

Взаимоотношения организмов и структура сообществ (Часть 1)

*Вадим Михайлович Хайтов
к.б.н.
кафедра Зоологии
беспозвоночных
polydora@rambler.ru*

Сообщества

Рабочее определение:

Сообщество - совокупность популяционных группировок разных видов, сосуществующих в одном местообитании.

Главный вопрос синэкологии

Почему организмы разных видов живут вместе?

Классификация
взаимоотношений по их
результату

Три типа результатов взаимодействия и классификация взаимоотношений

- Положительный результат (+)
- Отрицательный результат (-)
- Нейтральный результат (0)

Тип взаимоотношений	Характер взаимоотношений видов	
	Вид А	Вид Б
Нейтрализм	0	0
Конкуренция	-	-
Аменсализм	-	0
Паразитизм	+	-
Фитофагия	+	-
Хищничество	+	-
Комменсализм	+	0
Мутуализм	+	+

<http://ekolog.org/books/30/img/image030.jpg>

?

Классификации нужны для типологических экстраполяций!

Проблемы, связанные с такой классификацией

- Каков биологический смысл результата? Что такое +, - и 0?
- Между какими объектами (первичными элементами) описываются отношения? Что является системой?
- Несколько принципиально разных типов отношений имеют одинаковый результат (например, +/+ или +/-). Можно ли развести эти типы в разные группы?

Выход один - менять основание
классификации

Взаимоотношения между кем?

- В сообществе представлены организмы разных видов. Разделение организмов на виды очень важно, но...
организмы об этом не знают.
- Внутривидовые (гомотипические) связи могут быть столь же важны, как и межвидовые (гетеротипические) отношения.

Взаимоотношения между особями или между популяциями?

- Взаимоотношения между особями и взаимоотношения между популяциями - разные вещи.
- Не любой результат взаимоотношений особей можно экстраполировать на взаимоотношения популяций.

Разнонаправленный результат на уровне взаимодействующих особей и на уровне популяций

Паразит: *Tristerix corymbosus*

Хозяин: *Rhaphithamnus spinosus*



Oikos 123: 1371–1376, 2014

doi: 10.1111/oik.01353

© 2014 The Authors. Oikos © 2014 Nordic Society Oikos
Subject Editor: Paulo Guimaraes, Jr. Accepted 12 May 2014

Indirect positive effects of a parasitic plant on host pollination and seed dispersal

Alina B. Candia, Rodrigo Medel and Francisco E. Fontúrbel

A. B. Candia, R. Medel and F. E. Fontúrbel (orcid.org/0000-0001-8585-2816), (fonturbel@gmail.com), Depto de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Univ. de Chile, Las Palmeras 3425, 7800024 Nuñoa, Santiago, Chile.

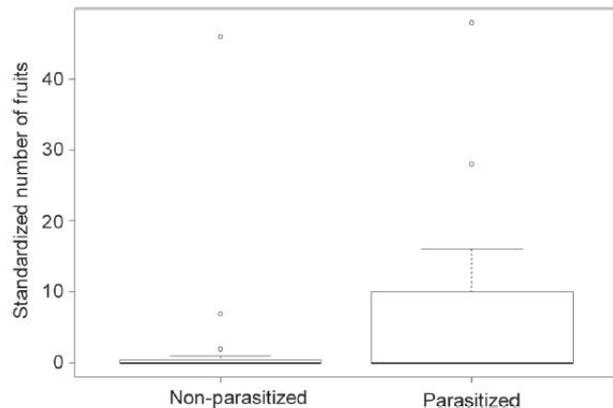


Figure 2. *Rhaphithamnus spinosus* seed rain (standardized by crop size) at parasitized and non-parasitized plants. Bars represent mean \pm 1SE.

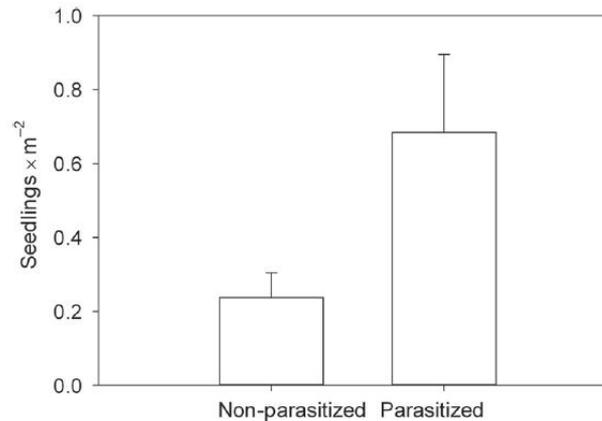


Figure 4. *Rhaphithamnus spinosus* seedlings per m² under parasitized and non-parasitized plants. The crop size of *R. spinosus* was included as covariate in analysis. Bars represent mean \pm 1SE.

Паразит
повышает
репродуктивный
выход хозяина

Разнонаправленный результат на уровне взаимодействующих особей и на уровне популяций

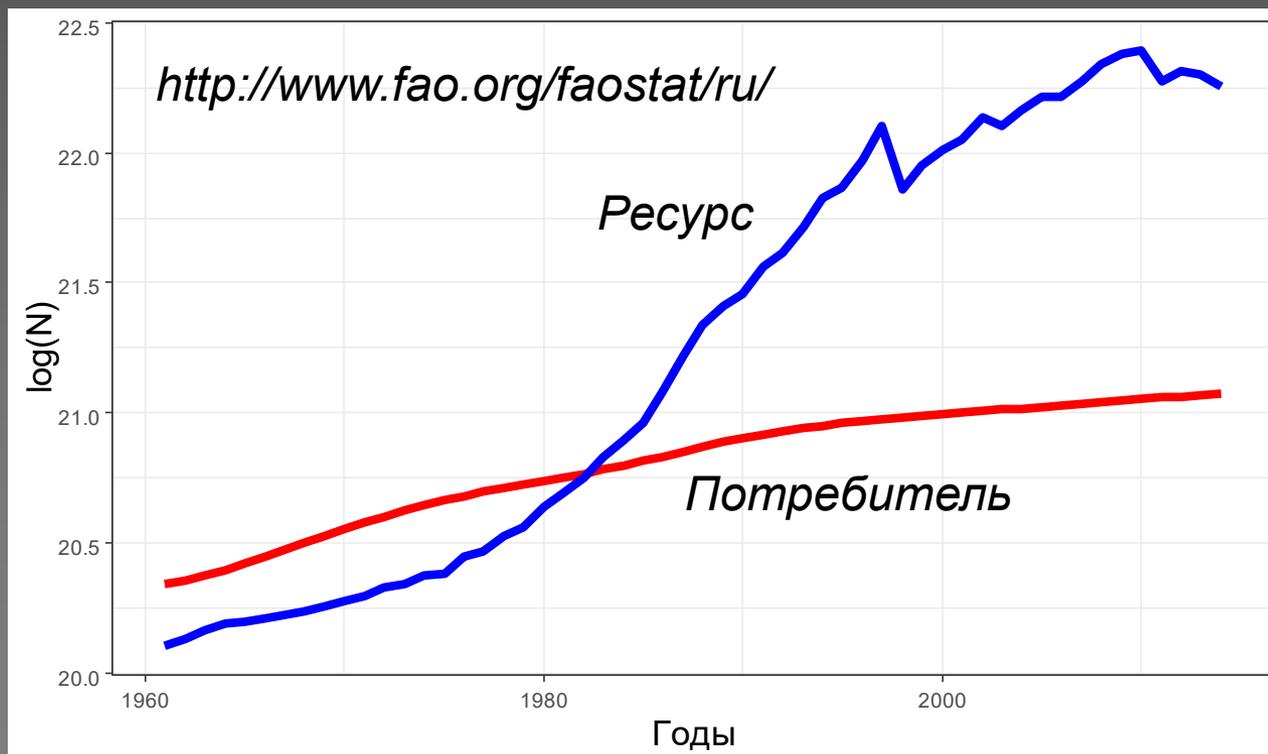
Потребитель



Ресурс



Негативное влияние на уровне особей, но положительное влияние на уровне популяции.



Обеспечивать популяционный успех своих жертв могут не только люди...



Взаимоотношения особей или популяций?

