

Janusz Uchmański

Zakład Paleobiologii PAN

Al. Żwirki i Wigury 93

02-089 Warszawa

## Modele wielogatunkowych układów ekologicznych

Models of multi-species ecological systems

### 1. Wstęp

Niełatwo odpowiedzieć na pytanie, z ilu gatunków powinien składać się układ ekologiczny, aby można było nazwać go wielogatunkowym. Giller (1984) podaje pewną empiryczną regułę wyznaczania wielkości przestrzeni zajmowanej przez układ ekologiczny i liczby gatunków, które się nań składają. Zaczniemy zliczać wszystkie gatunki w pewnym niewielkim obszarze. Stopniowe zwiększanie obszaru powoduje wzrost liczby gatunków, ale nie w sposób nieograniczony. Od pewnej wielkości obszaru liczba gatunków już nie przyrasta. Najmniejszy obszar o tej właściwości wyznacza przestrzenne granice układu i liczbę gatunków tworzących ten układ. W ekologii matematycznej przyjmuje się, że pewne rozważania dotyczą układu wielogatunkowego, jeśli są prawdziwe dla dowolnej, dużej liczby gatunków.

W tej części ekologii matematycznej, która zajmuje się wielogatunkowymi układami ekologicznymi rozważa się przede wszystkim problem, czy układ taki jest przypadkowym zbiorem obojętnych względem siebie gatunków, czy też kształtuje się pod wpływem oddziaływań między gatunkami. W tym celu buduje się tzw. modele zerowe (Harvey i in. 1983, May 1984), w których zakłada się, że układ ekologiczny jest przypadkowym zbiorem gatunków, bada się właściwości takiego układu i porównuje z obserwowanymi właściwościami rzeczywistych układów. W niektórych wypadkach udaje się na tej drodze odrzucić hipotezę leżącą u podstaw modelu zerowego lub przeciwnie — wykazać, że opisuje on rzeczywistą sytuację.

### 2. Z ilu gatunków składa się układ ekologiczny?

Istnieją empirycznie ustalone równania, które wiążą liczbę gatunków w układzie ekologicznym z wielkością powierzchni zajmowanej przez ten układ. Zwykle bierze się pod uwagę określone grupy gatunków (ptaki, rośliny lądowe itp.) zamieszkujące rzeczywiste wyspy o podobnym środowisku z tego samego archipelagu. Bez większego trudu można te rozważania przenieść na „lądowe wyspy”, jeżeli będziemy pamiętać, że najwłaściwszym wyobrażeniem środowiska na kontynencie jest przedstawienie go właśnie w postaci częściowo izolowanych wysp.

Jeśli przez  $S$  oznaczymy liczbę gatunków w układzie, a przez  $A$  zajmowaną przezeń powierzchnię, to zwykle

$$S = cA^z, \quad (2.1)$$

gdzie  $c$  i  $z$  są stałymi. Przeważnie wartość stałej  $z$  dla bardzo wielu grup gatunków i różnych środowisk pochodzi z zakresu 0,18—0,35 (Diamond i May 1981) lub 0,13—0,37 (May 1975) (podobne dane także u MacArthura i Wilsona 1963). Wartość  $c$  zależy od zespołu gatunków, który bierze się pod uwagę i od użytych jednostek. Można w sposób bardzo przybliżony powiedzieć na podstawie zależności (2.1), że dziesięciokrotne zmniejszenie obszaru zajmowanego przez układ ekologiczny pozbawi go połowy gatunków.

Przy obu skalach logarytmicznych równanie (2.1) obrazowane jest przez linię prostą. Wykładnik potęgi staje się wtedy współczynnikiem kierunkowym prostej regresji, czyli może być przedstawiony jako iloczyn współczynnika korelacji  $S$  i  $A$  oraz ilorazu błędów standardowych tych zmiennych. Connor i McCoy (1979) założyli, że oba te czynniki w powyższym iloczynie są niezależnymi zmiennymi losowymi o rozkładach równomiernych na odcinku (0,1). Uzyskali wtedy średnią wartość  $z$  równą 0,25. Jest to wartość zbliżona do tej, którą najczęściej obserwuje się w układach naturalnych. Skłoniło to Connora i McCoya do stwierdzenia, że prawdziwy jest model zerowy zakładający, iż równanie (2.1) nie jest wynikiem oddziaływań w układzie ekologicznym, lecz uzyskiwać je będziemy także w układach o losowej strukturze.

Jednakże Sugihara (1981) zwrócił uwagę na fakt, iż nie tylko średnia wartość  $z$  uzyskana w modelu Connora i McCoya może być porównywana z wartościami obserwowanymi w rzeczywistych ekosystemach. Jeśli w modelu Connora i McCoya obliczy się wariancję  $z$ , to okazuje się, że jest ona większa niż wariancja  $z$  dla rzeczywistych układów. Dlatego wydaje się, że na podstawie czułego tekstu Sugihary zerowy model Connora i McCoya powinien być odrzucony.

### 3. Dlaczego tyle gatunków?

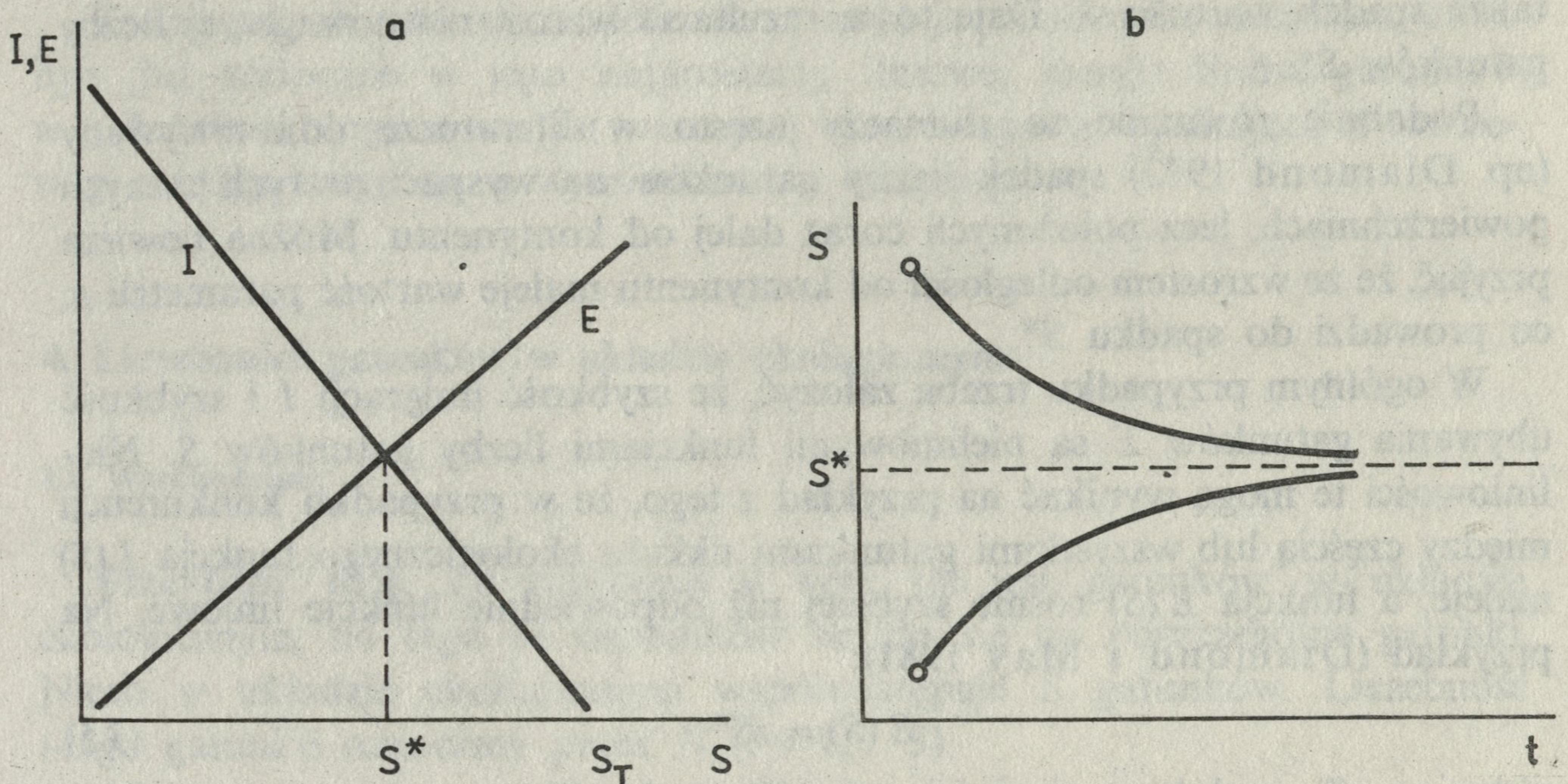
Pierwszy Preston (1962a, 1962b), a później twórcy biogeografii wysp MacArthur i Wilson (1963, 1967) przyjęli, że liczba  $S$  gatunków w danym środowisku jest wartością równowagową wynikającą ze zrównoważenia dwóch przeciwstawnych procesów: imigracji i ubywania gatunków, na które składają się wymieranie i emigracja.

Niech szybkość  $E$  ubywania gatunków z układu będzie rosnącą funkcją liczby gatunków. W pierwszym przybliżeniu przyjmijmy zależność liniową (rys. 1a)

$$E = \lambda S, \quad (3.1)$$

gdzie  $\lambda$  jest stałą. Niech szybkość  $I$  imigracji będzie malejącą liniową funkcją liczby gatunków (rys. 1a).

$$I = \mu (S_T - S) \quad (3.2)$$



Rys. 1. Modele biogeografii wysp

a — liniowa zależność szybkości imigracji  $I$  oraz emigracji i wymierania gatunków  $E$  od liczby gatunków  $S$ ,  $S^*$  — równowagowa liczba gatunków,  $S_T$  — liczba gatunków, przy której szybkość imigracji równa się zero; b — zmiany liczby gatunków w czasie. Pokazano dwie krzywe dla wartości początkowej większej i mniejszej od  $S^*$

#### Models of island biogeography

a — linear dependence of immigration rate  $I$  and rate of emigration and extinction of species  $E$  in the number of species  $S$ ,  $S^*$  — equilibrium number of species,  $S_T$  — number of species, at which immigration rate is zero; b — changes in the number of species in time. Two curves for initial value bigger and smaller than  $S^*$  are shown

gdzie  $\mu$  i  $S_T$  są stałymi, przy czym  $S_T$  ma interpretację maksymalnej liczby nisz ekologicznych dostępnych w danym środowisku.

Szybkość zmian liczby gatunków będzie więc opisywana równaniem

$$\frac{dS}{dt} = I - E = \mu(S_T - S) - \lambda S \quad (3.3)$$

Posiada ono stabilny punkt równowagi, w którym  $dS/dt = 0$ , dla

$$S^* = \frac{\mu}{\lambda + \mu} S_T \quad (3.4)$$

Z upływem czasu liczba gatunków zmierza do wartości równowagowej  $S^*$  niezależnie od warunków początkowych (rys. 1b), nawet wtedy, gdy w chwili początkowej środowisko jest nie zasiedlone.

Równanie (3.4) w sposób jakościowy (tzn. bez uwzględniania konkretnych postaci funkcji) wyjaśnia opisaną w rozdziale 2 zależność między  $S$  i  $A$  w warunkach równowagi. Można bowiem przyjąć, że najczęściej przyrost powierzchni środowiska prowadzi do wzrostu  $\mu$  i  $S_T$ , a być może oznacza

także spadek wartości  $\lambda$ . Daje to w rezultacie wzrost równowagowej liczby gatunków  $S^*$ .

Podobnie równanie to tłumaczy często w literaturze odnotowywany (np. Diamond 1972) spadek liczby gatunków na wyspach o tych samych powierzchniach, lecz położonych coraz dalej od kontynentu. Można bowiem przyjąć, że ze wzrostem odległości od kontynentu maleje wartość parametru  $\mu$ , co prowadzi do spadku  $S^*$ .

