

© 1994 г. Г. М. АЛЕЩЕНКО, Е. Н. БУКВАРЕВА

## ВАРИАНТ ОБЪЕДИНЕНИЯ МОДЕЛЕЙ РАЗНООБРАЗИЯ В БИОСИСТЕМАХ ПОПУЛЯЦИОННОГО И БИОЦЕНОТИЧЕСКОГО УРОВНЕЙ

Проведенный ранее анализ моделей разнообразия в элементарной популяции и сообществе показал существование в них оптимальных уровней разнообразия, зависящих от степени стабильности среды и характеристик элементов этих систем. В настоящей работе рассматривается вариант объединения этих моделей в иерархическую структуру (популяции рассматриваются как элементы сообщества). Теоретический анализ этого комплекса моделей выявил тенденцию к росту разнообразия в сообществах и усилению иерархичности их структуры при увеличении стабильности среды.

Данная работа является непосредственным продолжением исследований по моделированию биоразнообразия в биосистемах разных иерархических уровней. Ранее нами были разработаны и проанализированы математические модели разнообразия элементов экологического сообщества (Алещенко, Букварева, 1991а) и фенотипического разнообразия в популяции (Алещенко и др., 1991; Алещенко, Букварева, 1991б). Следующим шагом в этих исследованиях стала попытка объединения этих моделей в иерархическую структуру, где популяции рассматриваются как элементы сообщества.

### ОПИСАНИЕ МОДЕЛЕЙ

Прежде чем приступить к изложению результатов работы по объединению моделей разнообразия в биосистемах популяционного и биоценотического уровней, необходимо кратко остановиться на структуре и результатах анализа ранее исследованных моделей, которые и были объединены в иерархическую структуру.

#### 1. МОДЕЛЬ РАЗНООБРАЗИЯ В СООБЩЕСТВЕ

В качестве одной из моделей разнообразия в сообществе была исследована модель многосвязной системы из функционально различных элементов одного иерархического уровня (Алещенко, Букварева, 1991а). Ресурс  $R$ , затрачиваемый этой системой, складывается из двух частей: затрат элементов на самоподдержание и нормальное функционирование в постоянных условиях среды ( $R_0$ ) и затрат элементов на приспособление к колебаниям внешних условий ( $R_a$ ). Таким образом,  $R = R_0 + R_a$ .

С ростом числа элементов происходит рост суммарных затрат ресурса на их самоподдержание ( $R_0$ ). Зависимость величины затрат «ресурса самоподдержания» от числа элементов системы ( $N$ ) имеет вид  $R_0 = r_0 N^{q_0}$ , где  $r_0$  — затраты ресурса, необходимые для самоподдержания одного элемента системы,  $q$  — скорость роста затрат при увеличении числа элементов. В модели принимается, что рост затрат на самоподдержание элементов при увеличении их количества выражается просто в сложении ресурсов, потребляемых ими, т. е.  $q = 1$ , и указанная зависимость является линейной ( $R_{01}$  и  $R_{02}$  на рис. 1).

