak się wydaje istnieją dwie takie metody od dawna używane przez fizyków. Jedna to analiza autokorelacji, a druga — analiza harmoniczna. Tę ostatnią nazywa się inaczej analizą fourierowską lub analizą widmową. Krótkie, ale obszerniejsze niż w tej pracy, omówienie zastosowania tych metod do analizy cykli populacyjnych można znaleźć u Finerty'ego (1980).

Na czym polega analiza autokorelacji? Załóżmy, że dysponujemy wykresem zmian zagęszczeń w kształcie sinusoidy (rys. 2a). Jeśli skorelujemy ten wykres z samym sobą, to znaczy jeżeli jako obu zmiennych korelowanych używać będziemy tych samych wartości zagęszczeń, to dostaniemy współczynnik korelacji równy $+1$. Z kolei skorelujemy wykres z nim samym, ale przesuniętym o pół okresu (rys. 2b). Uzyskamy współczynnik korelacji równy -1 . Jeżeli dalej skorelujemy z wykresem przesuniętym o cały okres, to znowu dostaniemy współczynnik korelacji równy $+1$. I na koniec, jeśli będziemy korelować ten wykres z nim samym, ale przesuniętym o pewien ułamek okresu, to uzyskiwać będziemy wartości współczynników korelacji leżące między -1 a $+1$.

Zróbmy wykres współczynnika korelacji, który teraz nazywa się współczynnikiem autokorelacji, w zależności od przesunięcia dwóch wykresów (rys. 2c). Zaobserwujemy wtedy regularne minima i maksima. Odległość pierwszego minimum od początku układu współrzędnych odpowiada dokładnie połowie długości okresu, a odległość: początek układu—pierwsze maksimum dokładnie długości jednego okresu.

To samo można zrobić z ciągiem zagęszczeń, który jest, jak podejrzewamy, obrazem zmian cyklicznych. Korelując go ze sobą przy zmienia-

jącym się przesunięciu uzyskiwać będziemy różne współczynniki autokorelacji. Przy przesunięciu równym połowie okresu współczynnik autokorelacji będzie miał wartość zbliżoną do -1 , a przy przesunięciu równym okresowi — wartość prawie $+1$. Nie uzyskamy wartości dokładnie równych $+1$ lub -1 , gdyż rzeczywiste dane nigdy nie reprezentują tak idealnych oscylacji, jak na przykład funkcja sinus.



Rys. 2. Ilustracja sposobu obliczania autokorelacji: *a* — oscylacje wyjściowe, *b* — oscylacje wyjściowe oraz oscylacje o takim samym okresie i amplitudzie, ale przesunięte o połowę okresu, *c* — wykres zależności współczynnika autokorelacji od wielkości przesunięcia

Illustration for the way to calculate autocorrelation: *a* — initial oscillations, *b* — initial oscillations and oscillations with the same period and amplitude but shifted by half of period, *c* — dependence of autocorrelation coefficient on the time lag value

W praktyce przed przystąpieniem do obliczeń nie znamy długości okresu, podejrzewamy tylko istnienie cyklu zagęszczeń. Przyjmuje się więc za okres takie przesunięcie, dla którego po raz pierwszy współczynnik autokorelacji osiąga maksimum.

Analiza autokorelacji posiada pewną wadę. Bardzo często uzyskuje się co najwyżej tylko pierwsze minimum odpowiadające połowie okresu, a dalej funkcja autokorelacyjna zanika i jej wykres wcale nie jest tak regularny. Wiemy ponadto, że jeżeli będziemy korelować ze sobą wy-

kresy bardzo nieznacznie przesunięte, to współczynnik autokorelacji może być duży, choć sama funkcja nie jest okresowa. Jeżeli więc pierwsze minimum autokorelogramu jest mało wyraźne i bliskie początkowi układu współrzędnych, to analiza wyników autokorelacji może być bardzo utrudniona.

Z opresji wybawić nas może analiza harmoniczna. Na początek przypomnieć trzeba, że okresową funkcją czasu nazywamy funkcję, która w stałych odstępach czasu przyjmuje te same wartości. Otóż francuski matematyk i fizyk z przełomu wieku XVIII i XIX Jan Baptysta Fourier udowodnił, że każdą funkcję okresową można przedstawić jako sumę oscylacji typu sinus i cosinus. Inaczej mówiąc, każdą, nawet bardzo skomplikowaną funkcję okresową, można rozłożyć na proste oscylacje z różnymi okresami.

Twierdzenie Fouriera na nasz użytek można przedstawić następująco. Załóżmy, że dysponujemy n wartościami zagęszczenia reprezentującymi cykliczne jego zmiany $N(t)$, $t = 1, \dots, n$. Wtedy z twierdzenia Fouriera wynika, że zagęszczenie w chwili t można przedstawić w postaci takiej oto sumy

$$N(t) = N_0 + \sum_{i=1}^{\infty} \left(a_i \cos \frac{2\pi}{n} it + b_i \sin \frac{2\pi}{n} it \right) \quad (2.3)$$

gdzie N_0 , a_i i b_i są pewnymi stałymi. Wyrażenie $2\pi i/n$ nazywa się często-
tliwością, jej odwrotność jest okresem. Widać, że oscylacje zagęszczenia można odtworzyć z nieskończonej liczby oscylacji typu sinus i cosinus o różnych okresach i występujących z różnymi amplitudami równymi odpowiednio a_i i b_i , gdzie $i = 1, \dots, \infty$.

We wzorze (2.3) sumowanie odbywa się do nieskończoności. W praktyce sumuje się tylko skończoną liczbę q oscylacji typu sinus i cosinus. Otrzymujemy wtedy równość przybliżoną

$$N(t) \approx N_0 + \sum_{i=1}^q \left(a_i \cos \frac{2\pi}{n} it + b_i \sin \frac{2\pi}{n} it \right) \quad (2.4)$$

Stałe występujące w równaniu (2.4) wylicza się z następujących wzorów

$$N_0 = \frac{1}{n} \sum_{t=1}^n N(t) \quad (2.5)$$

$$a_i = \frac{2}{n} \sum_{t=1}^n N(t) \cos \frac{2\pi}{n} it \quad (2.6)$$

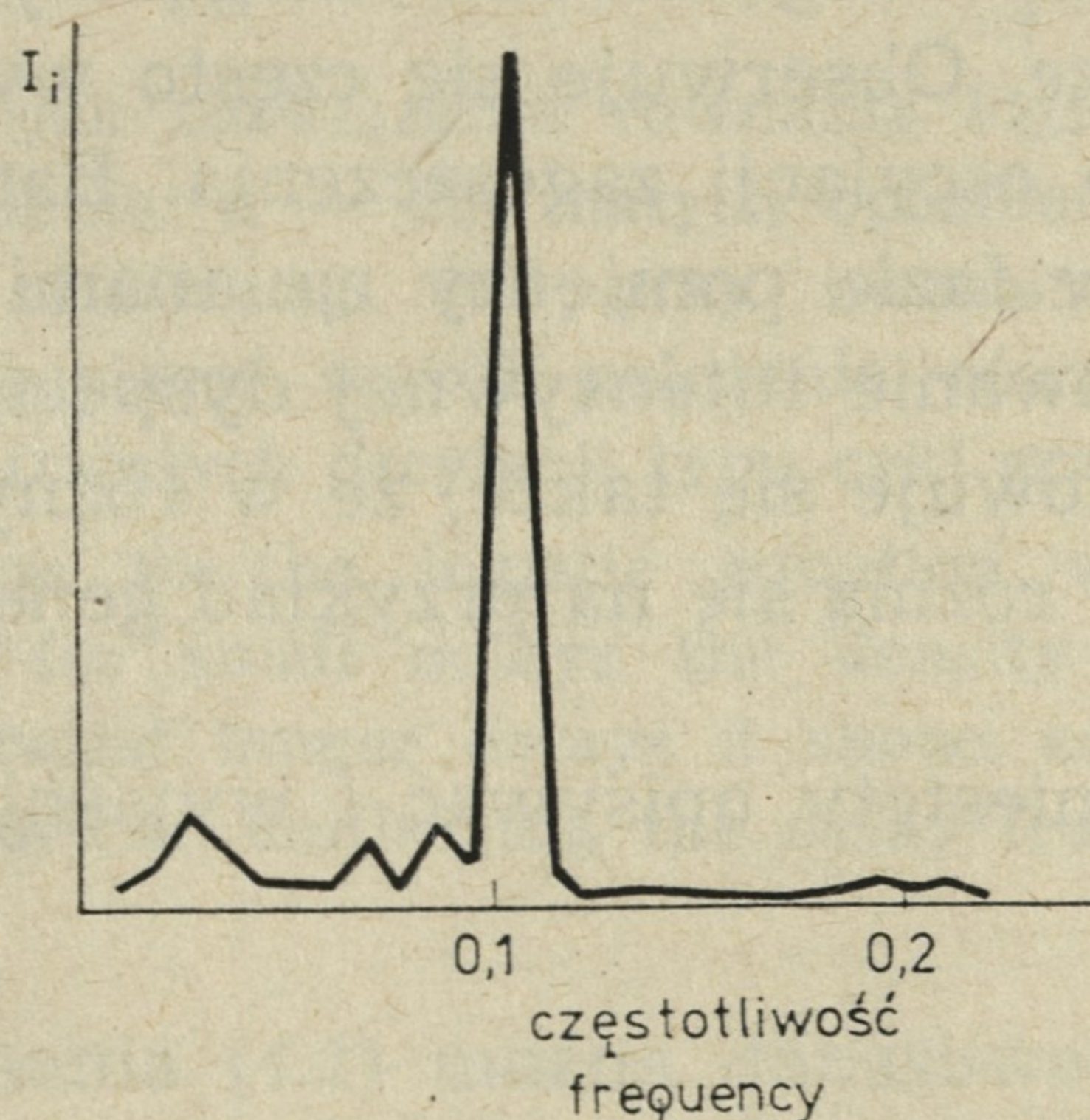
$$b_i = \frac{2}{n} \sum_{t=1}^n N(t) \sin \frac{2\pi}{n} it \quad (2.7)$$

gdzie, przypomnijmy, $N(t)$, $t = 1, \dots, n$ reprezentuje ciąg zagęszczeń pochodzących z obserwacji.

