

## Ekologia oczami nie ekologa

**Janusz Uchmański**

Wydział Filozofii Chrześcijańskiej

Uniwersytetu Kardynała Stefana Wyszyńskiego w Warszawie

Instytut Ekologii i Bioetyki, ul. Wóycickiego 1/3, 01-938 Warszawa, [j.uchmanski@uksw.edu.pl](mailto:j.uchmanski@uksw.edu.pl)

---

### Streszczenie

Ekologia jest dziedziną biologii zajmującą się życiem roślin i zwierząt w ich środowisku. Ochrona przyrody to praktyczne działania, gdzie stosuje się ekologię. Ekologia jest najbardziej biologiczną dziedziną biologii, ponieważ zajmuje się osobnikami w ich środowisku życia, a osobniki „istnieją” tylko w biologii. Najważniejszym problemem, jaki rozważa się w ekologii jest różnorodność biologiczna: jej zmiany oraz jej trwanie. W swoich badaniach ekolodzy skupiają się na funkcjonowaniu układów ekologicznych. W klasycznym ujęciu zakładają, że najważniejszymi mechanizmami są zależności od zagęszczenia. Model matematyczne stosowane tradycyjnie w ekologii to zwykłe równania różniczkowe i różnicowe, co dobrze pasuje do założenia o zależnościach od zagęszczenia, ale powoduje to, że ekologia została zdominowana przez rozważania nad stabilnością układów ekologicznych. Biologia ewolucyjna i ekologia mają rozłączne dziedziny zainteresowania. Biologia ewolucyjna wyjaśnia powstawanie optymalnych cech osobników. Ekologia bierze pod uwagę także te osobniki, które przegrały w procesie doboru naturalnego. Metody matematyczne używane w klasycznej ekologii powstały na użytek fizyki. Rodzi się pytanie, czy dają one prawidłowy obraz dynamiki układów ekologicznych. Ostatnio pojawił się pogląd, że, aby dostrzec znaczenie różnorodności biologicznej w pełnej skali, powinniśmy odwołać się do osobników (a nie do zagęszczenia populacji) jako podstawowych „atomów”, z których składają się układy ekologiczne. Zwiemy to podejściem osobniczym w ekologii. Daje ono jednak bardzo skomplikowany obraz funkcjonowania układów ekologicznych. W ekologii istnieje jednak alternatywny sposób opisu dynamiki układów ekologicznych poprzez krążenie materii w nich i przepływ energii przez nie. Pozwala on przy budowie modeli matematycznych na stosowanie tradycyjnych równań różniczkowych i różnicowych, co wielokrotnie sprawdzało się w praktycznych zastosowaniach.

### Słowa kluczowe

ekologia, różnorodność biologiczna, modele matematyczne, modele voletrowskie, podejście osobnicze

---

### 1. Wstęp

Gdy w latach siedemdziesiątych ubiegłego wieku studiowałem na Wydziale Fizyki Uniwersytetu Warszawskiego, czuć tam było jeszcze atmosferę wielkich przełomów w teoriach fizycznych, jakie nastąpiły w pierwszej połowie XX wieku. Uczyli nas

profesorowie, którzy należeli do pierwszego pokolenia fizyków urodzonych po sformułowaniu mechaniki kwantowej i relatywistycznej. Zachwyty nad tymi osiągnięciami, ale też głębokie zrozumienie procesów zachodzących w naszych wyobrażeniach o świecie fizycznym, rola teorii i eksperymentu,

zrozumienie znaczenia metod matematycznych to były problemy, z którymi spotykaliśmy się na uniwersytecie.

Po studiach całe zawodowe życie zajmowałem się ekologią i pracowałem z ekologami. Moi wrogowie mówili o mnie, że nie jestem ekologiem. Rzeczywiście, nigdy nie nauczyłem się rozpoznawać oraz nazywać roślin i zwierząt, ale kontakt z fizyką, choć trwający zaledwie kilka lat, pozwolił mi zupełnie inaczej spojrzeć na ekologię i dostrzec w niej to, czego tradycyjnie wykształcony biolog na ogół nie widzi. Paroma spostrzeżeniami na ten temat chciałem się podzielić z czytelnikami w tym artykule.

## 2. Klasyfikacja

Ekologia jest dziedziną biologii, traktowaną jako nauka przyrodnicza, a zajmującą się życiem roślin i zwierząt w ich środowisku. Człowiek nie jest niezbędnym elementem występującym w środowisku razem z innymi zwierzętami i roślinami. Zwykle traktuje się jego obecność i jej konsekwencje jako zaburzenie dla naturalnych warunków panujących w środowisku.

Ochrona przyrody to praktyczne działania, których cele zawarte są w samej nazwie, gdzie stosuje się ekologię, ale także zdobycze innych nauk: techniki, prawa i innych. Ostatnio ochrona przyrody jest także przedmiotem refleksji humanistów. Między ekologią a ochroną przyrody i środowiska jest taka sama relacja, jak między fizyką a techniką: technika to zastosowania fizyki, natomiast ochrona przyrody to zastosowania ekologii, choć w tym ostatnim przypadku trzeba jeszcze dodać słowo „między innymi”, gdyż w ochronie przyrody, jak już wcześniej wspomniałem, stosuje się także inne nauki, bardzo różne i nie zawsze są to nauki przyrodnicze.

## 3. Biologiczność ekologii

Sformułuję w tym miejscu dość kontrowersyjny pogląd na temat innych niż ekologia i biologia ewolucyjna działów biologii, ale pozwoli on zrozumieć odrębność tych ostatnich. Sądzę mianowicie, że biologia molekularna

to właściwie chemia, a być może również fizyka, organizmu. Zajmuje się bowiem ona opisem funkcjonowania organizmu na poziomie atomów i cząstek chemicznych. Fizjologia z kolei to także fizyka i chemia organizmu z tym, że teraz fizjolog starając się zrozumieć funkcjonowanie organizmu wykorzystując do tego znajomość innych niż w przypadku biologii molekularnej działów fizyki: klasycznej mechaniki, hydrodynamiki i elektrodynamiki. Oczywiście przepływ krwi przez naczynie krwionośne to trochę inne i bardziej skomplikowane zagadnienie niż prosta hydraulika, jaką jest przepływ wody w rurze, ale w obu przypadkach metody użyte do matematycznego opisu tych procesów będą bardzo podobne. Tak więc dostrzegając fakt, iż w przypadku biologii molekularnej i fizjologii fizyka i chemia stosowane są do bardzo specyficznego układu, jakim jest organizm zwierzęcy czy roślinny, w dalszym ciągu będę twierdził, że ich stopień biologiczności w porównaniu z ekologią jest niewielki.