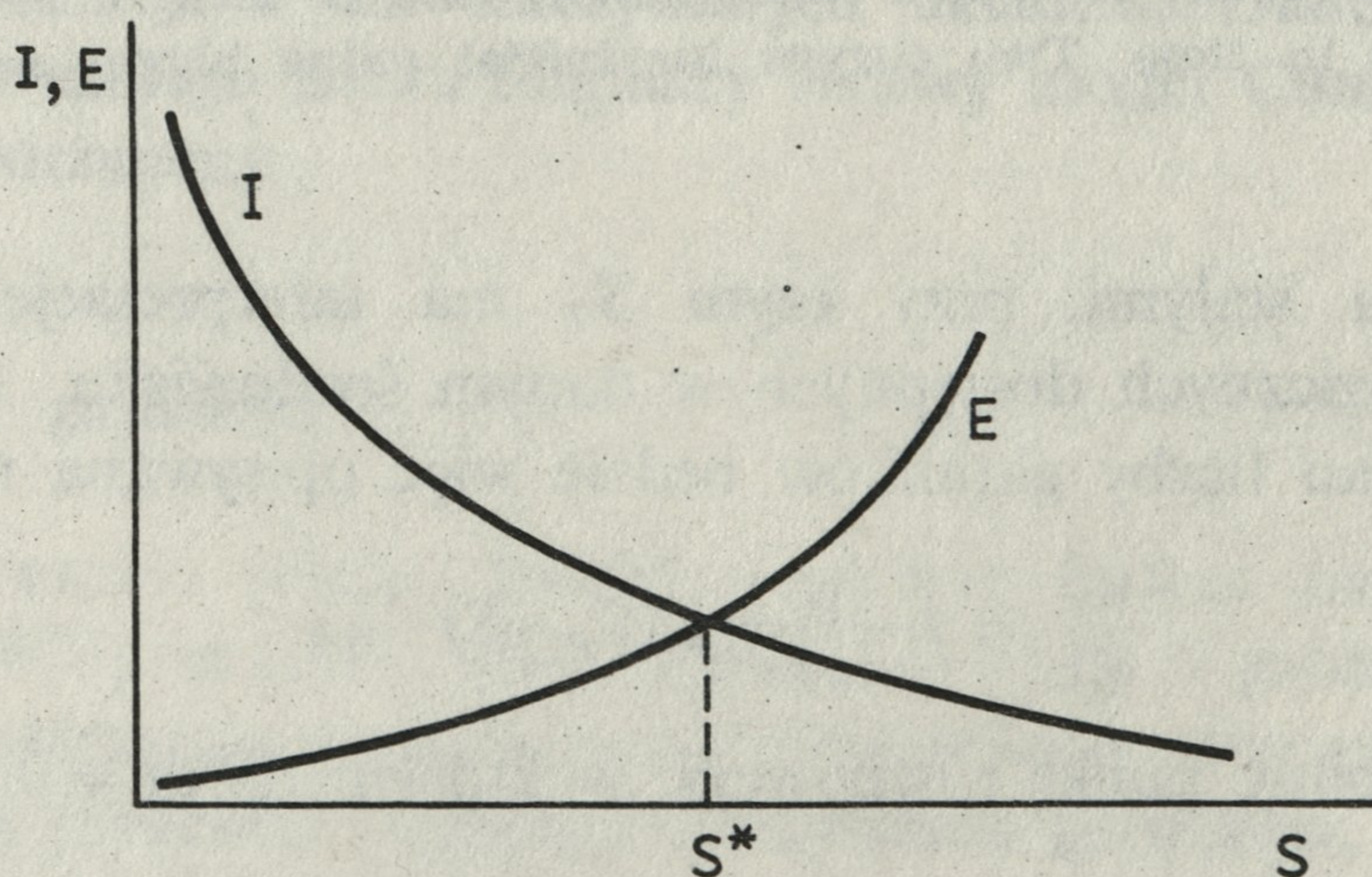
W ogólnym przypadku trzeba założyć, że szybkość imigracji  $I$  i szybkość ubywania gatunków  $E$  są nieliniowymi funkcjami liczby gatunków  $S$ . Nieliniowości te mogą wynikać na przykład z tego, że w przypadku konkurencji między częścią lub wszystkimi gatunkami układu ekologicznego funkcja  $I(S)$  maleje, a funkcja  $E(S)$  rośnie szybciej niż odpowiednie funkcje liniowe. Na przykład (Diamond i May 1981):

$$E(S) = \varepsilon S^{n_1} \quad (3.5)$$

oraz

$$I(S) = v S^{n_2} \quad (3.6)$$

gdzie  $\varepsilon$ ,  $v$ ,  $n_1$  oraz  $n_2$  są stałymi. Jak stwierdzili Gilpin i Diamond (1976) oraz Schoener (1976), wartości  $n_1$  zawierają się w przedziale od 2 do 4, a wartość  $n_2 \approx 6$  dla ptaków zamieszkujących rzeczywiste wyspy na Pacyfiku. W przypadku nieliniowych funkcji  $I(S)$  i  $E(S)$  wyglądać one mogą tak, jak przedstawiono to na rys. 2.



**Rys. 2.** Nieliniowa zależność szybkości imigracji  $I$  oraz emigracji i wymierania gatunków  $E$  od liczby gatunków  $S$ ;  $S^*$  — równowagowa liczba gatunków  
Non-linear dependence of rate of immigration  $I$  and rate of emigration and extinction of species  $E$  on the number of species  $S$ ;  $S^*$  — equilibrium number of

Wyobrazić sobie można jeszcze inną sytuację: na wyspie może żyć co najwyżej  $S^*$  gatunków. Każdy gatunek ponad  $S^*$ , który usiłuje osiedlić się na wyspie, nie ma na to szans. Wtedy:

$$E(S) = \begin{cases} 0 & \text{dla } S \leq S^* \\ \infty & \text{dla } S > S^* \end{cases} \quad (3.7)$$

Żadna jednak z wersji modelu nie zmienia jakościowych wniosków, które były już widoczne w jego najprostszej, liniowej wersji: liczba gatunków w układzie ekologicznym jest wartością równowagową wynikającą z równowagi między imigracją a wymieraniem i emigracją.

#### 4. Liczebności gatunków w układzie ekologicznym

##### 4.1. Wprowadzenie

Przejdźmy teraz od rozważań o tym, ile jest gatunków w układzie ekologicznym, do tego ile osobników składa się na poszczególne gatunki. Niech w układzie ekologicznym współwystępuje  $S$  gatunków. Liczebność  $i$ -tego gatunku oznaczmy przez  $N_i$  ( $i = 1, \dots, S$ ).

Nie ma powodu oczekiwać, że liczebności będą podobne. To w jaki sposób wyglądają liczebności gatunków w układzie ekologicznym można przedstawić na dwa sposoby.

Zbudujmy rozkład o gęstości  $S(N)$  taki, że wyrażenie  $S(N) dN$  mówi o tym, ile jest gatunków, których liczebności zawierają się w przedziale od  $N$  do  $N+dN$ . Użyte tu zostało ciągłe przybliżenie tego dyskretnego histogramu, który uzyskamy analizując rzeczywisty układ. W dalszych rozważaniach pozostanę przy idealizacji rzeczywistych histogramów w postaci rozkładów  $S(N)$ . Całkowitą liczbę gatunków w układzie ekologicznym można przedstawić jako

$$S = \int_0^{\infty} S(N) dN \quad (4.1)$$

Natomiast całkowitą liczbę osobników w postaci:

$$N_T = \int_0^{\infty} NS(N) dN \quad (4.2)$$

Przy okazji zdefiniujmy wielkość  $J$  jako

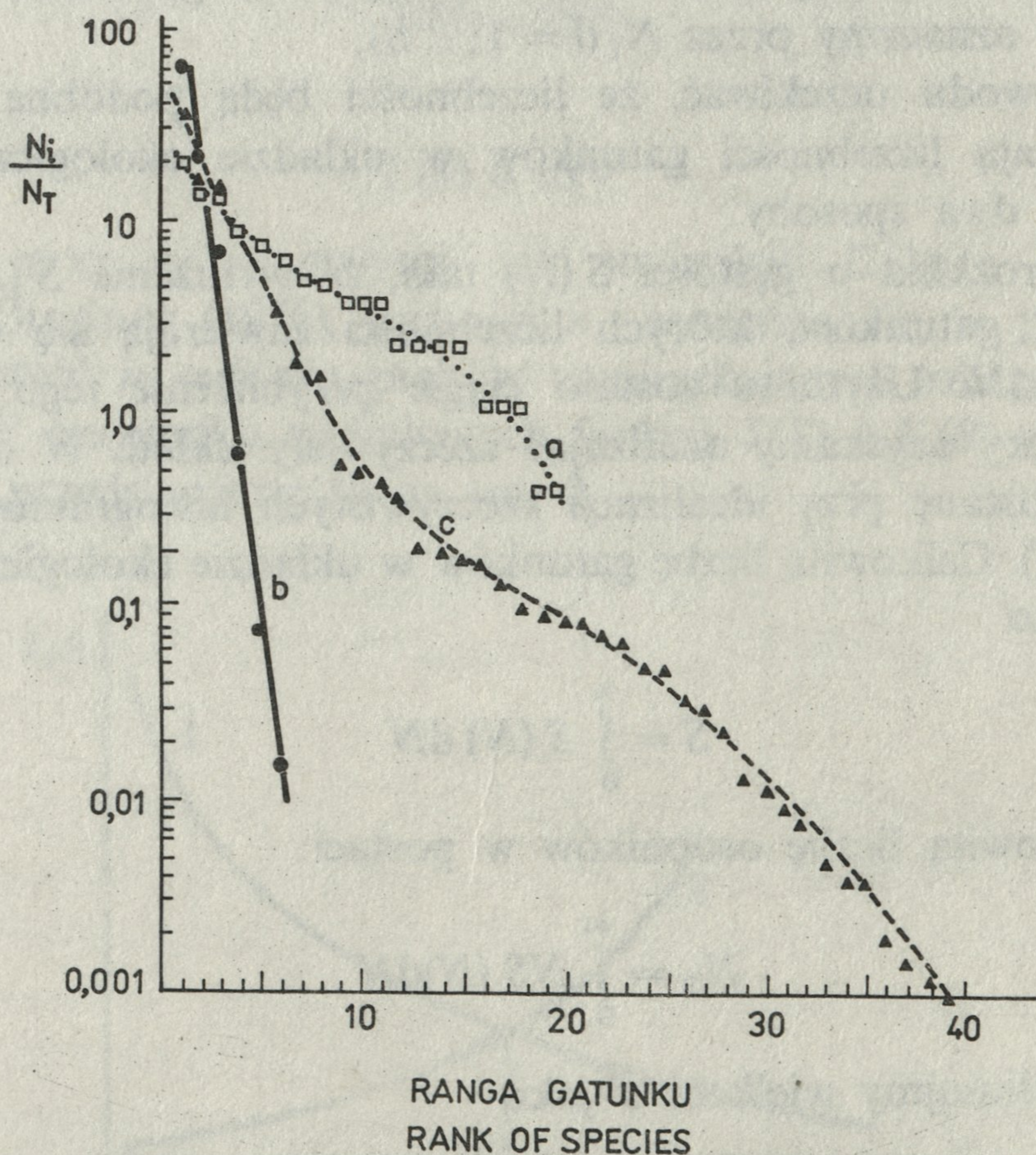
$$J = \frac{N_T}{N_{min}}$$

gdzie  $N_{min}$  jest liczebnością gatunku reprezentowanego przez najmniejszą liczbę osobników.

Drugi sposób polega, po pierwsze, na unormowaniu liczebności ( $N_i/N_T$ ), a następnie na uszeregowaniu względnych liczebności  $N_i/N_T$  w porządku malejącym, gdzie  $i = 1, \dots, S$  oznacza teraz rangę gatunku w tym uporządkowaniu. Wyniki takiego zabiegu przedstawia się na wykresie, na którego osi pionowej odłożone są względne liczebności  $N_i/N_T$ , na osi poziomej zaś rangi gatunków.

Istnieje zależność między oboma sposobami przedstawiania liczebności gatunków w układzie ekologicznym. May (1975) podaje równanie, które pozwala policzyć  $N_i/N_T$  dla każdego  $i$ , jeśli znamy  $S(N)$ .

Wyróżnia się trzy podstawowe typy rozkładów  $S(N)$ : rozkład logarytmiczno-normalny, rozkład wyrazów postępu geometrycznego i rozkład typu „broken-stick” (Whittaker 1965, 1970, 1972). Na wykresie, na którego poziomej osi odłożone będą w liniowej skali rangi osobników, a na osi pionowej w skali logarytmicznej względne liczebności  $N_i/N_T$ , te trzy typy rozkładów utworzą charakterystyczne i różne krzywe (rys. 3). Rozkład wyrazów postępu geometrycznego zaprezentuje się w postaci linii prostej, a dwa pozostałe rozkłady w postaci linii o podobnych kształtach, jednakże krzywa odpowiadająca rozkładowi „broken-stick” ma odcinek dla małych



Rys. 3. Zależność między względnymi liczebnościami gatunków a rangami gatunków dla trzech różnych rzeczywistych układów ekologicznych: a — odpowiada rozkładowi typu „broken-stick”, b — jest przykładem rozkładu wyrazów postępu geometrycznego, natomiast c — odpowiada rozkładowi logarytmiczno-normalnemu. Linie a dopasowano do danych o zespole ptaków, linie b i c do danych o zespołach roślin. Wg M a y a (1975)

Relationship between relative numbers of species and ranks of species for three different real ecological systems: a — corresponds to the “broken-stick” distribution, b — corresponds to the geometric series distribution whereas c — corresponds to the lognormal distribution

The line a is fitted to the data on the community of birds, whereas b and c — to the data on plant associations. Acc. to M a y (1975)

rang położony wyraźnie nie tak stromo jak odpowiedni odcinek krzywej odpowiadającej rozkładowi logarytmiczno-normalnemu.

