

# **Autoreferat**

Metody fizyki statystycznej w badaniach  
stabilności sieci pokarmowych

JANUSZ ALEKSANDER SZWABIŃSKI

Wrocław, 14.11.2014

# Spis treści

|                                                                                                                    |           |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>1 Dane osobowe</b>                                                                                              | <b>3</b>  |
| 1.1 Imię i nazwisko . . . . .                                                                                      | 3         |
| 1.2 Posiadane dyplomy, stopnie naukowe . . . . .                                                                   | 3         |
| 1.3 Dotychczasowe zatrudnienie w jednostkach naukowych . . . . .                                                   | 3         |
| <b>2 Wskazanie osiągnięcia naukowego stanowiącego podstawę postępowania habilitacyjnego</b>                        | <b>4</b>  |
| 2.1 Tytuł osiągnięcia naukowego . . . . .                                                                          | 4         |
| 2.2 Publikacje wchodzące w skład osiągnięcia naukowego . . . . .                                                   | 4         |
| <b>3 Omówienie celu naukowego ww. prac i osiągniętych wyników wraz z omówieniem ich ewentualnego wykorzystania</b> | <b>5</b>  |
| 3.1 Wprowadzenie . . . . .                                                                                         | 5         |
| 3.2 Szczegółowe omówienie prac . . . . .                                                                           | 8         |
| 3.3 Podsumowanie . . . . .                                                                                         | 24        |
| <b>4 Omówienie pozostałych osiągnięć naukowo-badawczych</b>                                                        | <b>26</b> |
| 4.1 Przed uzyskaniem stopnia doktora . . . . .                                                                     | 26        |
| 4.2 Po uzyskaniu stopnia doktora . . . . .                                                                         | 26        |
| <b>Bibliografia</b>                                                                                                | <b>28</b> |

# Rozdział 1

## Dane osobowe

### 1.1 Imię i nazwisko

Janusz Aleksander Szwabiński

### 1.2 Posiadane dyplomy, stopnie naukowe

- **stopień naukowy doktora nauk fizycznych**, nadany uchwałą Rady Instytutu Fizyki Teoretycznej w dniu 14.02.2002 po przeprowadzeniu nostryfikacji stopnia naukowego *Doktor der Naturwissenschaften* nadanego 24.10.2001 r. przez Wydział Fizyki i Elektrotechniki Uniwersytetu Saary (niem. *Universität des Saarlandes*). Tytuł rozprawy doktorskiej: „Dynamiczny czynnik strukturalny nadciekłego helu powyżej minimum rotonowego” (w oryginale *Der dynamische Strukturfaktor von superflüssigem Helium 4 oberhalb des Roton-Minimums*). Promotor: prof. Manfred Lücke. Recenzent: prof. Claudius Gros.
- **tytuł magistra fizyki** uzyskany 02.07.1998 r. na Wydziale Fizyki i Astronomii Uniwersytetu Wrocławskiego. Tytuł pracy magisterskiej: „Propagacja drgań w sieciach krystalicznych”. Opiekun: dr Zygmunt Petru. Recenzent: dr hab. Stanisław Ciechanowicz.

### 1.3 Dotychczasowe zatrudnienie w jednostkach naukowych

**Paź 2010 - obecnie** adiunkt w Instytucie Fizyki Teoretycznej Uniwersytetu Wrocławskiego<sup>1</sup>,

**Mar 2007 - Lut 2008** staż podoktorski na Wydziale Fizyki Uniwersytetu w Genewie (Szwajcaria),

**Lut 2002 - Sty 2009** adiunkt w Instytucie Fizyki Teoretycznej Uniwersytetu Wrocławskiego,

**Sie 1998 - Paź 2001** pracownik naukowy w Physikalisch-Technische Bundesanstalt w Brunshwiku (Niemcy).

---

<sup>1</sup>Brak ciągłości w zatrudnieniu w jednostkach naukowych wynika z faktu, że w okresie od lutego 2009 do grudnia 2011 pracowałem w Innovation Technology Group S.A. we Wrocławiu na stanowisku konsultanta IT i architekta rozwiązań. Do października 2010 było to moje jedyne zatrudnienie.

## Rozdział 2

# Wskazanie osiągnięcia naukowego stanowiącego podstawę postępowania habilitacyjnego

### 2.1 Tytuł osiągnięcia naukowego

Zgodnie z art. 16 ust. 2 ustawy z dnia 14 marca 2003 r. o stopniach naukowych i tytule naukowym oraz o stopniach i tytule w zakresie sztuki (Dz. U. nr 65 poz. 595 ze zm.) jako osiągnięcie naukowe przedstawiam cykl 7 publikacji pod wspólnym tytułem:

**„Metody fizyki statystycznej w badaniach stabilności sieci pokarmowych”**

### 2.2 Publikacje wchodzące w skład osiągnięcia naukowego

1. J. Szwabiński<sup>†</sup><sup>1</sup>, A. Pękalski and K. Trojan, *Competition and Predation in a Three Species Model*, Int. J. Mod. Phys. C 17 (2006) 1629.
2. A. Pękalski, J. Szwabiński, I. Bena and M. Droz, *Extinction risk and structure of a food web model*, Phys. Rev. E 77 (2008) 031917.
3. A. Pękalski and J. Szwabiński<sup>†</sup>, *Stability of a model food web*, Phys. Rev. E 79, (2009) 021915.
4. J. Szwabiński, A. Pękalski, I. Bena and M. Droz, *Food web model with detritus path*, Physica A 389 (2010) 2545-2556.
5. J. Szwabiński<sup>†</sup>, *Impact of proliferation strategies on food web viability in a model with closed nutrient cycle*, Physica A 391 (2012) 5479-5489.
6. J. Szwabiński<sup>†</sup>, *Density outbursts in a food web model with closed nutrient cycle*, Physica A 392 (2013) 3589-3600.
7. A. Pękalski and J. Szwabiński<sup>†</sup>, *Role of detritus in a spatial food web model with diffusion*, Phys. Rev. E 89 (2014) 052714.

---

<sup>1</sup>Symbol † przy nazwisku oznacza publikacje, w których byłem autorem korespondującym.

## Rozdział 3

# Omówienie celu naukowego ww. prac i osiągniętych wyników wraz z omówieniem ich ewentualnego wykorzystania

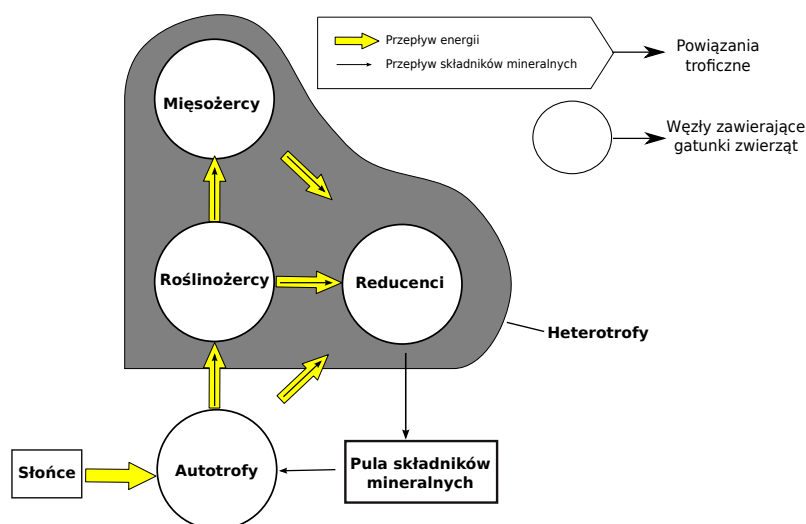
### 3.1 Wprowadzenie

Przeprowadzone w ramach osiągnięcia naukowego [1–7] badania dotyczą analizy, przy pomocy metod fizyki statystycznej, czynników wpływających na stabilność sieci pokarmowych. Tym samym sytuują się one w dziedzinie ekofizyki, stosunkowo młodej gałęzi nauki na pograniczu klasycznej ekologii, fizyki, matematyki i modelowania komputerowego.

Na pierwszy rzut oka, zastosowanie metod fizycznych do zagadnień ekologicznych może wydawać się dziwne. Ekologia to przecież nauka zajmująca się strukturą i funkcjonowaniem przyrody, m.in. poprzez badanie oddziaływań między organizmami a ich środowiskiem oraz wzajemnie między tymi organizmami. Natomiast fizyka postrzegana jest głównie jako nauka niezwykle skuteczna w odkrywaniu praw rządzących podstawowymi składowymi materii. Jednak między tymi dziedzinami jest sporo podobieństw. Na przykład, obie zajmują się układami złożonymi z dużej liczby oddziałujących ze sobą elementów, korzystając przy tym z podobnych metod matematycznych [8].

To właśnie analogie między tymi dziedzinami powodują, że coraz bardziej popularne stają się badania interdyscyplinarne na ich styku. Chociaż trend ten nasilił się w ostatnich dekadach, jego początki sięgają daleko wstecz. Pionierska książka Lotki z 1925 roku [9] nosiła tytuł „Elements of Physical Biology” jasno wskazując, że źródłem inspiracji autora była fizyka, w szczególności układy dynamiczne i termodynamika. Dziś ta książka uważana jest za fundament ekologii populacyjnej. Warto również wspomnieć, że jej wznowienie z 1956 roku [10] nosiło już tytuł „Elements of Mathematical Biology”, stanowiąc przyczynek do upowszechnienia nazwy *biologia matematyczna* stosowanej często w odniesieniu do badań interdyscyplinarnych dotyczących układów biologicznych.

Zbiorowe ruchy zwierząt (roje pszczół, klucze ptaków, ławice ryb, watahy wilków) [11], sposoby żerowania [12], inwazja gatunków [13] czy losowość czynników demograficznych w układach wielopopulacyjnych [14, 15] to tylko niektóre przykłady udanego zastosowania metod fizyki statystycznej do problemów z ekologii [16]. Fizyka statystyczna to gałąź fizyki zajmująca się układami złożonymi z bardzo dużej liczby prostych elementów. Dostarcza ona metod do opisu makroskopowych zachowań wyłaniających się z mikroskopowych oddziaływań między poszczególnymi elementami. Tego typu zachowania emergentne stanowią znak szczególny układów złożonych, których z kolei używa się do modelowania procesów w wielu dziedzinach poza fizyką, w tym w ekologii.



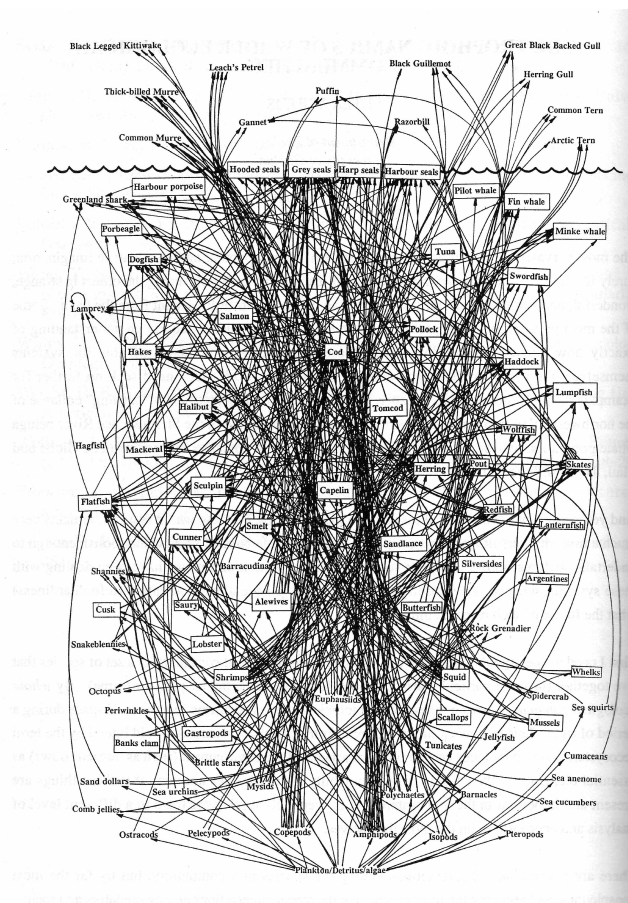
Rysunek 3.1: Schemat sieci pokarmowej złożonej z trzech poziomów troficznych: producentów (autotrofów), roślinożerców i reducentów oraz mięsożerców. Strzałki ilustrują zależności pokarmowe między gatunkami (wyznaczają kierunek przepływu energii i materii). Źródło: Wikipedia.

Z badań interdyscyplinarnych na pograniczu ekologii i fizyki korzysta również fizyka jako dziedzina nauki. Sztandarowym przykładem jest tu praca Maya [17] o stabilności i bifurkacji w równaniach opisujących ewolucję populacji, która odegrała ważną rolę w rozwoju teorii chaosu. Natomiast koncepcja wielu światów w połączeniu z zasadą antropiczną [18], stosowane w kosmologii i astronomii do wyjaśnienia wielkości stałych fizycznych we Wszechświecie, stanowią analogię do różnorodności genetycznej i doboru naturalnego, znanych od czasów Darwina [19].

Sieci pokarmowe (rys. 3.1), wprowadzone przez Eltona [20] do opisu zależności między organizmami różnych gatunków żyjących w jednym ekosystemie, to jedno z najważniejszych zagadnień we współczesnej ekologii. W szczególności różne aspekty stabilności sieci są przedmiotem intensywnych badań, w które oprócz ekologów zaangażowani są przedstawiciele różnych dziedzin nauki, w tym również fizycy. Powodów takiego zainteresowania jest kilka. Przede wszystkim, poznanie mechanizmów rządzących stabilnością sieci pokarmowych jest niezmiernie ważne dla naszych wysiłków mających na celu utrzymanie istniejących oraz rekonstrukcję zniszczonych ekosystemów. Ponadto, sieci pokarmowe należą do klasy układów złożonych (np. rys. 3.2) i ich analiza jest wyzwaniem samym w sobie, natomiast wyniki mogą okazać się cenne dla wszystkich badaczy zajmujących się tego typu układami.

Do początku lat 70. poprzedniego stulecia wśród ekologów panowało przekonanie, że stabilność sieci związana jest z jej złożonością [21–23]. Innymi słowy, im więcej poziomów troficznych i połączeń między nimi składało się na sieć pokarmową, tym powinna być ona bardziej stabilna. Hipoteza ta została zakwestionowana dopiero przez Maya [24], który dowiódł matematycznie (wykorzystując macierze losowe), że przy pewnych założeniach złożoność destabilizuje dynamikę układu. Swoją pracą May zainicjował debatę „złożoność-stabilność”, która trwa do dziś i nadal czeka na rozstrzygnięcie. Po jego odkryciu wiele badań poświęconych było poszukiwaniu mechanizmów, które pozwoliłyby przetrwać złożonym ekosystemom [25–32]. Wyniki tych badań wskazują, że ze względu na poczynione założenia wnioski Maya nie są ogólne i w zasadzie można oczekiwać, że złożoność sprzyja stabilności.