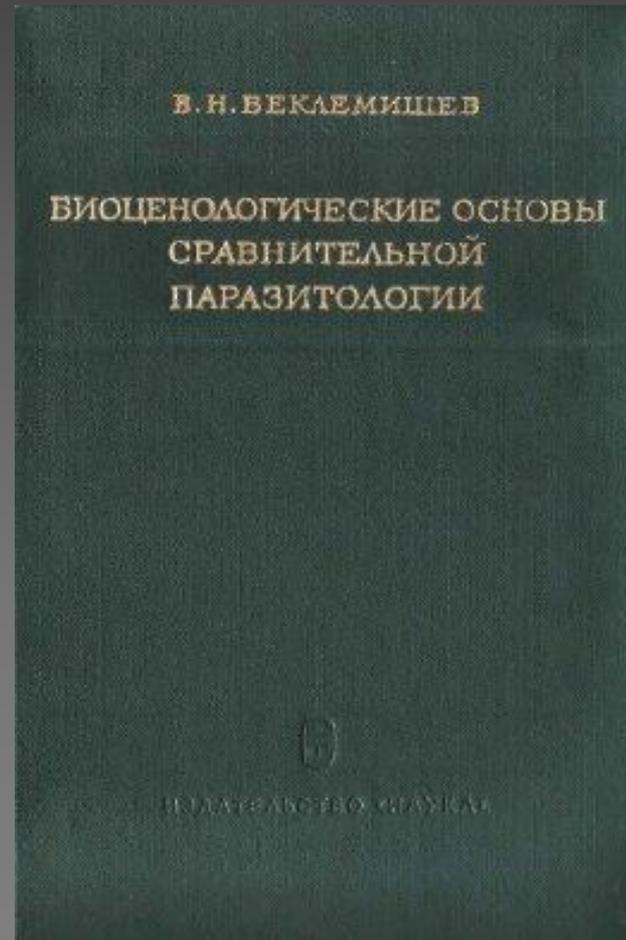
- При рассмотрении взаимоотношений особей результат обычно понятен и может быть описан в терминах «+», «-» или «0»
- Этот результат не всегда совпадает с результатом взаимоотношений популяционных группировок в пределах сообщества

Взаимоотношения особей или популяций?

- Для описания многообразия взаимоотношений на уровне популяций необходима другая модель, отражающая многообразие связей между популяциями: классификация *симфизиологических связей* (есть на сайте курса)



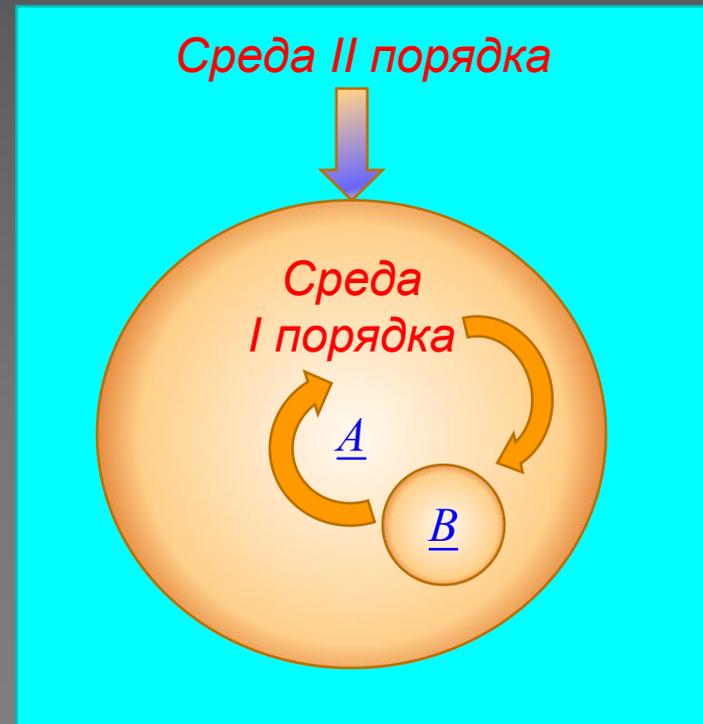
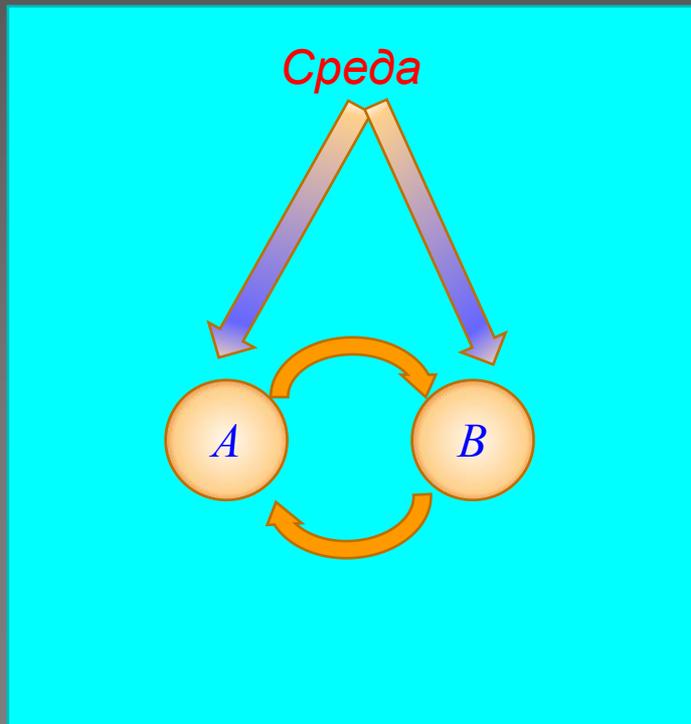
В. Н. Беклемишев



Попытаемся улучшить
классификацию, приведенную
в учебниках

Взаимодействия особей могут происходить в двух принципиально разных средах

- Для партнеров среда равнозначна
- Неравнозначная среда для партнеров



При построении классификации «по результату» необходимо принять дополнительные основания, без которых классификация будет противоречивой

Три уровня оснований классификации:

1. Природа взаимодействующих партнеров:
внутривидовые vs межвидовые
2. Природа среды: *равнозначная vs*
неравнозначная среда («дистантные» vs
«симбиотические» отношения).
3. Результат влияния: “+” vs “-” vs “0”

Общий вид классификации

Взаимоотношения

Внутривидовые

Межвидовые

«Симбиотические»

«Дистантные»

«Симбиотические»

«Дистантные»

Несколько типов

Несколько типов

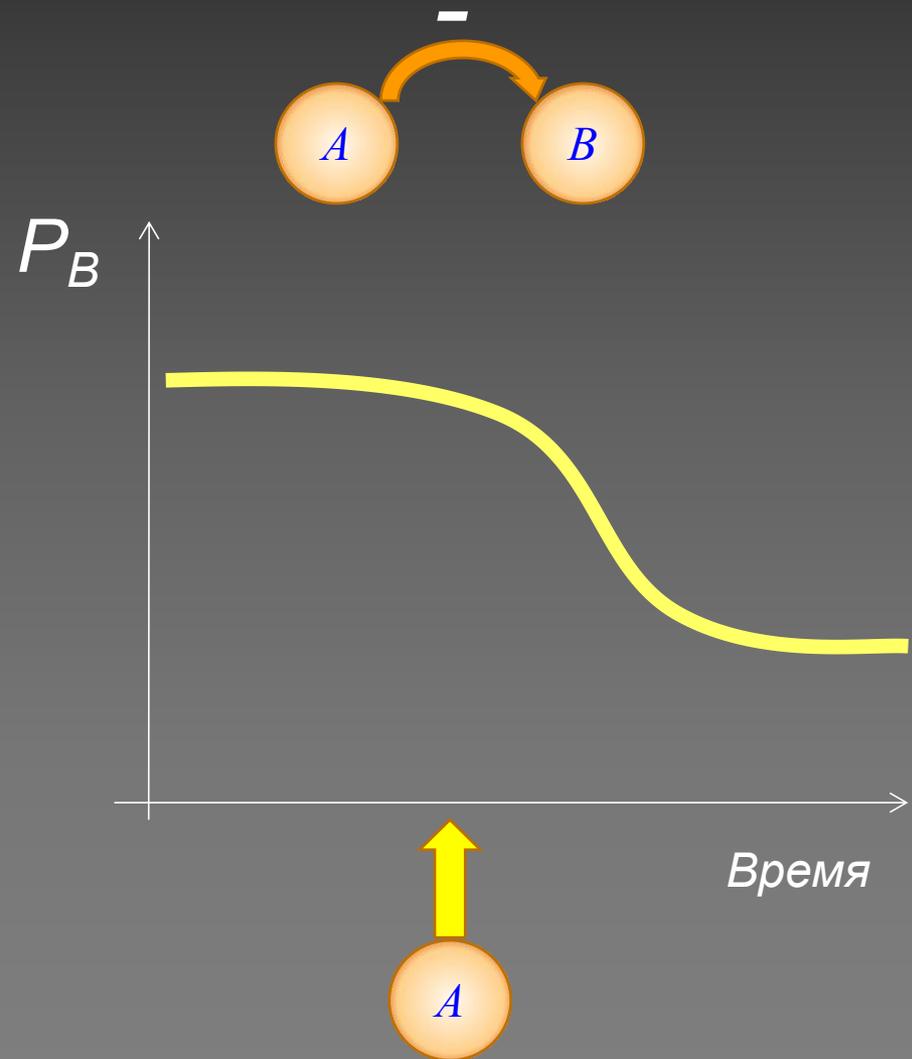
Несколько типов

Несколько типов

Что такое плюс, минус и ноль?