Każdy z tych trzech rozkładów odpowiada innemu modelowi oddziaływań między gatunkami tworzącymi układ ekologiczny. Przy tym każdemu rozkładowi może być przyporządkowanych kilka różnych modeli generujących ten rozkład (May 1975, Pielou 1977). Te najczęściej omawiane w literaturze zostaną przedstawione niżej.

#### 4.2. Rozkład logarytmiczno-normalny

Zdefiniujmy szybkość per capita zmian liczebności  $i$ -tego gatunku w postaci:

$$r_i(t) = \frac{1}{N_i(t)} \cdot \frac{dN_i(t)}{dt} \quad (4.4)$$

Równanie to można rozwiązać w sposób całkowicie formalny dla każdej postaci funkcji  $r_i(t)$ , nawet dla takiej, kiedy  $r_i$  zależy od liczebności gatunków różnych od gatunku  $i$ -tego, gdyż sprowadza się to w istocie do zależności  $r_i$  od czasu. Uzyskać można następujące rozwiązanie:

$$N_i(t) = N_i(t_0) \exp\left(\int_{t_0}^t r_i(t) dt\right) \quad (4.5)$$

gdzie  $N_i(t_0)$  jest liczebnością  $i$ -tego gatunku w początkowej chwili  $t_0$ . Po zlogarytmowaniu obu stron mamy:

$$\ln N_i(t) = \ln N_i(t_0) + \int_{t_0}^t r_i(t) dt. \quad (4.6)$$

Przyjmijmy teraz, że układ składa się z dużej liczby gatunków podlegających dużej liczbie czynników biotycznych i abiotycznych działających losowo. Wtedy  $r_i(t)$  w każdej chwili jest zmienną losową, a całka z  $r_i(t)$  na pewnym odcinku czasu sumą zmiennych losowych. Rozkładu  $r_i$  nie znamy. Jeśli jednak założymy, że  $r_i$  w kolejnych chwilach są wzajemnie niezależne, to można zastosować tzw. centralne twierdzenie graniczne, które mówi w tym przypadku, że niezależnie od postaci rozkładów  $r_i$  całka po wystarczająco długim odcinku czasu z  $r_i$  będzie zmienną losową o rozkładzie normalnym. Tak więc także  $\ln N_i(t)$  będzie zmienną losową o rozkładzie normalnym, a to oznacza, że zmienna  $N_i(t)$  pochodzi z rozkładu logarytmiczno-normalnego.

Model ten opisuje układ ekologiczny składający się z dużej liczby gatunków podlegających wpływom czynników losowych. Nie jest prawdą jednak, że każdy logarytmiczno-normalny rozkład liczebności gatunków jest wynikiem takich właśnie cech układu.

Gęstość rozkładu logarytmiczno-normalnego  $S(N)$  można zapisać w postaci:

$$S(N) = S_0 \exp\left(\frac{-(\ln N - \ln N_m)^2}{2\sigma^2}\right) \quad (4.7)$$

gdzie  $N_m$  jest wartością modalną rozkładu, czyli liczbą osobników w gatunkach najliczniej reprezentowanych w układzie,  $S_0$  jest maksymalną wartością  $S(N)$  osiąganą dla  $N = N_m$ , natomiast  $\sigma$  — wariancją rozkładu.

Dokonajmy zamiany zmiennych. Zamiast liczebności gatunków będziemy używać teraz zmiennej  $R$  zdefiniowanej równaniem:

$$R = \ln_2\left(\frac{N}{N_m}\right) \quad (4.8)$$

co oznacza, że

$$N = 2^R N_m. \quad (4.9)$$

Wtedy funkcja gęstości rozkładu będzie miała postać

$$S(R) = S_0 \exp(-a^2 R^2) \quad (4.10)$$

gdzie

$$a = (2\sigma^2)^{-1/2} \quad (4.11)$$

W praktyce rozkład  $S(R)$  rozciąga się nie od  $R = -\infty$  do  $R = \infty$ , lecz raczej od pewnego  $R_{min}$ , czyli pewnej najmniejszej liczebności (określonej równaniem (4.8)) gatunku w układzie do  $R_{max}$ , czyli największej, podobnie zdefiniowanej liczebności.

Użyjmy jeszcze jednego rozkładu o gęstości  $N(R)$ , gdzie  $N(R) dR$  jest liczbą wszystkich osobników w układzie ekologicznym należących do gatunków, których liczebności zawarte są w przedziale  $(R, R+dR)$ . Rozkłady  $S(R)$  i  $N(R)$  są ze sobą związane następującą zależnością:

$$N(R) dR = NS(R) dR \quad (4.12)$$

Podstawiając (4.9) i (4.10) do (4.12) uzyskujemy

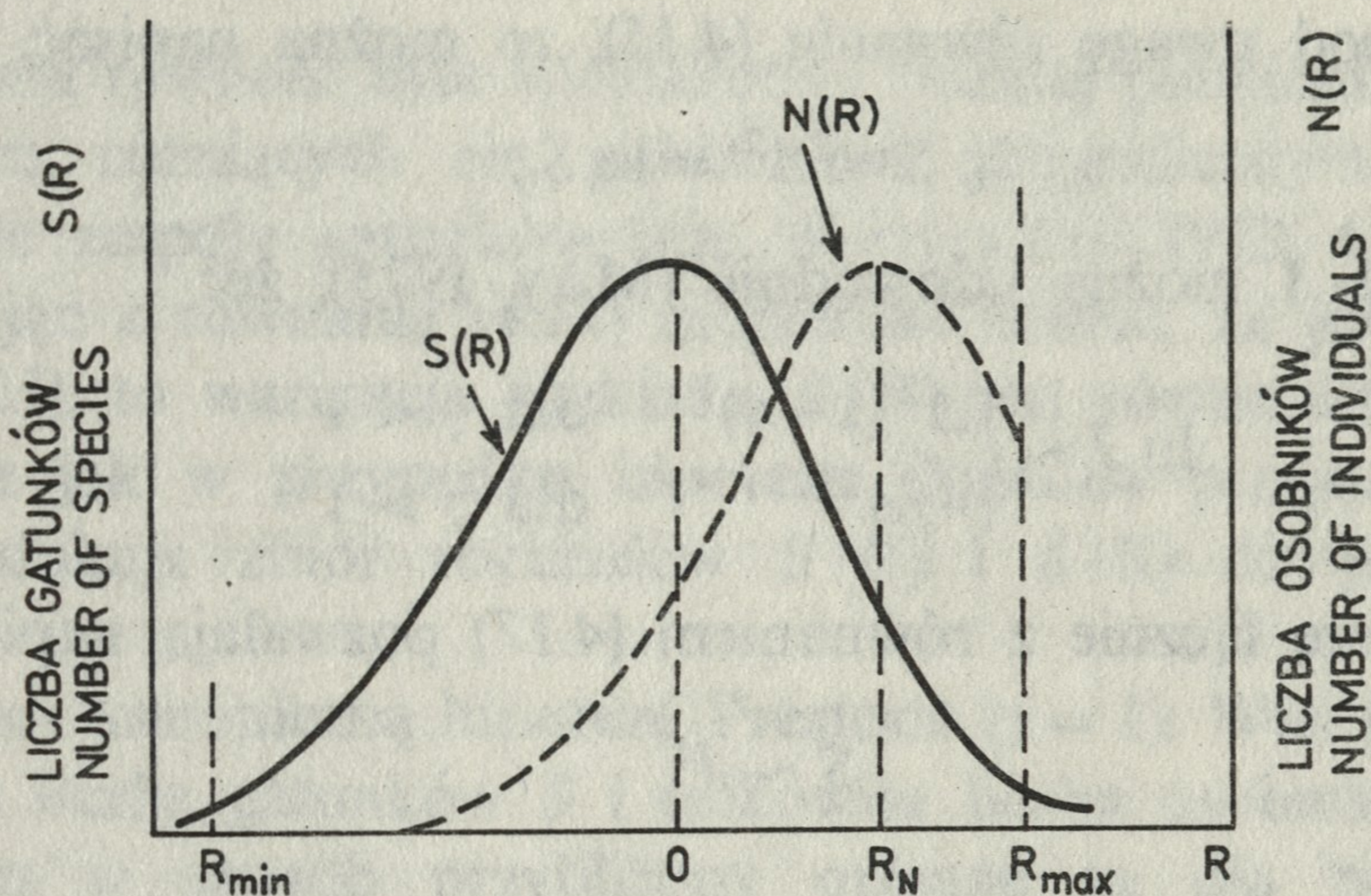
$$N(R) dR = S_0 N_m 2^R \exp(-a^2 R^2) dR = S_0 N_m \exp(-a^2 R^2 + R \ln 2) dR \quad (4.13)$$

Widać więc, że gęstość rozkładu  $N(R)$  jest z dokładnością do stałego czynnika równa rozkładowi normalnemu zmiennej  $R - \ln 2/2a^2$  a jego maksimum jest przesunięte o  $R_N = \ln 2/2a^2$  na prawo względem maksimum rozkładu o gęstości  $S(R)$  (rys. 4).

Zdefiniujmy wielkość  $\gamma$  jako iloraz  $R_N$  i  $R_{max}$

$$\gamma = \frac{R_N}{R_{max}} \quad (4.14)$$





**Rys. 4.** Ilustracja ułatwiająca zrozumienie kanonicznej hipotezy Prestona. Linia ciągła przedstawia logarytmiczno-normalny rozkład  $S(R)$ . Linia przerywaną zaznaczono rozkład  $N(R)$ . Na osi poziomej odłożono „oktawy”  $R = \ln_2 N / N_m$ , więc rozkład  $S(R)$  ma kształt rozkładu normalnego. Skale na osiach pionowych są całkowicie umowne. Maksimum rozkładu  $S(R)$  wypada dla  $R=0$ , natomiast maksimum rozkładu  $N(R)$  dla  $R=R_N$ . W hipotezie kanonicznej Preston stwierdza, że  $R_N = R_{max}$ . Wg May a (1975), rysunek zmodyfikowany

Illustration making it easier to understand Preston's canonical hypothesis. Solid line presents the lognormal distribution  $S(R)$ . Broken line indicated the  $N(R)$  distribution. On the horizontal axis "octaves"  $R = \ln_2 N / N_m$  are indicated and thus distribution  $S(R)$  has the form of normal distribution. Scales on vertical axes are entirely conventional. Maximum of  $S(R)$  distribution is for  $R=0$ , whereas maximum of  $N(R)$  distribution — for  $R=R_N$ . Preston in his canonical hypothesis has stated that  $R_N = R_{max}$ . Acc. to May a (1975); modified Figure

Użyjmy jeszcze jednego parametru dla rozkładu logarytmiczno-normalnego. Oznaczmy go przez  $\Delta$  (May 1975). Niech

$$\Delta = (\ln S_0)^{1/2} \quad (4.15)$$

gdzie  $S_0$  jest parametrem z rozkładu (4.10).

W celu pełnego określenia wartości funkcji gęstości rozkładu logarytmiczno-normalnego potrzeba trzech parametrów (p. równanie (4.7)), np.  $S_0$ ,  $N_m$  i  $\sigma$  lub  $S$ ,  $N_T$  i  $\sigma$  albo też  $a$ ,  $\gamma$  i  $\Delta$ . Jednakże jeśli nie jesteśmy zainteresowani absolutnymi wartościami liczebności, to dla większości ekologicznych zastosowań wystarczy charakteryzować rozkład logarytmiczno-normalny za pomocą dwóch parametrów (May 1975). Wybierzmy w tym celu parametry  $a$  i  $\gamma$ , wtedy wszystkie pozostałe wartości związane z logarytmiczno-normalnym rozkładem  $S(N)$  lub  $S(R)$  będą określone wartościami tych dwóch parametrów (May 1975).