Zauważmy, że ten sam okres występuje we wzorze (2.3) w dwóch miejscach — jako czynnik w argumencie odpowiedniego sinusa i cosinusa. Współczynniki a_i i b_i stojące przy cosinusie i sinusie o danym okresie mogą informować nas o udziale tej oscylacji w całkowitym przebiegu. Za miarę udziału oscylacji o okresie z indeksem i w interesującym nas przebiegu zagęszczenia można uznać wielkość I_i zdefiniowaną w sposób następujący

$$I_i = a_i^2 + b_i^2 \quad (2.8)$$

Jeśli policzymy I_i dla każdej oscylacji występującej po prawej stronie równania (2.3) i zrobimy wykres I_i względem okresu, częstotliwości lub po prostu numeru i , to będzie to tzw. widmo przebiegu $N(t)$ (rys. 3).



Rys. 3. Wynik analizy harmonicznej oscylacji liczebności rysia. Okres jest odwrotnością częstotliwości. Widać więc, że w tych zmianach liczebności dominującą składową jest oscylacja o okresie nieznacznie mniejszym od 10 lat (wg Finerty'ego 1980)

Result of spectral analysis of oscillations in numbers of lynx. The period is reciprocal of frequency. Thus it is clear that such changes of number oscillations with a period of somewhat less than 10 years is a dominant component (acc. to Finerty 1980)

Można w ten sposób sądzić o tym, jakie oscylacje składają się na ciąg obserwowanych zagęszczeń. A co ważniejsze, będziemy mogli wskazać oscylację dominującą. Jeżeli ta dominacja jest wyraźna, to można powiedzieć, że dane obserwacyjne reprezentują cykliczne zmiany zagęszczenia o okresie, który posiada dominująca oscylacja we wzorze (2.3).

3. Podsumowanie wyników obserwacji i eksperymentów

Te i inne metody analizy danych pochodzących z obserwacji i eksperymentów doprowadziły do ustalenia pewnych wyraźnych prawidłowości. Z danych dotyczących drobnych ssaków zebranych w Kanadzie i Skandynawii wynika, że obserwuje się 4-letnie cykle związane z arktyczną tundrą na przykład u lemingów i arktycznych lisów oraz 10-letni cykl związany ze środowiskiem borealnego północnego lasu kanadyjskiego, czego przykładem mogą być klasyczne, podręcznikowe cykle zagęszczenia u zajęcy i rysy.

Cykle istnieją i w naszych szerokościach geograficznych, choć długości ich okresów nie analizowano tymi precyzyjnymi metodami, o których była mowa w poprzednim rozdziale, a prawdopodobnie istnieją także i w tropikach, jednakże należy sądzić, że te ostatnie wywołane są innymi niż na północy przyczynami.

Cykle populacyjne to nie tylko określone zmiany zagęszczenia zachodzące lokalnie, ale także charakterystyczne konfiguracje przestrzenne zmian zagęszczenia. Cykle zagęszczenia mogą występować synchronicznie na pewnym obszarze. Obserwuje się często wyraźne centra, od których rozchodzą się fale oscylacji zagęszczenia. Bardzo charakterystyczne są także przesunięcia w fazie pomiędzy zmianami zagęszczeń u różnych gatunków oraz występowanie intensywnej dyspersji zwierząt w obszarze objętym cyklem. Odnotowuje się także, że w różnych fazach cyklu osobniki tej samej populacji różnią się na przykład genetycznie lub pod względem fenotypu.

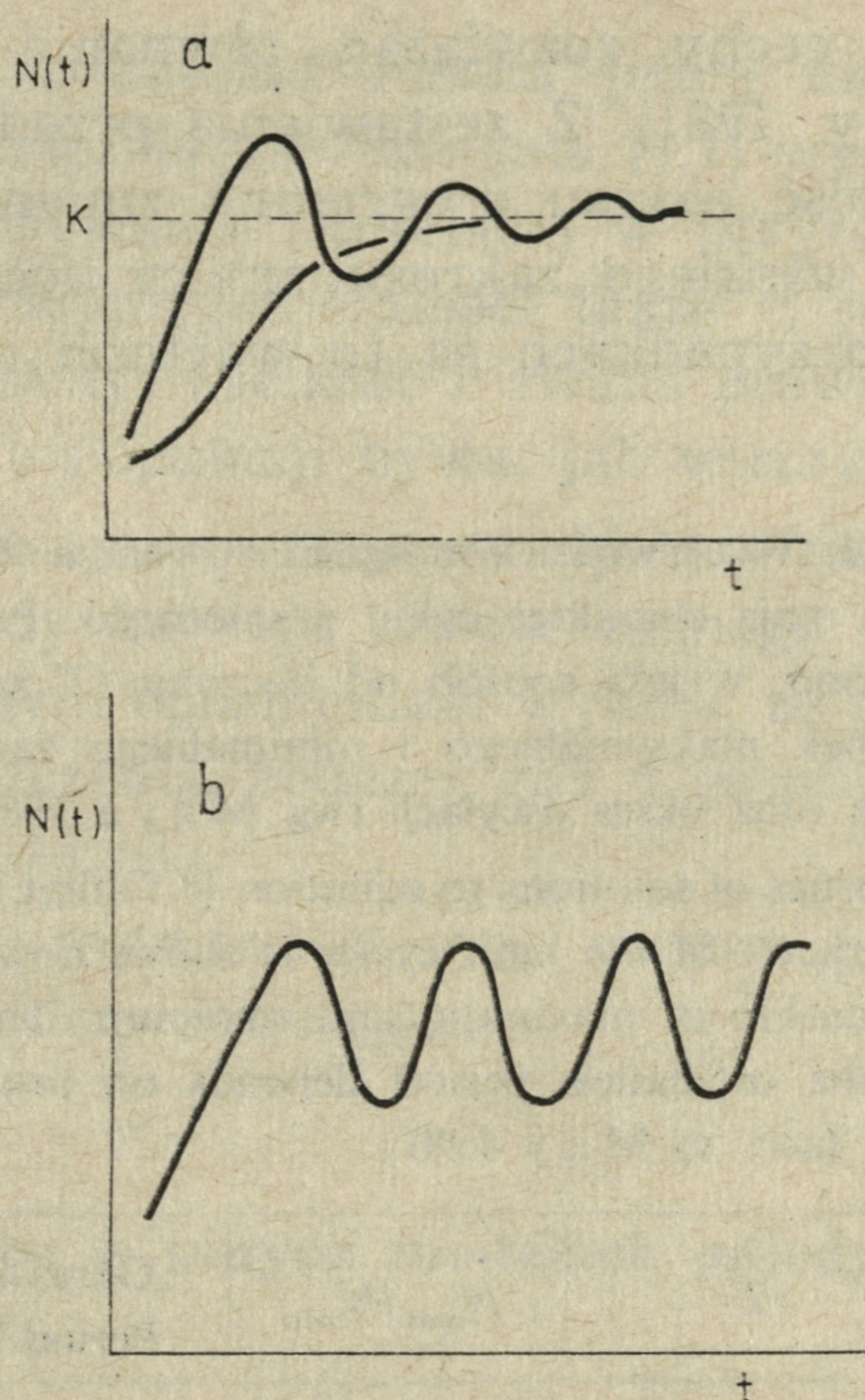
Dobry model musi niestety opisywać i wyjaśniać wszystkie te obserwacje.

4. Oscylacje zagęszczenia wywołane opóźnieniem czasowym

Stosunkowo łatwo uzyskać oscylacje zagęszczenia w klasycznych modelach dynamiki zagęszczenia, jeśli wprowadzi się do nich opóźnienie czasowe. Najczęściej do tego zabiegu używa się równania logistycznego.

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t-T)}{K} \right) \quad (4.1)$$

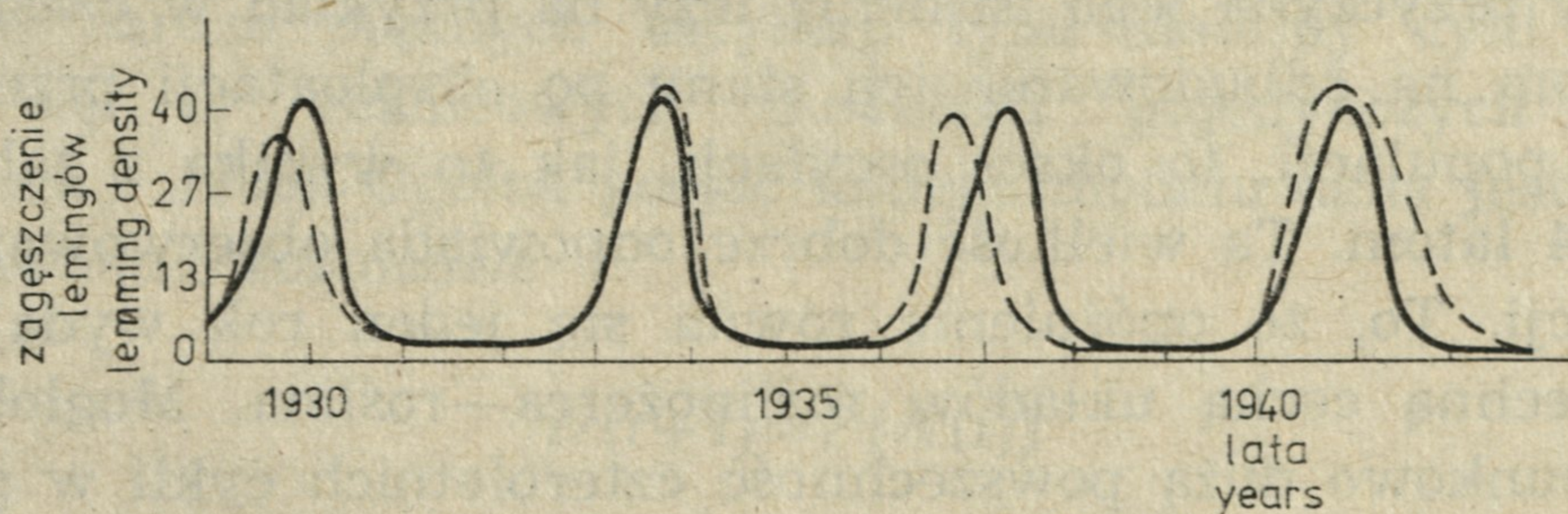
gdzie r i K są stałymi charakteryzującymi szybkość przyrostu i osiągnięty poziom końcowego zagęszczenia, natomiast T jest opóźnieniem czasowym. Rozwiązania tego równania ze zmianą T zachowują się w sposób bardzo charakterystyczny. Wzrost opóźnienia prowadzi od asymptotycznego i monotonicznego wzrostu zagęszczenia do pewnej wartości równowagowej, poprzez zanikające oscylacje wokół położenia równowagi, aż do nie zanikających oscylacji typu stabilny cykl graniczny (rys. 4).