Zakończeniu debaty nie pomaga fakt, że w ekologii nie ma jednej, ogólnie przyjętej definicji stabilności. Pod tym pojęciem może się kryć np. odporność (ang. *resilience*), oporność (ang. *resistance*) czy też niewrażliwość (ang. *robustness*) ekosystemu. Ogólnie rzecz biorąc, wszystkie istniejące definicje można podzielić na dwie kategorie. Jedna związana jest ze stabilnością dynamiki układu, druga dotyczy możliwości układu do przeciwstawiania się

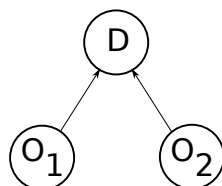


Rysunek 3.2: Uproszczona sieć pokarmowa północnego Atlantyku. Źródło: <http://www.fisherycrisis.com/coral7.html>.

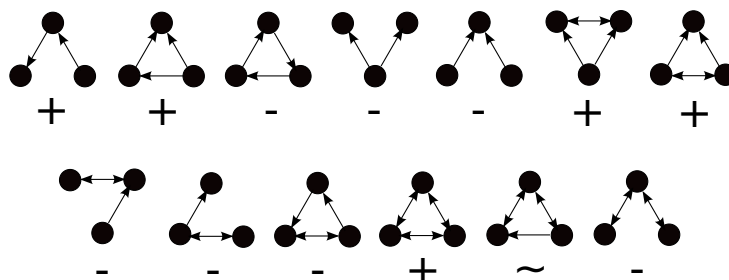
zmianom [33]. Jednak w kontekście działań nad ochroną różnorodności biologicznej pomija się czasami ten podział i przyjmuje roboczą definicję, według której stabilny ekosystem to po prostu ekosystem, który nie ginie.

Do tej pory zidentyfikowano kilka czynników wpływających na stabilność sieci pokarmowych. Do najważniejszych z nich należą: uprzedziałowienie sieci pokarmowych (ang. *compartmentalization*), wielożerność, kontrola odgórna (ang. *top-down control*) przez konsumentów najwyższego rzędu oraz efekty związane ze słabymi oddziaływaniami między gatunkami. Przedziały w sieci pokarmowej to podsieci złożone z gatunków oddziałujących ze sobą dużo częściej niż z pozostałymi gatunkami. W sieci o strukturze przedziałowej efekt kaskadowy (czyli wyginięcia kolejnych gatunków spowodowane gwałtownymi zmianami liczebności gatunków zwornikowych) ograniczony jest zwykle do jednego tylko przedziału, pozwalając przetrwać sieci jako całości [34, 35]. Polifagi, czyli organizmy wielożerne, poprzez zmianę źródła pożywienia na gatunek łatwiej dostępny (o dużej liczebności) pozwalają z kolei odbudować się organizmom mniej liczny [36, 37]. Kontrola odgórna również sprzyja stabilności sieci, ponieważ drapieżnicy na szczycie łańcucha pokarmowego ograniczając liczebność konsumentów na niższych poziomach troficznych, nie dopuszczając tym samym do nadmiernego przetrzebienia producentów w ekosystemie [38]. Natomiast słabe połączenia między gatunkami mogą, podobnie jak przedziały, tłumić niekorzystne dla całej sieci efekty [22, 33].

Poznanie podstawowych mechanizmów i procesów kształtujących złożone sieci pokarmowe ma ogromne znaczenie dla utrzymania lub odbudowy ekosystemów, ponieważ umożliwia ono przewidywanie reakcji i określenie odporności układów na zachodzące zmiany, zarówno wewnętrzne jak i zewnętrzne. Jednak mimo znaczącego postępu, jaki dokonał się w ekologii w ostatnich dekadach, wiele pytań dotyczących stabilności sieci pokarmowych (jak np. wspomniana już rola złożoności) pozostaje nadal bez jednoznacznej odpowiedzi. Dlatego



Rysunek 3.3: Układ złożony z jednego gatunku drapieżnika ( $D$ ) i dwóch gatunków ofiar ( $O_1$  i  $O_2$ ). Zwrot strzałek wskazuje kierunek przepływu biomasy.



Rysunek 3.4: Motywy sieci pokarmowych złożone z trzech gatunków [48].

sieci pokarmowe ciągle stanowią przedmiot intensywnych badań interdyscyplinarnych. Publikacje [1–7], składające się na osiągnięcie naukowe będące podstawą wniosku o przeprowadzenie postępowania habilitacyjnego, stanowią wkład do tych badań.

### 3.2 Szczegółowe omówienie prac

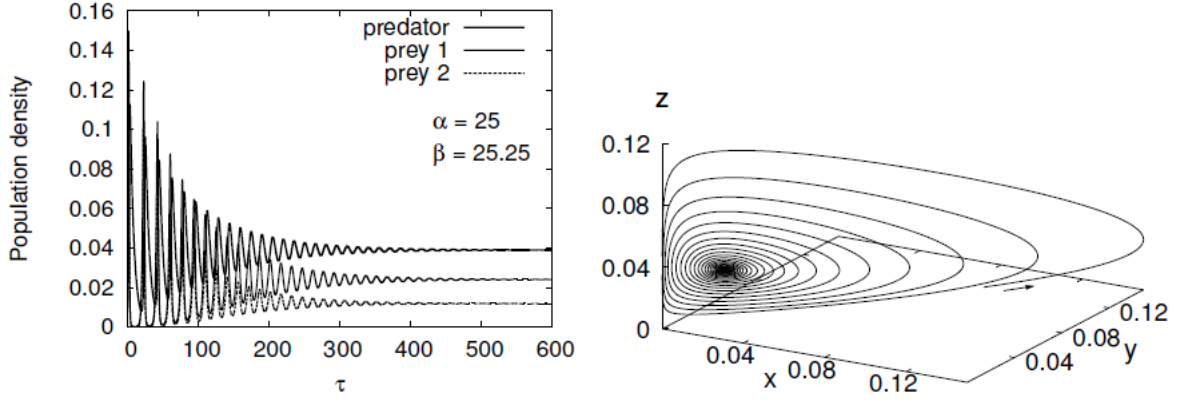
[1] J. Szwabiński, A. Pękański and K. Trojan, *Competition and Predation in a Three Species Model*, Int. J. Mod. Phys. C 17 (2006) 1629.

Celem tej pracy była analiza układu „drapieżnik-ofiara”, w którym jeden gatunek drapieżników żeruje na dwóch podobnych do siebie gatunkach ofiar (rys. 3.3). Układ ten jest interesujący przynajmniej z dwóch powodów. Po pierwsze, oprócz drapieżnictwa zawiera dodatkowy typ oddziaływań - współzawodnictwo między gatunkami na tym samym poziomie troficznym. Po drugie i ważniejsze, ten układ stanowi jeden z motywów zidentyfikowanych w rzeczywistych sieciach pokarmowych. Okazuje się bowiem, że sieci pokarmowe, podobnie zresztą jak większość sieci złożonych powstałych samoistnie lub wygenerowanych przez człowieka, cechują się dużą modularnością [39]. W ich strukturze można wyróżnić pewne motywy, czyli wzorce połączeń między gatunkami (podsieci), które w analizowanej sieci występują znacznie częściej niż w sieci losowej o tych samych parametrach [39–45].

Na rys. 3.4 przedstawiono wszystkie zidentyfikowane motywy z trzema gatunkami [45, 48]. Znakiem „+” oznaczone są te z nich, które w rzeczywistych sieciach pokarmowych występują znacznie częściej, niż w odpowiadających im modelach grafów losowych, znakiem „-” - motywy występujące rzadziej, natomiast „~” odpowiada motywom, których częstotliwość występowania jest taka jak w grafach losowych. Intuicyjnym wydaje się wniosek, że motywy nadreprezentowane w stosunku do grafów losowych sprzyjają stabilności, w przeciwnym bowiem razie sieci zbudowane z nich wyginęłyby.

Jak wynika z rysunku 3.4, analizowany w pracy motyw nie sprzyja stabilności, ponieważ w rzeczywistości występuje dużo rzadziej niż w modelach sieci losowych. Znalezienie mechanizmów prowadzących do niestabilności stanowiło jeden z celów pracy [1]. Do naszych analiz skorzystaliśmy z dwóch podejść: modelu średniopoleowego typu Lotki-Volterra [9, 46], oraz inspirowanego modelem Isinga i symulacjami Monte Carlo modelu agentowego na sieci kwadratowej.





Rysunek 3.5: Ewolucja układu w czasie (po lewej) i odpowiadający jej obraz w przestrzeni fazowej (po prawej) w przypadku koegzystencji trzech gatunków. Znaczenie parametrów w opisie rysunków:  $\alpha = c_1 K$  i  $\beta = c_2 K$ . Ponadto  $x = N_1/K$ ,  $y = N_2/K$  i  $z = N_3/K$ .

Model średniopolowy to nic innego jak układ trzech równań kinetycznych opisujących szybkość zmian liczebności populacji:

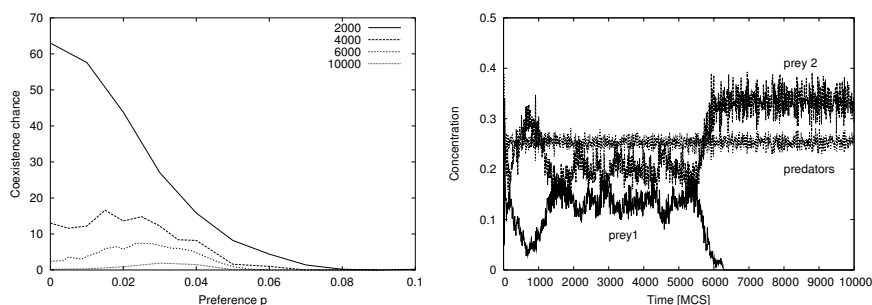
$$\begin{aligned}
 \frac{dN_1}{dt} &= rN_1 \left[ 1 - \frac{N_1}{K} - b\frac{N_2}{K} - c_1N_3 \right] \\
 \frac{dN_2}{dt} &= rN_2 \left[ 1 - \frac{N_2}{K} - b\frac{N_1}{K} - c_2N_3 \right] \\
 \frac{dN_3}{dt} &= r_3N_3 [c_1N_1 + c_2N_2 - d]
 \end{aligned} \tag{3.1}$$

gdzie  $N_1$ ,  $N_2$  i  $N_3$  to odpowiednio liczebności populacji  $O_1$ ,  $O_2$  i  $D$ ,  $r$  i  $r_3$  są tempami rozrodu ofiar (takie samo dla obu gatunków) i drapieżników,  $b$  opisuje efekty rywalizacji między gatunkami ofiar o przestrzeń życiową (takie same dla obu gatunków),  $K$  jest pojemnością środowiska,  $d$  to umieralność drapieżników, a  $c_1$  i  $c_2$  odpowiada efektom drapieżnictwa na obu gatunkach ofiar. W ramach modelu zakładamy zatem, że gatunki ofiar są praktycznie takie same, a różni je jedynie fakt, że mogą być zjadane przez drapieżniki z różnymi preferencjami, wyrażonymi w parametrach  $c_1$  i  $c_2$ . Po przeprowadzeniu analizy stabilności układu (3.1) okazało się, że posiada on atraktor, w którym wszystkie trzy gatunki współistnieją (rys. 3.5). Otrzymany wynik jest zatem niezgodny z naszymi oczekiwaniami na podstawie analizy statystycznej dostępnych sieci pokarmowych (rys. 3.4), a przy okazji łamie tzw. zasadę Gausego dotyczącą konkurencyjnego wypierania gatunków zajmujących takie same nisze ekologiczne [47].

Pewnym ograniczeniem modeli średniopolowych jest to, że pracują one na zmiennych zagregowanych - liczebnościach lub gęstościach populacji. Dlatego w celu sprawdzenia, czy omówiony powyżej wynik jest nieodłączną cechą badanego układu, czy raczej artefaktem związanym z wybraną metodą, postanowiliśmy zbadać układ z rysunku 3.3 w ramach modelu agentowego na siatce kwadratowej. Modele tego typu są coraz częściej stosowane w ekologii [49], ponieważ pozwalają na uwzględnienie cech i zachowań pojedynczych osobników oraz ich położenia w przestrzeni, oferując w ten sposób możliwość opisu sieci pokarmowej na poziomie mikroskopowym. Większy w porównaniu z modelami średniopolowymi stopień skomplikowania powoduje jednak, że modele agentowe rozwiązywane i analizowane są głównie w symulacjach komputerowych.

W ramach modelu mikroskopowego umieściliśmy osobniki gatunków  $D$ ,  $O_1$  i  $O_2$  w węzłach siatki kwadratowej o rozmiarze  $L \times L$ . Dla uproszczenia założyliśmy, że ofiary mają nieograniczony dostęp do pokarmu, tzn. mogą trwać wiecznie pod nieobecność drapieżników. Natomiast drapieżniki mogą przetrwać bez pożywienia tylko określoną liczbę kroków Monte Carlo. Jeżeli w tym czasie nie znajdą ofiary, giną z głodu i są usuwane z siatki.

Podobnie, jak w modelu średniopolowym, gatunki ofiar różniły się między sobą tylko jedną cechą - jeden z nich był chętniej wybierany przez drapieżniki jako źródło pokarmu. Technicznie zrealizowane zostało to w ten sposób,



Rysunek 3.6: Po lewej stronie: prawdopodobieństwo koegzystencji dwóch gatunków ofiar w funkcji parametru preferencji  $p$  po 2000, 4000, 6000 i 10000 kroków Monte Carlo. Im dłużej trwa symulacja, tym mniejsze jest prawdopodobieństwo przeżycia obu gatunków, również w przypadku  $p = 0$ . Po prawej: przykładowa ewolucja układu w czasie.

że po natknięciu się drapieżnika na ofiarę, jeden gatunek był zabijany z prawdopodobieństwem 1, natomiast drugi z prawdopodobieństwem  $1 - p$ . Parametr preferencji  $p$  odpowiada różnicy  $|\alpha - \beta|$  z modelu średniopolewego ( $\alpha$  i  $\beta$  zdefiniowane są w opisie rys. 3.5).

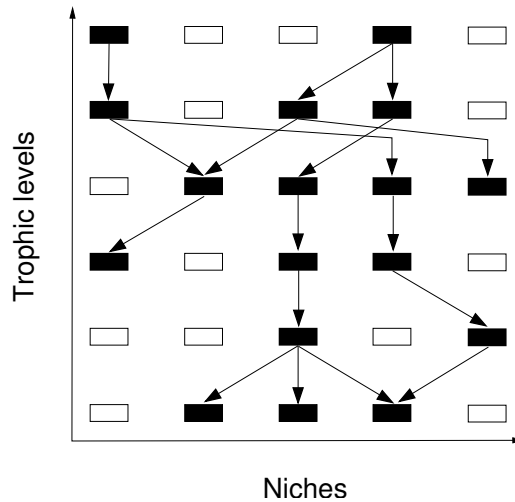
Ruch na siatce odbywał się losowo do pustych węzłów w otoczeniu Moore’a danego osobnika. Jeśli w sąsiednich węzłach spotkała się para przedstawicieli tego samego gatunku, na świat mogło zostać wydane potomstwo, o ile tylko w otoczeniu „rodziców” znajdowały się puste węzły.