Dla dużych wartości całkowitej liczby gatunków w układzie  $S$  można pokazać (May 1975), że

$$S \approx \left( \frac{\pi^{1/2}}{a} \right) \exp(\Delta^2) \quad (4.16)$$

Jeśli weźmiemy pod uwagę równanie (4.15), to można napisać, że:

$$\ln S \sim \Delta^2 = \ln S_0 \quad (4.17)$$

Podobnie dla  $S \gg 1$  można udowodnić (May 1975), że:

$$\ln J \sim \begin{cases} \Delta^2 (1 + \gamma)^2 & \text{dla } \gamma < 1 \\ 4\gamma \Delta^2 & \text{dla } \gamma > 1 \end{cases} \quad (4.18)$$

Równanie powyższe łącznie z równaniem (4.17) pozwalają napisać

$$S \sim J^z \quad (4.19)$$

gdzie

$$z = (1 + \gamma)^{-2} \quad \text{dla } \gamma < 1 \quad (4.20)$$

$$z = \frac{1}{4\gamma} \quad \text{dla } \gamma > 1$$

Z powyższych równań nie można uzyskać zależności między całkowitą liczbą gatunków a powierzchnią zajmowaną przez układ ekologiczny. Wprowadzić trzeba dodatkowe założenie o związku między całkowitą liczbą osobników  $J$  a powierzchnią  $A$  (May 1975):

$$J \sim A \quad (4.21)$$

co łącznie z równaniem (4.19) prowadzi do potęgowej zależności między  $S$  i  $A$ . Przypadek kiedy  $\gamma = 1$  jest omówiony niżej.

Analizując bardzo bogaty i zróżnicowany materiał obserwacyjny zauważono, że parametry  $\gamma$  i  $a$  nie przyjmują dowolnych wartości, lecz raczej są stałymi o tych samych wartościach dla bardzo różnych układów ekologicznych.

W tak zwanej kanonicznej hipotezie Preston (1962a, 1962b) stwierdza, że

$$\gamma = 1 \quad (4.22)$$

Oznacza to, że  $R_N = R_{max}$ . Tłumacząc ją na język bardziej zrozumiały można powiedzieć, że kanoniczna hipoteza Prestona postuluje, iż w układach ekologicznych funkcjonujących tak, jak to opisano na początku rozdziału 4.2, maksymalną liczebność ma tyle gatunków, że gatunki te reprezentowane są łącznie przez największą liczbę osobników (rys. 4).

Przyjęcie hipotezy Prestona zmniejsza liczbę parametrów opisujących rozkład  $S(N)$  lub  $S(R)$  do jednego. Wielogatunkowe układy ekologiczne zaczynają być opisywane przez jednoparametrową rodzinę kanonicznych rozkładów logarytmiczno-normalnych.

Hutchinson (1953) spostrzegł jako pierwszy, że dla wielu rzeczywistych układów ekologicznych

$$a \approx 0,2 \quad (4.23)$$

Ta przybliżona równość była wielokrotnie później potwierdzana dla układów ekologicznych różniących się położeniem geograficznym i obejmujących bardzo różne zespoły gatunków (np. Whittaker 1972, Colinvaux 1973).

Korzystając z równania (4.11) można stwierdzić, że jeśli prawdziwa jest równość (4.23), to wariancja rozkładu  $S(N)$  jest równa  $1/(0,2\sqrt{2})$ .

Podobnie jak w przypadku hipotezy Prestona przyjęcie hipotezy Hutchinsona redukuje zbiór rozkładów  $S(N)$  i  $S(R)$  do jednoparametrowej rodziny.

Przyjmijmy kanoniczną hipotezę Prestona ( $\gamma = 1$ ). Wtedy można wykazać, że całkowita liczba gatunków  $S$  i całkowita liczba osobników  $J$  w układzie ekologicznym w sposób przybliżony opisane są dla niezbyt małych  $S$  następującymi przybliżonymi równaniami (May 1975):

$$S \approx \left( \frac{2\pi^{1/2}}{\ln 2} \right) \Delta \exp(\Delta^2) \quad (4.24)$$

oraz

$$J \approx \left( \frac{\pi^{1/2}}{\ln 2} \right) \Delta \exp(4\Delta^2) \quad (4.25)$$

Owe równania nie prowadzą w tej postaci do żadnej prostej zależności między  $S$  i  $A$ . Jednakże dla  $S \gg 1$  w prawych stronach obu powyższych równań dominują funkcje eksponencjalne. Daje to (May 1975) przybliżone równanie

$$\ln S \approx \frac{1}{4} \ln A + \text{const} \quad (4.26)$$

co odpowiada wartości  $z$  (p. równanie (2.1)) równej 0,25.

Wartość parametru  $z$  w przypadku kanonicznej hipotezy Prestona można uzyskać w inny jeszcze sposób. Jak wiadomo, rozkłady  $S(R)$  i  $N(R)$  są ze sobą związane równaniem (4.12). Preston (1962a) rozpatrywał wiele hipotetycznych, ale całkowicie określonych kanonicznych rozkładów o różnych wartościach  $S$ . Dla odpowiadających im rozkładów  $N(R)$  obliczał  $J$  i metodą najmniejszych kwadratów dopasował linię prostą do tak wygenerowanych wartości  $S$  i  $J$ . Uzyskał  $z = 0,262$ . Jak widać, obie te metody prowadzą w przypadku przyjęcia kanonicznej hipotezy Prestona do podobnych wyników.

#### 4.3. Rozkłady typu „broken-stick”

Rozkład tego typu wprowadzony został do literatury ekologicznej przez MacArthura (1957, 1960). Powstaje on wtedy, gdy układ, którego organizację wyznacza jeden dominujący czynnik, składa się z pewnej liczby ekologicznie podobnych gatunków współwystępujących ze sobą w jednorodnym środowisku. Oczekiwać wtedy można w zasadzie równomiernego podziału zasobów.

Jeśli jednak przyjmiemy, że owa równomierność jest zakłócona pewnym losowym zaburzeniem, to doprowadzi to do rozkładu typu „broken-stick”. Nazwa rozkładu bierze się stąd, że formalnie zagadnienie to jest identyczne z poszukiwaniem rozkładu długości części, na które można losowo podzielić pręt o skończonej długości.

Liczba osobników gatunku zajmującego  $i$ -tą pozycję w szeregu gatunków ułożonych od najbardziej do najmniej liczebnego będzie w tym przypadku dana równaniem

$$N_i = \frac{N_T}{S} \sum_{j=i}^S \frac{1}{j} \quad (4.27)$$

Funkcja gęstości  $S(N)$  tego rozkładu opisywana jest następującym równaniem (Webb 1974):

$$S(N) = \left( \frac{S(S-1)}{N_T} \right) \left( 1 - \frac{N}{N_T} \right)^{S-2} \quad (4.28)$$

Natomiast dla  $S \gg 1$  można tę funkcję gęstości przedstawić w sposób przybliżony w postaci (May 1975)

$$S(N) = \frac{S^2}{N_T} \exp \left( -\frac{SN}{N_T} \right) \quad (4.29)$$

Rozkład charakteryzowany jest przez jeden parametr, np.  $S$ . Posiada on bardzo prosty związek  $S$  z  $J$  i  $A$  (z tym ostatnim, jeśli przyjmiemy założenie (4.21)) (May 1975). Mianowicie:

$$J = S^2 \quad (4.30)$$

oraz

$$S = cA^{1/2} \quad (4.31)$$

#### 4.4. Rozkład wyrazów postępu geometrycznego

Wyobraźmy sobie, że we wczesnych stadiach rozwoju układu ekologicznego obowiązuje następujący hierarchiczny model zasiedlania początkowo pustego, ale ograniczonego środowiska. Niech gatunek osiedlający się jako pierwszy zajmuje część  $k$  całego środowiska, następny gatunek zajmuje część  $k$  pozostałego fragmentu środowiska itd. Taki sposób podziału zasobów wymaga w zasadzie, aby organizację układu ekologicznego wyznaczał jeden najważniejszy czynnik, inaczej mówiąc, aby nisza ekologiczna była charakteryzowana przez jeden dominujący wymiar. Jeśli dodatkowo założyć, że liczebność gatunku jest proporcjonalna do wielkości środowiska zajętego przez ten gatunek, to wtedy

$$N_i = \beta N_T k (1-k)^{i-1} \quad (4.32)$$

gdzie  $i$  jest rangą gatunków, jeśli uporządkujemy je według malejących liczebności (również jest ona kolejnością zasiedlania środowiska), natomiast  $\beta$  jest stałą, która powinna mieć taką wartość, aby suma liczebności wszystkich gatunków była równa  $N_T$ . Dlatego

$$\beta = [1 - (1 - k)^S]^{-1} \quad (4.33)$$

Z równania (4.32) widać, że liczebność  $i$ -tego gatunku równa jest  $i$ -temu wyrazowi postępu geometrycznego o ilorazie  $(1 - k)$ . Stąd pochodzi nazwa rozkładu omawianego w tym rozdziale (po angielsku: geometric series distribution).

Funkcję gęstości rozkładu  $S(N)$  można dla tego przypadku przedstawić według sposobu zaproponowanego przez Maya (1975) w sposób następujący

$$S(N) = \frac{1}{N \ln \left( \frac{1}{\beta N_T k (1 - k)} \right)} \quad (4.34)$$

Jest to rozkład opisywany dwoma parametrami, np.  $N_T$  i  $k$ , gdyż trzeci parametr jest wyznaczany przez dwa pozostałe.

Dla  $J \gg 1$  można pokazać (May 1975), że:

$$S \approx \alpha \ln J + \text{const} \quad (4.35)$$

gdzie  $\alpha = -1/\ln(1 - k)$ , a przyjmując dalej założenie (4.21) także

$$S \approx \alpha \ln A + \text{const} \quad (4.36)$$

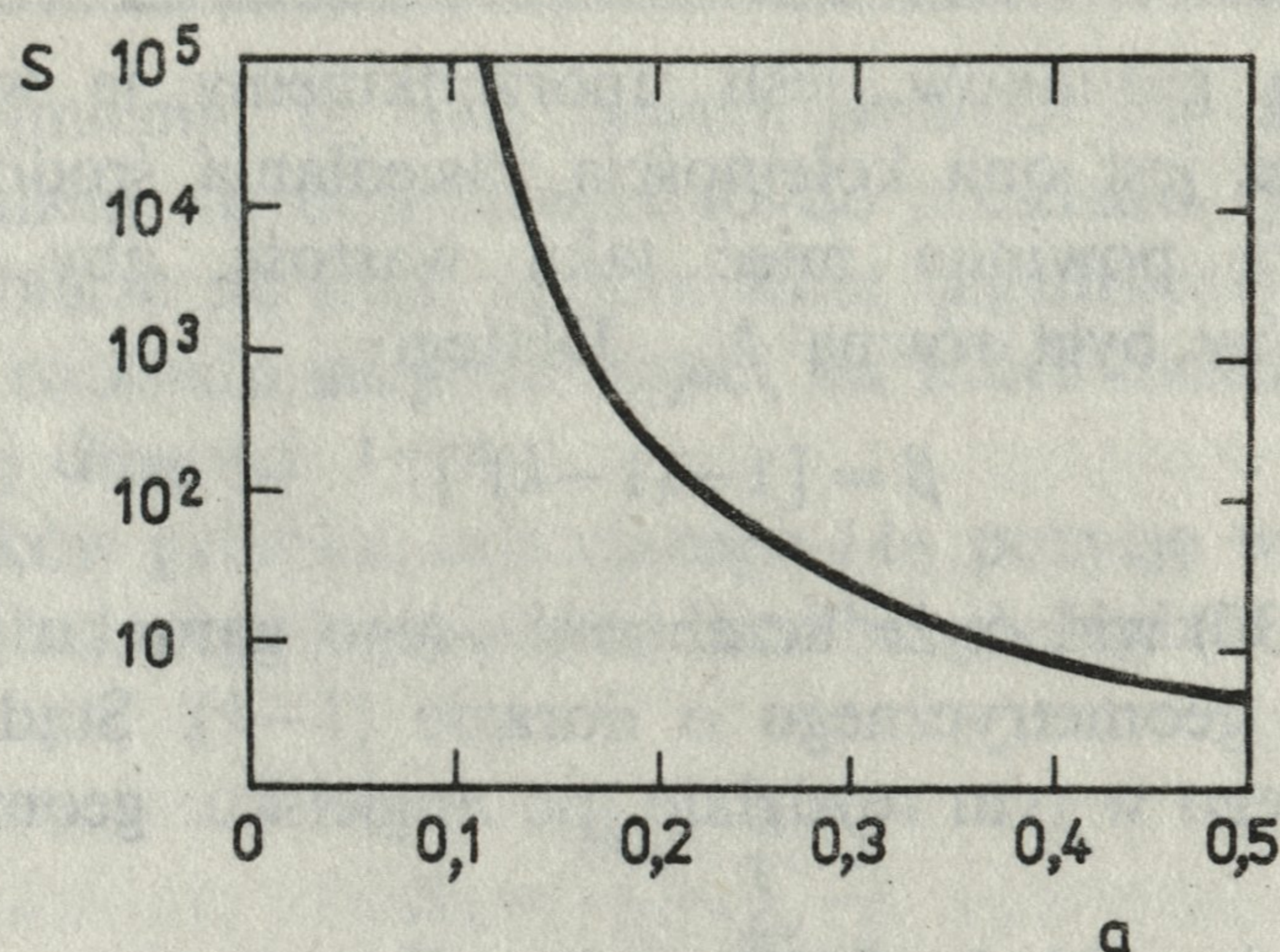
Pewnym przybliżeniem rozkładu wyrazów postępu geometrycznego jest tzw. rozkład wyrazów ciągu logarytmicznego (ang. logseries distribution) (May 1975, Pielou 1977). Powstaje on przy podobnych założeniach jak te, które prowadzą do rozkładu wyrazów postępu geometrycznego i charakteryzuje się także podobnymi właściwościami. Na przykład związek między całkowitą liczbą  $S$  gatunków w układzie i powierzchnią  $A$  zajmowaną przez układ przy założeniu (4.21) jest opisywany także przez równanie (4.36).