Rys. 4. Ilustracja tego, jak rozwiązanie równania logistycznego z opóźnieniem zależy od wielkości opóźnienia: *a* — dla małych opóźnień zagęszczenie asymptotycznie zmierza do położenia równowagi lub przy nieznacznie większych opóźnieniach wykazuje zanikające oscylacje wokół położenia równowagi, *b* — dalszy wzrost opóźnienia prowadzi do trwałych oscylacji typu cykl graniczny

Illustration how solution to the logistic equation with delay depends on the length of delay: *a* — for small delays the density tends asymptotically to an equilibrium, or at somewhat longer delays it shows converging oscillations around the equilibrium, *b* — further lengthening the delay leads to permanent oscillations of the limit cycle type

Rozwiązanie równania (4.1) można dopasować do danych obserwacyjnych na drodze wyboru odpowiedniej wartości T . Na rys. 5 przedstawiono przykład takiego dopasowania do zmian zagęszczenia lemingów.



Rys. 5. Przykład dopasowania równania logistycznego z opóźnieniem do wieloletnich danych o zagęszczeniu lemingów. Linia ciągła — rozwiązanie modelu, linia przerywana — dane doświadczalne. Użyto równania (4.1) z opóźnieniem nieznacznie mniejszym od jednego roku ($T = 0,72$ roku) (wg M a y a 1981)

An example of fitting the logistic equation with delay to multiannual changes in density of lemmings. Solid line — the model solution, broken line — experimental data. Equation (4.1) with lag a little shorter than one year ($T = 0.72$ year) was used (acc. to M a y 1981)

Charakterystyczne cechy rozwiązań równania (4.1) wyznaczone są przez iloczyn rT (M a y 1981). Z zestawienia przedstawionego w tabeli I wynika względna stałość okresu i ogromna zmienność amplitudy oscylacji dla stosunkowo wąskiego zakresu zmian iloczynu rT w równaniu (4.1) (we wszystkich przypadkach są to wartości odpowiadające cyklom granicznym).

Tab. I. Właściwości rozwiązań równania (4.1), które mają charakter cyklu granicznego. Przedstawiono, w jaki sposób od iloczynu rT zależy stosunek maksymalnego i minimalnego zagęszczenia oraz okres oscylacji (wg M a y a 1981)

Properties of solutions to equation (4.1) that have a character of the limit cycle. It shows how the relationship of maximum and minimum density and the oscillation period depends on product of rT (acc. to M a y 1981)

rT	N_{\max}/N_{\min}	Okres T Period T
1,57 lub mniej or less	1,00	—
1,6	2,56	4,03
1,7	5,76	4,09
1,8	11,60	4,18
1,9	22,20	4,29
2,0	42,30	4,40
2,1	84,10	4,54
2,2	178	4,71
2,3	408	4,90
2,4	1040	5,11
2,5	2930	5,36

Jeśli opóźnienie jest rzędu jednego roku, a można przypuszczać, że jest tak gdy przyczyna jego istnienia leży na przykład w czasie potrzebnym roślinom na odbudowanie ich stanu po eksploatacji przez osobniki oscylującej populacji, to okres oscylacji, jak to wynika z tabeli I, jest równy ok. 4 latom. Ta wielkość dobrze odpowiada obserwowanym okresom oscylacji. To, że opóźnienie równa się jeden rok wydaje się być dość powszechną cechą układów roślinożerca—roślina. Mogłoby to tłumaczyć stosunkowo dużą powszechność czteroletnich cykli w przyrodzie.

Jeżeli rozpatrujemy pewien duży obszar geograficzny, to w jego północnej części T będzie większe z powodu skróconego przez warunki meteorologiczne czasu wegetacji. Zgodnie z tabelą I prowadzi to do wzrostu okresu oscylacji zagęszczenia. I rzeczywiście podobne zjawisko obserwowane jest na przykład w Skandynawii: okresy cykli populacyjnych dla tych samych gatunków są większe w jej północnych obszarach w porównaniu do regionów południowych.

Jednakże z tabeli I uzyskać można jedną niepokojącą informację. Ponieważ właściwości rozwiązań równania (4.1) wyznaczone są przez iloczyn rT , więc dla zachowania istniejącej w przyrodzie stałości okresów (4 lub 10 lat) należy wymagać stałości także r , jeśli T w przybliżeniu wynosi jeden rok. Niestety, wielkość r zwana prawdziwym, nieograniczonym tempem przyrostu populacji bywa, jak wiemy, bardzo zmienna.

Dodatkowe komplikacje powstają wtedy, gdy ma miejsce zimowa rozrodczość. Nie ma wtedy bowiem prawie żadnego opóźnienia czasowego. Z równania (4.1) z małym opóźnieniem wynika, że nie powinniśmy obserwować oscylacji zagęszczenia, podczas gdy u gatunków z zimową rozrodczością jednak one występują.

Wszystko to rodzi wątpliwości, czy słuszne jest tłumaczenie cykli populacyjnych opóźnieniem czasowym.

5. Możliwości drzemiące w innych modelach pojedynczych populacji

Jeśli w równaniu logistycznym

$$\frac{dN}{dt} = r \left(1 - \frac{N}{K} \right) N \quad (5.1)$$

pojemność środowiska K przedstawić jako funkcję czasu $K = K(t)$ tak, że $K(t)$ zmieniać się będzie cyklicznie a r będzie na tyle duże, iż układ zacznie naśladować zmiany pojemności środowiska, to także rozwiązanie $N(t)$ równania (5.1) da cykliczne zmiany zagęszczenia (M a y 1981). Łatwo jednak zauważyć, że jest to niczego nie wyjaśniające przesunięcie problemu na inny poziom. Trzeba bowiem wyjaśnić, czym wywołane są oscylacje pojemności środowiska.

Bogactwo bardzo pięknych oscylacji typu stabilny cykl graniczny otrzymuje się w różnicowych modelach pojedynczych populacji (U c h m a ń s k i 1986). Ogólna postać takiego modelu dana jest przez następujące równanie różnicowe

$$N(t+1) = F(N(t)) \quad (5.2)$$

gdzie F jest pewną funkcją, a $N(t+1)$ i $N(t)$ zagęszczeniami w dwóch kolejnych krokach czasowych, na przykład sezonach. Niestety, jednym z założeń tego modelu jest wymaganie, aby pokolenia opisywanej populacji nie zachodziły na siebie. W przypadku drobnych ssaków jest to najczęściej nieprawda. Dla tych zwierząt modele różnicowe są nieprzydatne, aczkolwiek mogą znaleźć zastosowanie przy wyjaśnianiu cykliczności populacji owadów.

6. Wzbudzanie oscylacji w układach dwugatunkowych

Na początek przeanalizujmy układ drapieżca—ofiara. Interesują nas dwie sytuacje, z których każda opisywana jest takim układem: roślinożerca—roślina i drapieżca—roślinożerca. W pierwszym przypadku z naszego punktu widzenia ważne są oscylacje zagęszczenia roślinożerców, w drugim obu gatunków.

Najbardziej rozpowszechniony opis układu drapieżca—ofiara to klasyczny schemat zaproponowany przez Volterre

$$\frac{dN_1}{dt} = \alpha_1 N_1 - \gamma_1 N_1 N_2 \quad (6.1)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = -\alpha_2 N_2 + \gamma_2 N_1 N_2 \quad (6.2)$$

gdzie N_1 — zagęszczenie ofiar, N_2 — zagęszczenie drapieżców, natomiast α_1 , α_2 , γ_1 i γ_2 — stałe.

Układ ten daje rozwiązania zachowujące się w sposób bardzo niepożądany. Charakteryzują się one co prawda regularnymi oscylacjami zagęszczenia drapieżców i ofiar, lecz okres oscylacji jest stały, nie zależy od warunków początkowych, czyli od początkowych zagęszczeń obu gatunków, wyznaczają go jedynie wartości parametrów α_1 , α_2 , γ_1 i γ_2 . Natomiast amplituda oscylacji zależy od warunków początkowych.

Pomijając więc nieładną zależność amplitudy od warunków początkowych powstaje pytanie, dlaczego dla wielu bardzo różnych gatunków cztery parametry — α_1 , α_2 , γ_1 i γ_2 — mają mieć takie wartości, aby z modelu (6.1) i (6.2) można było uzyskać obserwowane najczęściej oscylacje o okresach 4 lub 10 lat.

Jeśli z kolei przedstawiony wcześniej układ drapieżca—ofiara uzupełni się o tzw. „samoograniczanie się ofiar”, wprowadzając człon o postaci logistycznej

$$\frac{dN_1}{dt} = \alpha_1 N_1 - \beta_1 N_1^2 - \gamma_1 N_1 N_2 \quad (6.3)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = -\alpha_2 N_2 + \gamma_2 N_1 N_2 \quad (6.4)$$

gdzie β_1 jest pewną stałą, to model ten okaże się nieprzydatny do naszych rozważań, gdyż nie dostajemy trwałych oscylacji zagęszczenia a jedynie zanikające oscylacje wokół pewnego, wyznaczanego przez parametry modelu, położenia równowagi.