Na rys. 3.6 przedstawione są wyniki uzyskane w ramach modelu mikroskopowego. Jak widać, w tym przypadku koegzystencja ofiar jest możliwa przez pewien czas, jednak ostatecznie jeden z gatunków ofiar ginie. Zatem wynik ten jest zgodny ze statystyczną analizą motywów w sieciach pokarmowych [45, 48] i wspomnianą już wcześniej zasadą Gausego. Analiza modelu pokazała, że populacje ofiar oscylują dość wyraźnie dookoła pewnych wartości i w minimach lokalnych są bardzo wrażliwe na zmiany w liczbie kontaktów między osobnikami danej populacji a drapieżnikami. W związku z tym nagłe fluktuacje w liczbie kontaktów mogą doprowadzić do wyginięcia populacji, która znajdowała się akurat w swoim minimum lokalnym (niekoniecznie tej preferowanej). Podobnego efektu nie udało się zaobserwować w modelu średniopolewym, ponieważ pomija on wszelkie fluktuacje w liczbie osobników. To bardzo ważny wynik w kontekście modelowania sieci pokarmowych, ponieważ przybliżenie średniego pola jest bardzo często stosowane do problemów z biologii matematycznej.

[2] A. Pękański, J. Szubiński, I. Bena and M. Droz, *Extinction risk and structure of a food web model*, Phys. Rev. E 77 (2008) 031917.

W 1999 roku Amaral i Meyer [50] zaproponowali model sieci pokarmowej o strukturze zmieniającej się w czasie, który pozwolił na odtworzenie potęgowego charakteru wyginięć gatunków zaobserwowanego w zapisie kopalnym [51]. W modelu tym „ekosystem” podzielony był na  $L$  poziomów troficznych, z których każdy zawierał  $N$  nisz. Gatunki zamieszkujące nisze na najniższym poziomie były w założeniu organizmami samożywymi, na pozostałych poziomach - cudzożywymi. Każdy gatunek z poziomu  $l > 1$  mógł żerować na maksymalnie  $k$  gatunkach z poziomu  $l - 1$ . Schemat takiego ekosystemu dla  $L = 6$  i  $N = 5$  przedstawiony jest na rys. 3.7. Dynamika układu była wypadkową dwóch procesów:

- specjacji - losowo wybrany gatunek z prawdopodobieństwem  $\mu$  próbował „stworzyć” nowy gatunek na swoim poziomie troficznym, lub poziomach z nim sąsiadujących,
- wymierania - losowo wybrany gatunek z najniższego poziomu ginął z prawdopodobieństwem  $p$ , a wszystkie połączenia do niego były usuwane. Jeżeli w wyniku tego procesu jakiś gatunek został pozbawiony wszystkich źródeł pokarmu, również ulegał wyginięciu. Mechanizm ten mógł zatem prowadzić do masowych wyginięć.



Rysunek 3.7: Schemat sieci pokarmowej w modelu Amarala i Meyera [50] dla  $L = 6$  i  $N = 5$ . Czarne prostokąty to nisz zamieszkałe przez jakiś gatunek, białe to nisz puste. Skierowane krawędzie symbolizują oddziaływanie między gatunkami (wskazują źródła pokarmu).

Amaral i Meyer przeprowadzili symulacje układu dla  $L = 7$ ,  $N = 1000$ ,  $k = 3$ ,  $p = 0,01$ ,  $\mu = 0,02$  i  $N_1 = 50$  (ostatni z parametrów to początkowe obsadzenie najniższego poziomu). Mimo, że w modelu nie było współzawodnictwa między gatunkami ani żadnych innych mechanizmów doboru naturalnego, ich wyniki były zgodne z obserwowanymi w zapisie kopalnym danymi dotyczącymi między innymi wymierania gatunków. W szczególności pokazali oni, że rozkład rozmiarów lawin wyginięć opisany jest prawem potęgowym z wykładnikiem  $\tau = 1,97 \pm 0,05$ , zgodnym z danymi doświadczalnymi [52–54].

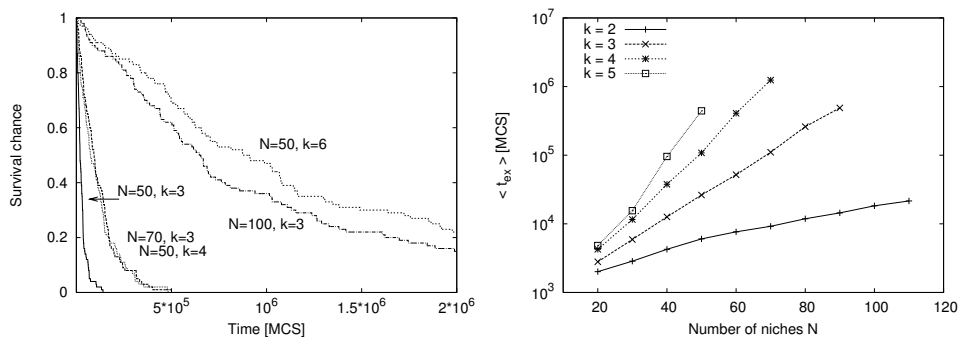
Celem pracy [2] była analiza pewnych własności modelu zaproponowanego przez Amarala i Meyera. W szczególności interesowała nas żywotność ekosystemu, jego struktura oraz rozkłady rozmiarów wyginięć w funkcji różnych parametrów modelu. Ponieważ większość obserwowanych w przyrodzie sieci pokarmowych ma rozmiar całkowity mniejszy niż 1000 (w modelu odpowiada mu wielkość  $L \times N$ ), pracowaliśmy przy tym na znacznie mniejszych układach niż Amaral i Meyer: w większości symulacji używaliśmy  $N \leq 100$ , czasami również  $N = 200$  i  $500$ .

Na rys. 3.8 przedstawione są prawdopodobieństwo przeżycia układu (w funkcji czasu symulacji) oraz średni czas wyginięcia układu jako całości (w funkcji liczby nisz). Widzimy, że im mniejszy układ ( $N \leq 70$ ) i im mniej połączeń między gatunkami ( $k = 3, 4$ ), tym szybciej ginie jako całość. Przypadek  $N = 100$  jest tu w pewnym sensie graniczny: dla  $k = 3$  układ zginie, choć jest w stanie przetrwać dłużej niż mniejsze układy, natomiast dla  $k = 4$  przeżywa całą symulację (niezależnie od liczby kroków Monte Carlo).

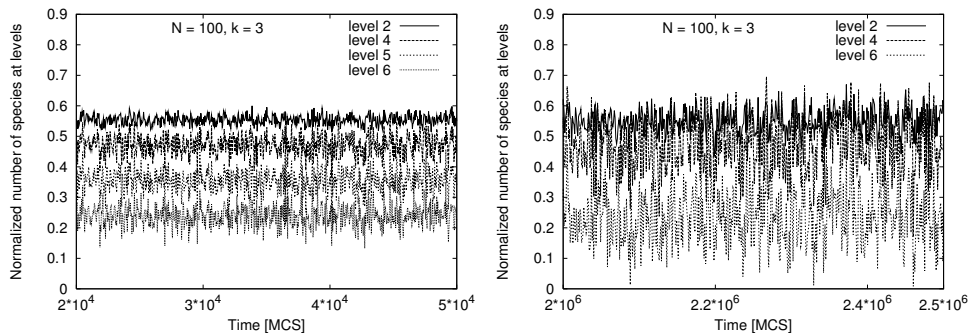
Analiza liczby gatunków na poszczególnych poziomach troficznych pokazała, że model w naturalny sposób prowadzi do piramidy ekologicznej (tzn. liczba gatunków na wyższych poziomach jest mniejsza, niż na niższych), o ile tylko liczba nisz na poszczególnych poziomach jest stosunkowo mała. Natomiast przy bardzo dużej liczbie nisz efekt piramidy praktycznie zanika. Jest to zgodne obserwacjami biologów, w których wyraźne piramidy widoczne były głównie w małych sieciach pokarmowych [55].

Jeżeli przyjrzymy się liczbie obsadzeń w układzie, który jest skazany na wyginięcie (np.  $N = 100$  i  $k = 3$ ), to okaże się, że piramida ekologiczna jest w nim widoczna przez większą część czasu, jednak ulega zniekształceniu (głównie przez rosnące fluktuacje) tuż przed mającym nastąpić wyginięciem (rys. 3.9).

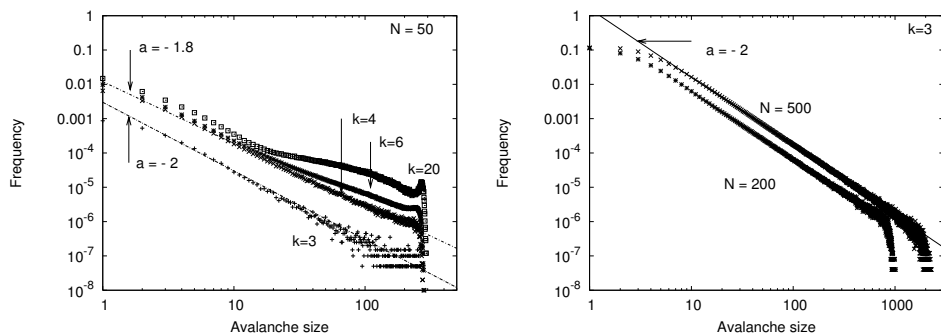
W pracy tej pokazaliśmy również, że zaobserwowane przez Amarala i Meyera prawo potęgowe opisujące rozkład lawin wyginięć nie jest uniwersalne i występuje jedynie w układach, w których maksymalna liczba krawędzi między niszami jest stosunkowo mała -  $k = 3, 4$  (rys. 3.10). Dla większych  $k$  rozkład przestaje mieć potęgowy charakter.



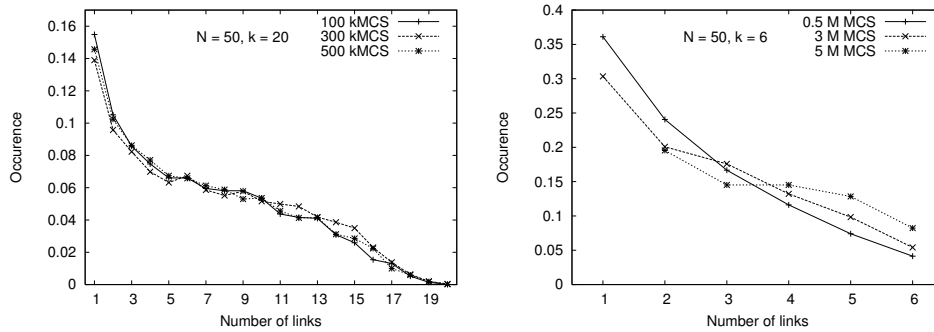
Rysunek 3.8: Prawdopodobieństwo przeżycia układu w funkcji czasu dla różnych wartości parametrów  $N$  i  $k$  (po lewej), oraz średnie czasy wyginięcia układu w funkcji liczby niszy  $N$  dla różnych wartości  $k$ . Im mniej jest niszy (tzn. gatunków) i połączeń między nimi w układzie, tym szybciej ginie on jako całość.



Rysunek 3.9: Liczba gatunków na poszczególnych poziomach troficznych w układzie, który nie jest zdolny do przetrwania. W początkowej fazie piramida ekologiczna jest dość wyraźna (wykres po lewej), jednak tuż przed mającym nastąpić wyginieciem fluktuacje liczby obsadzeń zakłócają ten efekt (po prawej - ze względu na czytelność wykresu umieszczono tylko wybrane poziomy).



Rysunek 3.10: Rozkład rozmiarów lawin wyginieć dla małego układu i różnych  $k$  (po lewej) oraz dla dużych układów i ustalonego  $k$  (po prawej). Prawa potęgowa obserwujemy tylko w sieciach pokarmowych o niewielkiej liczbie oddziaływań między gatunkami.



Rysunek 3.11: Rozkład liczby połączeń przypadających na drapieżnika. Na wykresie po lewej stronie przedstawiony jest układ stabilny, który może trwać „wiecznie”. Na wykresie po prawej - układ, który wyginie w całości. W pierwszym przypadku liczba wszystkożernych gatunków pozostaje praktycznie stała. W drugim - rośnie w czasie kosztem gatunków wyspecjalizowanych (z tylko jednym połączeniem), które uczestniczą w lawinach wyginięć.

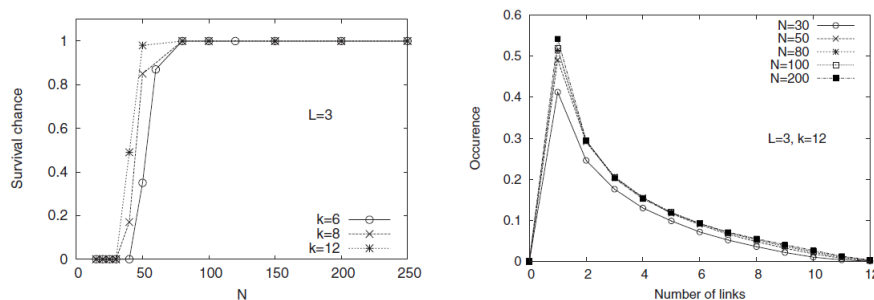
Inny często badany aspekt sieci pokarmowych to liczba gatunków wszystkożernych w odniesieniu do liczby wszystkich gatunków. Jak widać na rys. 3.11, w przypadku sieci stabilnych, które mogą trwać „wiecznie”, liczba wszystkożernych gatunków jest praktycznie stała w czasie. Natomiast w przypadku sieci pokarmowych, które wyginą, względna liczba tych gatunków rośnie z czasem, ponieważ wszystkie słabo powiązane (czyli specjalizujące się w jakimś konkretnym pożywieniu) gatunki uczestniczą w lawinach wyginięć. Średnia liczba gatunków wszystkożernych w stanie stacjonarnym zależy od maksymalnej liczby połączeń  $k$ , natomiast jest raczej niewrażliwa na liczbę nisz. Wynik ten jest zgodny z obserwacjami doświadczalnymi [56].

[3] A. Pękalski and J. Szwabiński, *Stability of a model food web*, Phys. Rev. E 79, (2009) 021915.