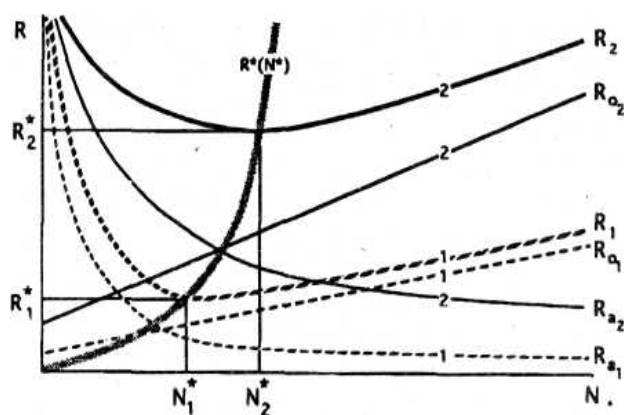


Рис. 1. Затраты ресурса в модели сообществ 1 и 2, адаптированных к средам с разной степенью стабильности. Сообщество 1 состоит из популяций, адаптированных к более стабильной среде ( $\sigma^R = 0,5$ ), сообщество 2 — из популяций, адаптированных к менее стабильной среде ( $\sigma^R = 2,5$ ).  $R$  — затраты ресурса,  $R_{01}$  и  $R_{02}$  — затраты элементов на самоподдержание,  $R_{a1}$  и  $R_{a2}$  — затраты элементов на адаптацию,  $R_1$  и  $R_2$  — суммарные затраты,  $R_1^*$  и  $R_2^*$  — минимальные затраты ресурса соответственно для сообществ 1 и 2.  $N$  — число элементов сообщества,  $N_1^*$  и  $N_2^*$  — оптимальное число элементов в сообществах 1 и 2.  $R^*(N^*)$  — зависимость затрат ресурса от числа элементов в сообществах, адаптированных к разным средам

Вместе с этим рост числа элементов с одновременной их специализацией ведет к уменьшению затрат ресурса на адаптацию всей системы к изменениям условий среды ( $R_{a1}$  и  $R_{a2}$  на рис. 1). Рассмотрим систему из  $N$  элементов, существующую в многомерном пространстве факторов среды, каждый из которых колеблется с определенной амплитудой. Исходя из предположения, что каждый элемент системы обеспечивает ее адаптацию к флюктуациям параметров среды в определенной области многомерного пространства факторов, ранее было дано логическое обоснование того, что функциональная дифференциация элементов ведет к уменьшению амплитуды колебаний, на которые должен отвечать каждый элемент (Алещенко, Букварева, 1991а). Если обобщенное воздействие среды  $\sigma$  (обобщенное среднее квадратичное отклонение для всех факторов среды) распределяется между элементами системы равномерно ( $j$ -й элемент воспринимает колебания величиной  $\sigma_j = \sigma/N$ ) и расходы каждого элемента системы на адаптацию растут нелинейно с ростом среднего квадратичного отклонения колебаний фактора, на которые он должен отвечать, то расходы одного элемента на адаптацию равны  $r_{aj} = \beta\sigma_j^q = \beta(\sigma/N)^q$ , где  $q > 1$ . Параметры  $\beta$  и  $q$  характеризуют скорость роста затрат, т.е. эффективность процессов адаптации на уровне элементов системы. Ресурс, затрачиваемый на адаптацию всей системой, равен  $R_a = \sum r_{aj} = \beta N(\sigma/N)^q = \beta\sigma^q N^{(1-q)}$ , т.е. с ростом числа элементов системы происходит снижение суммарных затрат на ее адаптацию к изменяющимся условиям среды. Величина суммарных затрат системы  $R = R_o + R_a = r_0N + \beta\sigma^q N^{(1-q)}$  ( $R_1$  и  $R_2$  на рис. 1) имеет минимум при некотором числе элементов системы ( $N^*_1, N^*_2$ , которое и можно считать оптимальным по этому критерию уровнем разнообразия). Оптимальный уровень разнообразия элементов, как видно из формулы, определяется степенью стабильности среды и характеристиками элементов систем.

## 2. МОДЕЛЬ ФЕНОТИПИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОПУЛЯЦИИ

В данной модели была рассмотрена совокупность особей с различными фенотипами (Алещенко, Букварева, 1991б). Фенотипический признак — способность размножаться при том или ином значении параметра среды, который в каждый момент времени принимает новое значение в соответствии с заданным законом распределения вероятностей реализации его значений. Среднее квадратичное отклонение  $\sigma^R$  колебаний параметра среды характеризует степень стабильности среды. В каждый момент времени размножается группа фенотипов вокруг фенотипа, в наибольшей степени «соответствующего» реализованным условиям среды. Среднее квадратичное отклонение распределения размножающихся фенотипов  $\sigma^A$  можно интерпретировать как показатель ширины зоны толерантности отдельных особей в популяции. Особи каждого размножающегося в фиксированный момент времени фенотипа воспроизводят потомков различных фенотипов. Значение среднего квадратичного отклонения распределения по фенотипам рождающихся особей  $\sigma^B$  является в модели наиболее существенным параметром, влияющим на общее фенотипическое разнообразие в популяции  $\sigma^X$  (среднее квадратичное отклонение распределения всех особей популяции по фенотипическим группам). Смертность задана экспоненциальной зависимостью с постоянным коэффициентом смертности, механизм регулирования рождаемости моделируется логистическим законом. Модель представляет собой систему стохастических рекуррентных уравнений относительно численностей выделенных фенотипических групп, т. е.  $n(f, t+1) = \Phi(n(1, t), n(2, t), \dots, n(F, t), c, f^*)$ , ( $f=1, F$ ), где  $n(f, t)$  — численность  $f$ -й фенотипической группы в момент времени  $t$ ;  $F$  — общее число фенотипических групп;  $\Phi(\cdot)$  — оператор, определяющий взаимодействие особей из различных фенотипических групп,  $c$  — вектор параметров взаимодействия,  $f^*$  — номер фенотипической группы, для которой в момент времени  $t$  реализованы наилучшие условия для размножения. Параметры модели  $\sigma^A, \sigma^B$ , коэффициент смертности, а также параметры зависимости, определяющей механизм регулирования рождаемости, являются компонентами вектора  $c$ . Конкретный вид уравнений обсужден ранее (Алещенко, Букварева, 1991б).