Ekologia to moim zdaniem najbardziej biologiczna dziedzina biologii. Jest tak, ponieważ zajmuje się osobnikami w ich środowisku życia, a osobniki „istnieją” tylko w biologii. W fizyce mamy cząstki elementarne, fotony, punkty materialne, gwiazdy i galaktyki, w chemii zaś pierwiastki, atomy i cząstki chemiczne. Osobniki biologiczne powstają przez podział lub pączkowanie, wykluwają się z jaja lub rodzą. Później rosną i rozwijają się, potem rozmnażają się i na koniec umierają. Obiekty, którymi zajmują się fizyka i chemia tego nie potrafią. Elektron, który powstał tuż po Wielkim Wybuchu, ma ogromną szansę, że w niezmienionej postaci będzie trwał wiecznie. Najważniejszą cechą osobników biologicznych, cechą które odróżnia je od obiektów, jakimi zajmują się inne nauki przyrodnicze, jest to, że potrafią one tworzyć swoje kopie, czyli rozmnażać się, a czynią to na bardzo różne sposoby. Podsumowując: ponieważ życie istnieje w formie osobników, a ekologia zajmuje się osobnikami oraz wzajemnymi relacjami między nimi na tle środowiska, w którym żyją, więc jest biologią w czystej postaci.

Drugą równie biologiczną dziedziną biologii jest biologia ewolucyjna. W pewnym sensie dzieje się to także z tego powodu, że również ona zajmuje się osobnikami, a dokładniej powstawaniem ich cech, które kształtują się w wyniku działania doboru naturalnego. Tym pojęciem nie posługuje się żadna inna nauka przyrodnicza. Dobór naturalny spotkamy tylko w biologii, ponieważ pojawia się wyłącznie tam, gdzie obiekty, którymi się zajmujemy, potrafią tworzyć mniej lub bardziej wierne kopie samych siebie. Jak już wiemy, taką umiejętność posiadają wyłącznie biologiczne osobniki. To – choć w inny sposób niż dzieje się to z ekologią – czyni biologię ewolucyjną również bardzo biologiczną dziedziną biologii.

#### 4. Główny problem ekologii

Ekologia zajmuje się problemem różnorodności biologicznej. Ma ona kilka wymiarów. Osobniki można poklasyfikować na gatunki, jeśli rozmnażają się płciowo, lub klony, gdy robią to bez udziału płci (w przypadku organizmów bezpłciowych także używamy pojęcia gatunku, do którego zaliczamy różne klony na zasadzie podobieństwa pewnych istotnych cech). Liczba gatunków na Ziemi nie jest znana, ale to prawdopodobnie dziesiątki milionów. Mówimy wtedy o tak zwanej różnorodności gatunkowej. W obrębie gatunku osobniki również się różnią. To jest drugi – osobniczy – wymiar różnorodności biologicznej. Różnice te nie tylko wynikają z różnic płci, czy wieku, ale osobniki tego samego gatunku, tej samej płci i w tym samym wieku też będą się różnić na przykład dlatego, że dochodzi między nimi do różnego rodzaju oddziaływań. I na koniec cechy osobników zmieniają się wraz z ich wiekiem.

Liczebnością osobników ma także znaczenie, jeśli przyglądamy się różnorodności biologicznej. Dynamikę liczebności – jej zmiany w czasie – mamy również uzasadnione powody zaliczać do szeregu zagadnień związanych z różnorodnością biologiczną. Liczebności osobników różnych gatunków mogą być bardzo różne (Andrewartha i Birch 1954, Harper 1977). Niektóre gatunki

reprezentowane są przez ogromną liczbę osobników, inne przez bardzo niewielką. Gatunek może istnieć w postaci wielu miejscowych populacji o bardzo lokalnym zasięgu oddziaływania ich osobników na otoczenie i inne miejscowe populacje lub tworzyć jedną globalną populację. Liczebności osobników bardzo rzadko pozostaje na niezmiennym poziomie. Najczęściej zmienia się z czasem. Może się zmieniać chaotycznie, ale także systematycznie rosnąć, oscylować regularnie, czy też charakteryzować się dynamiką typową dla tak zwanych masowych pojawów, gdy pozostaje uśpiona na niskim poziomie przez dłuższy czas, a potem nagle wybucha gwałtownie osiągając bardzo wysokie wartości i zachowanie takie pojawia się w regularnych odstępach czasu powodując okresową dominację jednego gatunku (Barbosa i Schultz 1987).

Ponieważ specjacja, czyli powstawanie gatunków, odbywa się głównie poprzez izolację geograficzną (Mayr 1964, Coyne i Orr 2004), to liczba gatunków powinna być w pewien sposób proporcjonalna do liczby dostępnych na Ziemi siedlisk. Mimo tego dopiero od niewiele ponad 500 milionów lat widzimy gwałtowny wzrost różnorodności gatunkowej. Ekolodzy zastanawiają się, dlaczego życie na Ziemi jest tak bardzo różnorodne (Rosenzweig 1995). Jakie są przyczyny tego, że Ziemia nie wygląda jak planeta *Solaris* z powieści Stanisława Lema, która, jak pamiętamy, zasiedlona była przez jeden gatunek, reprezentowany przez jednego osobnika, ale pokrywającego jak ocean całą tę dziwną planetę. Co wpływa na wzrost różnorodności biologicznej, a co ja obniża? Jednak najważniejsze pytanie brzmi jeszcze inaczej. Jakie są przyczyny tego, że różnorodność biologiczna trwa, a po każdym zdarzeniu powodującym jej obniżenie życie na Ziemi powraca w jeszcze większej obfitości i różnorodności. Dostrzegamy przecież bardzo wiele powodów do tego, aby sądzić, że różnorodność biologiczna powinna raczej maleć: wielkie wymierania i globalne katastrofy, które miały miejsce w geologicznej historii Ziemi, wymierania gatunków

zachodzące obecnie oraz obserwowane również obecnie inwazje obcych gatunków na tereny zasiedlone przez miejscowe gatunki, konkurencja między gatunkami, obecność drapieżników i pasożytów, ograniczone zasoby środowiska i na koniec działalność człowieka.