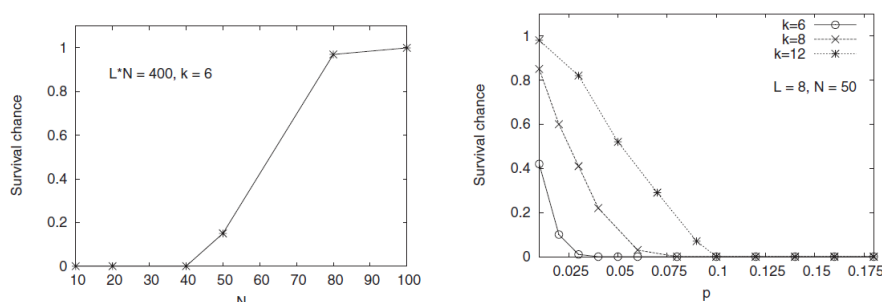
W pracy [2] pokazaliśmy między innymi, że prawdopodobieństwo przetrwania układu (czyli jego stabilność) w modelu Amarala i Meyera sieci pokarmowych [50] zależy od liczby nisz na poziomach troficznych oraz maksymalnej liczby połączeń, jaką może mieć gatunek z innymi gatunkami w sieci. W kontekście toczącej się ciągle debaty „stabilność-złożoność” [33] interesującym było dokładniejsze zbadanie czynników, które nadają modelowym sieciom pokarmowym stabilność. Temu poświęcona była niniejsza praca.

Naszą analizę zaczniemy od uzupełnienia obserwacji z poprzedniego artykułu dotyczącej wpływu liczby nisz  $N$  oraz maksymalnej liczby połączeń  $k$  na stabilność układu. Wyniki symulacji dla ustalonego  $L = 3$  oraz różnych  $k$  przedstawione są na wykresie po lewej stronie rys. 3.12. Jak widać, wszystkie sieci pokarmowe o niewielkiej liczbie nisz ( $N < 40$ ) nie mają żadnych szans na przeżycie - ewolucja układu kończyła się zawsze w stanie absorbującym, w którym żaden gatunek nie przeżył. Dla nieco większych  $N$  ( $40 < N < 60$ ) obserwujemy stan przejściowy, w którym sieci mają pewną niezerową szansę na przetrwanie. Technicznie oznaczało to, że na 100 niezależnych symulacji sieci o ustalonych parametrach tylko część z nich kończyła się w stanie pustym. Powyżej tego wąskiego okna przejściowego mamy do czynienia z sieciami stabilnymi - we wszystkich niezależnych przebiegach dożywały one do końca symulacji. Mamy tu zatem do czynienia z nierównowagowym przejściem fazowym. Parametr  $k$  odgrywał rolę głównie w oknie przejściowym - zwiększał szanse na przeżycie sieci oraz średni czas wymierania (to ostatnie nie jest pokazane na rys. 3.12).

Po prawej stronie rys. 3.12 pokazano wykres rozkładu liczby połączeń przypadających na jeden gatunek w analizowanych sieciach. Najmniejsza z nich ( $N = 30$ ) nie jest stabilna, natomiast pozostałe mają szanse przeżycia bliskie ( $N = 50$ ) bądź równe 1 ( $N \geq 80$ ). Widzimy, że sieć niestabilna ma mniej połączeń, niż pozostałe sieci. Co ciekawe, po osiągnięciu fazy stabilnej, rozkład połączeń praktycznie nie zależy od  $N$  i jest taki sam dla wszystkich sieci o prawdopodobieństwie przeżycia równym 1.



Rysunek 3.12: Po lewej: prawdopodobieństwo przeżycia sieci pokarmowej w funkcji liczby nisz dla ustalonej liczby poziomów troficznych i różnych wartości parametru  $k$ . Po prawej: rozkład liczby połączeń przypadających na gatunek dla różnych wartości  $N$ .

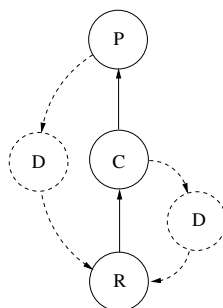


Rysunek 3.13: Po lewej: porównanie szans przeżycia sieci pokarmowych o takiej samej maksymalnej liczbie gatunków  $L \times N$ . Po prawej: szansa przeżycia układu w funkcji prawdopodobieństwa wyginięcia gatunku  $p$ . Powyżej pewnego krytycznego  $p_c$ , którego wartość nie jest uniwersalna i zależy od innych parametrów modelu, ewolucja układu zawsze kończy się w stanie absorbującym.

Dotychczasowa analiza modelu Amarala i Meyera dotyczyła sytuacji, w której zarówno liczba poziomów troficznych  $L$ , jak i prawdopodobieństwo wyginięcia  $p$  i specjacji  $\mu$  gatunków były ustalone. W tej pracy zbadaliśmy również wpływ, jaki mają zmiany tych parametrów na żywotność sieci pokarmowych.

Dla ułatwienia badaliśmy najpierw zbiór sieci pokarmowych o takiej samej maksymalnej liczbie gatunków, a różniących się między sobą wartościami parametrów  $L$  i  $N$ . Jest to w pewnym sensie zgodne z danymi doświadczalnymi, z których wynika, że wiele sieci pokarmowych obserwowanych w przyrodzie jest bardzo podobnych do siebie pod względem rozmiaru [57, 58]. Wyniki symulacji przedstawione są na rys. 3.13 (wykres po lewej stronie). Widzimy, że sieci pokarmowe o małej liczbie poziomów troficznych i dużej liczbie nisz mają dużo większe szanse na przetrwanie (są stabilne), niż sieci o dużej liczbie poziomów troficznych, ale słabo obsadzone. Wynik ten jest zgodny z obserwacjami [57, 58], z których wynika, że rzeczywiste sieci pokarmowe mają kilka poziomów troficznych z wieloma gatunkami na każdym z nich.

Okazuje się, że prawdopodobieństwo wyginięcia gatunku  $p$  również odgrywa bardzo ważną rolę. Z wykresu przedstawionego na rys. 3.13 (po prawej stronie) wynika mianowicie, że zwiększanie wartości  $p$  również prowadzi do przejścia fazowego, a układ powyżej wartości krytycznej osiąga zawsze stan absorbujący. Jeżeli zatem prawdopodobieństwo wyginięcia gatunków jest zbyt duże (wyginięcia zdarzają się zbyt często), w układzie jest za mało producentów, aby utrzymać całą piramidę pokarmową. Dodatkowo, często powtarzające się lawiny wyginięć powodują, że układ prędzej czy później ginie jako całość. Warto również zauważyć, że sama wartość krytyczna parametru  $p$  nie jest uniwersalna i zależy od innych parametrów modelu.



Rysunek 3.14: Schemat sieci pokarmowej ze ścieżką detrytusową. Producenci ( $R$ , ang. *resources*) na najniższym poziomie troficznym stanowią pokarm dla konsumentów ( $C$ , ang. *consumers*) na środkowym poziomie, na których z kolei żerują drapieżnicy ( $P$ , ang. *predators*) z najwyższego poziomu. Szczątki martwych konsumentów i drapieżników tworzą detrytus ( $D$ ), będący rezerwuarem składników odżywczych dla producentów. Strzałki na schemacie określają kierunek przepływu materii.

[4] J. Szwabiński, A. Pękański, I. Bena and M. Droz, *Food web model with detritus path*, *Physica A* **389** (2010) 2545-2556.

Jednym z ważnych czynników wpływających na przeżywalność ekosystemów jest dostępność składników odżywczych oraz ich obieg w sieciach pokarmowych [59]. Kluczowym ogniwem obiegu są reducenty, czyli organizmy cudzożywne, które rozkładają detrytus (martwą substancję organiczną). Uwolnione w ten sposób związki nieorganiczne wracają do środowiska i ponownie służą producentom do wytwarzania substancji organicznych. Mimo, że przeprowadzono szereg badań wskazujących na duże znaczenie ścieżki detrytusowej dla przeżywalności sieci pokarmowych [59–61], większość modeli teoretycznych i komputerowych pomija ją, zajmując się jedynie tzw. ścieżkami spasilania, w których żyjący na najniższym poziomie troficznym producenci mają nieograniczony dostęp do składników mineralnych potrzebnych do produkcji biomasy. Dlatego celem niniejszej pracy było stworzenie i przeanalizowanie modelu sieci pokarmowej z uwzględnieniem obiegu składników odżywczych.

Dla uproszczenia postanowiliśmy rozważyć sieć pokarmową złożoną tylko z trzech gatunków. Jej schemat przedstawiony jest na rys. 3.14. Producenci ( $R$ , ang. *resources*) na najniższym poziomie troficznym stanowią pokarm dla konsumentów ( $C$ , ang. *consumers*) na środkowym poziomie, na których z kolei żerują drapieżnicy ( $P$ , ang. *predators*) z najwyższego poziomu. Szczątki martwych konsumentów i drapieżników tworzą detrytus ( $D$ ), będący rezerwuarem składników odżywczych dla producentów. Oczywiście w porównaniu z rzeczywistymi sieciami pokarmowymi rozważany przez nas układ jest bardzo prosty, jednak należy go postrzegać raczej jako czteroelementowy motyw (więcej o motywach w opisie pracy [1]), niż jako odwzorowanie realnej sieci. Warto również wspomnieć, że motyw o takiej topologii został rzeczywiście zidentyfikowany i przeanalizowany pod kątem roli, jaką pełnią słabe oddziaływania między gatunkami w utrzymaniu stabilności sieci [62].

Aby móc prześledzić losy układu na poziomie poszczególnych osobników, do zaimplementowania modelu skorzystaliśmy z technik modelowania agentowego na siatce kwadratowej. Osobniki poszczególnych gatunków zostały scharakteryzowane dwoma parametrami: tempem rozrodu  $b_X$  ( $X = R, C$  lub  $P$ ), czyli prawdopodobieństwem, że w sprzyjających warunkach osobnik wyda na świat potomstwo, oraz śmiertelnością  $d_X$ , czyli prawdopodobieństwem, że osobnik zginie z głodu, o ile w danym kroku czasowym nie znajdzie pożywienia. Dla uproszczenia modelu przyjęliśmy, że wewnątrz gatunku  $X$  wszystkie osobniki mają ten sam zestaw parametrów ( $b_X, d_X$ ).

Dynamikę układu opisują następujące zasady:

1. Zabronione jest przebywanie kilku osobników tego samego gatunku w jednym węźle siatki.

2. Na początku siatka jest zasiedlana losowo przez określoną liczbę przedstawicieli poszczególnych gatunków.
3. Jeśli węzeł jest zajęty przez konsumenta  $C$  i producenta  $R$ , producent jest zjadany i usuwany z siatki. Następnie z prawdopodobieństwem  $b_C$  konsument wydaje na świat potomstwo i umieszcza je w losowo wybranym pustym węźle (o ile taki istnieje) w swoim otoczeniu Moore'a.
4. Jeśli w węźle zajęty przez  $C$  nie ma  $R$ , konsument może zginąć z prawdopodobieństwem  $d_C$ . Wówczas w jego miejsce pojawia się detrytus  $D$ .
5. Podobnie, jeśli węzeł jest zajęty przez drapieżnika  $P$  i konsumenta  $C$ , konsument jest zjadany, natomiast drapieżnik wydaje na świat potomstwo z prawdopodobieństwem  $b_P$ .
6. Jeśli w węźle zajęty przez  $P$  nie ma  $C$ , drapieżnik ginie z prawdopodobieństwem  $d_P$ , a na siatce w jego miejsce pojawia się detrytus.
7. Jeśli węzeł jest zajęty przez producenta  $R$  i detrytus  $D$ , detrytus jest zjadany i usuwany z siatki, natomiast producent wydaje na świat potomstwo. Różnica w porównaniu z gatunkami na wyższych poziomach jest jednak taka, że producent może wypełnić wszystkie puste węzły w swoim otoczeniu (każdy z prawdopodobieństwem  $b_R$ ), natomiast konsumenci i drapieżnicy wydawali na świat tylko jednego potomka. To założenie motywowane jest obserwacją, że niższe poziomy troficzne w rzeczywistych sieciach pokarmowych mają większą wydajność [63].
8. Jeśli w węźle zajęty przez  $R$  nie ma detrytus, producent ginie z prawdopodobieństwem  $d_R$  i jest usuwany z siatki.

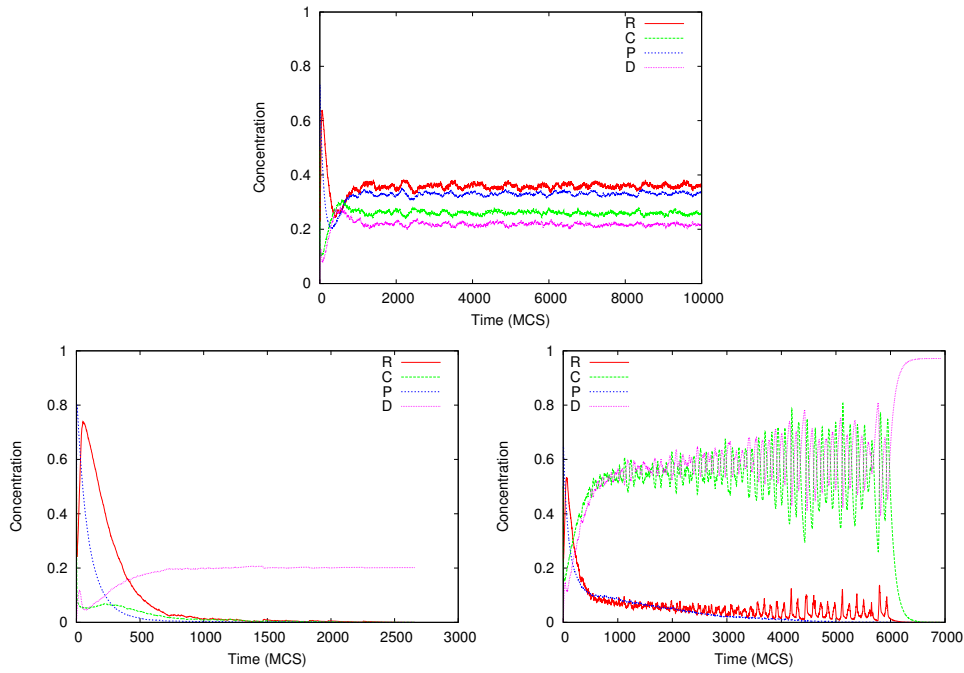
W pierwszej kolejności zbadaliśmy stany asymptotyczne w tym modelu. Okazało się, że w zależności od wartości parametrów możliwe są dwa: koegzystencja wszystkich gatunków oraz stan absorbujący, w którym wszystkie gatunki giną. W modelach zawierających tylko łańcuch spasanania, bez ścieżki detrytusowej, obserwuje się z reguły jeszcze jeden stan, w którym drapieżnicy z górnego poziomu giną, natomiast producenci i konsumenci koegzystują ze sobą [64]. W naszym modelu obecność drapieżników jest jednak kluczowa dla przetrwania całego układu, ponieważ z jednej strony kontrolują oni liczebność konsumentów, z drugiej - zapewniają dopływ składników odżywczych dla producentów.