Поведение данной модели проанализировано в ходе вычислительного эксперимента по схеме метода статистических испытаний. В качестве критерия эффективности популяции был использован максимум стационарного значения статистической оценки общей численности

популяции  $N = \sum n(i)$ , где  $n(i)$  — среднее стационарное значение численности  $i$ -й фенотипической группы. Анализ модели показал существование областей значений  $\sigma^B$  и  $\sigma^X$ , при которых популяция устойчива в данной среде. В качестве критерия стабильности популяции использовано среднее квадратичное отклонение колебаний ее численности при существовании на больших временных интервалах. При выходе значений  $\sigma^B$  и  $\sigma^X$  из этих областей как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения популяция становится неустойчивой. Отметим, что показатель  $\sigma^X$  (общее фенотипическое разнообразие в популяции) вторичен, так как формируется в процессе рождения и гибели особей и прямо зависит от степени разнообразия рождающихся фенотипов. Изменение уровня стабильности среды ( $\sigma^R$ ), а также параметров самой популяции приводит к трансформации зоны ее устойчивости: например, рост нестабильности среды уменьшает размер зоны устойчивости, а увеличение значений коэффициента репродукции расширяет ее. Показано существование оптимального по критерию максимальной численности популяции уровня разнообразия рождающихся фенотипов  $\sigma^B$ .

Таким образом, исследование моделей систем популяционного и биоценотического уровней позволило сделать вывод о теоретической возможности существования в них оптимальных по критериям максимума численности и минимума затрат ресурса значений разнообразия, зависящих от степени стабильности среды и от характеристик элементов этих систем. Последнее обстоятельство определило необходимость объединения моделей биосистем разного иерархического уровня в одном комплексе.

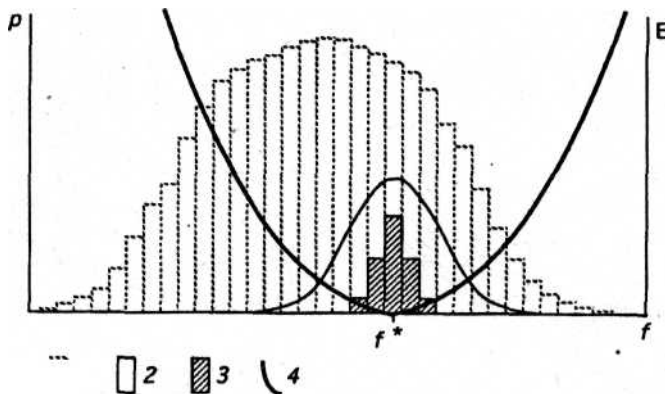


Рис. 2. Распределение фенотипов и затраты ресурсов ими.  $f$  — значение параметра среды,  $f^*$  — номер фенотипической группы, для которой в момент времени  $t$  реализованы наилучшие условия для размножения,  $p$  — частоты фенотипов,  $E$  — затраты ресурса, 1 — существующие фенотипы, 2 — размножающиеся фенотипы, 3 — рождающиеся фенотипы, 4 — затраты ресурса фенотипами