Połowiczne wyjście z tej kłopotliwej sytuacji, kiedy potoczne przekonanie, iż związki między drapieżcą i ofiarą mogą wytłumaczyć cykle populacyjne, nie zgadza się z właściwościami matematycznych modeli

tych układów, znalazł pięćdziesiąt lat temu Kolmogorov (1936). Udowodnił mianowicie, że jeżeli mamy układ

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 F_1(N_1, N_2) \quad (6.5)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2 F_2(N_1, N_2) \quad (6.6)$$

gdzie podobnie jak poprzednio N_1 — zagęszczenie ofiar, N_2 — zagęszczenie drapieżców a funkcje F_1 i F_2 dwóch zmiennych spełniają pewne ogólne warunki, które są zgodne z naszymi intuicyjnymi wyobrażeniami co do układu drapieżca—ofiara, to wtedy układ ten charakteryzuje się stabilnym cyklem granicznym, czyli niezależnie od warunków początkowym po upływie pewnego czasu potrzebnego na osiągnięcie warunków równowagi zagęszczenia drapieżców i ofiar zmieniać się będą cyklicznie ze stałym okresem.

Pozbyć się w ten sposób można zależności amplitudy oscylacji od warunków początkowych, ale główny problem pozostaje nierozwiązany. Gdyż w dalszym ciągu nie wiadomo, dlaczego przy powszechnie obserwowanych okresach oscylacji równych 4 lub 10 lat parametry układu (6.5) i (6.6) mają być takie, aby dawały te właśnie długości okresów mimo ogromnej różnorodności „zwyczajów” drapieżców i ich ofiar. Ponadto na wyjaśnienie czekają inne zagadnienia. Na przykład jeśli uznamy, że oddziaływania typu drapieżca—ofiara mają istotne znaczenie dla wzbudzania oscylacji zagęszczenia, to trzeba odpowiedzieć na pytanie, dlaczego te ostatnie obserwuje się nawet wtedy, gdy drapieżca korzysta z paru ofiar, czyli od żadnej nie jest zależny w tak istotny sposób jak w układzie jedna ofiara—jeden drapieżca.

Dla obrony modelu Kolmogorova można przedstawić jeden niewielki atut. Okazuje się, że przy pewnych wartościach parametrów układ (6.5) i (6.6) ze stabilnym cyklem granicznym przechodzi w układ charakteryzujący się zanikającymi oscylacjami wokół położenia równowagi. Ukrywa się więc w nim możliwość wytłumaczenia, dlaczego w pewnych obszarach ten sam zestaw gatunków wykazuje oscylacje zagęszczenia, a w innych nie.

W związku z układem typu drapieżca—ofiara trzeba wspomnieć o zjawisku zwanym paradoksem wzbogacania (Rosenzweig 1971, 1973, 1977). Można zbudować pewien ogólny model układu drapieżca—ofiara zwany modelem Rosenzweiga

$$\frac{dN_1}{dt} = f(N_1) - N_2 \Phi(N_1) \quad (6.7)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = -eN_2 + kN_2 \Phi(N_1) \quad (6.8)$$

gdzie funkcje $f(N_1)$ i $\Phi(N_1)$ są tak wybrane, aby izokliny miały w przestrzeni fazowej pewne żądane kształty zgodne jednak z biologicznymi wyobrażeniami o układzie.

Okazuje się wtedy, że gdy pojemność środowiska nieeksploatowanych ofiar rośnie w porównaniu do równowagowego zagęszczenia ofiar pochodzącego z układu (6.7)—(6.8) lub rośnie efektywność drapieżców i utrzymują one ofiary na coraz niższym poziomie zagęszczenia, to układ wykazuje zmiany właściwości rozwiązań, które polegają na tym, że od zanikających oscylacji wokół położenia równowagi przechodzą one do oscylacji typu cykl graniczny i dalej aż do rozbieżnych oscylacji.

Można w ten sposób wytłumaczyć, dlaczego w gradiencie geograficznym południe—północ rośnie wyrazistość, z jaką ujawniają się oscylacje zagęszczenia drobnych ssaków. Przypuszcza się bowiem, że wzdłuż tego gradientu maleje nacisk konkurencyjny ze strony innych gatunków, czyli rośnie pojemność środowiska, a dodatkowo w homogennych środowiskach na północy efektywność drapieżników jest większa.

Mimo tego analiza matematycznych modeli układów drapieżca—ofiar skłania raczej do konkluzji, że drapieżnictwo nie odgrywa decydującej roli przy powstawaniu cykli populacyjnych. Sądzi się raczej, że zagęszczenie drapieżców powtarza tylko zmiany zagęszczenia ofiar wywołane innymi przyczynami (F i n e r t y 1980).

Jeszcze mniej możliwości tkwi w matematycznych modelach innych związków pomiędzy dwoma gatunkami. Na przykład klasyczny, volterrowski opis dwóch konkurujących gatunków nie daje żadnych oscylacji zagęszczenia.

7. Hipoteza Chitty'ego

Z modelami dwóch oddziałujących gatunków jest formalnie związana matematyczna interpretacja najgłośniejszej w teorii cykli populacyjnych tzw. hipotezy Chitty'ego (1958, 1960, 1967, 1970, 1977).

Hipoteza ta mówi, że zmiany częstości genów są niezbędnym mechanizmem wywołującym cykliczne zmiany zagęszczenia. Populacja składa się z osobników hołdujących dwóm dziedziczonym strategiom. Osobniki mogą być łagodne albo agresywne. Te dwa typy osobników konkurują ze sobą na przykład o przestrzeń i to powoduje oscylacje zagęszczenia. W szczycie zagęszczenia przeważają agresywne, przy niskich zagęszczeniach — łagodne. Obraz teorii się nie zmienia, jeśli obserwuje się pewne kontinuum zachowań od łagodności do agresywności.

Według Chitty'ego z każdym sposobem zachowania z osobna związanych jest wiele innych cech. Łagodne są małe, wcześniej dojrzewają, mają wysokie tempo reprodukcji, wysoką przeżywalność i taką samą zdolność do dyspersji oraz niską odporność na konkurencję wewnątrz-

gatunkową. Natomiast agresywne są duże, dłużej dojrzewają, mają niskie tempo reprodukcji, takąż przeżywalność oraz wysoką odporność na konkurencję wewnątrzgatunkową.

Chitty nigdy nie przedstawił swojej hipotezy w postaci zmatematyzowanej i dlatego trudno było ją zweryfikować. Ten krok był bardzo potrzebny, ponieważ już na pierwszy rzut oka widać, iż mimo że rzeczywiście bardzo często w czasie cykli populacyjnych obserwuje się przewagę tej lub innej z wymienionych wcześniej cech, to jednak nie wiadomo do końca, co jest przyczyną a co skutkiem.

Stenseth (1977) zapisał pomysł Chitty'ego w postaci następującego układu dwóch równań

$$\frac{dN_d}{dt} = r_d N_d - \frac{r_d}{K_d} N_d^2 - \alpha N_d N_a \quad (7.1)$$

$$\frac{dN_a}{dt} = r_a N_a - \frac{r_a}{K_a} N_a^2 - \beta N_a N_d \quad (7.2)$$

gdzie N_d i N_a są odpowiednio zagęszczeniami osobników łagodnych i agresywnych, a r_d , r_a , K_d , K_a oraz α i β są parametrami modelu.

Widać więc, że konkurencja między osobnikami o różnych sposobach zachowania zapisana została przy pomocy klasycznego, volterrowskiego układu równań stosowanego do opisu konkurencji dwóch gatunków. Zauważmy jeszcze, że układ (7.1)—(7.2) opisuje sytuację, w której osobniki o różnych zachowaniach nie mogą krzyżować się ze sobą.

Z właściwości, jakie hipoteza Chitty'ego przypisuje dwóm rodzajom osobników występujących w populacji wynika, że powinny zachodzić następujące relacje między parametrami modelu (7.1)—(7.2): $r_d > r_a$, $K_d > K_a$ oraz $\alpha \gg \beta$. Ta ostatnia nierówność oznacza, że „szkody” wyrządzane przez osobniki agresywne łagodnym są znacznie większe niż „szkody” powstałe w wyniku odwrotnego oddziaływania. Jeżeli dodatkowo założymy, że osobniki agresywne bardzo słabo „odczuwają” obecność łagodnych, to okazuje się, że rozwiązania układu (7.1)—(7.2) nie dają żadnych oscylacji zagęszczeń. W populacji pozostają tylko osobniki agresywne, łagodne wymierają. Wygląda na to, że hipoteza Chitty'ego jest fałszywa.

Ostatnio Stenseth (1981) udowodnił jeszcze raz nieprawdziwość hipotezy Chitty'ego posługując się modelem bardziej złożonym, bardziej ogólnym oraz takim, w którym istniała możliwość krzyżowania się dwóch typów osobników.

Należy przypuszczać, że rzecz ma się podobnie także z innymi hipotezami, które dzielą populację pod względem pewnych innych cech na dwie grupy i stwierdzają, że konkurencja między tymi grupami jest

przyczyną oscylacji zagęszczenia. Pod warunkiem, że sytuację, w której się to dzieje, można opisać modelem identycznym lub nieznacznie różniącym się od (7.1)—(7.2).

8. Modele z wieloma punktami osobliwymi

May (1977) analizował pewną szczególną klasę modeli układów ekologicznych. W swojej ogólnej postaci są one zbudowane na takich samych zasadach, jak pozostałe klasyczne modele. Dzięki sprzyjającym właściwościom można je jednak analizować metodami przybliżonymi i okazuje się, że w pewnych warunkach opisują one cykliczne zmiany zagęszczenia. Aczkolwiek May w swoim przeglądowym artykule korzystał z wielu wcześniej sformułowanych modeli, to jednak elegancja i prostota argumentacji oraz ogólność spojrzenia skłaniają do tego, aby powoływać się przede wszystkim na tę pracę.