Dalsza analiza ewolucji modelu pokazała, że układ może osiągnąć stan absorbujący po dwóch różnych trajektoriach, w zależności od parametrów modelu. Pierwsza to prawie monotoniczny (z dodatkiem niewielkich fluktuacji) spadek liczebności wszystkich gatunków. Druga to wyraźne i stosunkowo wysokie piki w liczebnościach producentów i konsumentów przy jednoczesnym monotonicznym spadku liczebności drapieżników. Wszystkie typy ewolucji układu przedstawione są na rys. 3.15. Analizy wykazały, że obserwowane piki odpowiadają falom gęstości rozchodzącym się w układzie (rys. 3.16). Falom tym poświęcona jest praca [6] wchodząca w skład prezentowanego osiągnięcia naukowego.

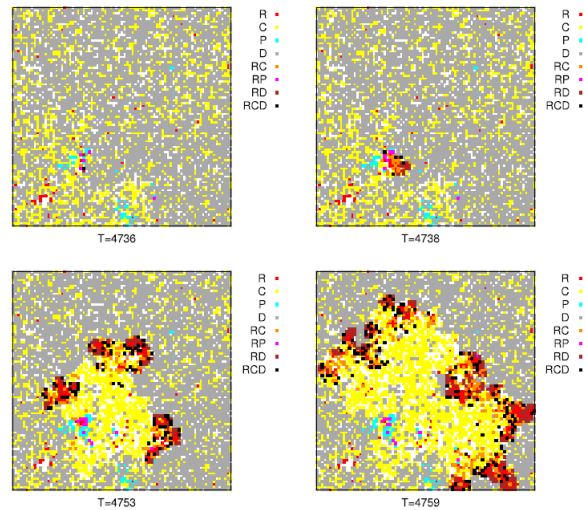
Aby zbadać warunki, w których układ przeżywa, przeczesaliśmy przestrzeń parametrów  $(b_R, b_C, b_P)$  przy śmiertelnościach ustalonych na poziomie  $d_R = d_C = d_P = 0,01$  i sporządziliśmy dyskretny diagram fazowy. Fazy zdefiniowane były przy tym w następujący sposób: jeżeli ze 100 niezależnych przebiegów dla ustalonego zestawu parametrów przynajmniej jeden zakończył się w stanie koegzystencji wszystkich warunków, to odpowiadająca tym parametrom sieć należała do fazy „żywej”. Jeżeli wszystkie przebiegi kończyły się w stanie absorbującym, to sieć znajdowała się w fazie „martwej”. Przykłady rzutów takiego diagramu na płaszczyznę  $(b_R, b_C)$  dla kilku wartości  $b_P$  przedstawione są na rys. 3.17.

W celu wygodniejszej analizy informacji zawartych w diagramie fazowym wprowadziliśmy wielkość zwaną „opornością” układu, zdefiniowaną jako stosunek powierzchni fazy żywej do całej powierzchni płaskiego przekroju diagramu fazowego. Wykresy zależności oporności układu w funkcji tempa rozrodu  $b_X$  ( $X = R, C, P$ )

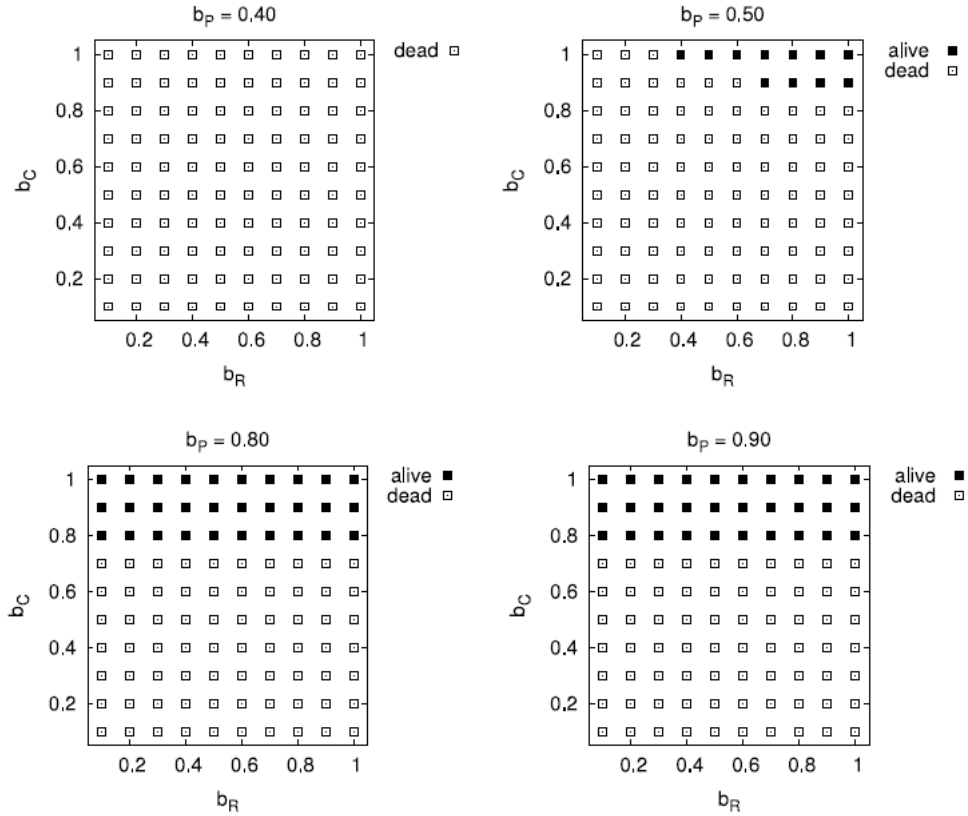




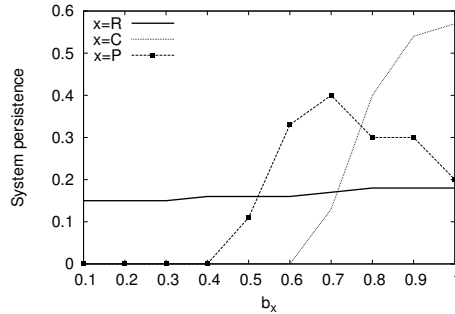
Rysunek 3.15: Ewolucja układu w czasie. Na górze: koegzystencja trzech gatunków w stabilnej sieci pokarmowej (parametry modelu:  $b_R = 0,5$ ,  $b_C = 0,9$ ,  $b_P = 0,7$  oraz  $d_r = d_C = d_P = 0,01$ ). Na dole po lewej: pomijając początkową fazę, układ dąży do stanu absorbującego praktycznie monotonicznie ( $b_R = 0,6$ ,  $b_C = 0,7$ ,  $b_P = 0,9$  oraz  $d_r = d_C = d_P = 0,01$ ). Na dole po prawej: regularne piki w liczebnościach producentów  $R$  i konsumentów  $C$  przed osiągnięciem przez układ stanu absorbującego ( $b_R = 0,8$ ,  $b_C = 0,8$ ,  $b_P = 0,5$  oraz  $d_r = d_C = d_P = 0,01$ ).



Rysunek 3.16: Migawki stanu układu w różnych krokach Monte Carlo. W pewnym momencie na siatce tworzy się klaster producentów  $R$ , który zaczyna się rozrastać - w szeregu czasowym opisującym ewolucję gatunku  $R$  pojawia się pik. Niewiele później powstaje klaster konsumentów  $C$ , którzy „podążają” śladem ofiar.



Rysunek 3.17: Diagramy fazowe w płaszczyźnie  $(b_R, b_C)$  dla kilku różnych wartości  $b_P$ .

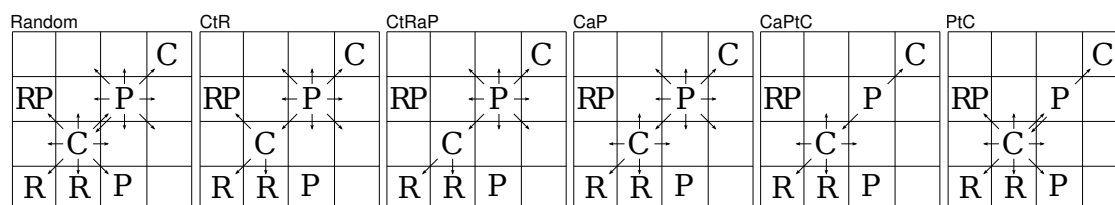


Rysunek 3.18: Oporność układu w funkcji tempa rozrodu  $b_X$  ( $X = R, C, P$ ).

przedstawione są na rys. 3.18. Z wykresów tych wynika, że przetrwanie układu w naszym modelu nie zależy praktycznie od tempa rozrodu producentów  $R$  - niezależnie od wartości parametru  $b_R$  wielkość fazy żywej na przekrojach diagramu fazowego w płaszczyźnie  $(b_C, b_P)$  jest praktycznie taka sama. Jeżeli chodzi o pozostałe gatunki, to istnieją pewne wartości krytyczne parametrów  $b_C$  i  $b_P$ , poniżej których modelowe sieci pokarmowe wyginą.

[5] **J. Szwabiński**, *Impact of proliferation strategies on food web viability in a model with closed nutrient cycle*, *Physica A* 391 (2012) 5479-5489.

Jednym z interesujących aspektów badań sieci pokarmowych jest sprawdzenie, jaki wpływ na ich przetrwanie mają inteligentne zachowania osobników reprezentujących poszczególne gatunki. Wyniki dotychczasowych badań



Rysunek 3.19: Różne strategie wydawania potomstwa na świat. Strzałki wskazują węzły, w których mogą pojawić się młode.

układów składających się z jednego [65], dwóch [66] i trzech gatunków [64] wskazują, że inteligentne działania (np. poszukiwanie pokarmu lub unikanie zagrożeń) poprawiają wprawdzie los jednostki, jednak mają destabilizujący wpływ na cały ekosystem. Ponieważ większość uzyskanych wyników dotyczyła układów zawierających jedynie ścieżkę spasaną, postanowiłem sprawdzić, czy w modelu zawierającym również ścieżkę detrytusową i zamknięty obieg składników odżywczych [4] zaobserwujemy podobny efekt.

W modelu omówionym w pracy [4] osobniki są zlokalizowani, tzn. pojawiając się w jakimś węźle na siatce, pozostają w nim do końca swojej egzystencji. Gatunki zdobywają nowe tereny jedynie w wyniku narodzin potomstwa. Dlatego naturalnym miejscem na wprowadzenie do modelu inteligentnych zachowań jest strategia wydawania młodych na świat. W niniejszej pracy przeanalizowałem sześć takich strategii (różnice między nimi przedstawione są schematycznie na rys. 3.19):

*Random* – wstawianie potomków do losowo wybranych węzłów w otoczeniu rodzica. Ta strategia była elementem zasad rządzących dynamiką modelu z pracy [4].

*CtR* – konsumenci *C* wydają młode tylko na węzły, w których znajdują się producenci *R*. Innymi słowy zasiedlanie siatki przez konsumentów napędzane jest dostępnością pokarmu w danej chwili. Pozostałe gatunki postępują zgodnie ze strategią losową.

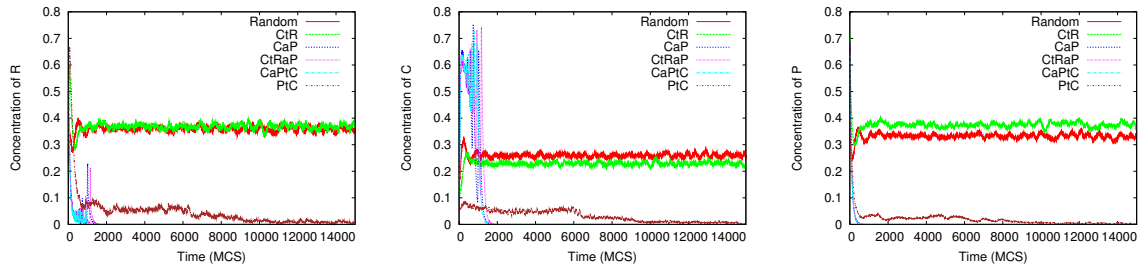
*CaP* – młodzi konsumenci mogą pojawić się jedynie w węzłach, w których nie ma drapieżników *P*. Pozostałe gatunki - strategia losowa.

*CtRaP* – połączenie dwóch poprzednich strategii, czyli poszukiwanie przez konsumentów pokarmu dla młodych z jednoczesnym unikaniem zagrożeń. Pozostałe gatunki - strategia losowa.

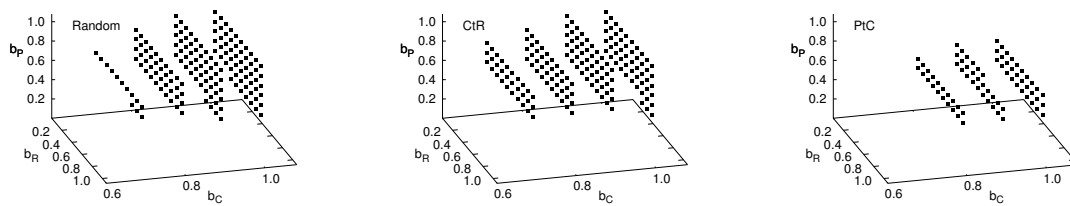
*PtC* – drapieżcy *P* wydają młode tylko na węzły, w których znajdują się konsumenci *C*. Pozostałe gatunki - strategia losowa.

*CaPtC* – konsumenci *C* unikają zagrożeń (młode tylko w węzłach niezasielonych przez *P*), natomiast drapieżcy *P* szukają pożywienia (młode tylko w węzłach zajętych przez *C*). Producenci *R* - strategia losowa.

Na rys. 3.20 widzimy ewolucję czasową poszczególnych gatunków dla pewnego ustalonego zestawu parametrów i różnych strategii. W tym konkretnym przypadku strategie *Random* i *CtR* prowadzą do współistnienia gatunków, *PtC* - do prawie monotonicznego wyginięcia gatunków, natomiast pozostałe strategie - do stanu absorbującego poprzez fale gęstości. Dalsza analiza pokazała, że wszystkie strategie można podzielić na dwie klasy ze względu na liczbę stanów asymptotycznych: układ ze strategią *Random*, *CtR* lub *PtC* może w zależności od parametrów skończyć w jednym z dwóch stanów asymptotycznych opisanych w pracy [4] (koegzystencja lub wyginięcie, rys. 3.15), natomiast strategie *CaP*, *CaPtC* i *CtRaP* prowadzą zawsze do stanu pustego, niezależnie od wartości parametrów. Aby wyjaśnić ten fakt, zauważmy najpierw, że obecność drapieżników *P* jest konieczna dla przetrwania całego układu. W przeciwnym bowiem razie obserwowalibyśmy stany, w których drapieżnicy wyginęli, ale producenci i konsumenci współistnieją ze sobą. Z reguł rządzących dynamiką modelu wynika, że nowi



Rysunek 3.20: Ewolucja gatunków dla różnych strategii. Parametry symulacji:  $b_R = 0,5$ ,  $b_C = 0,9$ ,  $b_P = 0,7$  oraz  $d_r = d_C = d_P = 0,01$  (ich definicja znajduje się w opisie pracy [4]). Na wykresach przedstawione są wyniki pojedynczych przebiegów. Układ ze strategiami *Random* i *CtR* osiąga asymptotyczny stan współistnienia gatunków. Strategie *CaP*, *CtRaP* i *CaPtC* prowadzą do stanu absorbującego poprzez fale gęstości, natomiast układ ze strategią *PtC* dąży do stanu absorbującego praktycznie monotonicznie.