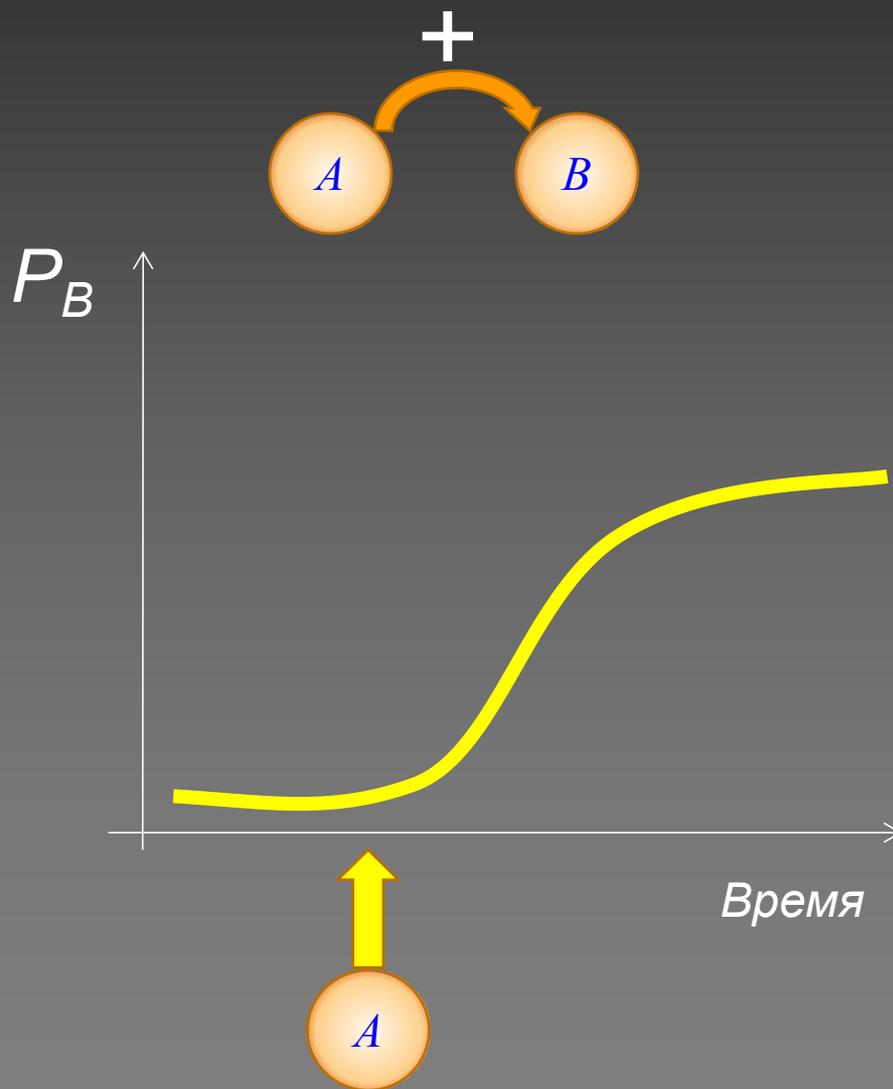
Отрицательное влияние

- Уровень благосостояния организма убывает в результате взаимодействия с другим организмом



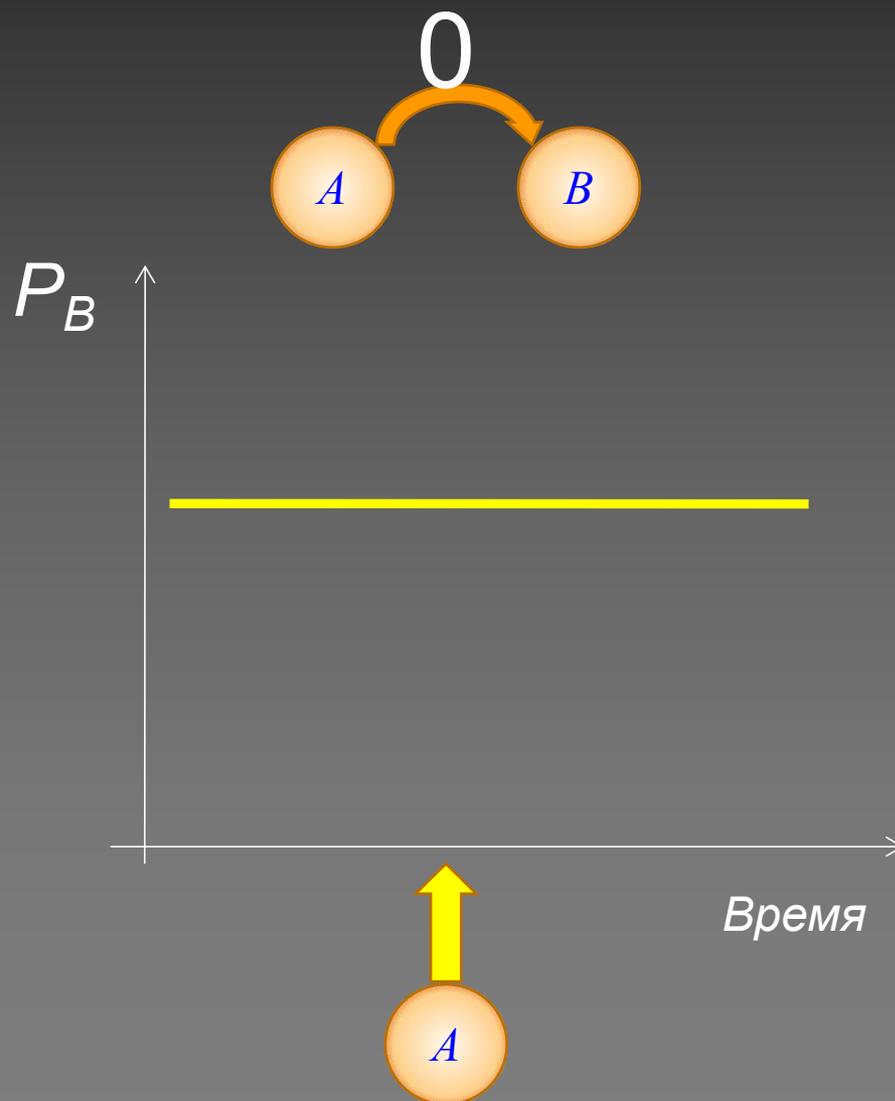
Положительное влияние

- Уровень благосостояния организма возрастает в результате взаимодействия с другим организмом



Нейтральное влияние

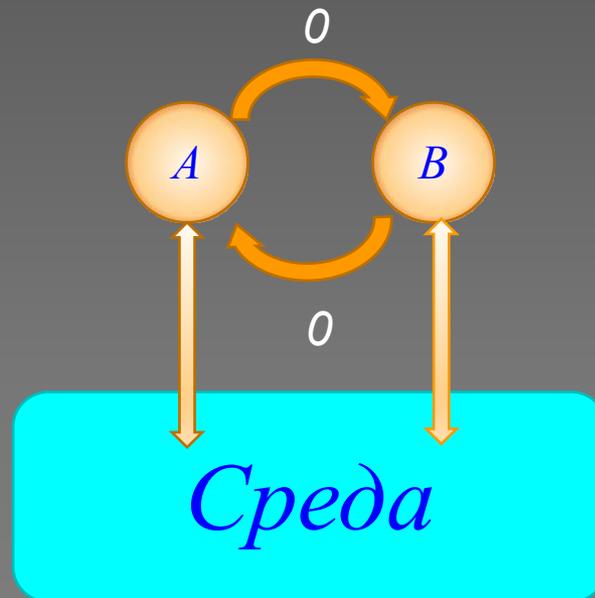
- Уровень благосостояния организма не изменяется в результате взаимодействия с другим организмом



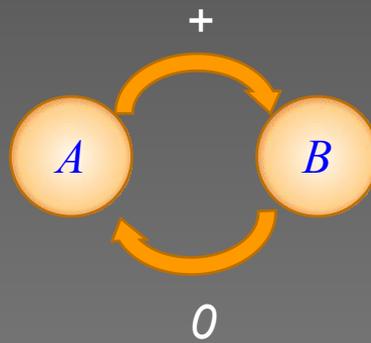
Межвидовые несимбиотические
(«дистантные»)
взаимоотношения

Нейтрализм

- Организмы разных видов представлены в одном сообществе только потому, что они независимо связаны с одним и тем же биотопом.



Синойкия и сходные отношения



Мирмекофилия

Жуки *Lomechusa pubicollis*



Бабочки *Lycaenidae*



Пауки *Masoncus rogonophilus*



Совместно с муравьями проживают некоторые виды насекомых. Иногда сожитель даже мимикрирует под муравья.