## 5. „Mechanika” ekologiczna

Ekolodzy starają się rozwiązać te wymienione wyżej oraz sporo innych zagadek funkcjonowania świata żywego na Ziemi. Robiąc to muszą zwykle rozpatrywać pewien układ ekologiczny (Golley 1993), gdyż łatwo dostrzec, także na podstawie naszego codziennego, ludzkiego doświadczenia, że życie każdego osobnika upływa w interakcjach z innymi osobnikami tego samego gatunku, ale również z osobnikami innych gatunków z jego otoczenia i ze środowiskiem. Takimi układami są na przykład las lub jezioro, ale także pole uprawne. Zwykle są to układy otwarte. Często mają trudne do wyznaczenia granice. Jednak używanie pojęcia układ ekologiczny poza tym, że jest koniecznością, gdyż ma dobre obiektywne uzasadnienie, również bardzo ułatwia pracę ekologom.

Jak wcześniej powiedzieliśmy tym, co odróżnia biologię od innych nauk przyrodniczych, jest fakt, iż zajmuje się ona osobnikami, Żaden z nich, niezależnie od tego, do jakiego gatunku należy, nie przypomina obiektów, którymi zajmuje się fizyka czy chemia. Naturalnym więc sposobem zmierzenia się z wyżej wymienionymi problemami byłoby wyjście od osobników i ich zgrupowań zwanych populacjami. Ekolodzy bardzo dużo wiedzą o osobnikach, o ich funkcjonowaniu jako całości (o wzroście i rozwoju, o reprodukcji, o ich energetyce) w różnych sytuacjach ekologicznych, jednak przy odpowiadaniu na pytania, które wymieniliśmy wyżej, stosują zupełnie inne podejście. Spora w tym wina matematyków, którzy ich do takiego postępowania namówili.

Ekolodzy stosują mianowicie tak zwane podejście „zagęszczeniozależne”. Zagęszczeniem populacji nazywamy liczbę osobników

określonego gatunku przypadających na jednostkę przestrzeni (powierzchni lub objętości). Od lat dwudziestych ubiegłego wieku, czyli prawie sto lat, w ekologii obowiązuje paradygmat mówiący o tym, że dynamika układów ekologicznych (zmiany zagęszczeń osobników reprezentujących gatunki składające się na układ ekologiczny) zależy od samych zagęszczeń. Można wskazać bardzo wiele zwykle ujemnych statystycznych korelacji między zgęszczeniem populacji a wieloma zmiennymi charakteryzującymi populację. Na przykład w rówieśnych populacjach (składających się z osobników w tym samym wieku) średnia masa osobnika zwykle maleje wraz ze wzrostem zagęszczenia populacji. To samo dzieje się ze średnią liczbą potomstwa przypadającego na jednego osobnika w populacji. Takich też zależności używa się od dawna w ekologii, jeśli chodzi o schematy myślenia o funkcjonowaniu układów ekologicznych. Problem polega tylko na tym, że koncentrując się na średnich wartościach cech osobników w populacji gubimy to, co, jak ustaliliśmy wcześniej, jest najistotniejszą cechą świata żywego, mianowicie jego różnorodność. Przecież te średnie są wyliczone dla jakichś rozkładów cech, a na te rozkłady mogą się składać osobniki o bardzo różnych cechach, bardzo różnie reagujące na to, co się dzieje w populacji. Także zagęszczenie jako miara stanu populacji jest ogromnym uproszczeniem, wiemy bowiem, ile osobników przypada na jednostkę przestrzeni, ale nie wiemy, jakie to są osobniki. Zagęszczenie jest też w pewnym sensie uśredniającą miarą, traktuje bowiem wszystkie osobniki przypadające na jednostkę przestrzeni tak samo, nie interesując się różnicami między nimi. I na koniec zagęszczenie populacji jest miarą o bardzo ograniczonym zastosowaniu. Przestaje informować o stanie populacji wtedy, gdy tak zwane efekty przestrzenne stają się istotne. Na przykład w przypadku organizmów prowadzących osiadły tryb życia i rozmieszczonych nierównomiernie w przestrzeni. Z sytuacją taką mamy do czynienia w naturalnych zbiorowiskach roślin lądowych.

W przeszłości, przed paroma dziesięcioleściami próbowano formułować wyobrażenia o funkcjonowaniu układów ekologicznych wykorzystując modną wówczas teorię systemów i cybernetykę (Trojan 1980). Przedstawiano układy ekologiczne jako samoregulujące się systemy, które zachowują swoją trwałość dzięki sieci ujemnych sprzężeń zwrotnych. Dopatrywano się tych ostatnich w zależnościach od zagęszczeń różnych zmiennych i parametrów charakteryzujących układy ekologiczne. Posługiwano się nawet w odniesieniu do układów ekologicznych zaczerpniętym z fizjologii terminem homeostaza. Podejście to nie wytrzymało konfrontacji z biologią ewolucyjną. Istnienie takich sprawnych sprzężeń zwrotnych zapewniających trwałość układu wymagałoby poświęcenia reprodukcyjnych interesów osobnika na rzecz dobra układu. Zwykle zagrożenia dla trwałości układu płyną ze strony jego demografii. Zbyt duże lub zbyt małe liczebności tworzących go gatunków grożą rozpadem takiego układu. Aby utrzymać argumentację zwolenników zastosowania teorii systemów w ekologii, trzeba by było założyć, że osobniki są w stanie ograniczać swój bieżący sukces reprodukcyjny na rzecz przyszłego trwania układu ekologicznego. Niestety, biologia ewolucyjna poucza nas, że dobór grupowy, czyli mechanizm sprzyjający pojawianiu się cech u osobnika dobrych dla grupy osobników, ale niekorzystnych dla samego osobnika, działa w przyrodzie w bardzo ograniczonym zakresie i w bardzo specyficznych warunkach. Tak więc po tej wycieczce w stronę teorii systemów ekolodzy pozostali ze świadomością podstawowego problemu, przed którym stoją, a który uświadomili sobie patrząc na osiągnięcia swoich kolegów zajmujących się biologią ewolucyjną: jak pogodzić fakt, że osobnik nastawiony jest na maksymalizację krótkookresowego sukcesu reprodukcyjnego, do czego przekonuje nas biologia ewolucyjna, z długookresową trwałością układu ekologicznego.

W ekologii próbowano formułować różnego rodzaju prawa i zasady. Na przykład zasada konkurencyjnego wypierania Gausego

(Gause 1934) mówi, że trwale współwystępować konkurując o  $n$  zasobów może co najwyżej  $n$  gatunków. Albo zasada sformułowana przez Roberta Maya (May 1973) mówiąca o tym, że złożoność układu ekologicznego pociąga za sobą jego stabilność. Żadna z tych prób nie wytrzymała konfrontacji z czasem. Żadna z nich nie osiągnęła statusu praw i zasad, jakie znamy z fizyki. O każdej można powiedzieć, że są zarówno prawdziwe, jak i fałszywe, wskazując liczne przykłady za i przeciw pochodzące z obserwacji przyrody, z eksperymentów i z modeli matematycznych.