Rozważmy układ dwugatunkowy. Zagęszczenie wyższego poziomu troficznego oznaczmy przez N_2 , niższego zaś przez N_1 . Niech w przypadku braku wyższego poziomu przyrost niższego opisywany będzie szybkością $G(N_1)$. Natomiast wyższy poziom troficzny wyżera niższy zgodnie z funkcją C , o której zakładamy, że

$$C = N_2 c(N_1) \quad (8.1)$$

Wtedy zmiany zagęszczenia na poziomie niższym opisać można równaniem

$$\frac{dN_1}{dt} = G(N_1) - N_2 c(N_1) \quad (8.2)$$

Równowaga na poziomie N_1 wyznaczana będzie przez bilans przyrostu i wyżerania. Położenie równowagi (punkt osobliwy) dla tego poziomu N_1^* spełniać więc będzie równanie

$$G(N_1^*) = N_2 c(N_1^*) \quad (8.3)$$

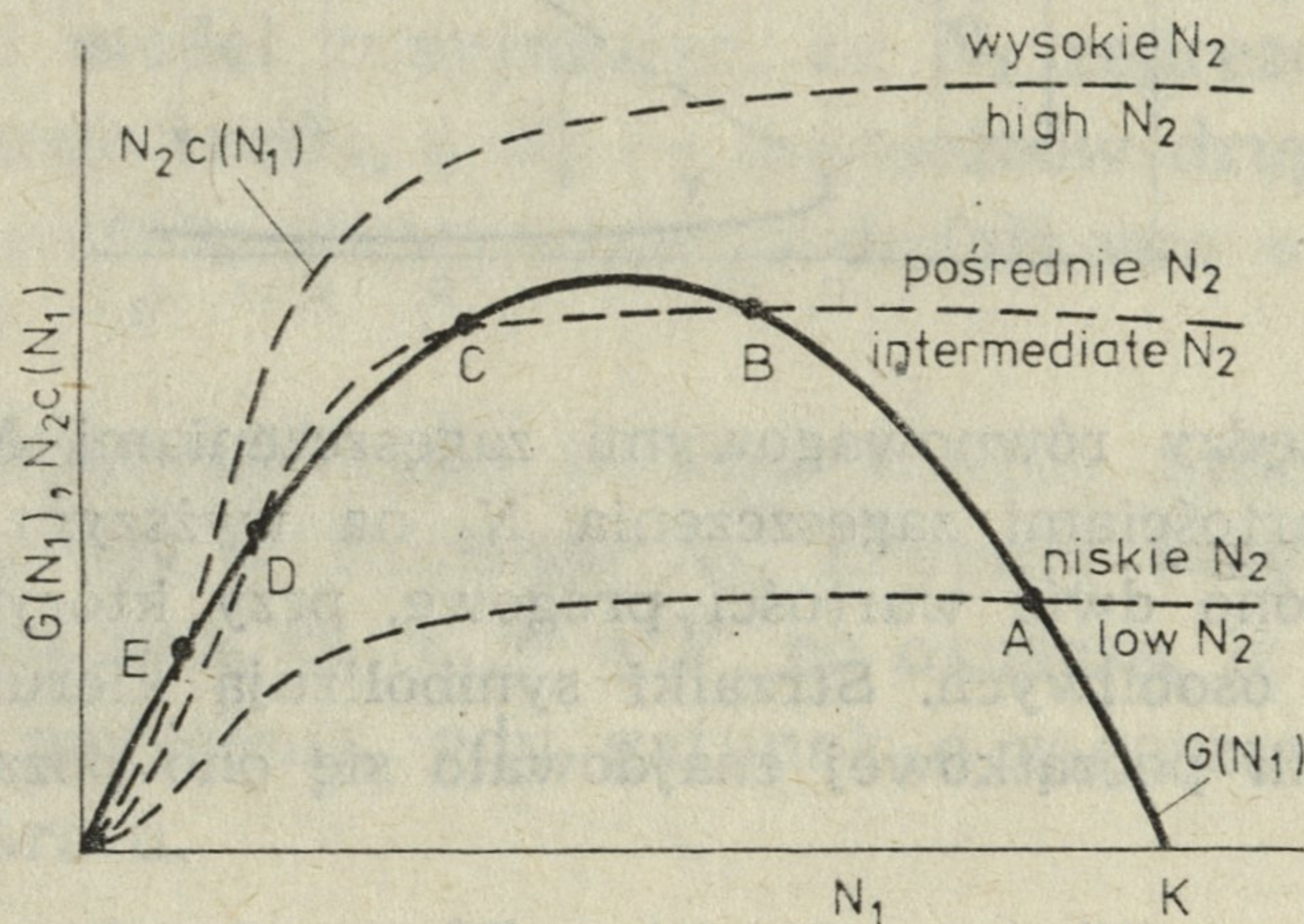
O funkcji $G(N_1)$ rozsądnie jest założyć, że równa się ona zeru dla zerowego zagęszczenia N_1 , że wzrostem N_1 początkowo rośnie, po osiągnięciu maksimum zaczyna spadać i równa się zeru dla pewnej wartości K . Z kolei założymy, że $c(N_1)$ jest równa zeru dla $N_1 = 0$ i rośnie ze wzrostem N_1 asymptotycznie do pewnego ustalonego poziomu. Przyjmijmy dodatkowo, że $c(N_1)$ dla małych wartości N_1 rośnie szybciej niż liniowo (tzw. trzeci typ reakcji funkcjonalnej według Hollinga 1965).

Powyższe założenia realizuje na przykład następujące równanie opisujące zmiany N_1 .

$$\frac{dN_1}{dt} = rN_1 \left(1 - \frac{N_1}{K} \right) - \frac{\beta N_2 N_1}{N_0^2 + N_1^2} \quad (8.4)$$

gdzie r , K , β i N_0 są pewnymi stałymi, przy czym N_0 jest miarą szybkości osiągnięcia nasycenia w zależności $c(N_1)$.

Funkcje $G(N_1)$ i $N_2 c(N_1)$ zaznaczone na wspólnym rysunku mogą wyglądać tak jak to przedstawiono na rys. 6. Przyjęto na tym rysunku,



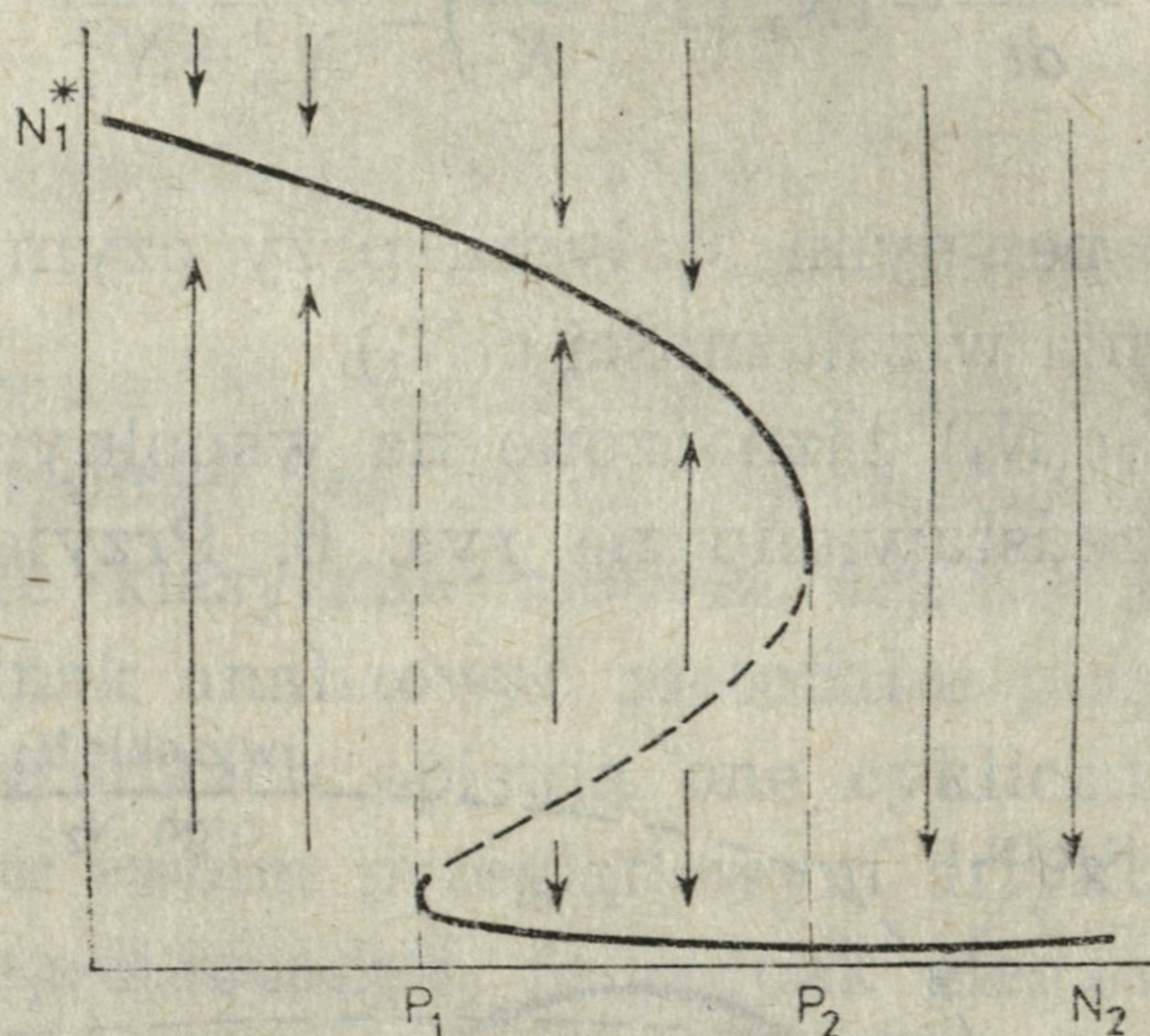
Rys. 6. Wykresy funkcji $G(N_1)$ i $N_2 c(N_1)$ występujących w równaniu (8.2). Pokazano, że przy różnych zagęszczeniach N_2 na wyższym poziomie troficznym funkcje te przecinają się w różnej liczbie punktów. Rzuty tych punktów na oś poziomą dają zagęszczenia N_1^* w punktach osobliwych

Graphs of functions $G(N_1)$ and $N_2 c(N_1)$ that appear in equation (8.2). It is shown that at different densities N_2 at a higher trophic level these functions cut each other in different number of points. The projections of these points on horizontal axis give densities N_1^* in equilibrium points

że zagęszczenie N_2 jest stałe. Widać, że dla małych zagęszczeń wyższego poziomu troficznego obie funkcje przecinają się tylko raz w punkcie A, dla N_1 tuż poniżej K (pomijamy w tym miejscu punkt przecięcia w początku układu współrzędnych). Wysokie wartości N_2 dają także jeden punkt przecięcia E przypadający w zakresie małych wartości N_1 . Natomiast dla pośrednich wartości N_2 obie funkcje mogą przeciąć się trzy razy — w punktach B i D , które odpowiadają punktom stabilnym, i w punkcie C , który daje niestabilny punkt osobliwy.