Cushing, 2012

Островки биоразнообразия

Среда, создаваемая плотными скоплениями моллюсков-фильтраторов, населена большим количеством видов.

Vol. 25: 71–81, 1985

MARINE ECOLOGY – PROGRESS SERIES
Mar. Ecol. Prog. Ser.

Published August 15

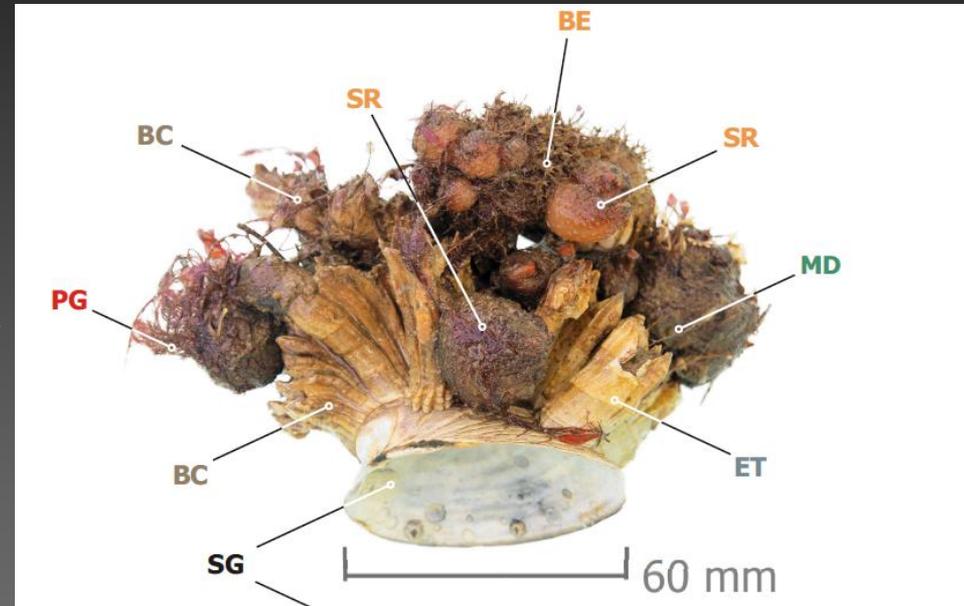
Islands of *Mytilus* as a habitat for small intertidal animals: effect of island size on community structure*

M. Tsuchiya^{1**} & M. Nishihira^{2**}



Друзы балянусов - отложенное самоубийство

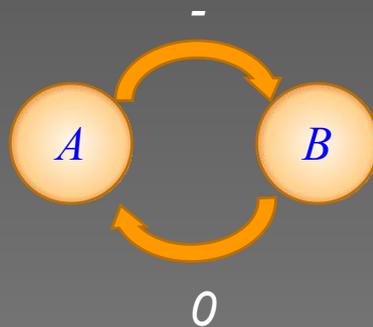
- Молодые асцидии могут выжить только в расщелинах раковин балянусов (на остальных субстратах их съедают креветки)
- Взрослые асцидии неуязвимы для креветок.
- Разросшаяся друза асцидий уничтожает друзу балянусов.



Yakovis Artmieva, 2017

Синойкия становится основой для...

Аменсализм и сходные отношения



Аменсализм в лесу

Среда, создаваемая некоторыми организмами (биогенная среда), становится неблагоприятной для других членов сообщества.



Фитогенное поле ели



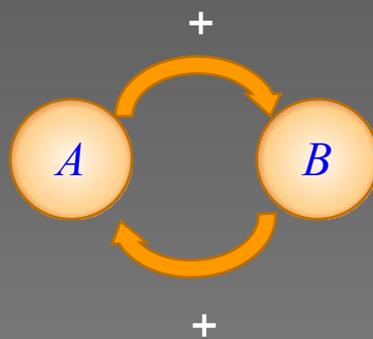
http://www.plantarium.ru/gat/places/9/958/595/8_af01c87d.jpg

Затопление леса бобрами



http://stvol.in.ua/images/priroda/bober_13.jpg

Протокооперация и сходные отношения

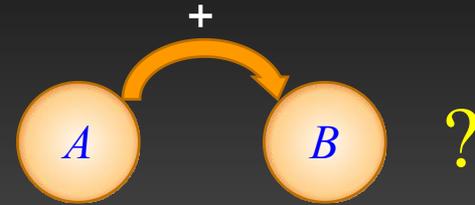


Протокооперация *Canis-Homo*



Если «репликаторы» эгоистичны, то

почему проявляется



В основе отбора, ведущего к образованию коопераций между организмами, лежит *взаимное использование*

“Домашние животные” у муравьев



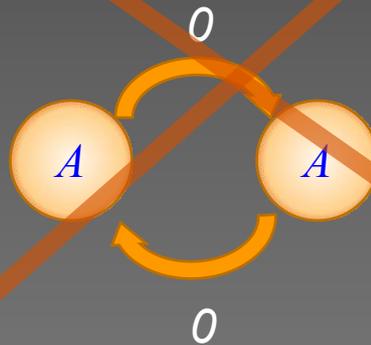
Взаимное использование опыляемого растения и опылителя

<https://www.utoronto.ca/sites/default/files/media/2017-10-18-bees-resized.jpg>



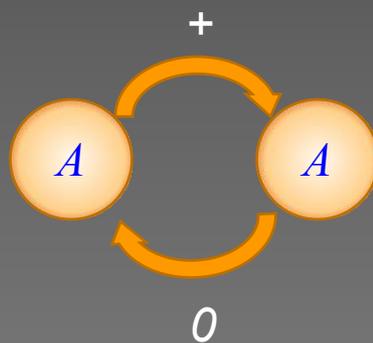
Внутривидовые несимбиотические («дистантные») взаимоотношения