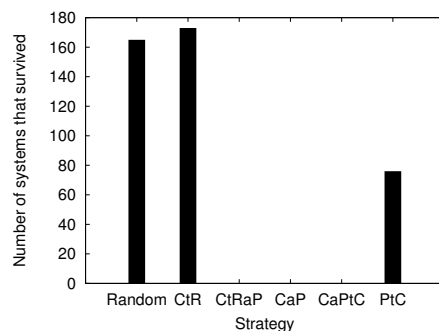


Rysunek 3.21: Diagramy fazowe dla różnych strategii. Czarne kwadraty odpowiadają fazie żywej, pozostały obszar to faza martwa (ich definicja znajduje się w opisie pracy [4]). W trakcie symulacji wszystkie templa rozrodu  $b_X$  ( $X = R, C, P$ ) przyjmowały wartości od 0,01 do 1,00 z krokiem 0,01.

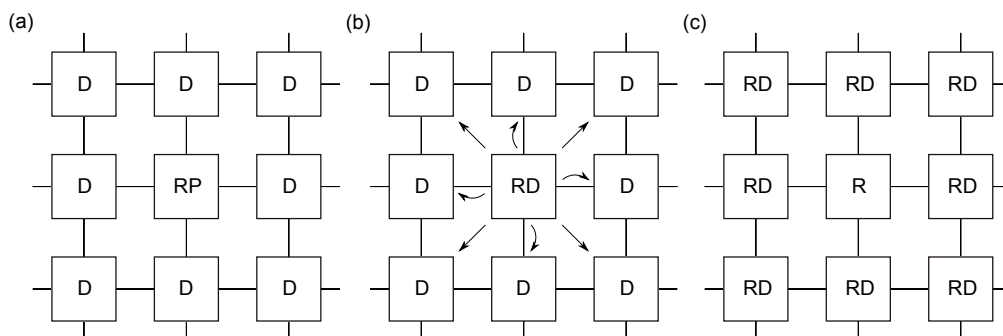
drapieżnicy mogą pojawić się na siatce tylko w otoczeniu węzłów znajdujących się w jednym ze stanów *CP*, *RCP*, *CPD* lub *RCPD*, bo tylko wtedy *P* ma pokarm i może wydać potomstwo na świat. Ogólnie można zidentyfikować trzy źródła tych stanów: warunki początkowe, nowi drapieżnicy pojawiający się w węzłach zajętych już przez *C* oraz nowi konsumenci pojawiający się w węzłach zajętych przez *P*. W strategiach *CaP*, *CtRaP* i *CaPtC* brakuje ostatniego ze źródeł, co powoduje, że rodzi się zbyt mało drapieżników, aby utrzymać ich populację przy życiu. Po wyginięciu *P* nie ma w układzie mechanizmu kontrolującego liczebność konsumentów - ich liczba gwałtownie rośnie. Konsumenci wyjadają wszystkich producentów, a następnie giną z braku pożywienia.

Z porównania strategii *Random* i *CtR* na rys. 3.20 wynika, że ta pierwsza prowadzi do wyższej koncentracji konsumentów *C*, natomiast populacje *R* i *P* są liczniejsze w przypadku tej drugiej. Jest to nieco zaskakujące, ponieważ na podstawie definicji strategii *CtR* można by oczekiwać sytuacji odwrotnej. Wynik ten jest manifestacją skomplikowanych oddziaływań między gatunkami w obecności detrytus. Lepsze warunki dla *C* oznaczają mianowicie więcej pożywienia dla *P* - liczebność drapieżników rośnie, wyjadają one przez to więcej konsumentów i jednocześnie produkują więcej detrytus, z czego korzystają producenci *R*.

Aby zbadać wpływ strategii na przeżywalność układu, dla każdej z nich sporządziłem dyskretne diagramy fazowe w przestrzeni parametrów  $(b_R, b_C, b_P)$ . Wyniki przedstawione są na rys. 3.21. Na pierwszy rzut oka widać, że przeżywalność układu w przypadku strategii *Random* i *CtR* jest na podobnym poziomie (faza żywa ma podobne rozmiary), natomiast odstaje od nich dość znacznie strategia *PtC*. W celu porównania diagramów, dla każdej strategii policzyłem liczbę punktów składających się na fazę żywą (rys. 3.22). Mimo, że różnica nie jest duża, strategia *CtR* okazuje się najkorzystniejsza dla przeżycia układu. Wynik ten jest zaskakujący, ponieważ inne prace wskazywały z reguły strategię losową jako najlepszą [64–66]. Tym, co odróżnia nasz model od tych prac, jest obecność detrytus. Płyne stąd wniosek, że uwzględnienie obiegu składników odżywczych w sieci



Rysunek 3.22: Liczba punktów w fazie żywej na diagramach fazowych 3.21 w funkcji strategii rozrodu.



Rysunek 3.23: Mechanizm powstawania fal  $R$ . Jeśli w węźle  $RP$  drapieżnik zginie, dostarczy w ten sposób pokarm producentowi, który w sprzyjających okolicznościach zasiedli potomkami wszystkie węzły w swoim otoczeniu. Ponieważ na młodych czeka już pożywienie  $D$ , wydadzą oni na świat kolejnych producentów itd.. Liczebność producentów gwałtownie wzrasta - w układzie obserwujemy falę gęstości.

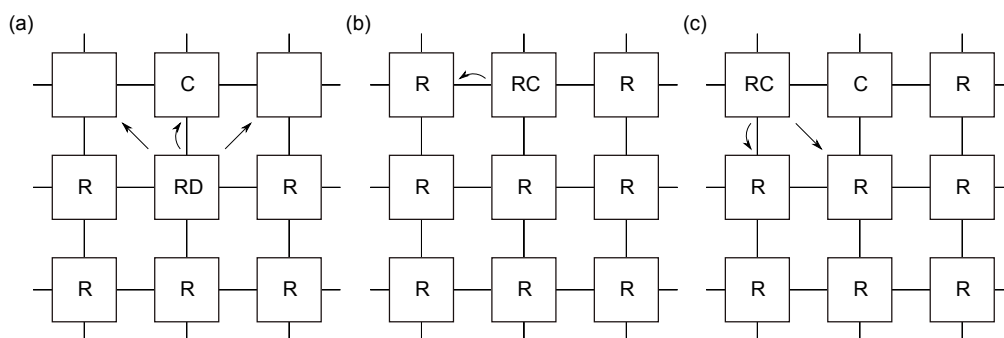
pokarmowej może znacząco zmienić jej dynamikę. Dlatego wszelkie próby opisu rzeczywistych ekosystemów powinny uwzględnić ten obieg.

[6] **J. Szwabiński**, *Density outbursts in a food web model with closed nutrient cycle*, *Physica A* **392** (2013) 3589-3600.

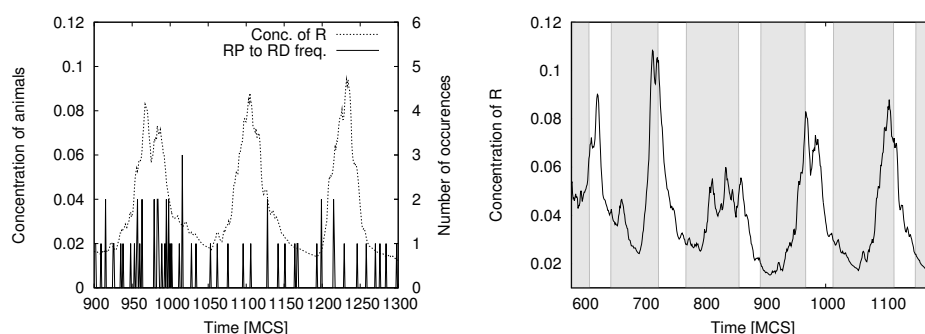
Badając model sieci pokarmowej z zamkniętym obiegiem składników odżywczych [4] zauważyliśmy, że dla pewnych wartości parametrów przed wyginięciem wszystkich gatunków w gęstościach producentów  $R$  i konsumentów  $C$  pojawiają się serie ostrych i stosunkowo wysokich pików (rys. 3.15). Piki te przyporządkowaliśmy falom gęstości wędrującym po całym układzie (rys. 3.16). Co ciekawe, pojawiały się one niezależnie od strategii rozrodu [5]. Celem niniejszej pracy było wyjaśnienie mechanizmów prowadzących do powstawania fal.

Patrzac na wykres w prawym dolnym rogu rys. 3.15, widzimy bardzo gwałtowne wzrosty liczebności producentów  $R$ , po których następują praktycznie równie gwałtowne spadki. Podobnie zachowuje się populacja konsumentów  $C$ , chociaż w tym wypadku piki są bardziej rozmyte. Natomiast liczebność drapieżników  $P$  utrzymuje się cały czas na bardzo niskim poziomie i prawie monotonicznie dąży do zera. W symulacjach oscylacje w koncentracjach  $R$  i  $C$  trwały tak długo, jak długo na siatce pozostawali jacyś drapieżnicy. Układ ginął bardzo szybko po śmierci ostatniego z nich. Obraz ten był wspólny dla wszystkich przypadków, w których obserwowałem fale gęstości.

Analiza migawek stanu siatki pozwoliła stwierdzić, że źródłem fal był zawsze węzeł w stanie  $RP$ , o ile w jego otoczeniu znajdował się detrytus  $D$ . Mechanizm powstawania fal przedstawiony jest na rysunkach 3.23 i 3.24. Drapieżnik w węźle  $RP$  (rys. 3.23) pełni dwie role. Przede wszystkim, chroni producenta przed konsumentami. Po



Rysunek 3.24: Mechanizm powstawania fal  $C$ . Jeśli czoło fali  $R$  trafi na węzeł zasiedlony przez  $C$ , konsument uzyska pokarm i wyda potomka na świat. Ponieważ w tym obszarze siatki znajduje się wielu producentów przyniesionych przez falę, potomek wyda kolejnego potomka itd. - powstaje fala  $C$ .

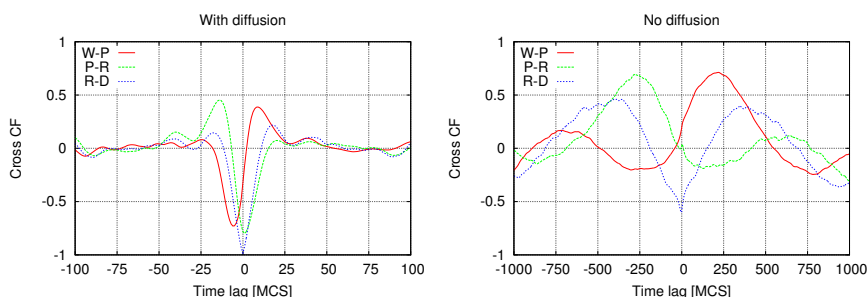


Rysunek 3.25: Po lewej: częstotliwość występowania zdarzeń  $RP \rightarrow RD$  w odniesieniu do ewolucji populacji producentów. Zdarzenia nie są warunkiem wystarczającym do powstania fali - nie wszystkie z nich prowadzą go gwałtownego „wybuchu” gęstości. Po prawej: ewolucja populacji producentów w odniesieniu do faz perkolacji detrytus na siatce (zaznaczonych szarymi prostokątami). Liczebność producentów osiąga maksima pod koniec okresów perkolacji lub tuż po nich - nagromadzenie detrytus oznacza wystarczającą ilość „paliwa” do wytworzenia i utrzymania fali.

drugie, ginąc dostarcza producentowi pokarm. Ten wydaje potomstwo na świat. Ponieważ na potomków czeka już pożywienie, mogą oni zasiedlać kolejne węzły siatki. Efektem tego jest gwałtowny wzrost liczebności  $R$  i zainicjowanie fali. Kiedy czoło fali trafia na węzeł zajęty przez konsumenta, otrzymuje on pokarm i może się rozmnażać (rys. 3.24). Ponieważ w tym obszarze siatki znajduje się wielu producentów przyniesionych przez falę, potomek z reguły ma co jeść. Pojawiają się kolejni konsumenci i w ten sposób powstaje fala  $C$ , która podąża śladem fali  $R$ . Fala  $R$  zatrzymuje się po zużyciu całego detrytus dostępnego na siatce, a producenci padają ofiarą kroczących ich śladem konsumentów. W wyniku tego najpierw gwałtownie spada liczba producentów, a następnie konsumentów, z których większość ginie z powodu braku pożywienia. W ten sposób kończy się jeden cykl.

Jeżeli na wykres ewolucji liczebności producentów nałożymy częstotliwość występowania zdarzeń  $RP \rightarrow RD$  (rys. 3.25, po lewej), okaże się, że przejście węzła ze stanu  $RP$  do stanu  $RD$  nie jest warunkiem wystarczającym do wywołania fali gęstości. Nie wszystkie zdarzenia tego typu prowadzą mianowicie do powstania fali.

Dalsze badania pozwoliły powiązać zjawisko wybuchów gęstości z perkolacją detrytus. Z rys. 3.25 (wykres po prawej) wynika, że fale powstają tylko wówczas, gdy detrytus na siatce tworzy klaster rozpinający. Innymi słowy w układzie musi dojść do nagromadzenia substancji odżywczych, aby możliwy był gwałtowny wzrost liczebności producentów i towarzysząca mu fala gęstości konsumentów. Tego typu zjawiska obserwuje się w przyrodzie. Na przykład tzw. zakwity wody są następstwem procesu eutrofizacji, czyli wzbogacenia wód w składniki odżywcze.



Rysunek 3.26: Przykłady funkcji korelacji krzyżowej między szeregami czasowymi opisującymi ewolucję poszczególnych gatunków w modelu z dyfuzją (po lewej) oraz bez dyfuzji (po prawej, patrz [4–6]). Wprowadzenie dyfuzji nie zmieniło wzorców oddziaływań, przyspieszyło jednak procesy będące efektem oddziaływań (znaczące skrócenie skali czasowej). W porównaniu z modelem opisanym w pracach [4–6] zmieniły się symbole niektórych gatunków -  $P$  oznacza teraz konsumentów, natomiast  $W$  drapieżników (we wcześniejszym modelu odpowiednio  $C$  i  $P$ ). Podobnie, jak poprzednio,  $R$  i  $D$  to odpowiednio producenci i detrytus.