## 5. O znaczeniu hipotezy kanonicznej, reguły $a = 0,2$ i zależności $S(A)$

Dla kanonicznego rozkładu logarytmiczno-normalnego ( $\gamma = 1$ ) istnieje zależność między  $a$  oraz  $S$  w postaci (May 1975):

$$a \sim \frac{\ln 2}{2 \sqrt{\ln S}} \quad (5.1)$$

Przedstawiono tę zależność na rys. 5. Widać, że jeżeli  $S$  zmienia się od 20 do 10000; to wartość  $a$  zmienia się od 0,3 do 0,12, czyli pozostaje przez

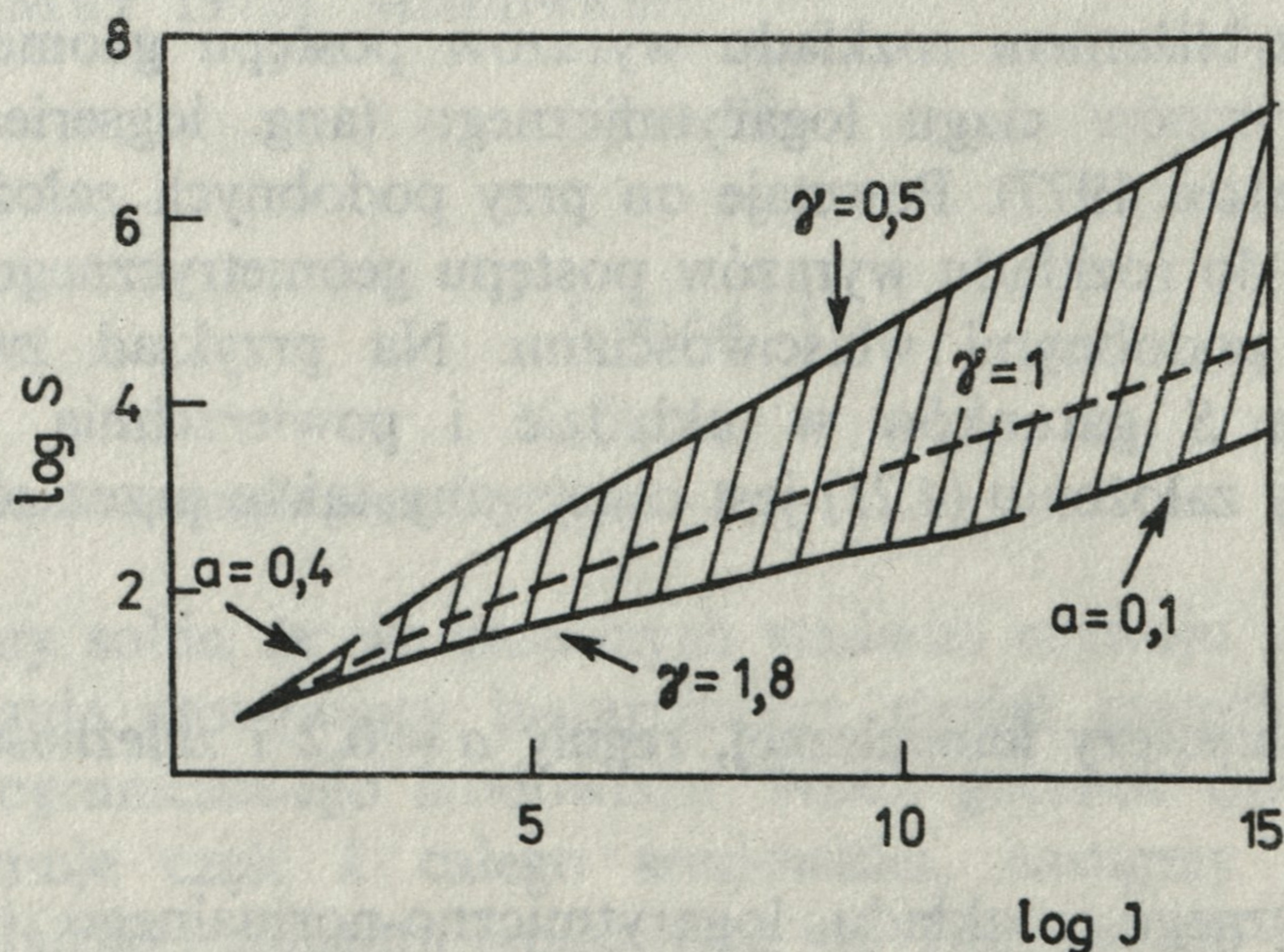


**Rys. 5.** Zależność między całkowitą liczbą gatunków  $S$  w układzie oraz parametrem  $a$  dla kanonicznego rozkładu logarytmiczno-normalnego, która ilustruje niewielką czułość  $a$  na zmiany  $S$ . Wg M a y a (1975)

Relationship between total number of species  $S$  in the system and the parameter  $a$  for canonical lognormal distribution illustrating slight sensitivity of  $a$  to changes in  $S$ . Acc. to M a y (1975)

cały czas praktycznie w okolicach postulowanej przez Hutchinsona wartości 0,2. Wynika stąd wniosek o bardzo słabej zależności  $a$  od całkowitej liczby gatunków  $S$  w układzie opisywanym kanonicznym rozkładem logarytmiczno-normalnym.

Podobnie M a y (1975) przedstawił zależność  $S$  od  $J$  dla różnych wartości  $a$  i  $\gamma$  rozkładu logarytmiczno-normalnego (rys. 6, gdzie  $a$  zmienia się od

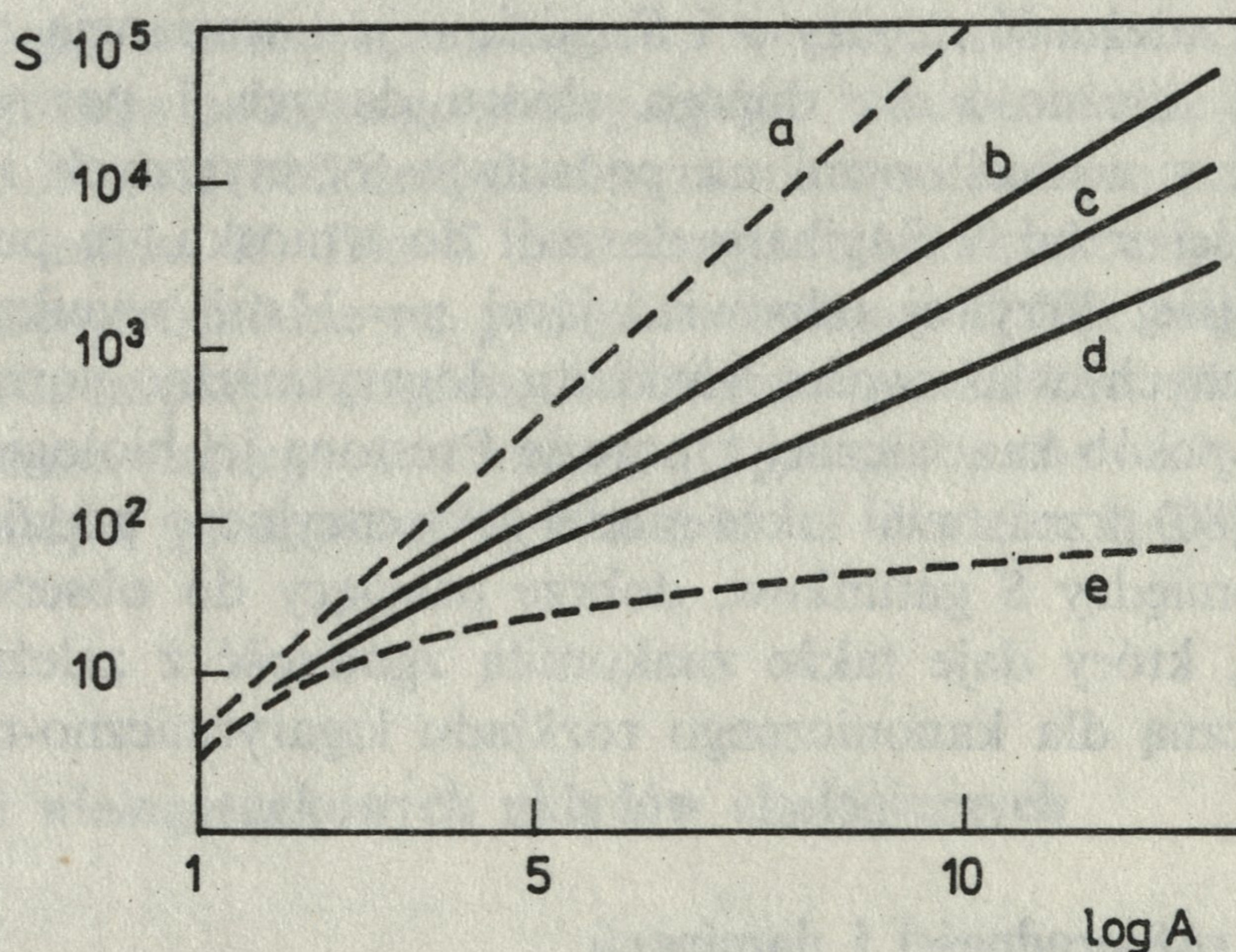


**Rys. 6.** Obszar zakreskowany wyznacza takie wartości  $S$  i  $J$ , które mogą być opisane rozkładami logarytmiczno-normalnymi o zaznaczonych wartościach  $\gamma$  i  $a$ . Widać, że bardzo nieznaczne zmiany wartości  $\gamma$  i  $a$  mogą w tym obszarze prowadzić do bardzo różnych wartości  $S$  i  $J$ . Wg M a y a (1975)

Shaded area determines values  $S$  and  $J$ , which can be described by lognormal distributions with indicated values  $\gamma$  and  $a$ . Slight changes of values  $\gamma$  and  $a$  in that area may result in quite different values  $S$  and  $J$ . Acc. to M a y (1975)

0,1 do 0,4, natomiast  $\gamma$  od 0,5 do 1,8). Widać, że dla bardzo szerokiego zakresu wartości  $S$  (od 10 do  $10^6$  gatunków) oraz  $J$  (od 10 do  $10^{15}$ ) wartości parametrów  $a$  i  $\gamma$  rozkładu logarytmiczno-normalnego pozostają w takim zakresie, iż można praktycznie stwierdzić, że  $a \approx 0,2$  oraz  $\gamma \approx 1$ .

Oba te spostrzeżenia skłoniły Maya (1975) do wyciągnięcia wniosku, że hipoteza kanoniczna Prestona ( $\gamma = 1$ ) oraz reguła  $a \approx 0,2$  nie niosą żadnej biologicznej treści, lecz są jedynie wyrazem matematycznych właściwości logarytmiczno-normalnego rozkładu  $S(N)$ .



**Rys. 7.** Zależność między całkowitą liczbą gatunków  $S$  i powierzchnią  $A$  zajmowaną przez układ ekologiczny dla różnych typów rozkładu  $S(N)$

$a$  — rozkład typu „broken-stick”; rozkłady logarytmiczno-normalne:  $b$  —  $\gamma = 0,8$ ,  $c$  —  $\gamma = 1$ ,  $d$  —  $\gamma = 1,3$ ;  $e$  — rozkład wyrazów ciągu logarytmicznego. Wg M a y a (1975)

Relationship between the total number of species  $S$  and surface  $A$  occupied by the ecological system for different types of  $S(N)$  distribution

$a$  — “broken-stick” distribution; lognormal distributions:  $b$  —  $\gamma = 0.8$ ,  $c$  —  $\gamma = 1$ ,  $d$  —  $\gamma = 1.3$ ;  $e$  — logseries distribution. Acc. to M a y (1975)

Na rysunku 7 przedstawiono zależność między  $S$  oraz  $A$  dla różnych rozkładów  $S(N)$ . Z danych doświadczalnych wynika, że najdokładniej jest ona przybliżana potęgową zależnością  $S$  od  $A$  (p. równanie (2.1)). A to z kolei powoduje najlepszą zgodność z cechami logarytmiczno-normalnego rozkładu  $S(N)$ . Dla niekanonicznych postaci tego rozkładu ( $\gamma \neq 1$ ) wykładnik z opisany jest równaniem (4.20). Można więc pokazać, że zmieniając wartości parametru  $\gamma$  od 0,6 do 1,6, uzyskuje się wartości wykładników od 0,39 do 0,16, co dobrze zgadza się z obserwowanym zakresem zmian wartości wykładnika  $z$ .