Внутривидовой нейтраллизм

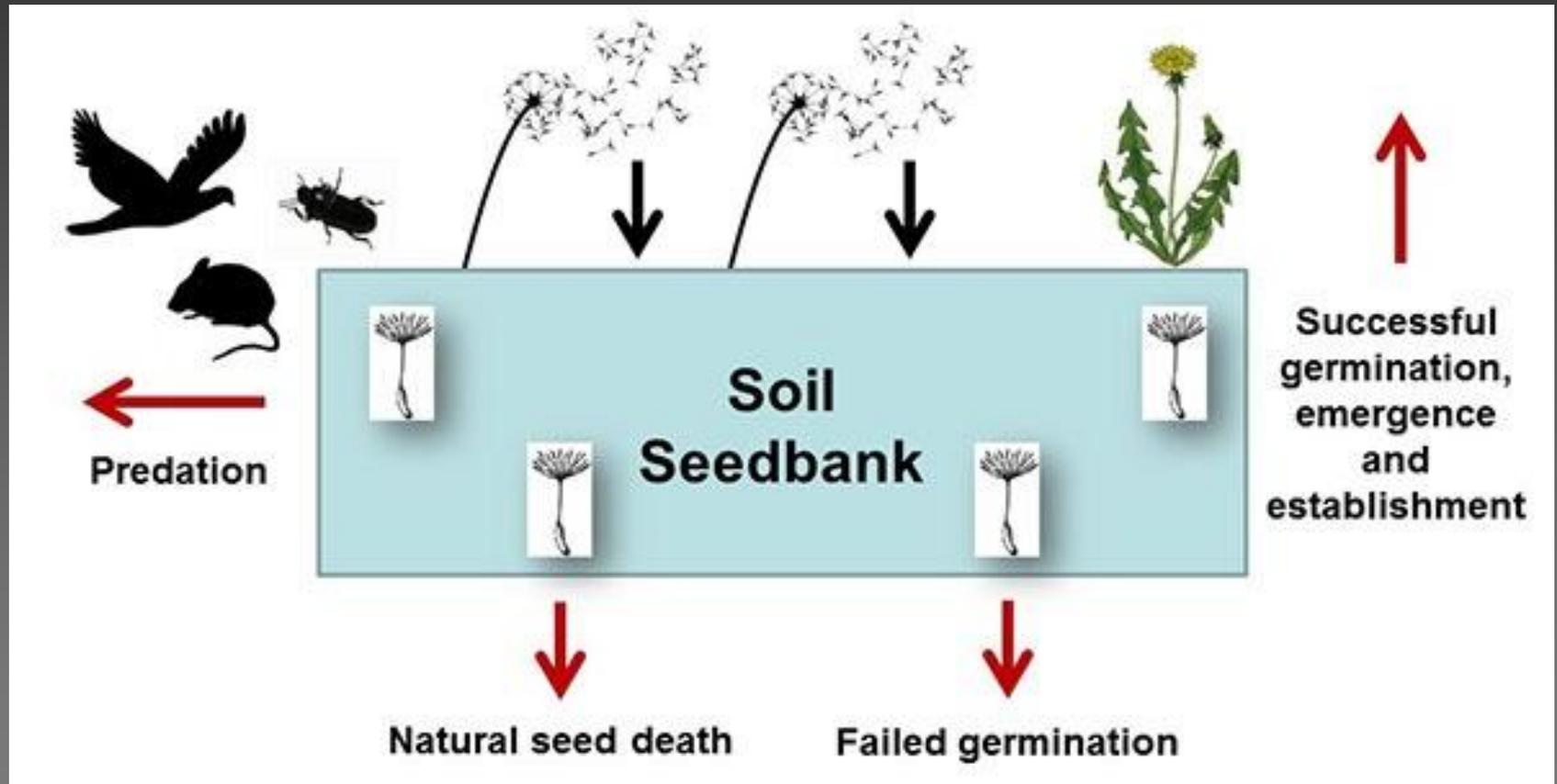


*Классификация
взаимоотношений -
вырожденная, возможны не
все комбинации*

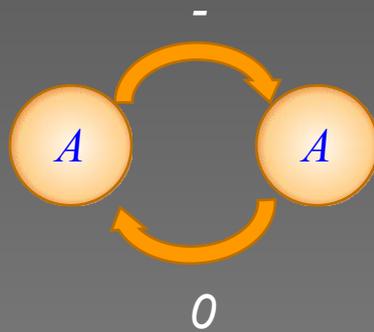
Внутривидовая синония



Почвенные банки семян



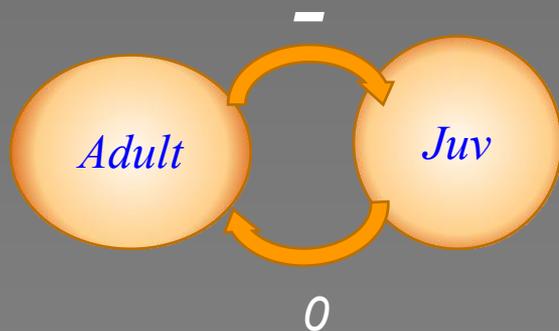
Внутривидовые антагонизмы: проблема отцов и детей



Сегрегация возрастных когорт у мидий

- Первичное оседание на нитчатые водоросли.
- Вторичное плавание.
- Вторичное оседание на донные субстраты.

Зачем такие сложности?

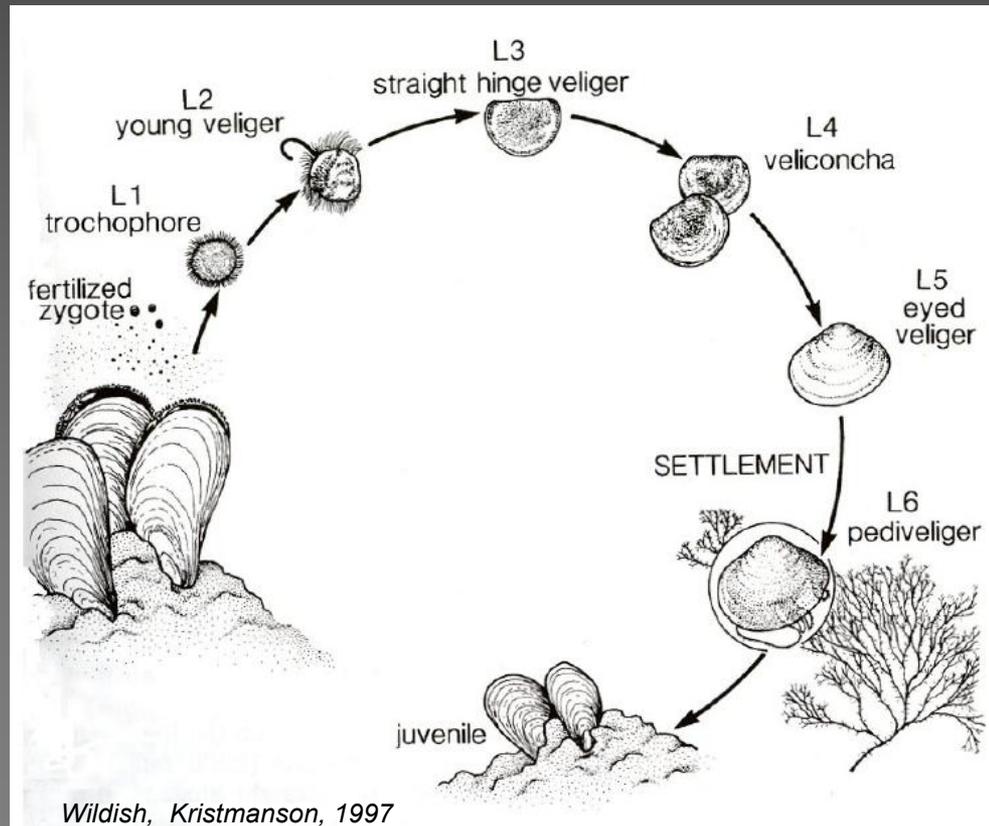


513

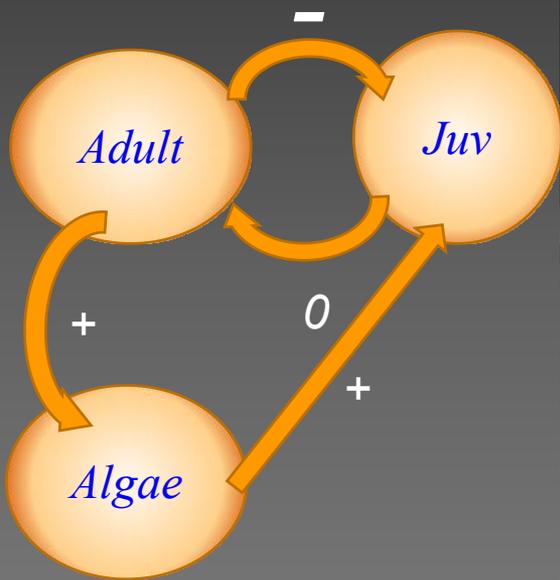
PRIMARY AND SECONDARY SETTLEMENT IN *MYTILUS EDULIS* L. (MOLLUSCA)

By B. L. BAYNE

*Marine Science Laboratories, Menai Bridge, Anglesey, North Wales**

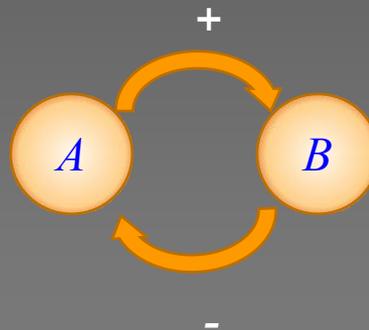


Система: Мидии и нитчатые водоросли



Взрослые мидии негативно влияют на собственную молодежь, которая не может оказать ответного влияния на «родителей» (внутривидовой аменсализм). Взрослые мидии стимулируют рост водорослей, которые не оказывают особенного влияния на взрослых мидий (синойкия). Однако водоросли позитивно влияют на молодежь, не испытывая особого влияния со стороны последних (синойкия).

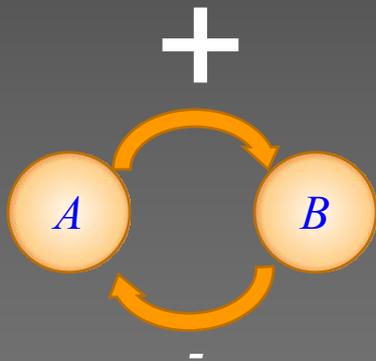
Взаимоотношения организмов-потребителей и организмов-ресурсов



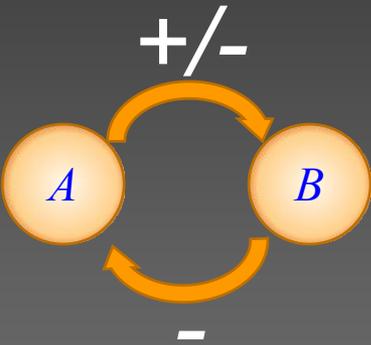
Много разных типов взаимоотношений

- Хищник - Жертва
 - Растительноядное животное - Растение
 - Добытчик - Клептопаразит
 - Гнездовой паразит - Хозяин
-
- Соотношение + и - может быть разным.

Добытчики и клептопаразиты

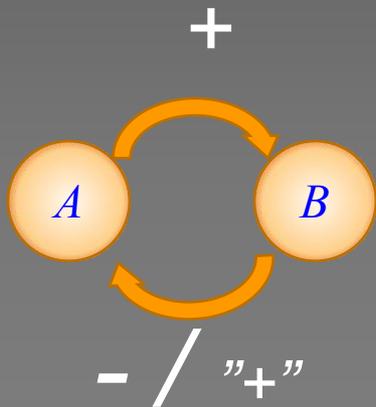


Добытчики и клептопаразиты



Это уже почти конкуренция...