Ta więc mimo bardzo dużej liczby wyników doświadczeń i obserwacji układów ekologicznych oraz ich elementów składowych, jak również prób formułowania modeli matematycznych, które dostarczyły bardzo wielu szczegółowych informacji ekologicznych, ekologia jako całość pozostaje nauką o dość „rozmytym” statusie. Na usprawiedliwienie tego stanu rzeczy można powiedzieć tylko, że zajmuje się ona rzeczywiście złożonymi układami, których podstawowy element składowy – osobnik – jest już o wiele bardziej skomplikowany niż to, z czym spotykają się fizycy czy chemicy.

## 6. Matematyczność ekologii

Ekologia jest matematyzowalna, gdyż stosuje się w niej modele matematyczne (Uchmański 2015). Jeżeli popatrzymy na całą biologię, to dostrzeżemy, że proces ten rozpoczął się najwcześniej właśnie w ekologii (Kingsland 1995). Jeszcze w latach dwudziestych ubiegłego wieku ustalili się w ekologii pewien standard, jeśli chodzi o stosowane metody matematyczne. Jest to zasługa przede wszystkim włoskiego matematyka Vito Volterra (Volterra 1931), amerykańskiego chemika Alfreda Lotki, amerykańskiego zoologa Raymonda Pearla i amerykańskiego ekologa Roberta MacArthura. Od tego pierwszego nazwiska modele te tradycyjnie zwiemy volterrowskimi. Doświadczalne podstawy tego podejścia są natomiast zasługą wcześniej wspomnianego rosyjskiego ekologa Georgija Gausego.



Świat przyrody nieożywionej – fizyka – był zawsze źródłem inspiracji dla matematyki i matematyków. Matematyka rozwijała się w znacznym stopniu dzięki modelom i metodom matematycznym potrzebnym do opisu zjawisk i procesów fizycznych. W ekologii było inaczej. Nie wymyślono na potrzeby ekologii niczego nowego. Zadoptowano natomiast metody od dawno używane fizyce – równania różnicowe i różniczkowe (May 1976, May i McLean 2007). Wymieńmy najbardziej znane z tych modeli: równanie wzrostu wykładniczego opisujące nieograniczony wzrost populacji, równanie logistyczne dla opisu ograniczonego wzrostu populacji oraz układ dwóch lub więcej równań różniczkowych lub różnicowych używanych do opisu zmian zagęszczenia populacji konkurujących gatunków, drapieżników i ich ofiar, pasożytów i żywicieli lub populacji gatunków, które pozostają w związku mutualistycznym. Te ostatnie modele, opisujące układy wielogatunkowe, są wcześniej wspomnianymi modelami volterrowskiego typu.

Użycie równań różniczkowych i różnicowych bardzo dobrze pasuje do paradygmaty zależności od zagęszczenia przyjętego w ekologii. Zakłada się bowiem, że zmienną stanu poprawnie i w pełni opisującą stan populacji jest jej zagęszczenie. Natomiast model typu volterrowskiego (to znaczy odpowiednie równanie różnicowe lub różniczkowe albo ich układ) podaje nam przepis na szybkość zmian tego zagęszczenia. Po prawej stronie tych równań stoi także zagęszczenie (lub zagęszczenie w przypadku układu równań) i kilka parametrów mających związek ze średnim tempem produkcji potomstwa i umierania osobników w populacji. Tak więc rozwiązując takie równanie lub ich układ, dostajemy zagęszczenia populacji w kolejnych krokach czasowych albo zagęszczenia populacji jako funkcje czasu.

Użycie takich właśnie metod matematycznych stanowi ogromne ułatwienie przy badaniu właściwości rozwiązań tych modeli. Mamy bowiem do dyspozycji cały arsenał metod służących analizie tego typu równań (Maynard Smith 1974, Bazykin 1985).

Z bardziej znanych i dostarczających bardzo pogłębionych informacji o dynamice opisanego układu wystarczy wspomnieć chociażby jakościową analizę układów równań różniczkowych. Z drugiej strony metody te nie powstały na użytek ekologii. Znajdują zastosowanie w fizyce, stamtąd zostały wzięte i pierwotnie służyły do opisu na przykład ruchu punktów materialnych. To raczej ekologia została wciśnięta w ramy już gotowych schematów matematycznych. Rodzi się pytanie, czy takie postępowanie było poprawne? Czy prawidłowy jest obraz dynamiki układów ekologicznych, jakiego dostarczają nam modele volterrowskie?

## 7. Stabilność układów ekologicznych

Ekolodzy mają na swoim koncie ogromną liczbę obserwacji przyrody. W ekologii wykonano równie bardzo dużą liczbę doświadczeń w laboratoriach i w warunkach naturalnych. Dysponujemy więc ogromną ilością informacji na temat układów ekologicznych – o ich dynamice, funkcjonowaniu i najrozmaitszego rodzaju związkach i zależnościach. Jednak to nie z tego morza faktów pochodzą uogólnienia na temat natury i właściwości układów ekologicznych. Jak to zwykle w naukach przyrodniczych bywa, wyłaniają się one jako rezultat badania struktur matematycznych opisujących przyrodę.

Pod tym względem ekologia ma niewielkie możliwości. Jeśli strukturami matematycznymi opisującymi właściwości układów ekologicznych są równania różniczkowe lub różnicowe, to naturalnym odruchem jest badanie warunków stabilności rozwiązań tych równań. Tak też się stało w ekologii. Poszukując odpowiedzi na podstawowe w ekologii pytanie o trwałość różnorodności biologicznej, ekolodzy rozpoczęli poszukiwania takich założeń, głównie co do wartości parametrów jak również co do struktury układów równań różniczkowych opisujących wielogatunkowe układy ekologiczne (choć ogólny schemat budowy modelu pozostawał zawsze volterrowski), które dają stabilne rozwiązania. Stabilność oznacza w tym przypadku

trwał współwystępowanie wszystkich gatunków tworzących układ ekologiczny – w stabilnym układzie zagęszczenia populacji składających się na układ ekologiczny mogą się zmieniać, ale nie powinny spadać do zera ani rosnąć nieograniczenie.