Pozwala to uzupełnić poprzednie wnioski z tego rozdziału jeszcze jednym. Większość rzeczywistych układów ekologicznych (badanych pod tym kątem) opisywana jest logarytmiczno-normalnymi rozkładami  $S(N)$ . Takie rozkłady

z natury swojej charakteryzują się wartościami parametru  $\gamma$  zbliżonymi do 1. Niewielkie odstępstwa wartości  $\gamma$  od jedności powodują jednak rozrzut wartości wykładnika  $z$  w granicach takich, jakie obserwuje się w przyrodzie. Odpowiedzi wymaga wtedy tylko pytanie, dlaczego różne rzeczywiste układy ekologiczne charakteryzują się różnymi wartościami  $\gamma$ .

Sugihara (1980) pokazał jednak, że kanoniczna hipoteza Prestona jest w układach ekologicznych spełniana ze zbyt dużą dokładnością, aby była tylko wyrazem matematycznych właściwości rozkładu logarytmiczno-normalnego. Dla każdej wartości  $\gamma$  istnieje w rozkładzie logarytmiczno-normalnym jednoznaczna zależność między  $\sigma$  i  $S$ , gdzie  $\sigma$  jest wariancją rozkładu  $S(N)$ . Analizując tę zależność dla dużego zbioru danych i porównując punkty doświadczalne z wykreślonymi na podstawie teoretycznych rozważań krzywymi zależności  $\sigma$  od  $S$  Sugihara doszedł do wniosku, że punkty doświadczalne leżą bliżej krzywej odpowiadającej  $\gamma = 1$  niż wynikałoby to tylko z matematycznych właściwości rozkładu logarytmiczno-normalnego. Przywrócił w ten sposób kanonicznej hipotezie Prestona jej biologiczne znaczenie. Sugihara (1980) przedstawił także model sekwencyjnego podziału środowiska i zasobów pomiędzy  $S$  gatunków, dobrze pasujący do obserwowanej zależności  $\sigma$  od  $S$ , który daje także znakomitą zgodność z zależnością  $\sigma$  od  $S$  charakterystyczną dla kanonicznego rozkładu logarytmiczno-normalnego.

## 6. Wskaźniki różnorodności i dominacji

Bardzo często pełną informację o rozkładzie liczebności gatunków w układzie ekologicznym próbuje się zastąpić jedną liczbą — wskaźnikiem różnorodności lub dominacji. Bardziej znane z nich to:

$$H = \sum_{i=1}^S \frac{N_i}{N_T} \ln \frac{N_i}{N_T} \quad (6.1)$$

$$C = \sum_{i=1}^S \frac{N_i}{N_T} \quad (6.2)$$

$$D = \frac{1}{C} \quad (6.3)$$

$$d = \frac{N_{max}}{N_T} \quad (6.4)$$

gdzie  $N_{max}$  jest największą liczebnością gatunku w układzie.

May (1975) badał, czy przy ustalonej całkowitej liczbie gatunków  $S$  wartości tych wskaźników dla różnych rozpatrywanych tu rozkładów  $S(N)$  są różne. Okazało się, że dla rozkładów logarytmiczno-normalnych o różnych wartościach  $\gamma$  i rozkładu typu „broken-stick” wartości wskaźnika  $H$ , jeżeli



$S < 100$ , są podobne na tyle, że nie pozwalają na rozróżnienie, na podstawie jakiego rozkładu zostały policzone (brane były pod uwagę średnie wartości  $H$ , jak również jego wariancja). Z drugiej strony, żeby dla kanonicznego rozkładu logarytmiczno-normalnego osiągnąć  $H > 5$ , potrzeba układu ekologicznego o  $S \approx 10^5$  gatunkach. W tej matematycznej właściwości kanonicznego rozkładu logarytmiczno-normalnego leży prawdopodobnie wyjaśnienie spostrzeżenia poczynionego przez Margalefa (1972), że  $H > 5$  nie jest obserwowane w rzeczywistych układach ekologicznych.

Indeks  $D$  już dla  $S > 10$  pozwala na rozróżnienie między kanonicznym rozkładem logarytmiczno-normalnym a rozkładem typu „broken-stick” i rozkładem wyrazów postępu geometrycznego. Natomiast indeks  $d$ , najprostszy jeśli chodzi o łatwość obliczeń, dostarcza nie mniej informacji o charakterze rozkładu niż indeks  $H$ . Dla  $S$  mniejszego od kilkudziesięciu rozkłady są praktycznie nierozróżnialne na podstawie indeksu  $d$ . Dla większych wartości  $S$  widać różnice między wartościami  $d$  obliczonymi z kanonicznego rozkładu logarytmiczno-normalnego i rozkładu typu „broken-stick”. Dla rozkładu wyrazów postępu geometrycznego indeks  $d$  dla  $S > 100$  przyjmuje stałą wartość.

## 7. Stabilność wielogatunkowych układów ekologicznych

Wielogatunkowe układy ekologiczne mogą być układami złożonymi. Złożoność układu ekologicznego wzrasta, jeśli rośnie liczba gatunków w nim zawartych, jeśli wzrasta liczba interakcji między gatunkami oraz jeżeli rośnie siła tych oddziaływań.

Przez stabilność układu ekologicznego rozumie się zdolność do powracania do położenia równowagi po uprzednim zaburzeniu lub też, w nieco szerszym znaczeniu, zdolność do trwania mimo ciągłych perturbacji (Uchmański 1983). W przypadku matematycznych modeli układów ekologicznych przy analizowaniu ich stabilności bierze się pod uwagę zmiany liczebności poszczególnych gatunków.

W latach pięćdziesiątych i sześćdziesiątych stabilność układów ekologicznych dość powszechnie wiązano z ich złożonością. Elton (1958) sformułował zasadę ekologiczną, w myśl której większa złożoność układu ekologicznego pociąga za sobą jego większą stabilność.

Jednakże May (1973) pokazał, że właściwości modeli matematycznych układów ekologicznych sugerują raczej odwrotną zależność między złożonością a stabilnością. Wzrost złożoności pociąga za sobą bardzo często spadek stabilności modelu matematycznego (p. także omówienie tych zagadnień w pracy Uchmańskiego 1983).

Ogólną postać modelu matematycznego wielogatunkowego układu ekologicznego stanowi model Lotki-Volterry. Niech układ składa się z  $S$  gatunków.

Wtedy zmiany liczebności  $i$ -tego gatunku opisane są następującym równaniem:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left[ 1 + \sum_{j=1}^S a_{ij} N_j \right] \quad (7.1)$$

gdzie  $i = 1, \dots, S$ . Stała  $r_i$  ( $i = 1, \dots, S$ ) jest szybkością przyrostu per capita liczebności gatunku  $i$ -tego nieograniczonego wpływami własnego zagęszczenia oraz zagęszczenia pozostałych gatunków. Natomiast współczynnik  $a_{ij}$  stanowi miarę oddziaływania gatunku  $j$ -tego na gatunek  $i$ -ty dla  $i \neq j$ , dla  $j = i$  jest zaś miarą wewnętrznych ograniczeń przyrostu liczebności gatunku  $i$ , zwykle bowiem zakłada się, że  $a_{ii} < 0$ . Dla układu drapieżca—ofiara mamy  $\text{sgn } a_{ij} = -\text{sgn } a_{ji}$ , jeśli  $i \neq j$ <sup>1</sup>, natomiast dla układu opisującego konkurencję  $a_{ij} < 0$  dla  $i \neq j$ .

W pobliżu położenia równowagi można dokonać linearyzacji układu (7.1) i sprowadzić go do bardziej prostej postaci. Niech  $N_i^*$  będzie równowagową liczebnością dla  $i$ -tego gatunku. Wtedy dla nowej zmiennej  $X_i = N_i - N_i^*$  równanie dynamiki  $i$ -tego gatunku w pobliżu położenia równowagi będzie miało postać:

$$\frac{dX_i}{dt} = \sum_{j=1}^S \alpha_{ij} X_j \quad (7.2)$$

gdzie  $\alpha_{ij}$  jest miarą oddziaływania  $j$ -tego gatunku na szybkość zmian liczebności  $i$ -tego gatunku.

Przy analizowaniu właściwości powyższych modeli wielogatunkowych układów ekologicznych bierze się pod uwagę: liczbę gatunków  $S$ , liczbę zrealizowanych połączeń troficznych jako ułamek  $C$  całkowitej liczby topologicznie możliwych połączeń troficznych oraz miarę średniej siły oddziaływań między gatunkami oznaczaną przez  $b$ .

Roberts (1974) analizował numerycznie dynamikę nieliniowych modeli typu (7.1) z losowo wybranymi parametrami  $a_{ij}$  dla  $i \neq j$ , wartości  $a_{ii}$  były cały czas mniejsze od zera. Pokazał, że prawdopodobieństwo uzyskania układu stabilnego z dodatnimi liczebnościami gatunków maleje, gdy rośnie liczba gatunków w układzie (p. także Gilpin 1975). Goh i Jennings (1977) rozważając analitycznie właściwości modeli Roberta wykazali, że prawdopodobieństwo uzyskania w ten sposób stabilnego układu jest proporcjonalne do  $2^{-S}$ . Ostatnio także Martens (1987) potwierdził, że wzrost liczby gatunków w układzie prowadzi do spadku prawdopodobieństwa uzyskania stabilnego układu przy losowym wyborze parametrów modelu nieliniowego. Martens (1987) pokazał także, że prawdopodobieństwo to w przypadku modeli nieliniowych typu (7.1) zależy również od  $C$  i zależność

<sup>1</sup> Funkcja signum:  $\text{sgn } x = \begin{cases} 1 & \text{dla } x > 0 \\ 0 & \text{dla } x = 0 \\ -1 & \text{dla } x < 0 \end{cases}$

ta nie jest monotoniczna. Dla dużych wartości  $C$  prawdopodobieństwo uzyskania stabilnego modelu układu maleje ze wzrostem  $C$ . Jednakże dla mniejszych wartości  $C$  obserwuje się maksimum prawdopodobieństwa, którego położenie i wysokość zależy od liczby gatunków w układzie.

Podobną zależność między liczbą gatunków w układzie ekologicznym a prawdopodobieństwem uzyskania stabilnego układu przy losowym wyborze jego parametrów obserwuje się dla liniowych modeli typu (7.2) (p. Ashby 1950, który jednak budował swoje modele z myślą o opisie sieci nerwowych, a także Makridakis i Weintraub 1971 oraz Makridakis i Facheux 1973). Badając numerycznie i analitycznie dynamikę liniowych modeli układów ekologicznych (p. równanie (7.2)) z losowo wybranymi wartościami parametrów  $\alpha_{ij}$  stwierdzono (Gardner i Ashby 1970, May 1972 i McMurtie 1975), że dla  $\alpha_{ii} = -1$ , gdzie  $i = 1, \dots, S$ , i dużych wartości  $S$  układ jest stabilny, jeśli:

$$b \sqrt{SC} < 1 \quad (7.3)$$

i niestabilny w przeciwnym przypadku. Oznacza to, że model liniowy wielogatunkowego układu ekologicznego staje się niestabilny, jeżeli wzrasta ponad pewną granicę liczba gatunków, siła oddziaływań lub liczba zrealizowanych powiązań troficznych (choć p. Daniels i Mackay 1974, gdzie kwestionuje się istnienie granicznej wartości dla  $C$  oddzielającej obszar stabilności od obszaru niestabilności).

Gilpin i Casé (1976) pokazali badając numerycznie podobne, losowe modele ekosystemów, że układy składające się na początku z  $S$  gatunków na drodze eliminacji takich, których liczebności osiągały wartości zerowe lub ujemne, rozpadały się na wiele prostych podukładów złożonych z co najwyżej czterech gatunków. Przy tym stan końcowy układu zależał od początkowego zestawu gatunków w układzie.

Z kolei Caswell (1976) porównywał różnorodność rzeczywistych ekosystemów, czyli takich, które trwale istnieją przez wystarczająco długi okres, z modelami neutralnymi, czyli modelami takich układów, w których założono brak oddziaływań między gatunkami. Okazało się, że układy rzeczywiste są mniej różnorodne niż modele neutralne, przy czym obserwował on większe różnice dla ekosystemów tropikalnych, w których należy oczekiwać intensywniejszych oddziaływań między gatunkami. Oznacza to, że rzeczywiste układy ekologiczne „osiągają” swoją stabilność dzięki mniejszej liczbie tworzących je gatunków lub też bardziej zaznaczonej dominacji niewielu gatunków, co też jakby efektywnie zmniejsza wielkość układu.