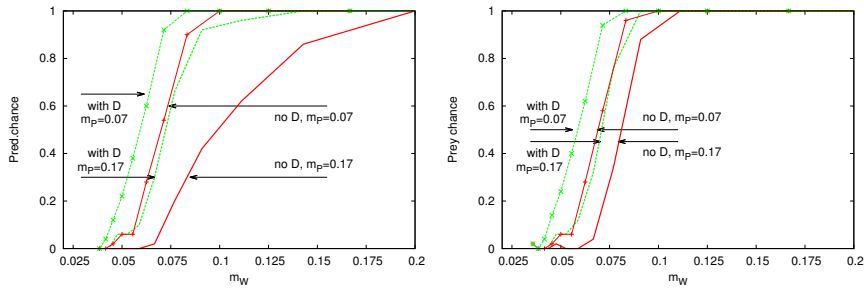
[7] A. Pękalski and J. Szwabiński, *Role of detritus in a spatial food web model with diffusion*, *Phys. Rev. E* **89** (2014) 052714.

Głównym ograniczeniem modelu przedstawionego w pracach [4–6] był brak mobilności przedstawicieli poszczególnych gatunków. Osobnik pojawiający się w jakimś węźle siatki nie poruszał się - pozostawał w tym węźle do końca swojej egzystencji. Rozprzestrzenianie się gatunków następowało w wyniku proliferacji, ponieważ młode wstawiane były w puste węzły w otoczeniu rodzica. Wprawdzie jest to dość rozsądne założenie w przypadku producentów (roślin), w odniesieniu do gatunków żyjących na wyższych poziomach troficznych wydaje się niezbyt realistyczne. Dlatego postanowiliśmy rozbudować nasz model i uwzględnić dyfuzję konsumentów i drapieżników na siatce, aby sprawdzić, czy analizowane wcześniej wyniki są immanentną cechą sieci pokarmowych z łańcuchem detrytusowym, czy raczej artefaktem wynikającym z ograniczeń modelu.

Wprowadzenie dyfuzji nie zmieniło stanów asymptotycznych badanej sieci pokarmowej. W zależności od parametrów modelu możliwa była albo koegzystencja wszystkich gatunków albo stan absorbujący. Podobnie jak poprzednio, ten drugi dzielił się na dwie klasy, czyli fale gęstości i prawie monotoniczny spadek liczebności.

Jednym ze sposobów scharakteryzowania oddziaływań między gatunkami są korelacje krzyżowe szeregów czasowych opisujących ewolucję gatunków. Na rys. 3.26 przedstawione są współczynniki korelacji w funkcji przesunięcia szeregów w modelu z dyfuzją (po lewej) oraz w oryginalnym modelu bez dyfuzji [4–6]. W obu przypadkach układ kończył w stanie koegzystencji. Ponadto parametry modeli zostały dobrane tak, aby liczebności gatunków w stanie asymptotycznym były podobne. Pomijając fakt, że w modelu bez dyfuzji wszystkie procesy zachodzą dłużej, funkcje korelacji na obu wykresach mają podobny charakter. Zatem dyfuzja nie zmienia wzorców oddziaływania między gatunkami, przyspiesza jednak procesy będące efektem tych oddziaływań. Nie ma to większego znaczenia w przypadku izolowanego układu, może jednak odgrywać dużą rolę, jeśli układ wystawiony jest na działanie czynników zewnętrznych, ponieważ wzajemne oddziaływanie różnych skal czasowych ma wpływ na wypadkową dynamikę układu [73, 74].

Kolejnym niezwykle interesującym aspektem była analiza, czy dodanie ścieżki detrytusowej do prostego łańcucha spazania złożonego z trzech gatunków rzeczywiście zwiększa stabilność sieci pokarmowej. Dlatego w ramach tej pracy zbadaliśmy tak naprawdę dwa modele o trzech poziomach troficznych: łańcuch spazania oraz sieć pokarmową ze ścieżką detrytusową i zamkniętym obiegiem składników odżywczych. Porównanie szans na przeżycie gatunków z wyższych poziomów troficznych w obu modelach przedstawione jest na rys. 3.27. Na obu wykresach zmienną niezależną jest tempo przemiany materii drapieżników,  $m_W$ . W porównaniu z oryginalnym modelem [4–6] jest to dodatkowy parametr, który musieliśmy wprowadzić w związku z dyfuzją.



Rysunek 3.27: Szansa na przeżycie drapieżników (po lewej) i ofiar (po prawej) w funkcji tempa przemiany materii drapieżników  $m_W$  dla dwóch różnych temp przemiany konsumentów  $m_P$ . Wielkości  $m_W$  i  $m_P$  to dodatkowe parametry modelu (w porównaniu z pracami [4–6]) wprowadzone w związku z dyfuzją. Ich odwrotność to czas (mierzony liczbą kroków Monte Carlo), jaki osobnik może przetrwać bez pokarmu.

Jego odwrotność to czas (mierzony liczbą kroków Monte Carlo), jaki dany osobnik może przetrwać bez pokarmu. Podobnie  $m_P$  to tempo przemiany materii konsumenta. Widzimy, że układ z łańcuchem detrytusowym ma większą przeżywalność (czyli jest bardziej stabilny) niż odpowiadający mu łańcuch spasanania. Wprowadzenie detrytus powoduje, że oddziaływania między gatunkami są dużo bardziej skomplikowane, ponieważ oprócz drapieżnictwa mamy do czynienia z pośrednimi oddziaływaniami przenoszonymi przez detrytus i producentów. Okazuje się, że te wypadkowe oddziaływania między innymi tłumią gwałtowne fluktuacje liczebności gatunków, które często są przyczyną wymierania populacji [1, 75]. Nasze wyniki wskazują zatem, że złożoność sprzyja stabilności. Tym samym nasza praca stanowi ważny wkład w ciągle nierozstrzygniętą debatę „złożoność-stabilność” [33].

### 3.3 Podsumowanie

Najważniejsze wyniki prezentowanego osiągnięcia naukowego są następujące:

1. Motyw sieci pokarmowej złożony z jednego gatunku drapieżników i dwóch podobnych gatunków ofiar jest z natury niestabilny, ponieważ duże fluktuacje liczby kontaktów między drapieżnikami i ofiarami prowadzą do wyginięcia jednego z gatunków ofiar. Jest to zgodne z wynikami statystycznej analizy częstotliwości pojawiania się motywów w rzeczywistych sieciach pokarmowych i potwierdza znaną w ekologii, fenomenologiczną zasadę Gausego [1].
2. Modele średniopłowe nie zawsze są adekwatne do opisu sieci pokarmowych, ponieważ pomijają one fluktuacje w liczebnościach poszczególnych populacji, które mogą mieć duży wpływ na przetrwanie układu [1].
3. Nasze badania pokazały, że model Amarala i Meyera sieci pokarmowych w naturalny sposób prowadzi do powstawania piramid troficznych, o ile tylko sieci nie są zbyt gęste. Ponadto pozwala on na wyliczenie pewnych charakterystyk sieci (długość łańcucha pokarmowego, liczba gatunków na różnych poziomach troficznych, stosunek liczby gatunków wszystkożernych do liczby wszystkich gatunków), które zgadzają się z danymi obserwowanymi doświadczalnie [2].
4. Obserwowany przez Amarala i Meyera rozkład lawin wyginięć w ekosystemie nie jest uniwersalny. Prawo potęgowe pojawia się tylko w przypadku niewielkiej liczby połączeń między gatunkami ( $k \leq 4$ ) [2].
5. Pokazaliśmy, że złożoność sieci pokarmowej w modelu Amarala-Meyera (większa liczba gatunków i więcej połączeń między nimi) sprzyja stabilności [2, 3]. W przypadku rodziny sieci pokarmowych o stałej maksymalnej liczbie gatunków, ich liczba na jednym poziomie troficznym jest ważniejsza dla stabilności całego układu, niż liczba poziomów troficznych [3].



6. Wprowadzenie detrytusy i zamkniętego obiegu składników odżywczych do modelu sieci pokarmowej znacząco zmienia dynamikę układu. W porównaniu z łańcuchem spasilania, sieć z detrytusem ma na przykład mniej możliwych stanów asymptotycznych [4].
7. Sieci pokarmowe z zamkniętym obiegiem składników odżywczych kontrolowane s1 przez drapieżników znajdujących się na najwyższym poziomie troficznym (tzw. kontrola odgórna) [4].
8. W przeciwieństwie do łańcuchów spasilania, w sieciach ze ścieżką detrytusową inteligentne zachowania osobników na wyższych poziomach troficznych (poszukiwanie pożywienia, ucieczka przed drapieżnikiem) mogą być korzystne dla przetrwania całego układu [5].
9. Obserwowane w różnych ekosystemach zakwity s1 wynikiem nagromadzenia odpowiedniej ilości substancji odżywczych [6].
10. Sieci pokarmowe z detrytusem s1 bardziej stabilne niż odpowiadające im łańcuchy spasilania, ponieważ dodatkowe oddziaływania przekazywane przez detrytus tłumią oscylacje liczebności populacji, z reguły zabójcze dla układu jako całości [7].
11. Mobilność osobników na wyższych poziomach troficznych nie zmienia głównych charakterystyk sieci pokarmowej w porównaniu z układami, w których osobniki s1 zlokalizowane, skraca jednak dość znacznie skale czasowe dla procesów zachodzących w układzie [4, 7]. Dlatego w przypadku badania odpowiedzi układu na zmieniające się w czasie czynniki zewnętrzne naleŹy uwzględnic ten element w modelach sieci pokarmowych.
12. Stworzony w pracach [4–7] model może być z łatwością rozbudowany o kolejne charakterystyki sieci pokarmowych. Tym samym stanowi on punkt wyjścia do badania bardziej skomplikowanych (bliŹszych rzeczywistości) sieci pokarmowych.

Uzyskane w cyklu prac [1–7] wyniki stanowi1 cenny wkład do tocz1cej się od lat debaty „złożoność-stabilność” [33], wskazując mi1dzy innymi, Źe złożoność sieci pokarmowych może sprzyjać ich stabilności. Ponadto, z prac poświęconych ścieŹce detrytusowej [4–7] płynie wniosek, Źe uwzględnienie zamkniętego obiegu składników mineralnych na tyle zmienia dynamikę układu, Źe praktycznie niemożliwe jest przekonuj1ce zbadanie rzeczywistych ekosystemów z jego pominięciem.

Nasze wyniki sugeruj1, Źe zastosowania mechaniki statystycznej do opisu układów biologicznych powoli wykraczaj1 poza proste modele o charakterze zabawkowym. Niew1tpliw1 zalet1 wykorzystania metod fizycznych jest łatwość w eksperymentowaniu oraz moŹliwość mikroskopowego (tzn. w oparciu o cechy poszczególnych osobników) wyjaśnienia makroskopowych charakterystyk sieci pokarmowych. Dlatego juŹ teraz, mimo ci1gle jeszcze zbyt wielu uproszczeń w modelach, uzyskiwane wyniki pozwalaj1 na jakościowe wyjaśnienie wielu fenomenologicznych zasad (np. zasady Gausego [1]), mechanizmów (np. powstawania zakwitów [4, 6]) czy obserwacji (np. długość łańcucha pokarmowego, liczba gatunków na różnych poziomach troficznych, stosunek liczby gatunków wszystkoŹernych do liczby wszystkich gatunków [2, 3]) dotycz1cych rzeczywistych sieci pokarmowych. Tego typu podejście może wi1c stanowić wartościowy wkład do naszego rozumienia mechanizmów rządzących ekosystemami i przedstawia sob1 interesuj1cy kierunek zadań o niebagatelnym znaczeniu dla ochrony i kształtowania środowiska naturalnego człowieka.

## Rozdział 4

# Omówienie pozostałych osiągnięć naukowo-badawczych

### 4.1 Przed uzyskaniem stopnia doktora

Bezpośrednio po ukończeniu studiów na Uniwersytecie Wrocławskim zostałem zatrudniony na stanowisku asystenta naukowego w Physikalisch-Technische Bundesanstalt w Brunshwiku (Niemcy) w grupie dr. Reinharda Scherma. Moje badania w PTB dotyczyły rozpraszania neutronów na ciekłym helu 4. Korzystając z metod teoriopółowych i koncepcji kwazicząstek oraz zakładając istnienie kondensatu Bosego-Einsteina w fazie nadciekłej, stworzyłem model helu, który tłumaczył obserwowaną w eksperymencie formę dynamicznego czynnika strukturalnego poprzez wzbudzenia jedno- i dwucząstkowe. Wyliczony w ramach tego modelu czynnik strukturalny stanowił dobre przybliżenie danych doświadczalnych, zwłaszcza w porównaniu z innymi pracami teoretycznymi dotyczącymi tego zagadnienia.

Wyniki badań, przeprowadzonych wspólnie z dr. Michaeliem Weyrauchem, zostały opublikowane w dwóch pracach [68, 69] i stały się podstawą pracy doktorskiej pt. „Dynamiczny czynnik strukturalny nadciekłego helu 4 powyżej minimum rotonowego” (w oryginale „Der dynamische Strukturfaktor von supraflüssigem Helium 4 oberhalb des Roton-Minimums”), którą napisałem pod kierunkiem prof. Manfreda Lücke. i obroniłem w październiku 2001 na Uniwersytecie Saary w Saarbrücken (Niemcy). Praca ta również ukazała się drukiem [70].

### 4.2 Po uzyskaniu stopnia doktora

#### 4.2.1 Badania nadciekłego helu 4

Tuż po uzyskaniu stopnia doktora i podjęciu pracy w Instytucie Fizyki Teoretycznej Uniwersytetu Wrocławskiego kontynuowałem badania nadciekłego helu, koncentrując się na opisie przejścia fazowego  $\lambda$  metodą dokładnego równania grupy renormalizacyjnej [71]. Teoretycznie metoda ta umożliwia powiązanie makroskopowych własności helu z mikroskopowymi charakterystykami atomów i oddziaływania między nimi, jednak w praktyce wyzwaniem okazało się rozwiązanie nieskończonego układu równań różniczkowych. Wprowadzając pewne przybliżenia do tego układu, udało nam się go rozwiązać numerycznie, co pozwoliło m.in. na wyznaczenie wykładnika krytycznego  $\nu$  opisującego zależność długości korelacji od temperatury w pobliżu punktu krytycznego. Wartość wykładnika zgadzała się z wynikami uzyskanymi innymi metodami.