### 3. ОБЪЕДИНЕНИЕ МОДЕЛЕЙ РАЗНООБРАЗИЯ НА ПОПУЛЯЦИОННОМ И БИОЦЕНОТИЧЕСКОМ УРОВНЯХ

Иерархическая модель сообщества представляется в виде двухуровневой структуры, на нижнем уровне которой находятся модели отдельных популяций, а верхним уровнем является модель разнообразия в сообществе. Взаимосвязь уровней осуществляется на основе минимизации затрат ресурса популяциями и всем сообществом в целом. С целью установления указанной связи между уровнями в модель фенотипического разнообразия популяции были введены затраты ресурса особями. Предполагается, что особи тратят ресурс (энергию, время и т. п.) на обеспечение своего существования и размножения. Чем дальше реализованное в данный момент значение фактора среды от оптимального для того или иного фенотипа, тем больше затраты ресурса особями с этим фенотипом (рис. 2).

Удельные затраты на существование особей всех фенотипических групп на каждом шаге моделирования определялись как

$$\bar{E}_s(t) = 1/N(t) \sum_{f=1}^F (f - f^*)^2 \cdot n(f, t)$$

где  $N(t) = \sum n(f, t)$  — общее число особей в популяции в момент  $t$ .

При определении удельных затрат на размножение учитывалось количество потомков  $n'(f, t)$ , рожденных особями всех фенотипических групп, т. е.

$$\bar{E}_r(t) = 1/N(t) \sum_{f=1}^F (f - f^*)^2 n'(f, t)$$

В качестве критерия эффективности популяции использовались общие удельные затраты

ресурса ( $E$ ), осредненные на интервале моделирования, т. е.  $E = \bar{E}_e(t) + \bar{E}_r(t)$ .

Популяции рассматривались в качестве элементов сообщества. Были выявлены зависимости удельных затрат ресурса в популяциях от степени нестабильности среды (рис. 4), которые далее использовались в модели разнообразия сообщества как функции затрат ресурса его элементами.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Анализ модели фенотипического разнообразия популяции с учетом затрат ресурса особями позволяет сделать следующие дополнительные выводы.

1.1. Существуют оптимальные по критерию минимальных удельных затрат ресурса уровни разнообразия рождающихся фенотипов  $\sigma^B$  и общего фенотипического разнообразия в популяции  $\sigma^X$ . Такой вывод может быть сделан на основании наличия минимума у зависимости удельных затрат ресурса от значений  $\sigma^B$  и  $\sigma^X$  (рис. 3). Причем при неизменном уровне фенотипического разнообразия потомков популяция достигает в менее стабильных средах большего фенотипического разнообразия (пунктирные линии на рис. 3,  $a$  соединяют популяции с равными значениями  $\sigma^B$ ). Таким образом, фенотипическое разнообразие в популяции может быть оптимальным как по критерию максимума ее численности (Алещенко, Букварева, 19916), так и по критерию минимума затрат ресурса особями. Отклонение фенотипического разнообразия от оптимальных значений ведет к росту удельных затрат ресурса (а при оптимизации по критерию численности — к снижению максимальной численности популяции).