Гнездовой паразитизм



Почему хозяева «любят» гнездовых паразитов?

- Релизер - пусковой стимул, вызывающий инстинктивные поведенческие реакции у особи.



Конрад Лоренц



Может ли быть гнездовой паразитизм у растений?

- Гнездовые паразиты используют репродуктивные поведенческие программы хозяина.
- Возлагают на хозяина заботу о потомстве.

Орхидея *Chiloglottis trapeziformis* +
самцы ос *Neozeleboria cryptoides* =
псевдокопуляция ос + опыление для орхидей



https://www.nativeorchids.co.nz/Photos_Large/M_trapeziformis_007.jpg



Гнездовой паразитизм на грани протокооперации

Луток и Гоголь



Трофические связи

Организм-хищник VS Организм-жертва

В основе трофических связей лежит потребление энергии

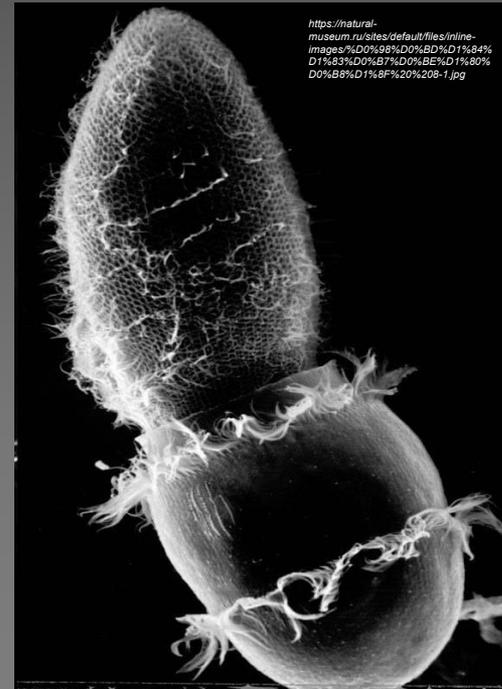
- *Автотрофы* - для обеспечения энергией не обязательно должны вступать во взаимодействие с другими видами.
- *Гетеротрофы* - неизбежно взаимодействуют с другими видами.

Функциональная классификация потребителей

		Теснота связи с жертвой		
Летальность		Высокая	Средняя	Низкая
	Высокая	Паразитоиды и некоторые паразиты	«Сублетальные» хищники	Настоящие Хищники
	Средняя	Паразиты	«Сублетальные» хищники	Пастбищные хищники (grazers)
	Низкая	Паразиты	«Сублетальные» хищники	Пастбище хищники (grazers)

Функциональная классификация потребителей

- Истинные хищники (хищники в узком смысле).



Функциональная классификация потребителей

- Хищники с пастбищным типом питания
(Grazers)



Функциональная классификация хищников

- «Сублетальные» хищники потребляют лишь некоторую часть тела жертвы, оставляя при этом жертву живой и способной к регенерации утраченных частей.



http://farm5.static.flickr.com/4544/38697103001_9c9ed01924.jpg



<https://cdn.davidwolfe.com/wp-content/uploads/2016/07/mosquito-blood-type-FI-800x419.jpg>

Функциональная классификация потребителей

- Паразитоиды временно входят в симбиотические отношения с организмом-ресурсом, но при этом используют хозяина исключительно в качестве источника пищи, убивая его.



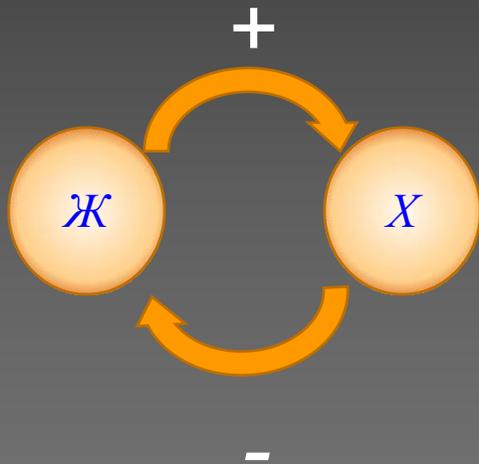
Функциональная классификация потребителей

- Паразиты



<https://i.pinimg.com/originals/63/68/11/6368118a752b0a591f0744d0a7011b67.jpg>

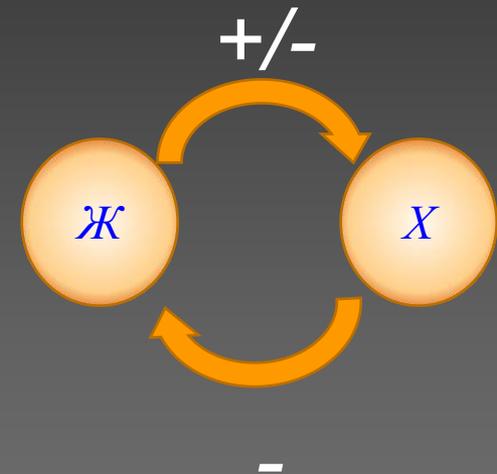
Плюсы и минусы



- Жертва дает энергию
- Хищник уменьшает уровень благосостояния жертвы, но...

Жертвы vs Хищники: Гонка вооружений

- Растения-жертвы
 - Выделение токсинов
 - Образование шипов
 - Уплотнение покровов
- Животные-жертвы
 - Выделение токсинов
 - Мимикрия
 - Покровительственная окраска
 - Химическая сигнализация



Macoma VS Carcinus: Химические сигналы от жертв

M. balthica воспринимает сигналы от маком, подвергшихся атаке со стороны крабов, и адекватно реагирует. Реакция макомы делает ее менее уязвимой для крабов.



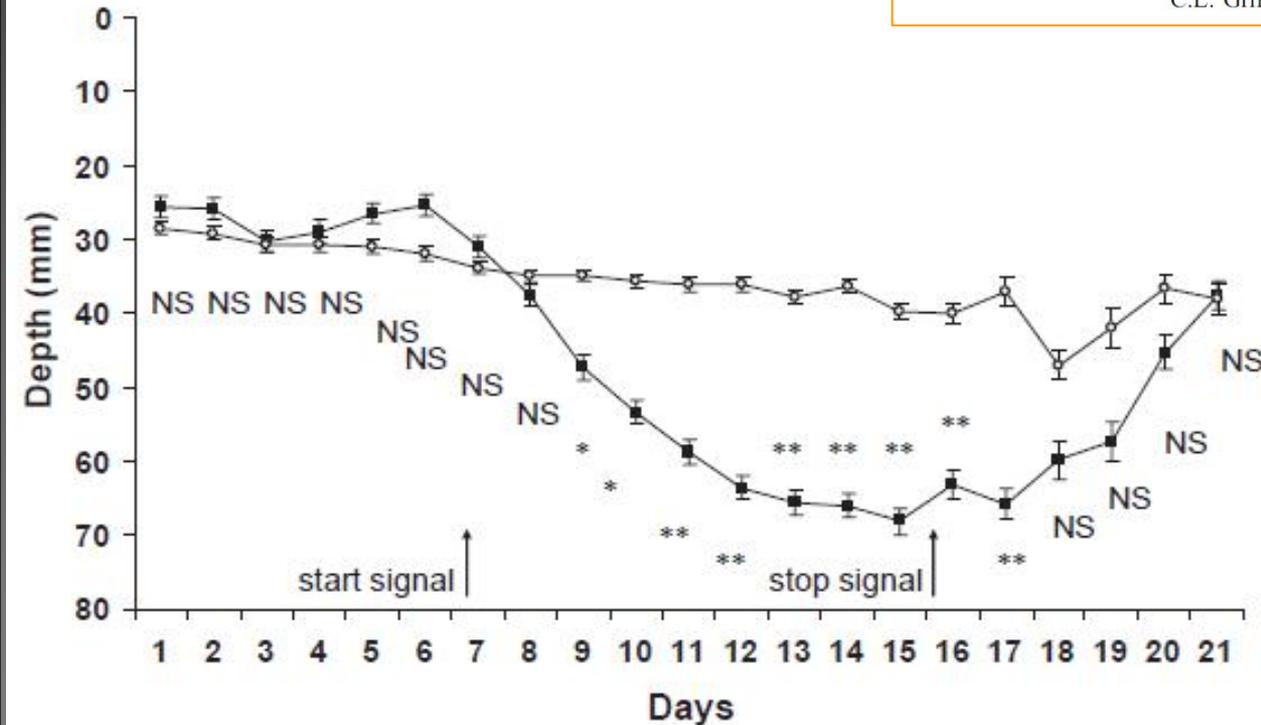
Journal of Experimental Marine Biology and Ecology xx (2005) xxx–xxx

Journal of
EXPERIMENTAL
MARINE BIOLOGY
AND ECOLOGY

www.elsevier.com/locate/jembe

Chemically induced predator avoidance behaviour in the burrowing bivalve *Macoma balthica*

C.L. Griffiths^a, C.A. Richardson^{b,*}



Основной вопрос хищничества - что поесть

- Диета потребителя включает не любые компоненты.
- Диета обладает определенной структурой.