Trzeba przyznać, że takich warunków stabilności sformułowano w ekologii wiele (Swireżew i Logofet 1978). Niektóre z nich znalazły potwierdzenie w obserwacjach i eksperymentach, inne nie. Ponieważ formułowano je na podstawie stosunkowo prostych, bardzo często liniowych równań różniczkowych i różnicowych, to nawet niewielkie modyfikacje tych równań dawały z kolei wyniki znacznie różne od pierwotnych. I tak na przykład znana z prostych eksperymentów laboratoryjnych zasada konkurencyjnego wypierania gatunków sformułowana przez Gausego w latach dwudziestych ubiegłego wieku ma potwierdzenie w najprostszych modelach volterrowskiego typu. Ale stosunkowo nieznaczne modyfikacje tego modelu pokazują, że można zbudować model, którego wyniki wypadają interpretować przeciwnie do zasady Gausem: dowolna liczba konkurujących gatunków może trwale współwystępować konkurując o zaledwie jeden rodzaj zasobów. Z kolei obserwacje układów ekologicznych w naturze nie dają jednoznacznej odpowiedzi na pytanie, co czyni je trwałymi.

W ekologii nie ma ścisłego związku między tą jej częścią, która zajmuje się teoretycznymi rozważaniami popartymi modelami matematycznymi a drugą częścią skupioną na obserwacjach i eksperymentach, tak jak ma to miejsce w fizyce, gdzie istnieje fizyka teoretyczna i eksperymentalna. Przeważająca część stwierdzeń formułowana jest w ekologii werbalnie w języku naturalnym. Prowadzi to często do nadużywania pojęć lub posługiwania się nimi, bez jasnej ich definicji. Taki status zdobył sobie w ekologii termin stabilność. Używany jest w bardzo wielu znaczeniach. Bardzo często pełni rolę uniwersalnego wytrycha, który prawdziwa siłą wyjaśniania jest jednak mocno podejrzana.

## 8. Ekologia a biologia ewolucyjna

Biologia ewolucyjna zajmuje się adaptacjami. Adaptacje to cechy osobników, które zapewniają im sukces reprodukcyjny i przez to mają szansę utrwalić się w populacji (Ridley 1993, Stearns i Hoekstra 2005). Tak więc biologia ewolucyjna poszukuje optymalnej postaci osobnika. Ekologia z kolei zajmuje się realnym życiem osobników. W obszarze zainteresowań ekologii znajdują się oczywiście osobniki o optymalnych cechach, które odniosły sukces i przekazały swoje optymalne cechy potomstwu, ale również osobniki, które mimo tego, że posiadały optymalne cechy, to z różnych przyczyn nie miały szczęścia w życiu i nie odniosły sukcesu reprodukcyjnego oraz takie, które takich optymalnych cech nie posiadają, ponieważ są nosicielami niekorzystnych kombinacji genów lub nie dane im było te optymalne cechy rozwinąć. Nawiasem mówiąc osobników tych dwóch ostatnich kategorii jest w każdym pokoleniu zwykle znacznie więcej niż osobników pierwszej kategorii. Tak więc ujmując problem w skrócie można powiedzieć, że biologia ewolucyjna zajmuje się wyłącznie udanymi produktami doboru naturalnego, a ekologia również „odpadami” tego procesu.

Proces doboru naturalnego jest procesem optymalizacyjnym, w którym optymalny wymiar i kształt celu osiągnąć jest pod warunkiem spełnienia szeregu ograniczeń. Adaptacje będące produktem tego procesu – tak jak je widzimy obecnie – maksymalizują krótkoterminowy sukces reprodukcyjny osobnika. Nie ma adaptacji, które powstawałyby przede wszystkim dlatego, aby zapewnić równowagę, stabilność bądź trwałość populacji lub całego układu ekologicznego. Dzieje się tak, gdyż, jak się obecnie uważa, tak zwany dobór grupowy, który mógłby sprzyjać pojawianiu się takich korzystnych dla grupy cech, działa tylko w bardzo ograniczonym zakresie. Adaptacja może oczywiście mieć taki korzystny dla grupy skutek, ale będzie to tylko niezamierzony przez dobór naturalny produkt uboczny jego działania. Należy raczej oczekiwać czegoś

przeciwne. Adaptacje zapewniające osobnikowi w krótkiej perspektywie czasu sukces reprodukcyjny działają raczej wbrew równowadze, stabilności oraz trwałości populacji i układu ekologicznego. Jak już wspominałem wcześniej, dotykamy w tym momencie podstawowego pytania w ekologii, które się pojawia na styku ekologii i biologii ewolucyjnej: jeśli nie dobór naturalny, to co zapewnia trwałość różnorodności biologicznej?

## 9. Podejście osobnicze

Królujący w ekologii do tej pory pogląd, że czynniki zależne od zagęszczenia wyznaczają funkcjonowanie układów ekologiczny, poparty jeszcze dodatkowo tradycyjnym sposobem matematycznego modelowania dynamiki tych układów, usunął w cień kilka aspektów różnorodności biologicznej, o których mówiliśmy wcześniej. W ostatnich dwóch dziesięcioleciach pojawił się jednak pogląd, że, aby dostrzec znaczenie różnorodności biologicznej w pełnej skali, powinniśmy wrócić do korzeni i ponownie odwołać się do osobników (a nie do zagęszczenia populacji) jako podstawowych „atomów”, z których składają się układy ekologiczne. Zwiemy to podejściem osobniczym w ekologii (Grimm i Railsback 2005).

Jak można zastosować to podejście przy matematycznym modelowaniu dynamiki układów ekologicznych? Ogólna idea jest bardzo prosta. Nie staramy się – tak jak to ma miejsce w klasycznym podejściu – od razu sformułować równania opisującego tę dynamikę, tylko zastanawiamy się, co robią osobniki składające się na tę populację. Jak korzystają z zasobów środowiska? Jakie są relacje między nimi? Jak oddziałują ze sobą? Który z nich się rozmnaża, a który umiera bezpotomnie? Dynamika liczebności populacji wchodzących w skład układu ekologicznego pojawia się w pewnym sensie mimochodem. Jest produktem ubocznym powyższych zdarzeń i procesów. Po prostu co pewien czas możemy poprosić model, żeby policzył, ile jest osobników w populacjach. Zagęszczenie populacji przestaje pełnić centralną rolę w modelu. Nie jest

zmienną stanu, o której zależy wszystko, co ma wpływ na dynamikę układu. Zależności od zagęszczenia występują w modelach osobniczych w postaci, która jest odpowiednia do ich znaczenia. Na przykład przy opisie interakcji między osobnikami rozsądnie jest przyjąć, że rezultaty tych interakcji zależą od liczby, ale również od jakości, oddziałujących ze sobą osobników.