Na rys. 7 przedstawiono zależność między położeniami równowagi (punktami osobliwymi) N_1^* a wartościami N_2 . Widać, że na osi N_2 istnieją dwie wartości progowe. Dla N_2 mniejszych od pierwszej z nich istnieje jeden punkt stabilny, podobnie jest dla N_2 większych od drugiej wartości progowej. Natomiast dla N_2 spomiędzy wartości progowych istnieją dla niższego poziomu troficznego dwa punkty stabilne i jeden niestabilny

położony pomiędzy nimi. Zagęszczenie N_1 zmierza do jednego lub drugiego punktu stabilnego w zależności od tego, czy wartości początkowe znajdują się nad, czy też pod przerywaną linią zaznaczoną na rys. 7.



Rys. 7. Zależność między równowagowymi zagęszczeniami N_1^* na niższym poziomie troficznym a wartościami zagęszczenia N_2 na wyższym poziomie troficznym. Przez P_1 i P_2 oznaczono dwie wartości progowe, przy których zmienia się liczba i charakter punktów osobliwych. Strzałki symbolizują kierunek zmian zagęszczenia N_1 , jeżeli w chwili początkowej znajdowało się ono poza punktem osobliwym (wg M a y a 1977)

Dependence between equilibrium densities N_1^* at the lower trophic level and density values N_2 at the higher trophic level. Symbols P_1 and P_2 denote two threshold values at which both the number and character of equilibrium points change. Arrows denote direction of density N_1 changes if at the initial moment it was beyond the equilibrium points (acc. to M a y 1977)

Model ten ma ogromne znaczenie praktyczne i teoretyczne dla rozważań nad sposobami eksploatacji populacji. Wskazuje bowiem na niebezpieczeństwo gwałtownych, nieciągłych spadków zagęszczenia eksploatowanej populacji po przekroczeniu pewnych progów eksploatacji. Jest on także przydatny do wyjaśniania, w jaki sposób mogą w takich układach powstawać oscylacje zagęszczenia.

W dotychczasowych rozważaniach przyjmowaliśmy, że zagęszczenie wyższego poziomu troficznego jest stałe. Dopuszczmy teraz zmiany N_2 i zastanówmy się, co się stanie z układem, jeśli w chwili początkowej N_1 jest duże, a N_2 małe.

Przyjmijmy, że zmiany N_1 są szybkie, tzn. iż zagęszczenie tego poziomu troficznego w krótkim czasie osiąga wartość równowagową. Tak więc na rys. 7 układ znajdzie się na lewej górnej gałęzi wykresu. Ale duże N_1 i małe N_2 oznacza, że wyższy poziom troficzny może przyrastać, a to pociąga za sobą wędrówkę stanu układu w prawą stronę po górnej gałęzi wykresu. Po osiągnięciu przez N_2 większej wartości progowej nastąpi gwałtowny przeskok N_1 na dolną prawą gałąź wykresu i układ znajdzie się w stanie, w którym N_1 będzie bardzo małe, a N_2 duże. Bę-

dzie to powodem spadku N_2 i wędrówki stanu układu po dolnej gałęzi wykresu na lewo. Gdy N_2 osiągnie mniejszą wartość progową, zagęszczenie N_1 gwałtownie przeskoczy na górną lewą gałąź wykresu i droga stanu układu na rys. 7 zacznie się powtarzać.

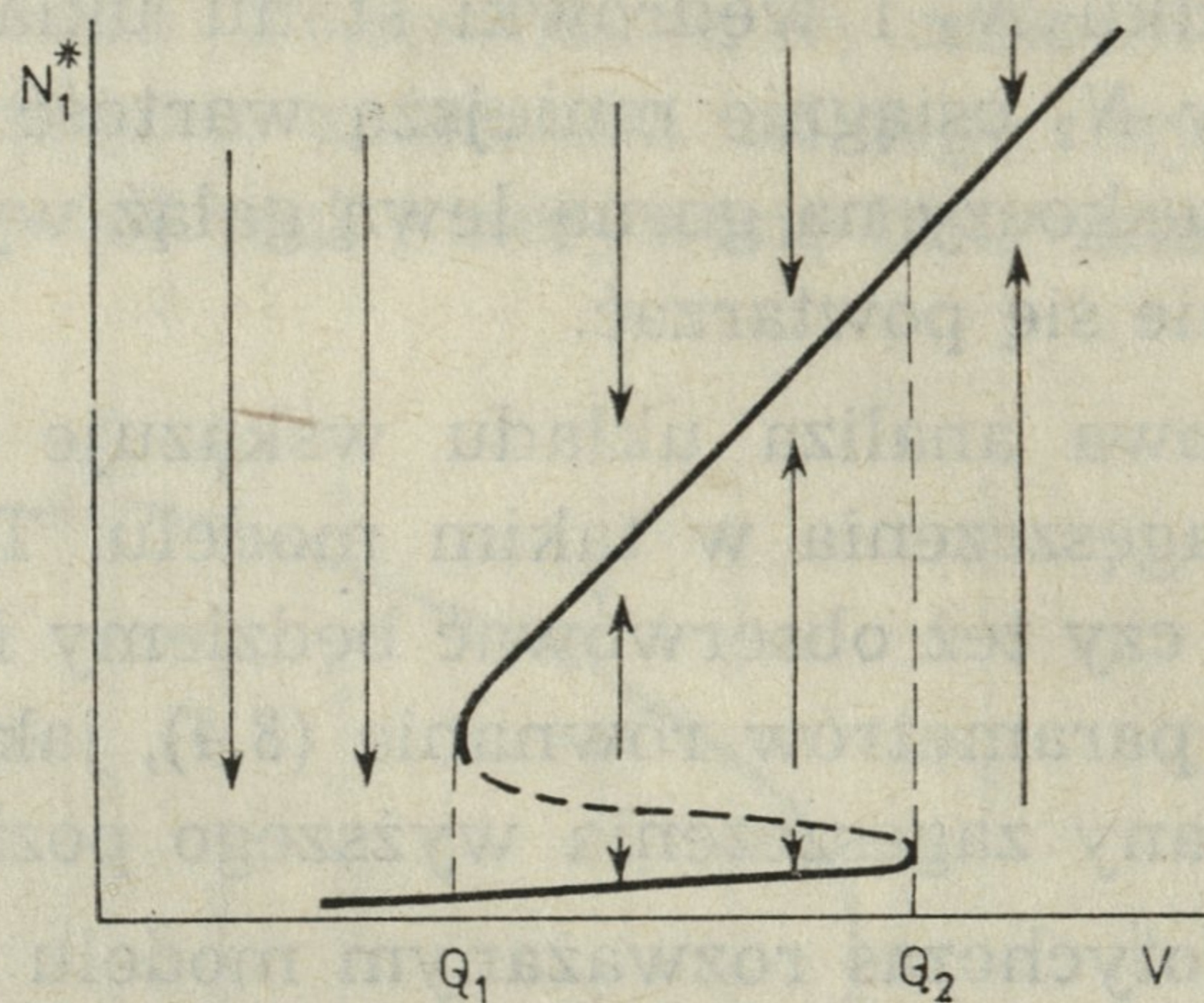
Ta bardzo jakościowa analiza układu wskazuje na możliwość pojawienia się oscylacji zagęszczenia w takim modelu. To, czy ta możliwość zostanie zrealizowana, czy też obserwować będziemy inną dynamikę układu zależy od wartości parametrów równania (8.4), jak też od postaci równania opisującego zmiany zagęszczenia wyższego poziomu troficznego.

Zauważmy, że w dotychczas rozważanym modelu nie precyzowaliśmy, na jakich bezwzględnie poziomach troficznych znajdują się N_1 i N_2 . Można rozbudować model przyjmując, że N_1 reprezentuje zagęszczenia drapieżców pierwszego rzędu, a N_2 — drapieżców drugiego rzędu i badać dynamikę takiego układu rozszerzonego dodatkowo o poziom producentów.

Wprowadźmy mianowicie do układu trzecią zmienną V , która jest pokarmem dla poziomu troficznego N_1 . Zróbmy oczywiste założenie, że $K = \lambda \cdot V$ oraz dodatkowo, że $N_0 = \eta \cdot V$, co oznacza, iż funkcja $c(N_1)$ osiąga wyższy poziom nasycenia, gdy gatunek o zagęszczeniu N_1 dysponuje większą ilością pokarmu.

Wygodniej teraz ustalić N_2 i przeanalizować punkty równowagi dla N_1 w zależności od V . Obraz tej zależności można precyzyjnie odtworzyć na podstawie analizy równania (8.4) i odpowiednich rysunków, ale zauważmy, że zmienna V pełni w równaniu (8.4) rolę odwrotną do tej, jaką pełni w tym równaniu zmienna N_2 . Wzrost V osłabia wpływ N_2 , można więc oczekiwać, że obraz zależności N_1^* od V będzie odwrotnością zależności N_1^* od N_2 . Przedstawione to zostało na rys. 8. Znowu istnieją dwie wartości progowe. Jeśli V jest mniejsze od mniejszej z nich i większe od większej, to dla każdej z tych sytuacji istnieje stabilny punkt równowagi dla N_1 . W pierwszym przypadku populacja stabilizuje się na bardzo małych zagęszczeniach, w drugim na znacznie większych. Natomiast dla V z obszaru pomiędzy wartościami progowymi istnieją dwa stabilne punkty równowagi i układ zmierza do jednego z nich w zależności od warunków początkowych.