Разнообразие потребителей в отношении их диеты

- Группы потребителей в отношении структуры диеты:
 - Монофаги
 - Олигофаги
 - Полифаги
- Группы хищников в отношении разнообразия жертв
 - Генералисты (едят всех, кого найдут)
 - Специалисты (едят только определенные разновидности жертв)

Монофаги

- Очень узкая специализация: большое количество поведенческих и физиологических адаптаций направлено на обеспечение взаимодействия с видом жертвы.



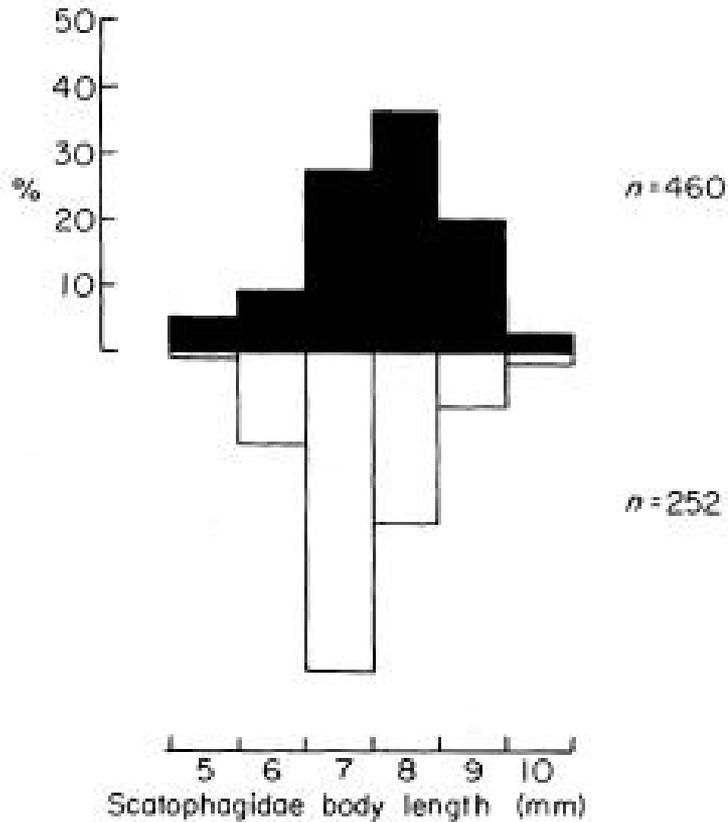
Полифаги

- Имеются анатомические, физиологические и биохимические адаптации пищеварительной системы к полифагии (пищеварительные ферменты позволяют переваривать очень широкий спектр пищевых объектов). Часто в биоценозах с бедным видовым составом.



Хищники едят не любую
добычу, которую они могут
перварить

Что ест трясогузка?



J. Anim. Ecol. (1977), **46**, 37–57

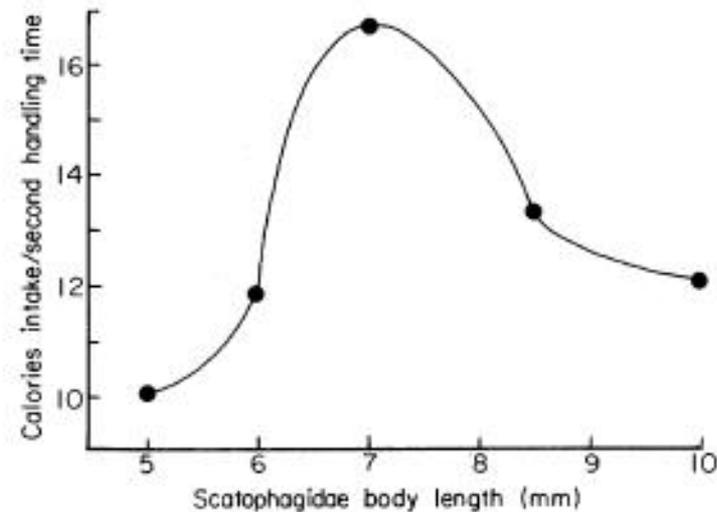
PREY SELECTION AND SOCIAL BEHAVIOUR IN WAGTAILS (AVES: MOTACILLIDAE)

By N. B. DAVIES

Edward Grey Institute, Department of Zoology, Oxford



Трясогузки выбирают насекомых среднего размера. Они не едят мелких, в которых мало энергии, и крупных, на которых надо потратить дополнительное время.



Теория оптимального фуражирования

Бюджет времени хищника

- Общее время взаимодействия хищника и жертвы можно разложить на две составляющие

$$T = s + h$$

- s - время поиска добычи (searching time)
- h - время обработки добычи (handling time)

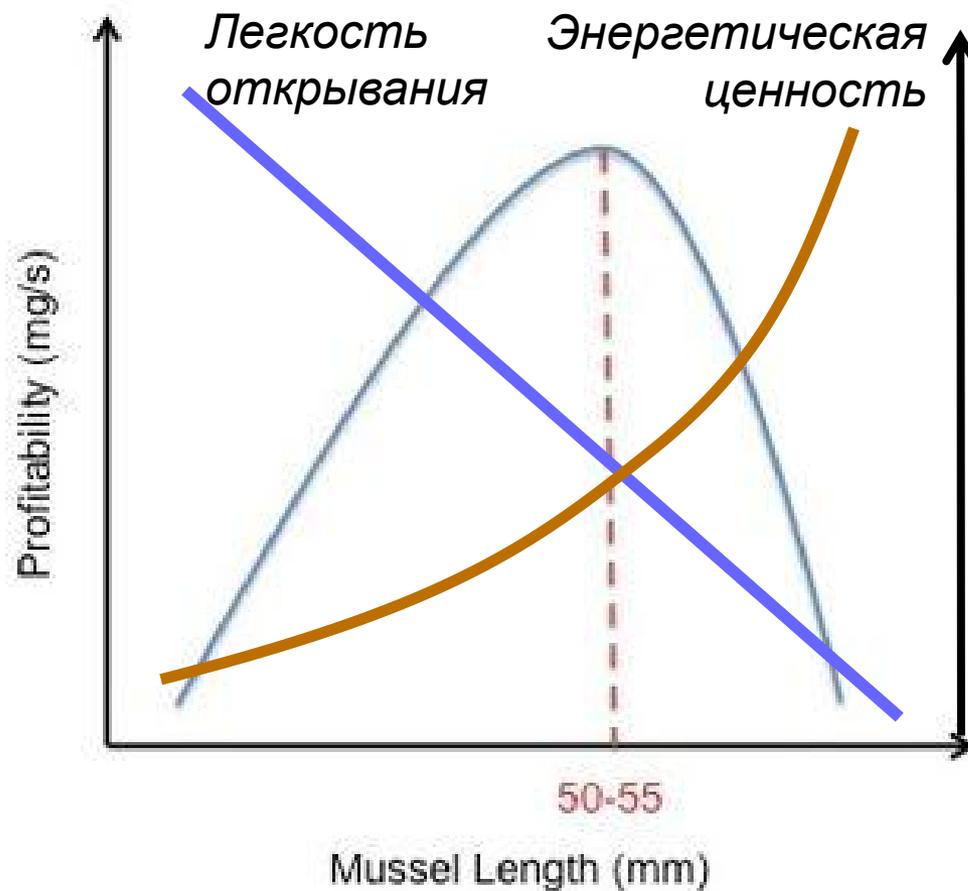
Кого выбрать?

- Пусть в местообитании представлено только два вида жертв P_1 и P_2
- Вид 1 даст хищнику энергию E_1 , а вид 2 E_2
- На обработку жертвы вида 1 хищник затрачивает h_1 , а жертвы вида 2 h_2
- Если $E_1/h_1 > E_2/h_2$, то P_1 предпочтительнее, чем P_2

Are oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) selecting the most profitable mussels (*Mytilus edulis*)?

P. M. MEIRE & A. ERVYNCK

Laboratorium voor Oecologie der Dieren, Zoögeografie en Natuurbehoud, Rijksuniversiteit Gent, Ledeganckstraat 35, B-9000-GENT, Belgium



Кулики-сороки выбирают мидий с менее крепкой раковиной, но при этом достаточно крупных.