Zestaw potrzeb, jakie się pojawiają, gdy zaczynamy stosować podejście osobnicze, jest w istocie niewielki (Uchmański i Grimm 1996). Aby zbudować sobie wyobrażenie o podstawowych procesach i zjawiskach dotyczących osobników w populacjach potrzebujemy w zasadzie informacji o narodzinach i śmierci osobnika, o jego wzroście i rozwoju, o produkcji potomstwa i na koniec – a jest to informacja najważniejsza – o interakcjach z innymi osobnikami tego samego i innych gatunków.

Jeśli przyjrzymy się arsenałowi metod, które proponuje nam matematyka, to okaże się, że wiele z nich doskonale pasuje do naszych potrzeb, gdy zaczynamy stosować podejście osobnicze. Pewne z nich dają wręcz mechanistyczne opisy zjawisk i procesów bardzo przydatnych w osobniczym podejściu do modelowania dynamiki układów ekologicznych. Dotyczy to na przykład opisów interakcji między osobnikami. Mamy bardzo liczne modele opisujące energetykę organizmu, jego rozwój i wzrost. Dotyczy to zarówno zwierząt jak i roślin, gdzie jest to trudniejsze, gdyż rozwój organizmu oznacza również powstawanie skomplikowanej i bardzo elastycznej, przestrzennej struktury rośliny.

Spora jest także danych eksperymentalnych przydatnych w podejściu osobniczym. Szczególnie zasłużona jest w tym względzie tak zwana bioenergetyka ekologiczna. Jednak przeważająca część eksperymentów w ekologii była robiona przez ekologów, którzy byli wyznawcami paradygmatu zagęszczeniowego. Oznacza to, że eksperymenty te dostarczają informacji o wartościach średnich mierzonych zmiennych oraz parametrów i w zasadzie



ich przydatność ogranicza się do tego, iż mogą posłużyć do sprawdzania przewidywań płynących z podejścia osobniczego. Ono bowiem, nie uznając zależności od zagęszczenia za siłę napędzającą dynamikę układów ekologicznych, również powinno dawać jako produkt uboczny podobne zależności.

Fakt, że w podejściu osobniczym uznajemy osobnika za podstawowy element składowy układów ekologicznych, oznacza, że musimy dostrzegać znaczenie i konsekwencje tego, iż osobniki są różne. Zmienność osobnicza, będąca rezultatem odrębnej indywidualności każdego osobnika w populacji, jest moim zdaniem najważniejszą konsekwencją stosowania podejścia osobniczego w ekologii. Zmienność osobniczą musimy uwzględnić jako założenie w modelach osobniczych, ale również modele te mają obowiązek produkować tę zmienność, a my interpretując wyniki modeli musimy ją brać pod uwagę. Zmienność osobniczej musi być poświęcone znacznie więcej badań eksperymentalnych, gdyż do tej pory dostrzegali ją prawie wyłącznie ekolodzy roślin. Z tego powodu modele volterrowskie, które tę zmienność zaniedbywały, nie były stosowane w ekologii roślin. Przyjęcie za zmienną stanu zagęszczenia populacji, a w konsekwencji zaniedbanie zmienność osobniczej, jest chyba największym grzechem klasycznych, volterrowskich modeli w ekologii. Powoduje on to, iż dwa modele dla tego samego procesu – jeden klasyczny a drugi osobniczy – będą prawdopodobnie dawały różne wyniki. Wyobraźmy sobie bowiem następujący przykład. Niech populacja zajmuje powierzchnię o rozmiarze  $s$ . Wtedy zagęszczenie populacji będzie równe liczbie osobników podzielonej przez  $s$ . Załóżmy, że w pewnym pokoleniu liczebność populacji spada do jednego osobnika. Wtedy zagęszczenie populacji będzie równe  $1/s$ . W modelu volterrowskim, powiedzmy w postaci równania różniczkowego, gdzie zmienna stanu – zagęszczenie – jest liczbą rzeczywistą i gdzie rozwiązania mają charakter asymptotyczny zagęszczenie mogą mieć jeszcze mniejsze wartości, a proces

jego zmierzania do zera może trwać jeszcze długo. Inaczej jest w modelu osobniczym. Jeśli liczebność populacji spadnie do 1, to wszystko zależy od tego, jaki jest ten jedyny osobnik. Jeśli w aktualnych warunkach środowiska jest w stanie wyprodukować choć jednego potomka, to populacja trwa dalej, jeśli nie – wymiera natychmiast.

Jaki obraz przyrody daje osobnicze podejście do ekologii? Nasuwa mi się w tym miejscu porównanie z obiektami matematycznymi zwanymi fraktalami. Są to bardzo złożone i nieregularne struktury geometryczne wtedy, gdy patrzymy na nie jako na całość. Trudno jest nam zrozumieć, według jakich zasad powstały. Jednakże fraktale można zbudować w bardzo prosty, wręcz nudny, sposób. Otóż fraktal jest skomplikowaną strukturą geometryczną dlatego, że powstaje przez wielokrotne dokładanie do już istniejącej struktury niewielkiego i o prostej geometrii elementu zwanego modułem. Podobnie jest w ekologii. Mamy moduły – osobniki, znamy ich cechy i interakcje między nimi. Z tych modułów składamy populację. Obraz, który się wyłania, jest skomplikowany, gdyż modułów jest bardzo wiele. Trudno nam zrozumieć funkcjonowanie przyrody, gdy patrzymy na nią jako na całość. Ale przecież możemy postąpić podobnie, jak przy budowie fraktali, gdzie różne moduły wielokrotnie iterowane dają na końcu tego procesu różne struktury. Możemy z osobników budować typowe modele dla typowych sytuacji ekologicznych. Muszą one oczywiście podlegać weryfikacji eksperymentalnej, ale to zostawmy pomysłowości ekologów-eksperymentatorów. Nie możemy naiwnie oczekiwać, że jedno równanie – powiedzmy równanie logistyczne – opisz wszystkie pojedyncze populacje. Pracujemy bowiem z obiektem, którego podstawową cechą jest różnorodność. Dla różnych gatunków, dla różnych grup ekologicznych, dla różnych sytuacji ekologicznych będziemy mieli różne schematy budowy modeli. Z nich będzie można złożyć opis większej całości i zrozumieć jej funkcjonowanie. Trzeba w przyrodzie poszukiwać typowych wzorców, które

posłużą do weryfikacji tak budowanych modeli (Grimm i in. 1996).