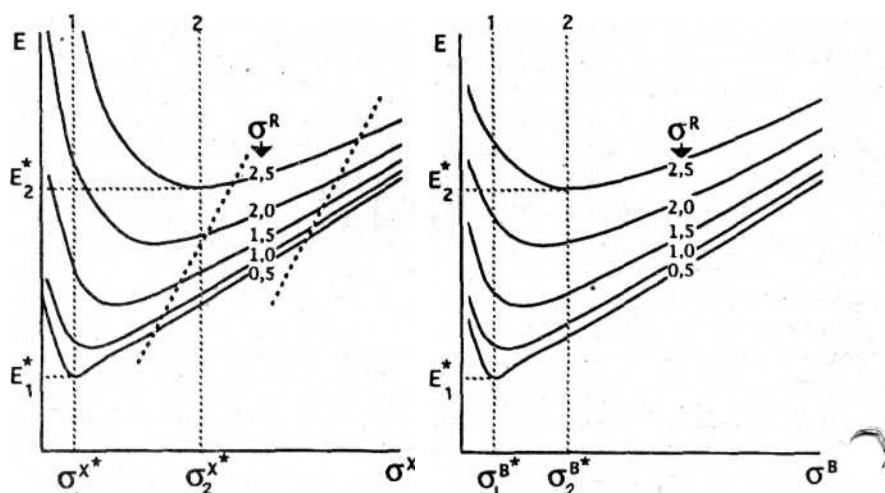


Рис. 3. Удельные затраты ресурса популяциями в средах с разной степенью стабильности ( $\sigma^R$ ) в зависимости:  $a$  — от общего фенотипического разнообразия в популяции ( $\sigma^X$ );  $b$  — от фенотипического разнообразия потомков ( $\sigma^B$ ). Популяция 1 имеет оптимальные значения  $\sigma^X$  и  $\sigma^B$  в более стабильной среде ( $\sigma^R = 0,5$ ), популяция 2 — в менее стабильной среде ( $\sigma^R = 2,5$ ).  $E$  — удельные затраты ресурса в популяциях,  $E_1^*$  и  $E_2^*$  — минимальные затраты ресурса популяциями 1 и 2 соответственно

1.2. Снижение стабильности среды ведет к росту оптимальных значений фенотипического разнообразия популяции ( $\sigma^B$  и  $\sigma^X$ ) и одновременно к росту минимальных значений удельных затрат ресурса. На рис. 3 популяция 1 характеризуется разнообразием потомков, оптимальным в более стабильной среде ( $\sigma^R = 0,5$ ), а популяция 2 оптимальна в менее стабильной среде ( $\sigma^R = 2,5$ ). Как видно из рисунка,  $\sigma_2^{B*} > \sigma_1^{B*}$  и  $E_2^* > E_1^*$  оптимизации по критерию численности рост нестабильности среды ведет к снижению величины максимальной численности популяции, что показано ранее.

1.3. Удельные затраты ресурса ( $E$ ) в популяции с фиксированными параметрами по мере роста нестабильности среды нелинейно увеличиваются, причем характер этих функций различен для популяций, оптимальных в разных средах. На рис. 4 кривая 1 показывает рост удельных затрат ресурса в популяции, имеющей параметры, оптимальные в относительно стабильной среде ( $\sigma_1^{B*}$  на рис. 3). Кривая 2 на рис. 4 принадлежит популяции,

оптимальной в менее стабильной среде ( $\sigma_2^{B*}$  на рис. 3). Затраты популяции 1, оптимальной в более стабильной среде, растут быстрее по мере увеличения нестабильности среды. В стабильной среде особи этой популяции тратят меньше, чем особи популяции 2, в нестабильной среде наоборот.

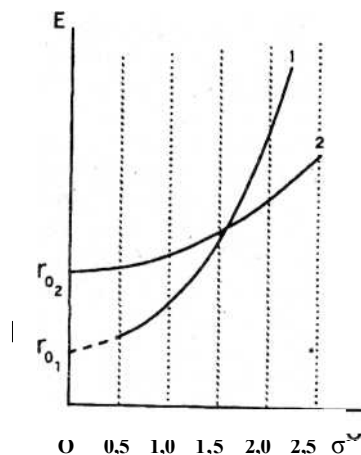


Рис. 4. Рост удельных затрат ресурса ( $E$ ) популяциями 1 и 2 в зависимости от степени стабильности среды ( $\sigma^R$ )

2. Анализ модели разнообразия в сообществе, где в качестве элементов рассмотрены модели популяций, привел к следующим результатам.

2.1. Нелинейный характер роста затрат ресурса ими соответствует принятому в модели разнообразия в сообществе (Алещенко, Букварева, 1991а) и, таким образом, является общим для комплекса, объединяющего модели систем разных иерархических уровней (т. е. общие затраты ресурса в популяции ( $E$ ) соответствуют затратам одного элемента сообщества  $r_{0j} + r_{aj}$ ). Отметим, что для биосистем в целом характерен именно нелинейный характер реакций, обусловленный их способностью к гомеостазу, т. е. к сохранению собственных параметров постоянными в определенном диапазоне значений факторов среды.