Załóżmy teraz, że w chwili początkowej układ znajduje się w takim stanie, że N_1 i V są małe. N_1 szybko znajdzie się w położeniu równowagi z małym zagęszczeniem. Stan ten oznacza nikłą eksploatację pokarmu, więc V może przyrastać, co pociąga za sobą przesuwanie się stanu układu w prawo wzdłuż lewej gałęzi krzywej przedstawionej na rys. 8. Po osiągnięciu wartości progowej dalsze zmiany V spowodują już tylko gwałtowny przyrost zagęszczenia i układ znajdzie się na górnej prawej gałęzi wykresu. Niech wysokie zagęszczenie, które odpowiada temu położeniu równowagi, spowoduje spadek ilości pokarmu V . Układ będzie się



Rys. 8. Rysunek analogiczny do rys. 7. Zmiana polega na tym, że teraz zobrazowano zależność między równowagowymi zagęszczeniami N_1^* a zagęszczeniem V na trzecim, najniższym poziomie troficznym. Symbole Q_1 i Q_2 oznaczają progowe zagęszczenia V , przy których zmienia się liczba i charakter punktów osobliwych. Strzałki, jak poprzednio, symbolizują kierunek zmian zagęszczenia N_1 (wg M a y a 1977)

The figure is analogous to Fig. 7. The difference depends on the fact that here illustration is given of the dependence between the N_1^* density equilibria and density V at the third, lowest trophic level. Symbols Q_1 and Q_2 denote threshold densities V at which both number and character of equilibrium points change. Arrows show the direction of change in density N_1 (acc. to M a y 1977)

przesuwał na lewo wzdłuż górnej granicy wykresu na rys. 8 aż do ponownego osiągnięcia wartości progowej, kiedy to dalszy spadek V spowoduje gwałtowny przeskok układu na lewą dolną gałąź wykresu i wędrówka po rys. 8 zacznie się od nowa.

Rezultatem tych rozważań są oczywiście oscylacje zagęszczenia. Zauważmy, że skala czasowa zmian V może być bardzo długa. Czas rozwoju bazy pokarmowej dla poziomu troficznego N_1 może trwać lata, dotyczy to zwłaszcza fazy powolnego wzrostu pokarmu na początku cyklu. W porównaniu z tym zmiany zagęszczenia N_1 po osiągnięciu przez V wartości progowych mogą być bardzo szybkie. Układ najdłużej przebywa w fazach niskiego zagęszczenia.

Bardziej dokładna matematyczna analiza powyższego układu z równaniem opisującym pokarm V w takiej postaci, iż jeśli nie jest on eksploatowany, to rośnie logistycznie, a człon opisujący eksploatację pokarmu jest wyrażeniem proporcjonalnym do zagęszczenia N_1 , wskazuje na to, że oscylacje te mają charakter cyklu granicznego (M a y 1977).

Podsumujmy. Mimo wysokiego stopnia komplikacji modele te, które charakteryzują się posiadaniem wielu punktów osobliwych, są w stanie wskazać jedynie na możliwość powstawania oscylacji zagęszczenia, podobnie zresztą jak omawiane w rozdziale 6 znacznie prostsze układy typu drapieżca—ofiara. W dalszym ciągu pozostaje otwarty problem długości okresu oscylacji i wiele innych.

9. Czynniki zewnętrzne i analogie fizyczne

Jeśli tyle wyjaśnień zawiodło, pozostają tylko tłumaczenia mało prawdopodobne lub zupełnie nieprawdopodobne. Należy do nich znaczna część tych hipotez, które przyczyn oscylacji zagęszczenia upatrują w czynnikach zewnętrznych.

Warunki meteorologiczne — temperatura, opady i ich zmiany — oto te czynniki, w których szuka się ratunku. Wiele jest takich wyjaśnień, lecz dotyczą na ogół konkretnych sytuacji. Brak jest jednak modeli matematycznych i dlatego trudno o nich dyskutować. Jedna tylko wątpliwość nasuwa się natychmiast. Czy rzeczywiście czynniki te zmieniają się na tyle regularnie, aby mogły wyjaśniać obserwowane zmiany zagęszczenia?

Wśród mechanizmów wywołujących oscylacje wymieniane są znane z fizyki zjawiska rezonansu i dudnienia.

Dla wystąpienia rezonansu niezbędne jest istnienie dwóch czynników: wewnętrznej częstotliwości drgań charakterystycznej dla obserwowanego układu i wymuszających drgań zewnętrznych. Sam układ bez drgań wymuszających może nie oscylować, te ostatnie są bezpośrednią przyczyną. Jeśli jednak częstotliwość drgań wymuszających jest odległa od częstotliwości charakterystycznej układu, to układ oscyluje z niewielką amplitudą. Ta ostatnia bardzo rośnie i układ zaczyna drgać gwałtownie w tzw. rezonansie wtedy, gdy częstotliwość drgań wymuszających jest zbliżona do charakterystycznej częstotliwości układu.

Natomiast dudnienie ma miejsce wtedy, gdy na oscylacje układu nakładają się oscylacje zewnętrzne o zbliżonej amplitudzie. W takiej sytuacji chwilami oscylacje się wygaszają, a kiedy indziej wzmacniają. Wypadkowa oscylacja jest drganiem o modulowanej, okresowo zmiennej amplitudzie.

Zjawiska dudnienia i rezonansu wywołuje się w układach ekologicznych wprowadzając oscylacje w rozrodczości, śmiertelności i pojemności środowiska. Potrzebny jest dodatkowo jakiś okresowo zmienny czynnik zewnętrzny. Meteorologia jest kapryśna. Największą regularność wykazują zjawiska astronomiczne. Konfiguracje ciał niebieskich następują w regularnych odstępach czasu. Są to najmilej widziani kandydaci do roli sił wymuszających oscylacje układów ekologicznych. Trudno ocenić te propozycje. Są zbyt fizyczne i pachną astrologią.

10. Zakończenie

To, co powinno być podsumowaniem tej pracy, brzmieć będzie jak oskarżenie modeli klasycznych. Żaden z klasycznych modeli nie daje zadowalającego wyjaśnienia cykli populacyjnych. Żaden nie wyjaśnia

wszystkich zagadnień związanych z oscylacjami zagęszczenia. Owszem, cykliczne zmiany zagęszczenia udaje się wzbudzić w niektórych modelach. Ale jest to jedyna zdobycz. Nie udaje się wytłumaczyć, dlaczego pewne okresy oscylacji zagęszczenia są wyróżnione i występują tak powszechnie w przyrodzie. Nie mogą też te modele poradzić sobie ze wszystkimi innymi zjawiskami związanymi z cyklami populacyjnymi.

Z modelami klasycznymi można oczywiście dyskutować w sposób bardziej wyszukany. Subtelna analiza założeń, sposobów konstrukcji i zakresu zastosowań też jest dla tych modeli bezlitosna. Jednak w konfrontacji z cyklami populacyjnymi widać szczególnie wyraźnie, że modele klasyczne nie są w stanie wytłumaczyć i naśladować rzeczywistości. Mimo tego w powszechnym odczuciu zakorzenione jest raczej przekonanie przeciwne. Obawiam się, że pochodzi ono tylko stąd, że równanie logistyczne dobrze odtwarza jeden rodzaj zmian zagęszczenia — esowatą krzywą wzrostu.

Można argumentować, że modele klasyczne służą do wyjaśniania i opisu innych, niż cykle populacyjne, zjawisk. Musielibyśmy jednak wtedy zrezygnować z tak upragnionej ogólności tych modeli.

Nadzieja w tym, że nie wszystko, co ważne, zostało w dotychczasowych modelach umieszczone. Zauważmy, że wszystkie one mają jedną cechę wspólną — nie ma w nich w sposób jawny przestrzeni, a tym samym nie uwzględniony jest fakt, że z cyklami populacyjnymi związane jest zjawisko dyspersji osobników.

W tej części ekologii, która nie operuje modelami matematycznymi, istnieje drobiazgowa znajomość faktów związanych z cyklami populacyjnymi. Wygląda na to, że zjawiska przestrzenne grają tam jedną z głównych ról. Jednakże wszystko to przypomina gromadzenie rekwizytów na scenie do sztuki, której scenariusz jest nieznan. Nie wiadomo, czy po ich zgromadzeniu scenariusz powstanie samorzutnie. Do chwili obecnej zbyt mało jest danych doświadczalnych i modeli teoretycznych, aby można było połączyć związkami przyczynowymi dyspersję i cykliczność populacji.

Stenseth (1983) przypomniał i od nowa przedyskutował szereg zagadnień ewolucyjnych i demograficznych związanych ze zjawiskiem dyspersji drobnych gryzoni. Przypomniał, że od dawna istnieje ukształtowany obraz środowiska, w którym zachodzą oscylacje zagęszczenia tych zwierząt. Pojawił się on w pracach Andersona (1970), Lidickera (1975) i Tamarina (1978), ale chyba najodpowiedniej przedstawił go Hansson (1977).

Sytuacja wygląda mianowicie w sposób następujący. Środowisko jest niejednorodne. Składa się z wyspowo rozmieszczonych lokalnych siedlisk, w których można przeżyć i rozmnożyć się, poprzedzielanych obszarami niegościnnymi. W fazie niskiego zagęszczenia cała populacja przebywa w optymalnych lokalnych siedliskach. Są one wzajemnie izolowane.

W ich obrębie odbywa się chów wsobny, osobniki są spokrewnione, niski jest stopień agresywności i heterozygotyczności.