Fizycy i filozofowie przyrody bardzo często mówią o matematyczności przyrody (Heller i Życiński 2010, Lemańska 2013, Heller 2014). Prowadzi to niektórych z nich do bardzo daleko idących konsekwencji co do prawdziwej natury rzeczywistości (Tegmark 2105). Termin ten oznacza, że przyrodę można poznawać analizując właściwości matematycznych struktur użytych do jej opisu. To bardzo atrakcyjny sposób patrzenia na przyrodę, ale jak sądzę słuszny tylko w przypadku fizyki i przyrody nieożywionej. Mówiąc o żywej przyrodzie powinniśmy raczej używać terminu algorytmiczność (Uchmański 2016). Nie da się bowiem w ekologii budować modeli matematycznych takich jak w fizyce – analizowanych metodami analitycznymi. Taką próbą – moim zdaniem nieudaną – były modele volterrowskie, które korzystały z metod matematycznych zapożyczonych z fizyki. To, że życie istnieje w postaci osobników, zmusza nas do użycia opisu algorytmicznego. Historię życia osobnika, realizowane przez niego cele, wypełniane funkcje życiowe mogą być opisane wyłącznie w formie algorytmu. To niestety ma poważne konsekwencje. Oznacza bowiem, że w ekologii zmuszeni będziemy stosować mało eleganckie metody symulacji komputerowych. Z drugiej strony może to nie jest największa trudność do pokonania, gdy bierzemy się za opis przyrody ożywionej. Być może będzie to wymagało od nas, przyzwyczajonych do elegancji analitycznych metod używanych w fizyce, tylko zmiany stosunku do symulacji komputerowych, używanych przecież w coraz szerszym zakresie w naukach przyrodniczych.

## 10. Zakończenie

W ekologii zgromadzoną ogromną ilość informacji pochodzących z obserwacji i eksperymentów. Prawie zawsze zbierane one była zgodnie z pewnym obrazem świata przyrody, który eksperymentator uważał za słuszny, lub służyła do potwierdzenia lub obalenia określonej hipotezy ekologicznej.

Ponieważ klasyczna ekologia zdominowana była przez pogląd, który w każdym zakątku przyrody widział zależności od zagęszczenia, więc eksperymenty i obserwacje w przeważającej części obarczone są tym spojrzeniem. Istnieją co prawda eksperymenty i obserwacje robione w duchu podejścia osobniczego lub takie, które mogą być w tym duchu interpretowane, ale jest ich zdecydowanie mniej. Gdybyśmy uznali podejście osobnicze za właściwe dla ekologii, to należałoby apelować o intensyfikację prac eksperymentalnych pozwalających na rozwój podejścia osobniczego w ekologii. Potrzebne są eksperymenty pozwalające zrozumieć przede wszystkim, jak osobniki realizują swoje cele życiowe – wzrost, rozwój, rozmnażanie – w interakcjach z innymi osobnikami tego samego i innych gatunków oraz w relacji do środowiska fizycznego. Przed wielu laty bioenergetyka ekologiczna była dziedziną ekologii niemalże z definicji predestynowaną do tego typu badań. Niestety, wtedy gdy rozwijała się intensywnie, ograniczała swoje zainteresowanie do osobnika izolowanego od wpływów innych osobników. Później zdominowana została przez badaczy zainteresowanych biologią ewolucyjną i nigdy nie przeszła na etap badania bioenergetycznych aspektów interakcji między osobnikami.

Obraz układu ekologicznego i jego dynamiki, jaki wyłania się z podejścia osobniczego, jest niewątpliwie skomplikowany. Jest on trochę prostszy w przypadku organizmów prowadzących osiadły tryb życia – na przykład roślin lądowych, gdyż w tym przypadku mamy dość dobre wyobrażenia o sposobie opisu interakcji między takimi organizmami. Obraz ten komplikuje się znacznie w przypadku większości zwierząt poruszających się względem środowiska. Po pierwsze niewiele wiemy o mechanizmach interakcji między tego typu organizmami, a różnorodność ich jest tutaj prawdopodobnie ogromna. Po drugie obecność zazwyczaj bardzo dużej liczby oddziałujących ze sobą w populacji osobników prowadzi do bardzo specyficznego rodzaju przypadkowości. Nawet bowiem wtedy, gdy historia życia

osobnika jest całkowicie deterministyczna (zazwyczaj tak jednak nie jest), to fakt, że populacja składa się zwykle z bardzo wielu takich osobników, daje każdemu z nich subiektywne poczucie przypadkowości, gdyż nie jest on w stanie przewidzieć wszystkich „ruchów” innych osobników w populacji (Heller 2012). Oprócz poszukiwania typowych wzorców zachowania układów ekologicznych, o których mówiłem już wcześniej, również badanie zmienności osobniczej, różnych wymiarów przypadkowości oraz związków między tymi dwoma zjawiskami w układach ekologicznych i ich znaczenie dla dynamiki tychże wydają się być ważnymi elementami badań ekologicznych.

Świat przyrody ożywionej jest rzeczywiście bardzo złożony i różnorodny. Jednak nawet już teraz, gdy jeszcze nie do końca rozumiemy jego różnorodność z perspektywy podejścia osobniczego, mamy możliwość posługiwania się opisem, o którego poprawności świadczy to, że doskonale sprawdza się on w praktycznych zastosowaniach ekologii. Otóż o układach ekologicznych można myśleć jako o gigantycznych przetwornikach energii i materii, a ich dynamikę opisywać w kategoriach przepływu przez nie energii i krążenia materii. Ten opis nie jest tak szczegółowy, jak wymaga tego podejście osobnicze. Nie interesują nas losy osobników. Najczęściej ograniczamy się do poziomu troficznego lub gatunków składających się na poziom troficzny jako podstawowych elementów, z których budujemy nasze wyobrażenie o układzie ekologicznym. Zastanawiamy się, ile energii albo materii ze środowiska lub niższego poziomu troficznego pochłania w jednostce czasu dany poziom troficzny i przekazuje wyższym poziomom. Mamy do dyspozycji cały arsenał dobrze opracowanych metod chemii środowiska pozwalający na mierzenie tych przepływów. Podejście takie sprawdziło swoją przydatność przy badaniu na przykład procesu eutrofizacji wód (zajmujemy się wtedy krążeniem fosforu i azotu w układach ekologicznych) lub globalnego ocieplenia, kiedy interesuje nas krążenie węgla

w biosferze. W tej dziedzinie ekologii buduje się także modele matematyczne. Przy czym ku uciesze zwolenników klasycznej ekologii matematycznej sprawdzają się tu doskonale modele wykorzystujące równania różniczkowe i różnicowe. Badając krążenie pierwiastków i przepływy energii przez układy ekologiczne nie dostaniemy wyczerpującej odpowiedzi na najważniejsze pytanie ekologii o przyczyny istnienia i trwania różnorodności biologicznej. Jednak zajmujemy się tłem, na którym ta różnorodność ma szansę się ujawnić, jak również pokazujemy, że ekologia widziana jako gałąź biologii może być przydatna przy rozwiązywaniu bardzo istotnych praktycznych problemów z zakresu ochrony przyrody.