Do tej pory rozważałem związek między stabilnością a złożonością na podstawie modeli układów ekologicznych z losowo wybranymi parametrami. Mniej jednoznacznie zależność ta przedstawia się, gdy rozważamy bardziej konkretne układy ekologiczne. I tak model dwóch poziomów troficznych zawierający  $n$  drapieżców i  $n$  ofiar ( $n > 1$  i ofiary nie konkurują ze sobą) nie jest bardziej stabilny (najczęściej jest mniej stabilny) niż prosty model

jeden drapieżca—jedna ofiara (May 1973). Jednakże w przypadku, gdy do bardziej złożonego modelu jednego poziomu troficznego (opisującego np. konkurujące gatunki) dołączony zostanie opis drugiego poziomu troficznego (np. drapieżce), to odpowiedź nie jest tak jednoznaczna (Svirzev i Logofet 1978). W takim wypadku wzrost złożoności może prowadzić do obniżenia stabilności układu, ale może ją także zwiększyć lub pozostawić nie zmienioną. Pimm (1979a) badał wpływ usunięcia jednego gatunku z sześciogatunkowych modeli układów ekologicznych różniących się ułamkiem zrealizowanych powiązań (wartość  $C$  była w tym wypadku miarą złożoności układu). Model nazywano odpornym na takie zaburzenia, jeżeli usunięcie jednego gatunku pozostawiało pozostałe w położeniach równowagi. Okazało się, że w tym wypadku wiele zależy od tego, z którego poziomu troficznego usuwa się gatunek. Jeśli operacji tej dokonywano na drapieżcach najwyższego rzędu lub losowo na wszystkich gatunkach, to obserwowano spadek tak rozumianej stabilności ze wzrostem złożoności układu. Jednakże usuwanie gatunków z najniższego poziomu troficznego prowadziło do wniosku przeciwnego. Obserwowano wzrost stabilności bardziej złożonych układów, czyli taki związek między tymi cechami układu, jaki postulował Elton.

Modele z losowo wybranymi parametrami mogą zawierać biologicznie nieuzasadnione powiązania troficzne. Analizując modele matematyczne odzwierciedlające poprawnie z biologicznego punktu widzenia sieci troficzne można stwierdzić (Lawlor 1978, Pimm 1979b), że są one bardziej stabilne niż ich odpowiedniki z losowo wybranymi parametrami, oraz że ich stabilność maleje ze wzrostem złożoności. Jednakże, jak się wydaje, nie obserwuje się u nich ostrej granicy między stabilnością a niestabilnością wyznaczonej nierównością (7.3).

Można więc za Mayem (1973, 1979) dokonać następującego podsumowania. W przypadku „losowo konstruowanych” matematycznych modeli układów ekologicznych wzrost ich złożoności prowadzi do obniżenia stabilności dynamiki liczebności tych układów. Wniosek ten chętnie uogólnia się na wszystkie modele, chociaż jak wiadomo z poprzednich akapitów, zależność między stabilnością a złożonością w niektórych wypadkach może nie być tak jednoznaczna. Jeśli jednak przyjmiemy powyższy ogólny wniosek, to można oczekiwać, że w stabilnych i przewidywalnych środowiskach istnieć będą złożone i bogate w gatunki ekosystemy, podczas gdy niestabilne i nieprzewidywalne środowiska będą w stanie utrzymać tylko proste układy ekologiczne. Z drugiej strony rzeczywiste układy ekologiczne są wynikiem długiego procesu koevolucji. Nie mogą więc być zestawiane losowo. Aby model złożonego układu ekologicznego był stabilny, jego parametry powinny być wybrane w wysokim stopniu w sposób nielosowy (p. także Maynard Smith 1974).

To ostatnie stwierdzenie znalazło ładne potwierdzenie w pracy Tregonninga i Robertsa (1979). Badali oni numerycznie dynamikę modeli matematycznych wielogatunkowych układów ekologicznych z losowo wybranymi

parametrami. Najczęściej uzyskiwali układy niestabilne. Stosowali przy tym dwie metody eliminacji gatunków z układu, aby otrzymać układ stabilny. Usuwając losowo gatunki uzyskiwali na końcu tego procesu układ stabilny tylko w 1/4 wszystkich prób a końcowe, stabilne układy były małe, co najwyżej czterogatunkowe. Jeśli natomiast systematycznie usuwano z układu tylko te gatunki, których liczebności przekraczały biologicznie uzasadnione wartości, to we wszystkich tych próbach uzyskali na końcu procesu eliminacji znacznie większe, bo kilkunastogatunkowe stabilne układy.

Modele matematyczne wskazują, że układy ekologiczne nie są losowymi zbiorami gatunków. Dynamiczne własności układu ekologicznego zależą od sposobu, w jaki gatunki realizują oddziaływania między sobą. Korzystając z pracy Maya (1979) można wymienić takie cechy układu ekologicznego, które sprzyjają jego stabilności. Oto one.

Jeśli chodzi o dynamikę liczebności, z dwóch modeli układu ekologicznego, opisanych przez równanie (7.2), obydwu zawierających taką samą liczbę gatunków, ten jest bardziej stabilny, który zbudowany jest w taki sposób, że oddziaływania między gatunkami skupione są głównie w mniejszych podukładach (May 1972, McMurtie 1975). Šiljak (1974, 1975a, 1975b, 1978) oraz Ladde i Šiljak (1976) nadali tym stwierdzeniom bardziej rygorystyczną postać korzystając z wprowadzonego przez siebie pojęcia „connective stability”, które oznacza stabilność układu przy dowolnych, dopuszczalnych zmianach struktury sieci troficznej układu ekologicznego.

Tymi samymi zagadnieniami w odniesieniu do modeli nieliniowych zajmował się Goh (1979). Zaburzał on dynamikę modeli układów ekologicznych zmieniając warunki początkowe oraz parametry modeli. Badał także odporność modeli na inwazje nowych gatunków. Okazało się, że modele wielogatunkowych układów ekologicznych są odporne na powyższe zaburzenia, jeżeli składają się z wielu podukładów, z których każdy, jeśli izolowany, jest układem stabilnym i jeżeli oddziaływania pomiędzy podukładami są słabsze niż interakcje wewnątrz podukładów.

Innym powodem stabilizacji wielogatunkowych układów ekologicznych może być ograniczona długość łańcuchów troficznych. Zwykle za powód tego, że łańcuchy troficzne zawierają najwyżej do czterech lub pięciu poziomów troficznych uważa się ograniczenia energetyczne. Przy stałej wydajności przepływu energii przez poziom troficzny więcej ich nie może utrzymać się z danej porcji energii (Hutchinson 1959). Pimm i Lawton (1977) zasugerowali inne, nie wykluczające poprzedniego wyjaśnienie. Powód ograniczonej długości łańcuchów troficznych może leżeć w dynamicznych właściwościach układu ekologicznego. Analizując najrozmaitsze volterrowskie modele układów ekologicznych doszli do wniosku, że długie łańcuchy troficzne wywołują silne fluktuacje liczebności, aż do eliminacji niektórych gatunków włącznie. Przy tym w modelach tych obserwowano stabilizujący wpływ producentów, których „znaczenie” dla całego układu malało z wydłużaniem łańcuchów troficznych (Saunders 1978).

Oprócz wyżej omówionych przypadków interakcje między gatunkami w układzie ekologicznym mogą charakteryzować się innymi jeszcze cechami, które jak się sądzi, sprzyjają stabilności dynamiki układu. Warunek (7.3) był sformułowany dla liniowego układu typu (7.2) z losowo wybranymi parametrami  $\alpha_{ij}$ . Jednakże obecność drapieżców charakteryzujących się specjalnymi, choć nie tak rzadkimi właściwościami reakcji funkcjonalnej (np. typ III reakcji funkcjonalnej — Nunney 1980) lub pewne specjalne zależności między diagonalnymi i pozadiagonalnymi elementami macierzy zespołu  $[\alpha_{ij}]$  (tzw. kontrola donorowa — DeAngelis 1975) mogą prowadzić do takiej modyfikacji kryterium (7.3), że jego prawa strona zaczyna być rosnącą funkcją liczby gatunków  $S$ , względnej liczby zrealizowanych połączeń troficznych  $C$  i średniej ich siły  $b$  (May 1979). Pozwala to na zbudowanie stabilnego modelu układu ekologicznego ze znacznie większą niż wynikałoby to z postaci kryterium (7.3) liczbą gatunków i to silniej oddziałujących na siebie. Wskazuje się także, że wszystkożerność części gatunków tworzących układ ekologiczny sprzyja jego stabilności (Pimm i Lawton 1978). Podobny wpływ na dynamikę układu ekologicznego może mieć brak pętli w jego sieci troficznej (May 1981).

## 8. Zakończenie

Od paru lat wśród ekologów, głównie amerykańskich, toczy się dość ognisty spór o to, w jaki sposób są zorganizowane i jak funkcjonują wielogatunkowe układy ekologiczne (Lewin 1983). Wyodrębniły się dwa wyraźne stanowiska. Pierwsze, tradycyjne, wyrosłe jeszcze z lat sześćdziesiątych, z modeli Roberta MacArthur'a, reprezentowane jest współcześnie przez Jareda Diamond'a. Sprowadza się ono do stwierdzenia, że układy ekologiczne są układami znajdującymi się w równowadze, a główną siłą rządzącą nimi jest konkurencja między gatunkami. Drugie stanowisko, którego wyrazicielem jest m.in. Daniel Simberloff, bardziej podkreśla znaczenie drapieżnictwa i czynników losowych. Wynika stąd traktowanie układu ekologicznego jako znajdującego się poza stanem równowagi lub zupełnie niezrównoważonego.

W sporach tych biorą udział przede wszystkim ekolodzy pracujący w terenie. Spory dotyczą też częściowo metod eksperymentalnych. Zwolennicy pierwszego stanowiska preferują naturalne eksperymenty, przedstawiciele drugiego wolą eksperymentować z naturą. Ekologia matematyczna, nie tak bardzo zaangażowana w te spory, znalazła miejsce pomiędzy zważnionymi stronami. Jej stanowisko dobrze oddają słowa, które pojawiły się na marginesie dyskusji o związku między złożonością a stabilnością układów ekologicznych: „Różnorodność naturalnych zespołów może być utrzymywana na przekór raczej, niż dzięki biologicznym oddziaływaniom między gatunkami” (Caswell 1976).

Modele matematyczne wielogatunkowych układów ekologicznych to w przeważającej części modele deterministyczne. Analiza stabilności takich modeli jest trudna, ale tam gdzie jest możliwa, rozpatruje się układy stabilne. Układami niestabilnymi ekologia matematyczna interesuje się tylko po to, aby wyznaczyć granice między stabilnością i niestabilnością. Najczęściej jest to stabilność typu „punktowego” (w przestrzeni fazowej istnieją izolowane punkty równowagi). Uświadomiono sobie jednak, że deterministyczne układy dynamiczne mogą zachowywać się „chaotycznie”. Ekologia matematyczna dostrzegła to zjawisko przede wszystkim w modelach pojedynczej populacji (p. Uchmański 1986), ale ostatnio obserwuje się je także w modelach bardziej złożonych układów (Smale 1976, Vance 1978 i Gilpin 1979 — dla układu złożonego z dwóch ofiar i jednego drapieżcy; Arneodo i in. 1982 — dla konkurujących gatunków oraz Schaffer i Kot 1986). Analizując właściwości matematycznych modeli układów ekologicznych rozpatruje się je najczęściej w stanie równowagi. Nikt nie wątpi, że jest to tylko bardzo wygodne uproszczenie. Nie zawsze zresztą trzeba zakładać, że układ jest w równowadze, aby czegoś ciekawego się o nim dowiedzieć. Modele te dopuszczają także najrozmaitsze oddziaływania między gatunkami. Najlepszym przykładem są modele typu (7.1) lub (7.2) z losowo wybranymi parametrami.