Jeśli zagęszczenie zaczyna wzrastać rozpoczyna się dyspersja osobników. W początkowym okresie wzrostu zagęszczenia jest to tzw. dyspersja adaptatywna (Stenseth 1983). Osobniki o wysokim dostosowaniu szukają szansy jego zwiększenia w innych lokalnych siedliskach, w których mogą panować warunki lepsze niż w ich macierzystym. Wzrost dyspersji powoduje to, że w lokalnych siedliskach zaczynają sąsiadować ze sobą osobniki niespokrewnione, rośnie więc stopień agresywności i heterozygotyczności. Natomiast w szczycie zagęszczenia zaczyna pojawiać się nieadaptatywny składnik dyspersji. Tworzą go osobniki z niskim dostosowaniem, wypędzone z lokalnych siedlisk i ginące w niegościnnym obszarze pomiędzy nimi. Gdy zagęszczenie spada tworzą się znowu izolowane subpopulacje w lokalnych siedliskach i sytuacja się powtarza.

Zjawiska astronomiczne, katastrofy geologiczne albo wyjątkowo ciężkie zimy uznaje się za czynniki, które mogą synchronizować cykle populacyjne na dużym obszarze.

Zauważmy jednak, że wcale z logicznej analizy takiego opisu nie wynika, iż wspomniane zjawiska muszą prowadzić do cykli populacyjnych. Mimo prób Finerty'ego (1980) analizy tych propozycji przy pomocy tzw. analizy pętli praktycznie nie istnieją modele matematyczne, które pozwoliłyby precyzyjnie przedyskutować powyższe zagadnienia i dać wyraźną odpowiedź.

Ostatnio Warkowska-Dratna i Stenseth (1985) przedstawili modele, do których przestrzeń i dyspersja osobników zostały wprowadzone bezpośrednio. Założyli oni, że przestrzeń składa się z wyspowo rozmieszczonych środowisk, sprzyjających trwaniu populacji w warunkach równowagi, poprzedzielanych niegościnnymi obszarami, przez które przechodzenie związane jest ze zwiększoną śmiertelnością.

Jako pierwsza analizowana była w takiej scenerii hipoteza Chitty'ego. Śledzono zmiany liczebności osobników agresywnych i łagodnych wywołane konkurencyjnymi oddziaływaniami między tymi grupami w każdym z lokalnych siedlisk, uwzględniając wymianę osobników między siedliskami. Żadna z wersji modelu, z ciągłą wymianą między lokalnymi siedliskami lub z wymianą zachodzącą tylko w wybranych chwilach czasu, nie doprowadziła do cyklicznych zmian zagęszczenia liczebności całkowitej zsumowanej ze wszystkich lokalnych siedlisk.

W takiej samej sytuacji przestrzennej rozważano pewną alternatywę hipotezy Chitty'ego, tzw. hipotezę Charnova-Finerty'ego (Charnov i Finerty 1980). Przyjmuje ona, że zachowania osobników nie są ustalone. Osobniki mogą być agresywne lub łagodne w zależności od stopnia pokrewieństwa z pozostałym osobnikami w lokalnym siedlisku.

W modelu założono, że lokalne siedlisko zajęte tylko przez osobniki łagodne charakteryzuje się logistycznym wzrostem ich liczebności. Po-

dobnie wzrastała liczebność w siedlisku zajęтым wyłącznie przez osobniki agresywne. Jeśli w lokalnym siedlisku zajęтым przez łagodne osobniki pojawił się chociaż jeden migrant, to wszystkie osobniki łącznie z nowo przybyłym stawały się agresywne i liczebność zmieniała się zgodnie z równaniem dla osobników agresywnych.

Taki model także nie produkował cyklicznych zmian całkowitej liczebności populacji. Dopiero zamiana logistycznego równania wzrostu dla osobników agresywnych na równanie opisujące eksponencjalny spadek ich liczebności, przy pewnym wyborze parametrów modelu i dodatkowym założeniu, że migranci „wołą” osiedlać się w pustych lokalnych siedliskach, dawał, jak wykazuje numeryczna analiza modelu, trwałe oscylacje całkowitej liczebności populacji, tzn. liczebności osobników agresywnych i łagodnych zsumowanej ze wszystkich lokalnych siedlisk.

Nie jest to oczywiście dowód słuszności hipotezy Charnova-Finerty'ego ani też nie wyjaśnia to całego kompleksu zagadnień związanych z cyklami populacyjnymi, ale może być jakąś wskazówką do dalszych poszukiwań.

Widać więc, że cykle populacyjne wyjątkowo opornie poddają się analizie teoretycznej. Klasyczna ekologia matematyczna jak do tej pory okazuje się bezsilna wobec tych zagadnień. Nawet po zapoznaniu się z ostatnio omawianymi modelami, uwzględniającymi zjawiska przestrzenne, ucziwiej będzie jeszcze raz przytoczyć słowa wypowiedziane na początku tego rozdziału: nie istnieje model matematyczny wyjaśniający całość podstawowych problemów związanych z cyklami populacyjnymi. Moim zdaniem tak długo, jak długo używać będziemy modeli klasycznych, czyli takich, których podstawą są zależności od zagęszczenia, istnieje duże prawdopodobieństwo, że znowu spotka nas niepowodzenie i jeszcze raz uświadomimy sobie „nędzę volterranizmu”.

Piśmiennictwo

- Anderson P. 1970 — Ecological structure and gene flow in small mammals — Symp. zool. Soc. Lond. 26: 299—325.
- Charnov E. L., Finerty J. 1980 — Vole population cycles: a case for kin-selection — *Oecologia* (Berl.), 45: 1—2.
- Chitty D. 1958 — Self-regulation of numbers through changes in viability — Cold Spring Harbor Symp. quant. Biol. 22: 277—280.
- Chitty D. 1960 — Population processes in the vole and their relevance to general theory — *Can. J. Zool.* 38: 99—113.
- Chitty D. 1967 — The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations — *Ecol. Soc. Aust. Mem.* 2: 51—78.
- Chitty D. 1970 — Variation and population density — Symp. zool. Soc. Lond. 26: 327—334.
- Chitty D. 1977 — Natural selection and the regulation of density in cyclic and non-cyclic populations (W: *Evolutionary ecology*. Red. B. Stonehouse, C. Perrins) — MacMillan Press, London, 27—32.

- Cole L. C. 1951 — Population cycles and random oscillations — *J. Wildl. Manage.* 15: 233—252.
- Cole L. C. 1954 — Some features of random cycles — *J. Wildl. Manage.* 18: 107—109.
- Finerty J. P. 1980 — The population ecology of cycles in small mammals. Mathematical theory and biological facts — Yale University Press, New Haven, London, ss. 234.
- Hansson L. 1977 — Spatial dynamics of field voles, *Microtus agrestis*, in heterogeneous landscapes — *Oikos*, 29: 539—544.
- Holling C. S. 1965 — The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation — *Mem. entomol. Soc. Can.* 45: 1—60.
- Kolmogorov A. N. 1936 — Sulla teoria di Volterra della lotta per l'esistenza — *G. Inst. ital. Attuari.* 7: 74—80.
- Lidicker W. Z. 1975 — The role of dispersal in the demography of small mammals (W: Small mammals: their productivity and population dynamics. Red. F. B. Golley, K. Petruszewicz, L. Ryszkowski) — International Biological Programme 5, Cambridge University Press, Cambridge, 103—133.
- Nisbet R. M., Gurney W. S. C. 1982 — Modelling fluctuating populations — John Wiley and Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore, ss. 379.
- May R. M. 1977 — Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states — *Nature*, 269: 471—477.
- May R. M. 1981 — Models for single populations (W: Theoretical ecology. Principles and applications. Red. R. M. May) — Blackwell Scientific Publications (wyd. II), Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 5—29.
- Rosenzweig M. L. 1971 — Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time — *Science*, 171: 385—387.
- Rosenzweig M. L. 1973 — Evolution of predator isocline — *Evolution*, 27: 84—94.
- Rosenzweig M. L. 1977 — Aspects of biological exploitation — *Q. Rev. Biol.* 52: 371—380.
- Slobodkin L. B. 1962 — Growth and regulation of animal populations — Holt, Rinehart and Winston, New York, ss. 184.
- Stenseth N. C. 1977 — Evolutionary aspects of demographic cycles: the relevance of some models of cycles for microtine fluctuations — *Oikos*, 29: 525—538.
- Stenseth N. C. 1981 — On Chitty's theory for fluctuating populations: the importance of genetic polymorphism in the generation of regular density cycles — *J. theor. Biol.* 90: 9—36.
- Stenseth N. C. 1983 — Causes and consequences of dispersal in small mammals (W: The ecology of animal movement. Red. I. R. Swingland, P. J. Greenwood) — Oxford University Press, Oxford, 63—101.
- Tamarin R. H. 1978 — Dispersal, population regulation and K-selection in field mice — *Am. Nat.* 112: 545—555.
- Uchmański J. 1986 — Klasyczne modele pojedynczych populacji — *Wiad. ekol.* 32: 3—45.
- Warkowska-Dratnal H., Stenseth N. C. 1985 — Dispersal and the microtine cycle: comparison of two hypotheses — *Oecologia (Berl.)*, 65: 468—477.

Summary

The rightness of a mathematical model can be verified by estimating its assumptions or by looking how it depicts the reality. It is tempting to try, according to the second way of checking, and see whether classic models of mathe-

mathematical ecology can imitate the cyclic changes of population numbers — a phenomenon well documented by spectral and autocorrelative analyses. It turned out that these models are helpless at the whole complex of problems connected with population cycles. This refers to models of single population with time lag as well as to models with two-species situations, the prey-predator system included. The Chitty's hypothesis, when translated to the mathematical model language, does not lead to density oscillations. In models with many equilibrium points the density oscillations can appear, but the typical, i.e. observed in nature period of these oscillations remains unexplained and the same holds to other phenomena connected with the population cycles. The situation does not change even if we introduce both space and dispersion of individuals to the model. Only in the case of Charnov-Finerty's hypothesis at certain special conditions it is possible to evoke oscillations of density, but this model, too, similarly as all previous ones, does not explain the remaining phenomena connected with the population cycles.