Na koniec chciałbym się podzielić paroma uwagami na temat ekologii nie wchodzącymi jednak w zakres nauki. Pragnę mianowicie powiedzieć o estetycznych walorach zajmowania się ekologią. Większość ludzi lubi przyrodę. Wyrażamy to na różne sposoby w zależności od tego, z jakiej tradycji się wywodzimy. Lubimy przyrodę obserwować, lubimy na nią patrzeć i podziwiać. Dla większości z nas przyroda jest ładna. Ekolog zajmuje się tym, co dla większości ludzi jest ładne! Świadomość tego faktu jest dla mnie źródłem ogromnej radości. Dodatkowo ekolog zajmuje się obiektami makroskopowymi takimi, które może dostrzec własnymi zmysłami czasem tylko wspomozonymi na przykład mikroskopem. Takiej możliwości pozbawiona jest większość fizyków. To jest również ogromna zaleta ekologii. Staramy się bowiem zrozumieć otaczający nas świat żywej przyrody, z którym stykamy się od pierwszych przeblysków świadomości po urodzeniu i który nas oczarowuje swoim bogactwem i pięknem aż do ostatnich naszych dni.

## Bibliografia

- Andrewartha H. G., Birch L. C., 1954, *The distribution and abundance of animals*, The University of Chicago Press, Chicago.
- Barbosa P., Schultz J. C. (red.), 1987, *Insect outbreaks*, Academic Press, San Diego.

- Coyne J. A., Orr H. A., 2004, *Speciation*, Sinauer, Sunderland.
- Bazykin A. D., 1985, *Matematyckaja biofizika wzaimodejstwowujuschich populacji*, Nauka, Moskwa.
- Gause G. F., 1934, *The struggle for existence*, Williams and Wilkins, Baltimore.
- Golley F. B., 1993, *A history of the ecosystem concept in ecology. More than the sum of the parts*, Yale University Press, New Haven.
- Grimm V., Frank K., Jeltsch F., Brandl R., Uchmański J., Wissel Ch., 1996, *Pattern-oriented modelling in population biology*, The Sciences of the Total Environment, 183, 151-166.
- Grimm V., Railsback S., 2005, *Individual-based modeling and ecology*, Princeton University Press, Princeton.
- Harper J. L., 1977, *Population biology of plants*, Academic Press, London.
- Heller M., 2012, *Filozofia przypadku. Kosmiczna fuga z preludium i codą*. Copernicus Center Press, Warszawa.
- Heller M., 2014, *Elementy mechaniki kwantowej dla filozofów*, Copernicus Center Press, Warszawa.
- Heller M., Życiński J., 2010. *Matematyczność przyrody*. Petrus, Kraków.
- Kingsland S. E., 1995, *Modeling nature. Episodes in the history of population ecology*, The University of Chicago Press, Chicago.
- Lemańska A., 2013, *Matematyczność czy matematyzowalność przyrody?* Studia Philosophiae Christianae, 49, 5-24.
- May R. M., 2013, *Stability and complexity in model ecosystems*, Princeton University Press, Princeton.
- May R. M. (red.), 1976, *Theoretical ecology. Principles and applications*, W. B. Saunders Company, Philadelphia.
- May R. M., McLean A. (red.), 2007, *Theoretical ecology. Principles and applications*, Oxford University Press, Oxford.
- Maynard Smith J., 1974, *Models in ecology*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Mayr E., 1964, *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*, Dover Publications, New York.
- Ridley M., 1993, *Evolution*, Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- Rosenzweig M. L., 1995, *Species diversity in space and time*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Stearns S. C., Hoekstra R. F., 2005, *Evolution. An introduction*, Oxford University Press. Oxford.
- Swireżew J. M., Logofet D. O., 1978, *Ustożcwość biologiceskich soobscestw*, Nauka, Moskwa.
- Tegmark M., 2015. *Nasz matematyczny Wszechświat. W poszukiwaniu prawdziwej natury rzeczywistości*. Prószyński i S-ka, Warszawa.
- Trojan P., 1980, *Homeostaza ekosystemów*, Ossolineum, Wrocław.
- Uchmański J., 2015, *Matematyczność biologii*, Filozofia i Nauka, 3, 345-352.
- Uchmański J., 2016, *Algorytmiczność biologii*, Studia Philosophiae Christianae.
- Uchmański J., Grimm V., 1996, *Individual-based modelling in ecology: what makes the difference?*, Trends in Ecology and Evolution, 11, 437-441.
- Volterra V., 1931, *Lecons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie*, Gauthier-Villars, Paris.

## Ecology in the eyes of non-ecologist

### Summary

Ecology is a part of biology which deals with life of plants and animals in their environment. Nature protection is practical activity in which ecology is applied. Ecology is the most biological part of biology because it deals with individuals in their environment and individuals exist only in biology. The most important problem of ecology is biological diversity: its changes and persistence. Ecologists always focus their investigations on some ecological systems. In classical approach the most important mechanisms explaining functioning of ecological systems are dependences on densities of individuals in populations. Mathematical models usually applied in ecology are difference and differential equations, which is in accordance with the assumption about density-dependence, but focuses ecologists interests on stability of ecological systems. Evolutionary biology and ecology domains overlap only partly. Evolutionary ecology is dealing with individuals with optimal features, while ecology considers also losers of natural selection. Mathematical method used in classical ecology were taken from physics. It rises the question: are they proper for ecology. Recently, so called individual-based approach emerged, which stresses that



in order to understand diversity of nature one have go back directly to individuals as basic "atoms", from which ecological systems consist, and not to concentrate on densities. Such approach gives very complicated picture of ecological systems dynamics. An alternative way of describing ecological systems dynamics exists however in ecology, namely by means of matter cycling and energy flows. It allows using difference and differential equations during models building and was approved many times in practical applications.

**Key words**

ecology, biological diversity, mathematical models, volterrian models, individual-based approach

---