#### 4.2.2 Dynamika populacji

Po nawiązaniu współpracy z prof. Andrzejem Pękalskim i dołączeniu do jego Zakładu Układów Złożonych i Dynamiki Nieliniowej w Instytucie Fizyki Teoretycznej UW, moje naukowe zainteresowania przesunęły się w kierunku szeroko rozumianej dynamiki populacji i zastosowań metod fizyki statystycznej do opisu złożonych układów biologicznych. Zajmowałem się m.in. wpływem fragmentacji środowiska (w wyniku katastrof naturalnych i działalności człowieka) na przeżycie układów drapieżnik-ofiara [72], losami populacji narażonych na działanie czynników zewnętrznych zmieniających się w czasie [73, 74] oraz dynamiką roślin jednorocznych rywalizujących ze sobą o wodę i światło [77].

#### 4.2.3 Modelowanie układów społecznych

Socjofizyka to kolejna dziedzina badań interdyscyplinarnych, którą zajmowałem się podczas mojej pracy naukowej. Tematyką tą zainteresowałem się będąc na stażu podoktorskim w grupie prof. Michela Droz na Uniwersytecie w Genewie. Wykorzystując znany w teorii gier dylemat więźnia jako model oddziaływań międzyludzkich i techniki modelowania agentowego pokazaliśmy wówczas, że kilku mobilnych liderów o dużym wpływie na swoje otoczenie jest w stanie utrzymać cały układ w stanie współdziałania, w którym większość agentów stawia dobro całej grupy wyżej niż własne korzyści [76].

Inny ciekawy projekt z dziedziny socjofizyki, w którym brałem udział, dotyczył dyfuzji innowacji i jej związku z topologią sieci opisującej kontakty między agentami [78]. Stworzyliśmy model układu społecznego, w którym każdy agent mógł albo podjąć niezależną decyzję na temat innowacji, albo naśladować swoich sąsiadów, albo poddać się „reklamie”, czyli zewnętrznemu polu. Model symulowany był na sieciach Watts i Strogatza, ponieważ w zależności od parametrów mają one różne charakterystyki: od sieci regularnych (np. siatki kwadratowej), poprzez sieci małego świata aż po grafy losowe. Na podstawie wyników symulacji możemy stwierdzić, że innowacja rozprzestrzenia się trudniej w grupach o dużej gęstości połączeń między agentami. Natomiast dyfuzji innowacji sprzyja regularność sieci - im bardziej topologia sieci przypomina regularną siatkę, tym większe prawdopodobieństwo, że innowacja zostanie przyjęta w całym układzie.

W kolejnej pracy wykorzystaliśmy ten sam model, ale bez zewnętrznego pola, do zbadania rozprzestrzeniania się opinii na sieciach bezskalnych. Pokazaliśmy między innymi, że zachowanie grupy agentów może być różne w zależności od tego, czy zachowania poszczególnych agentów wynikają z cech ich osobowości, czy raczej podyktowane są sytuacją [79]. Ten drugi przypadek prowadził do wyników zbliżonych do tego, co zaobserwowano w szeregu eksperymentów w psychologii społecznej.

#### 4.2.4 Modelowanie semantyczne w informatyce biznesowej

Będąc pracownikiem ITG S.A (integratora usług informatycznych), kierowałem pracami jednego z zespołów w badawczo-rozwojowym projekcie „plugIT”, realizowanym w ramach 7 Programu Ramowego. Jednym z celów tego projektu było stworzenie elektronicznego konsultanta, który wybierałby optymalne rozwiązania informatyczne na podstawie wymagań klientów, obowiązujących regulacji prawnych i dobrych praktyk w danej dziedzinie. Warunkiem poprawnego działania takiego konsultanta było odpowiednie wymodelowanie wymagań oraz stworzenie bibliotek referencyjnych z modelami obowiązujących przepisów i obszarowych metod postępowania, jak również z modelami funkcjonalności programów komputerowych wspierających działanie firm, a następnie stworzenie oprogramowania, które byłoby w stanie porównywać ze sobą takie modele na różnych płaszczyznach (topologia, semantyka itp.). Pełną dokumentację naszych badań można znaleźć na oficjalnej stronie projektu ([http://cordis.europa.eu/project/rcn/89245\\_en.html](http://cordis.europa.eu/project/rcn/89245_en.html)), natomiast podsumowanie doświadczeń kierowanego przeze mnie zespołu i wyników naszych prac zostało opublikowane w [80].

# Bibliografia

- [1] J. Szwabiński, A. Pękalski and K. Trojan, *Competition and Predation in a Three Species Model*, Int. J. Mod. Phys. C 17 (2006) 1629.
- [2] A. Pękalski, J. Szwabiński, I. Bena and M. Droz, *Extinction risk and structure of a food web model*, Phys. Rev. E 77 (2008) 031917.
- [3] A. Pękalski and J. Szwabiński, *Stability of a model food web*, Phys. Rev. E 79, (2009) 021915.
- [4] J. Szwabiński, A. Pękalski, I. Bena and M. Droz, *Food web model with detritus path*, Physica A 389 (2010) 2545-2556.
- [5] J. Szwabiński, *Impact of proliferation strategies on food web viability in a model with closed nutrient cycle*, Physica A 391 (2012) 5479–5489.
- [6] J. Szwabiński, *Density outbursts in a food web model with closed nutrient cycle*, Physica A 392 (2013) 3589–3600.
- [7] A. Pękalski and J. Szwabiński, *Role of detritus in a spatial food web model with diffusion*, Phys. Rev. E 89 (2014) 052714.
- [8] M. Colyvan and L.R. Ginzburg, *The Quarterly Review of Biology* 85 (2010) 171–182.
- [9] A. J. Lotka, *Elements of Physical Biology*, 1925, Baltimore: Williams & Wilkins Company.
- [10] A. J. Lotka, *Elements of Mathematical Biology*, 1956, New York: Dover.
- [11] A. Cavagna, A. Cimorelli, I. Giardina, G. Parisi, R. Santagati, F. Stefanini and M. Viale, PNAS 107 (2010) 11865–11870.
- [12] V. Méndez, D. Campos and F. Bartumeus, in *Stochastic foundations in movement ecology*, Springer Berlin Heidelberg, 2014, pages 177–205.
- [13] H. Seebens, M. Gastner, and B. Blasius, *Ecology Letters* 16 (2013) 782–790.
- [14] A. McKane and T. Newman, *Phys. Rev. Lett.* 94 (2005) 218102.
- [15] T. Butler and N. Goldenfeld, *Phys. Rev. E* 80 (2009) 030902.
- [16] H. Fort, *Entropy* 15 (2013) 5237–5276.
- [17] R. M. May, *Science* 186 (1974) 645–647.
- [18] J. D. Barrow and F. J. Tipler, *The Anthropic Cosmological Principle*, 1986, Oxford (UK): Oxford University Press.

- [19] Ch. Darwin, *On the origin of species*, 1859, London: John Murray, Albemarle Street.
- [20] Ch. S. Elton, *Animal Ecology*, Sidgwick and Jackson, London, 1927, Reprinted several times.
- [21] R. H. MacArthur, *Ecology* 36, 533–536 (1955).
- [22] E. P. Odum, *Fundamentals of ecology* (Saunders, Philadelphia, 1953).
- [23] Ch. S. Elton, *Ecology of Invasions by Animals and Plants* (Chapman & Hall, London, 1958).
- [24] R. M. May, *Nature* 238 (1972) 413.
- [25] S. L. Pimm and J. H. Lawton, *Nature* 275 (1978) 542–544.
- [26] P. Yodzis, *Nature* 289 (1981) 674–676.
- [27] D. Tilman and J. A. Downing, *Nature* 367 (1994) 363–365.
- [28] D. Tilman, *Ecology* 77 (1996) 350–363.
- [29] F. Schapfer and B. Schmid, *Ecol. Applic.* 9 (1999) 893–912.
- [30] M. Sankaran and S. J. McNaughton, *Nature* 401 (1999) 691–693.
- [31] M. A. Huston, *Oecologia* 110 (1997) 449–460.
- [32] D. Tilman et al., *Science* 277 (1997) 1300–1302.
- [33] K. S. McCann, *Nature* 405 (2000) 228.
- [34] E. Thébault, C. Fontaine, *Science* 329 (2010) 853–856.
- [35] D. B. Stouffer, J. Bascompte, *PNAS* 108 (2011) 3648–3652.
- [36] R. M. Thompson, *Ecology* 88 (2007) 612–617.
- [37] A.-M. Neutel, J. A. P. Heesterbeek, J. van de Koppel, G. Hoenderboom, A. Vos, C. Kaldewey, F. Berendse, P. C. de Ruiter, *Nature* 449 (2007) 599–602.
- [38] J. A. Estes, et al., *Science* 333 (2011) 301–306.
- [39] R. Milo, S. Shen-Orr, S. Itzkovitz, N. Kashtan, D. Chklovskii and U. Alon, *Science* **298** (2002) 824.
- [40] R. D. Holt in *36th Symposium of the British Ecological Society*, A. C. Gange and V. K. Brown (eds.), Blackwell Science, Oxford (1997), p. 333–349.
- [41] R. D. Holt and M. E. Hochberg in *Evaluation of Indirect Ecological Effects of Biological Control*, E. Wajnberg, J. K. Scott and P. C. Quimby (eds.), CAB International, Wallingford (2001), p. 13–37.
- [42] M. Arim and P. A. Marquet, *Ecology Letters* **7** (2004) 557.
- [43] J. Bascompte and C. J. Melián, *Ecology* **86** (2005) 2868.
- [44] J. Camacho, D. B. Stouffer and L. A. N. Amaral, *J. Theor. Biol.* **246** (2007) 260.
- [45] D. B. Stouffer, J. Camacho, W. Jiang and L. A. N. Amaral, *Proc. Roy. Soc. Lon. B* **274** (2007) 1931.
- [46] V. Volterra, *Leçon sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la Vie*, Gauthier-Villars, Paris, 1931.

- [47] C. J. Krebs, *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*, Harper and Row, 1978.
- [48] D. B. Stouffer, *Functional Ecology* 24 (2010) 44–51.
- [49] L. Berec, *Ecological Modelling* 150 (2002) 55–81.
- [50] L. A. N. Amaral and M. Meyer, *Phys. Rev. Lett.* 82 (1999) 652.
- [51] R. V. Solé, S. C. Manrubia, M. Benton and P. Bak, *Nature* 388 (1997) 764–767.
- [52] R. V. Solé and J. Bascompte, *Proc. R. Soc. London B* 263 (1996) 161.
- [53] M. E. J. Newmann, *Proc. R. Soc. London B* 263 (1996) 1605.
- [54] D. M. Raup, *Paleobiology* 17 (1991) 37.
- [55] C. R. Townsend, R. M. Thompson, A. R. McIntosh, C. Kilroy, E. Edwards and M. R. Scarsbrook, *Ecol. Lett.* 1 (1998) 200–209.
- [56] C. Borrvall, B. Ebenman, and T. Jonson, *Ecol. Lett.* 3 (2000) 131.
- [57] R. T. Paine, *J. Anim. Ecol.* 49 (1980) 667.
- [58] R. J. Williams and N. D. Martinez, *Nature* 404 (2000) 180.
- [59] D. L. DeAngelis, P. J. Mulholland, A. V. Palumbo, A. D. Steinman, M. A. Huston and J. W. Elwood, *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20 (1989) 71.
- [60] J. C. Moore, E. L. Berlow, D. C. Coleman, P. C. de Ruiter, Q. Dong, A. Hastings, N. C. Johnson, K. C. McCann, K. Melville, P. J. Morin, K. Nadelhoffer, A. D. Rosemond, D. M. Post, J. L. Sabo, K. M. Scow, M. J. Vanni and D. H. Wall, *Ecology Lett.* 7 (2007) 584.
- [61] J. L. Attayade and J. Ripa, *Ecosystems* 11 (2008) 980.
- [62] K. C. McCann, A. Hastings and G. R. Huxel, *Nature* 395 (1998) 794.
- [63] H. T. Odum, *Ecol. Monogr.* 27 (1957) 55–112.
- [64] X. Wang, M. He, Y. Kang, *Physica A* 391 (2012) 664–672.
- [65] K. Sznajd-Weron, M. Wolański, *Eur. Phys. J. B* 25 (2002) 253–259.
- [66] M. Droz, A. Pękalski, *Physica A* 298 (2001) 545–552.
- [67] J. A. Dunne, R. J. Williams and N. D. Martinez, *Ecol. Lett.* 5 (2002) 558.
- [68] J. Szwabiński and M. Weyrauch, *The dynamic structure factor of  $^4\text{He}$  beyond the roton minimum*, *J. Low. Temp. Phys.* 121, 5/6 (2000) 327.
- [69] J. Szwabiński and M. Weyrauch, *Theoretical study of the dynamic structure factor of superfluid  $^4\text{He}$* , *Phys. Rev. B* 64 (2001) 184512.
- [70] J. Szwabiński, “Der dynamische Strukturfaktor von superflüssigem Helium 4 oberhalb des Roton-Minimums”, *PTB-Bericht* 13 (2001) Wirtschaftsverl. NW, ISBN 3-89701-810-1.
- [71] Weyrauch and J. Szwabiński, *Functional Renormalization Group and the Lambda-Transition in  $^4\text{He}$* , *J. Low Temp. Phys.* 134 (2004) 541.

- [72] J. Szwabiński and A. Pękalski, *Effects of random habitat destruction in a predator-prey model*, Physica A360 (2006) 59.
- [73] I. Bena, M. Droz, J. Szwabiński and A. Pękalski, *Complex population dynamics as a competition between multiple time-scale phenomena*, Phys. Rev. E 76 (2007) 1.
- [74] I. Bena, M. Droz, J. Szwabiński and A. Pękalski, *How bad is to be slow-reacting ? On the effect of the delay in response to a changing environment on a population's survival*, Eur. Phys. J. B65 (2008) 341-346.
- [75] J. Szwabiński, A. Pękalski and K. Trojan, *Effects of competition and predation in a three species model*, Banach Center Publications 80 (2008) 265-269.
- [76] M. Droz, J. Szwabiński and G. Szabó, *Motion of influential players can support cooperation in Prisoner's Dilemma*, Eur. Phys. J. B71, (2009) 579-585.
- [77] A. Pękalski and J. Szwabiński, *Dynamics of three types of annual plants competing for water and light*, Physica A 392 (2013) 710-721
- [78] K. Sznajd-Weron, J. Szwabiński, R. Weron and T. Weron, *Rewiring the network. What helps an innovation to diffuse?*, J. Stat. Mech. 2014 (3) 3007.
- [79] K. Sznajd-Weron, J. Szwabiński and R. Weron, *Is the person-situation debate important for agent-based modeling and vice-versa?*, PLoS ONE 9(11): e112203, doi:10.1371/journal.pone.0112203.
- [80] M. Moś, J. Szwabiński, *Technologie semantyczne we wdrożeniach systemów klasy ERP*, w A. Stabryła, S. Wawak, *Metody badania i modele rozwoju organizacji*(2012) 109-118, Mfiles.pl, Kraków.

*Janusz Szwabiński*