2.2. Величина затрат популяций в стабильной среде (при  $\sigma^R = 0$  на рис. 4) соответствует затратам элементов сообщества на самоподдержание ( $r_0$ ). У популяции 1, адаптированной к более стабильной среде, эти затраты меньше, чем у популяции 2, адаптированной к менее стабильной среде, т. е.  $r_{01} < r_{02}$ . Затраты,

превышающие значения  $r_{01}$  и  $r_{02}$ , являются затратами популяций (т. е. элементов сообщества) на адаптацию и растут нелинейно с увеличением нестабильности среды, причем скорость роста у популяции 1 больше, чем у популяции 2. Если предположить, что сообщества, адаптированные к среде с определенной степенью стабильности, состоят из популяций, также адаптированных к этой среде, то использование значений  $r_{01}$  и  $r_{02}$  и зависимостей  $r_{a1}$  и  $r_{a2}$  от  $\sigma^R$  в модели сообщества показывает, что для сообщества 1, состоящего из популяций 1 и адаптированного к более стабильной среде, оптимальное число элементов  $N_1^*$  меньше, чем  $N_2^*$  для сообщества 2, адаптированного к менее стабильной среде (см. рис. 1). Однако этот вывод относится к системе многосвязного типа с элементами одного иерархического уровня. Поскольку структура сообществ иерархична (см., например, Стебаев, 1978; O'Neill et al., 1986; Ивашов, 1991), то данный вывод свидетельствует лишь о том, что в сообществе 1 в подсистему второго иерархического уровня (группу функционально сходных видовых популяций, гильдию) входит меньшее число элементов нижнего уровня (видовых популяций), чем в сообществе 2.

2.3. Легко показать, что для множества сообществ, оптимально адаптированных к средам с разной степенью стабильности, зависимость минимальной величины суммарных затрат ресурса  $R_i^*$  от оптимального числа элементов  $N_i^*$  имеет нелинейный характер (см. рис. 1). Последнее ведет к тому, что если сообщества 1 и 2 существуют в средах с равной интенсивностью потоков ресурса, т. е. максимальное количество доступного им ресурса  $R_{max}$  одинаково, то общее число элементов на нижнем уровне в сообществе 1 будет больше, чем в сообществе 2, но элементы в сообществе 1 будут объединены в более малочисленные подсистемы (гильдии).

Интерпретация этих результатов имеет ряд серьезных ограничений. На данном этапе

исследований мы не можем оценить в общем виде численность и другие параметры популяций в составе сообщества, поэтому рассматриваемые в модели популяции (элементы сообщества) имеют идентичные параметры, кроме показателей фенотипического разнообразия. Следовательно, выявленные тенденции изменения разнообразия верны только для некоторых гипотетических сообществ, состоящих из популяций с одинаковыми демографическими параметрами. В этом случае использование в модели удельных затрат ресурса популяциями в сообществах 1 и 2, т.е. допущение об их равной численности (плотности), логически соответствует предположению о существовании сравниваемых сообществ в средах с равными по интенсивности потоками ресурса.

Очевидно, что сообщества, состоящие из популяций с одинаковыми демографическими параметрами, в природе реально не существуют. Делает ли этот факт полученные в ходе анализа моделей выводы бесполезными? По нашему мнению, нет. Любая модель является упрощенным (генерализованным) представлением моделируемой системы (модель, абсолютно точно повторяющая моделируемую систему, сама является именно этой системой), и, значит, если мы не отвергаем метод моделирования в принципе, нам никогда не удастся добиться абсолютно точного отражения природной системы в структуре модели. Более того, важна не степень генерализации модели как таковая (отсутствие деталей в структуре модели с разных точек зрения можно расценивать и как ее недостаток, и как достоинство), а адекватность интерпретации результатов моделирования степени генерализации представления системы. В нашем случае, делая вывод о том, что адаптированные к более стабильной среде сообщества, характеризуются большим видовым разнообразием и более иерархичной структурой, мы учитываем, что это верно лишь для неких идеальных сообществ, состоящих из одинаковых популяций, различающихся только уровнями фенотипического разнообразия. Отсюда следуют две оговорки относительно полученных результатов. Во-первых, они показывают изолированное взаимодействие характеристик разнообразия на популяционном и биоценотическом уровнях, что, по нашему мнению, может быть полезным для понимания феномена биоразнообразия в целом. Во-вторых, приближение моделируемых сообществ к реальным путем введения в модель различий популяций по другим, кроме фенотипического разнообразия, параметрам будет каким-то образом модифицировать полученные сегодня результаты. Какой характер будут иметь эти изменения — качественный или только количественный? В первом случае полученные сегодня выводы придется признать в принципе нереализуемыми в природе, во втором случае они не будут опровергнуты. Ответить четко на этот вопрос на данном этапе исследований невозможно.