Można się pytać o fakty potwierdzające spostrzeżenia zrobione przy okazji analizy modeli matematycznych wielogatunkowych układów ekologicznych. No cóż, biogeografii wysp nie trzeba reklamować. Jej modele wielokrotnie były potwierdzane, a odstępstwa dawały się wytłumaczyć (p. przegląd literatury u Diamonda i Maya 1981). Istnienie różnych, omawianych w rozdziale 4, rozkładów liczebności gatunków jest dobrze udokumentowane (wiele przykładów u Williamsa 1964 i Whittakera 1970, 1972). Testowanie hipotez o zależności między stabilnością a złożonością układów ekologicznych polega głównie na udawadnianiu, iż w tropikach obserwuje się mniejsze fluktuacje liczebności niż w strefach umiarkowanych (Owen i Chanter 1972, Leigh 1975, Wołda 1978). W naturalnych układach obserwuje się, że iloczyn  $SC$  przyjmuje stałą wartość (McNaughton 1978 —  $SC \approx 4,7$  dla traw afrykańskich; Rejmanek i Stary 1979 —  $SC \approx 7$  dla układów roślina — mszyca — parazytoid; Yodzis 1980 oraz Briand 1983). Oznaczać to może, że układ ze zwiększoną liczbą gatunków zachować może stabilność tylko wtedy, gdy nastąpi redukcja w liczbie powiązań troficznych, stąd stałość iloczynu  $SC$ . Podział układu ekologicznego na słabo oddziałujące na siebie podukłady obserwuje się w zasadzie wtedy, gdy układ jest na tyle duży, że obejmuje różne środowiska. Rozpada się wtedy na podukłady ograniczone do poszczególnych środowisk (Pimm i Lawton 1980, Pimm 1982). Dalszych podziałów w obrębie podukładów ograniczonych do jednorodnych środowisk raczej się nie obserwuje. I na koniec Briand (1983) nie stwierdził różnic w średnich długościach łańcuchów troficznych w środo-

wiskach stałych i podlegających losowym zmianom, czyli pomiędzy takimi typami środowisk, gdzie można oczekiwać mniej i bardziej stabilnych układów ekologicznych.

Barbarze Diehl pragnę wyrazić podziękowanie za możliwość korzystania z jej księgozbioru. Praca napisana w ramach CPBP 04. 03.

## Piśmiennictwo

- Arneodo A., Couillet P., Peyrand J., Tresser C. 1982 — Strange attractors in Volterra equations for species in competition — *J. math. Biol.* 14: 153—157.
- Ashby W. R. 1950 — The stability of a randomly assembled nerve network — *Electroencephalogr. clin. Neurophysiol.* 2: 471—482.
- Briand F. 1983 — Environmental control of food web structure — *Ecology*, 64: 253—262.
- Caswell H. 1976 — Community structure: a neutral model analysis — *Ecol. Monogr.* 46: 327—354.
- Colinvaux P. A. 1973 — Introduction to ecology — John Wiley and Sons, New York, ss. 621.
- Connor E. F., McCoy E. D. 1979 — The statistics and biology of species-area relationship — *Am. Nat.* 113: 791—833.
- Daniels J., Mackay A. L. 1974 — The stability of connected linear systems — *Nature*, 251: 49—50.
- DeAngelis D. L. 1975 — Stability and connectance in food web models — *Ecology*, 56: 238—243.
- Diamond J. M. 1972 — Biogeographic kinetics: estimation of relaxation time for avifaunas of Southwest Pacific Islands — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 69: 3199—3203.
- Diamond J. M., May R. M. 1981 — Island biogeography and the design of natural reserves (W: Theoretical ecology. Principles and applications. Red. R. M. May) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne, 228—252.
- Elton C. S. 1958 — The ecology of invasions by animals and plants — Mathuen and Co. Ltd., London, ss. 188.
- Gardner M. R., Ashby W. R. 1970 — Connectance of large dynamical (cybernetic) systems: critical values for stability — *Nature*, 228: 784—784.
- Giller P. S. 1984 — Community structure and niche — Chapman and Hall, London, ss. 175.
- Gilpin M. E. 1975 — Stability of feasible predator—prey systems — *Nature*, 254: 137—138.
- Gilpin M. E. 1979 — Spiral chaos in a predator—prey model — *Am. Nat.* 113: 306—308.
- Gilpin M. E., Case T. 1976 — Multiple domains of attraction in competition communities — *Nature*, 261: 40—42.
- Gilpin M. E., Diamond J. H. 1976 — Calculation of immigration and extinction curves from the species—area—distance relation — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 73: 4130—4134.
- Goh B. S. 1979 — Robust stability concepts for ecosystem models (W: Theoretical system ecology. Red. E. Halfon) — Academic Press, New York, San Francisco, London, 467—487.



- Goh B. S., Jennings L. S. 1977 — Feasibility and stability in randomly assembled Lotka-Volterra models — *Ecol. Model.* 3: 63—71.
- Harvey P. H., Colwell R. K., Silvertown J. W., May R. M. 1983 — Null models in ecology — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 14: 189—211.
- Hutchinson G. E. 1953 — The concept of pattern in ecology — *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* 105: 1—12.
- Hutchinson G. E. 1959 — Homage to santa Rosalia, or why are so many kind of animals — *Am. Nat.* 93: 145—159.
- Ladde G. S., Šiljak D. D. 1976 — Stability of multispecies communities in randomly varying environments — *J. Math. Biol.* 2: 165—178.
- Lawlor L. R. 1978 — A comment on randomly constructed ecosystem model — *Am. Nat.* 112: 445—447.
- Leigh E. 1975 — Population fluctuation and community structure (W: *Ecology of species and communities*. Red. M. L. Cody, J. Diamond) — Harvard University Press, Cambridge, Mass., 74—80.
- Lewin R. 1983 — Predators and hurricanes change ecology — *Science*, 221: 737—740.
- MacArthur R. H. 1957 — On the relative abundance of bird species — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 43: 293—295.
- MacArthur R. H. 1960 — On the relative abundance of species — *Am. Nat.* 94: 25—36.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. 1963 — An equilibrium theory of insular zoogeography — *Evolution*, 17: 373—387.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. 1967 — The theory of island biogeography — Princeton University Press, Princeton, New Jersey, ss. 203.
- Makridakis S., Facheux C. 1973 — Stability properties of general systems — *Gen. Syst.* 18: 3—12.
- Makridakis S., Weintraub E. R. 1971 — On the synthesis of general systems — *Genet. Syst.* 16: 43—49.
- Margalef R. 1972 — Homage to Evelyn Hutchinson, or why there is an upper limit to diversity — *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.* 44: 211—235.
- Martens B. 1987 — Connectance in linear and Volterra systems — *Ecol. Model.* 35: 157—163.
- May R. M. 1972 — Will a large complex system be stable — *Nature*, 238: 413—414.
- May R. M. 1973 — Stability and complexity in model ecosystems — Princeton University Press, Princeton, New Jersey, ss. 235.
- May R. M. 1975 — Patterns of species abundance and diversity (W: *Ecology and evolution of communities*. Red. M. L. Cody, J. M. Diamond) — The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass., London, 81—120.
- May R. M. 1979 — The structure and dynamics of ecological communities (W: *Population dynamics*. Red. R. M. Turner, B. D. Turner, L. R. Taylor) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 385—407.
- May R. M. 1981 — Patterns in multispecies communities (W: *Theoretical ecology. Principles and applications*. Red. M. May) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 197—227.
- May R. M. 1984 — An overview: real and apparent patterns in community structure (W: *Ecological communities: conceptual issues and evidence*. Red. D. R. Strong jr, D. Simberloff, L. G. Abele, A. B. Thistle) — Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 3—16.
- Maynard Smith J. 1974 — Models in ecology — Cambridge University Press, Cambridge, ss. 146.

- McMurtie R. E. 1975 — Determinants of stability of large, randomly connected systems — *Science*, 197: 287—289.
- McNaughton S. J. 1978 — Stability and diversity of ecological communities — *Nature*, 274: 251—253.
- Nunney L. 1980 — The stability of complex model ecosystems — *Am. Nat.* 115: 639—649.
- Owen D. F., Chanter D. O. 1972 — Species diversity and seasonal abundance in *Charaxes* butterflies (*Nymphalidae*) — *J. Entomol. Ser. A, Gen. Entomol.* 46: 135—143.
- Pielou E. C. 1977 — *Mathematical ecology* — John Wiley and Sons, New York, London, Sydney, Toronto, ss. 385.
- Pimm S. L. 1979a — Complexity and stability: another look at MacArthur's original hypothesis — *Oikos*, 33: 351—357.
- Pimm S. L. 1979b — The structure of food webs — *Theor. Popul. Biol.* 16: 144—158.
- Pimm S. L. 1982 — *Food webs* — Chapman and Hall, London.
- Pimm S. L., Lawton J. H. 1977 — Number of trophic levels in ecological communities — *Nature*, 268: 329—331.
- Pimm S. L., Lawton J. H. 1978 — On feeding on more than one trophic level — *Nature*, 275: 542—544.
- Pimm S. L., Lawton J. H. 1980 — Are food webs divided into compartments — *J. anim. Ecol.* 49: 879—898.
- Preston F. W. 1962a — The canonical distribution of commonness and rarity. Part I — *Ecology*, 43: 185—215.
- Preston F. W. 1962b — The canonical distribution of commonness and rarity. Part II — *Ecology*, 43: 410—432.
- Rejmanek M., Stary P. 1979 — Connectance in real biotic communities and critical values for stability of model ecosystems — *Nature*, 280: 311—313.
- Roberts A. P. 1974 — The stability of feasible random ecosystems — *Nature*, 251: 607—608.
- Saunders P. T. 1978 — Population dynamics and the length of food chains — *Nature*, 251: 607—608.
- Schaffer W. M., Kot M. 1986 — Chaos in ecological systems: the coals that Newcastle forgot — *Trends Ecol. Evol.* 1: 53—58.
- Schoener T. W. 1976 — The species-area relation within archipelagos: model and evidence from island land birds — *Proc. 16th Int. Ornith. Congress, Canberra*, 629—642.
- Šiljak D. D. 1974 — Connective stability of complex systems — *Nature*, 249: 280—280.
- Šiljak D. D. 1975a — Connective stability of competitive equilibrium — *Automatica*, 11: 389—400.
- Šiljak D. D. 1975b — When is a complex ecosystem stable? — *Math. Biosci.* 25: 25—50.
- Šiljak D. D. 1978 — *Large-scale dynamic systems: stability and structure* — North-Holland, New York, Amsterdam, Oxford, ss. 416.
- Smale S. 1976 — On the differential equations of species in competition — *J. Math. Biol.* 3: 5—7.
- Sugihara G. 1980 — Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns — *Am. Nat.* 116: 770—787.
- Sugihara G. 1981 —  $S=CA^z$ ,  $z \approx 1/4$ : a reply to Connor and McCoy — *Am. Nat.* 117: 790—793.

- Svirezev J. M., Logofet D. O. 1978 — Ustojčivost biologičeskich soobščestv — Nauka, Moskva, ss. 352.
- Tregonning K., Roberts A. 1979 — Complex systems which evolve towards homeostasis — *Nature*, 281: 563—564.
- Uchmański J. 1983 — Stabilność układów ekologicznych — *Wiad. ekol.* 29: 231—269.
- Uchmański J. 1986 — Klasyczne modele pojedynczych populacji — *Wiad. ekol.* 32: 3—45.
- Vance R. R. 1978 — Predation and resource partitioning in one predator—two prey model community — *Am. Nat.* 112: 797—813.
- Whittaker R. H. 1965 — Dominance and diversity in land plant communities — *Science*, 147: 250—260.
- Whittaker R. H. 1970 — *Communities and ecosystems* — MacMillan, New York, London, ss. 158.
- Whittaker R. H. 1972 — Evolution and measurements of species diversity — *Taxon*, 21: 213—251.
- Webb D. J. 1974 — The statistics of relative abundance and diversity — *J. theor. Biol.* 43: 277—291.
- Williams C. B. 1964 — *Patterns in balance of nature* — Academic Press, London, New York, ss. 324.
- Wolda H. 1978 — Fluctuations in abundance of trophic insects — *Am. Nat.* 112: 1017—1045.
- Yodzis P. 1980 — The connectance of real ecosystems — *Nature*, 284: 544—545.

## Summary

The answer to how many species form an ecological system, is the empirically determined power relationship between the number of species and the surface area occupied by the system. Why a certain number of species forms an ecological system is explained by models of island biogeography. They describe the balance between immigration and emigration and the species extinction in the habitat. Three distributions of the numbers of species are distinguished in an ecological system; lognormal, geometric series distribution and "broken-stick" distribution. The lognormal distribution corresponds to the situation when there are many random interactions. "Broken-stick" distribution occurs when the system consists of equivalent species equally sharing the resources. The geometric series distribution is when there is a hierarchic division of resources in the ecosystem. There are two hypotheses for parameters of lognormal distribution of numbers. One of them is called Preston's canonical hypothesis. The traditionally used indices of species diversity do not always allow to distinguish the types of numbers distribution. Mathematical models of multi-species ecological systems suggest that more complex systems are less stable. This has been confirmed by several numerical experiments, where model parameters are chosen at random. In order to have a stable system these parameters have to be chosen in a highly non-random way. There are several mechanisms which can stabilize the dynamics of model of multi-species ecological system, such as fragmentation of the system into subsystems weakly interacting and limited length of trophic chains. Mathematical ecology has an intermediate approach to the dispute, whether multi-species ecological systems are random sets of species, or whether they are equilibrium systems formed mainly by interspecific competition.