Таким образом, комплексный анализ моделей разнообразия в биосистемах популяционного и биоценотического уровней на данном этапе исследований позволяет сделать следующий вывод для сообществ, состоящих из популяций с одинаковыми демографическими параметрами: адаптированные к более стабильной среде сообщества состоят из популяций с меньшим фенотипическим разнообразием и характеризуются большим видовым разнообразием и более иерархичной структурой, т. е. в подсистемы второго иерархического уровня (гильдии) объединяется меньшее число видов. Этот вывод соответствует теоретическим представлениям о более «плотной» видовой структуре сообществ, существующих в стабильных средах, а также эмпирическим данным о росте видового богатства при снижении колебаний условий среды (MacArthur, 1975; Бигон и др., 1989).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алещенко Г. М., Бельчанский Г. И., Букварева Е. Н.* Использование вычислительного эксперимента при изучении проблемы биоразнообразия на популяционном уровне // ДАН СССР. 1991. Т. 316. № 3. С. 759—763.
- Алещенко Г. М., Букварева Е. Н.* Некоторые вопросы моделирования биологического разнообразия // Успехи соврем. биологии. 1991а. Т. III. № 6. С. 803—811.
- Алещенко Г. М., Букварева Е. Н.* Модель фенотипического разнообразия популяции в случайной среде // Журн. общ. биологии. 1991б. Т. 52. № 4. С. 499—508.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
- Ивашов А. В.* Биогеоценотические системы и их атрибуты // Журн. общ. биологии. 1991. Т. 52. № 1. С. 116—129.
- Стебаев И. В.* Об иерархическом строении биогеоценозов суши // Математическое моделирование в экологии. М.: Наука, 1978. С. 101 — 112.

*MacArthur J. W.* Environmental fluctuations and species diversity//*Ecology and Evolution of Communities* // Eds Cody M. L., Diamond J. M./Cambridge: Belknap, 1975. P. 74—80.  
*O'Neil R. V., Angelis D. L., de Waide J. B., Allen T. F. M.* A Hierarchical Concept of Ecosystems. Princeton: Princeton Univ. Press, 1986. 246 p.

Институт эволюционной морфологии  
и экологии животных РАН  
117071 Москва, Ленинский пр., 33

Поступила в редакцию  
25.VI.1992

Работа выполнена при поддержке фонда  
Дж. Сороса по проблеме «БИОРАЗНООБРАЗИЕ»

## A VARIANT OF INTEGRATION OF BIODIVERSITY MODELS FOR BIOSYSTEMS AT POPULATION AND BIOCENTRIC LEVELS

C. M. ALESICHENKO, E. N. BUKVAREVA

■ *A. N. Severtsov Institute of Evolutionary Morphology and Ecology,  
Russian Academy of Sciences, Leninski pr. 33, 117071 Moscow*

Analysis of biodiversity models previously elaborated by the authors for biosystems at population and community levels revealed the existence of characteristic optimal diversity levels. Maximum population size and minimum resource expenditures were taken as criteria. Optimal diversity values depend on level of environmental stability, these values being higher in unstable environment, and on parameters of the system  $e\Gamma$  nt. The latter indicated a necessity of integration of the populations and community diversity models. A joint two-level hierarchical community model was analyzed. Populations with different phenotypic diversity, other demographic parameters being identical, were considered as elements of the community. Resource expenditures by the system at different levels were used as integrating parameters. Theoretical analysis of such a hierarchical system showed that, as environmental stability increases: a) population phenotypic diversity increases, b) total species diversity increases, and c) species number in each guild decreases which meant that the community structure became more hierarchical.