Базовое выражение теории оптимального фуражирования

Оптимальный выбор

$$E_i / h_i \quad \bar{E} / (\bar{s} + \bar{h})$$

$$E_i / (h_i + s_i) \rightarrow \max$$

- E_i - энергия получаемая от i -го вида жертвы
- h_i - время, затраченное на обработку добычи (handling time) i -го вида
- s_i - время, затраченное на поиск (searching time) i -го вида

Оптимальное фуражирование в действии



$$E/h \quad 7.45 / 8.3 = 0.898$$

$$24.52 / 3.1 = 7.91$$

$$1.42 / 2.9 = 0.49$$

$$E/(h + s) \quad 7.45 / (8.3 + 35.8) = 0.17$$

$$24.52 / (3.1 + 37.9) = 0.598$$

$$1.42 / (2.9 + 18.9) = 0.065$$

Кого будет искать на литорали чайка?

Ответ: Хитонов

Если чайка съела морского ежа, то что лучше, съесть еще одного ежа или поискать хитона?

Ответ: Поискать хитона!

Если чайка попала в зону А, то что лучше, сесть мидию или пойти поискать хитона?

Ответ: Поискать хитона!



Prey Type	Density Zone A	Density Zone B	Density Zone C	Energy (kJ/individual)	Handling Time (s)	Search Time (s)
Urchins	0.0	3.9	23.0	7.45	8.3	35.8
Chitons	0.1	10.3	5.6	24.52	3.1	37.9
Mussels	852.3	1.7	0.6	1.42	2.9	18.9

Важное следствие из теории оптимального фуражирования

$$E / (h + s) \rightarrow \max$$

- Увеличить отношение можно путем существенного уменьшения времени обработки пищи (h).
- Для этого надо отказаться от макрофагии и перейти к микрофагии, то есть начать воспринимать тело жертвы, как среду обитания.
- Живя на теле или в теле жертвы, потребитель также сокращает время ее поиска (s).
- Естественный отбор должен способствовать образованию более тесного контакта хищника и жертвы

Симбиоз - один из вариантов
оптимального решения!

Приключения термина

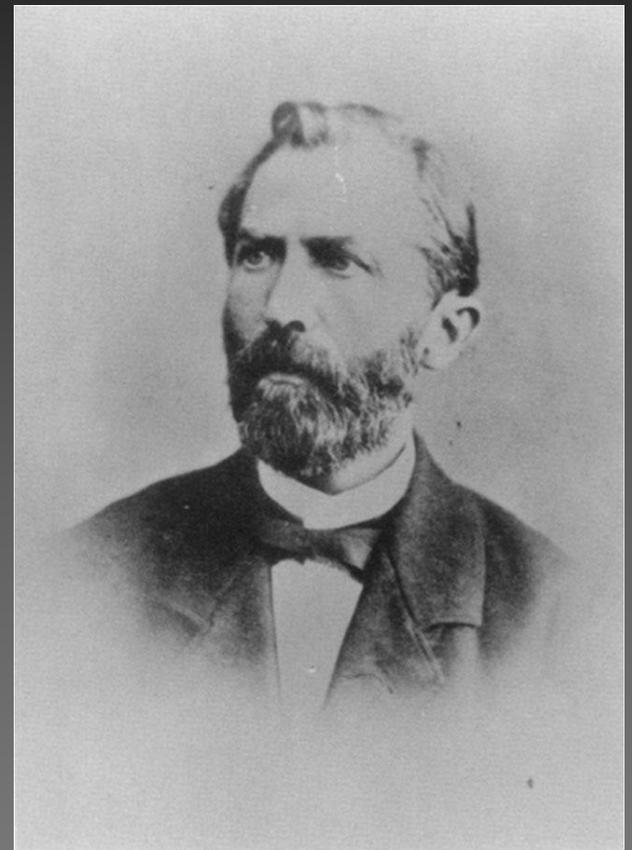
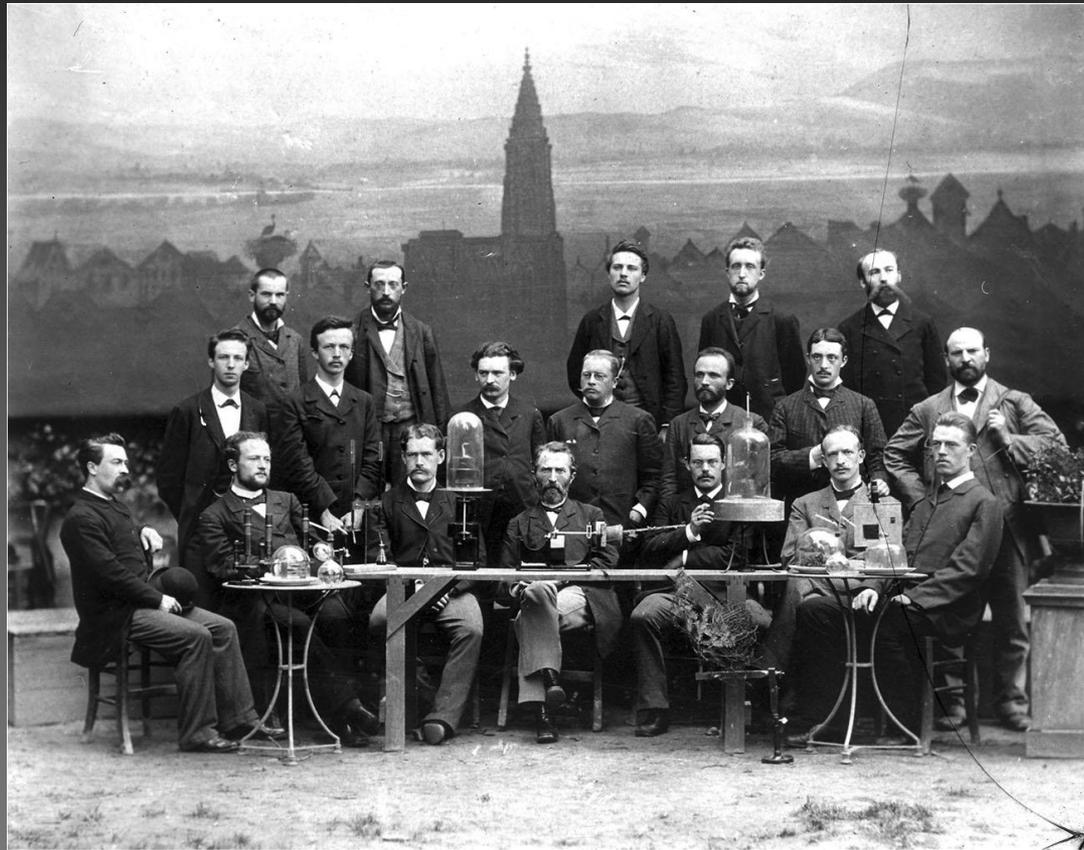
Определение из Википедии

- *Симбиоз* - форма взаимоотношений, при которой оба партнёра извлекают пользу из другого (*скачивание: октябрь 2018*)

Определение из Wikipedia

- *Symbiosis* is any type of a close and longterm biological interaction between two different biological organisms, be it *mutualistic, commensalistic, or parasitic.*

Обращаемся к первоисточникам



Heinrich Anton de Bary

Определение де Бари

Symbiosis (2016) 69:131–139
DOI 10.1007/s13199-016-0409-8



**English translation of Heinrich Anton de Bary's 1878 speech,
'*Die Erscheinung der Symbiose*' ('*De la symbiose*')**

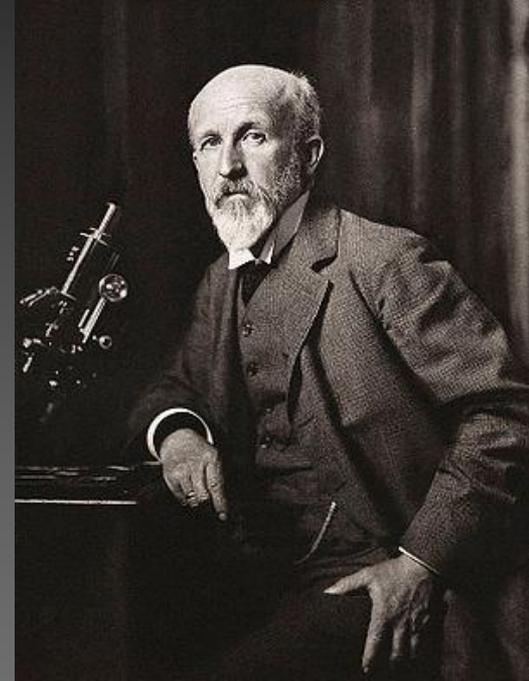
Nathalie Oulhen¹ • Barbara J. Schulz² • Tyler J. Carrier³

- **Симбиоз (symbiosis) - сожительство двух
разнородных организмов**

Термин был введен на лекции «Die Erscheinung der Symbiose» на съезде германских естествоиспытателей и врачей в г. Кассель в 1878 г.

Смещение понятия «симбиоз»

- Оскар Гертвиг
- Ученик Э. Геккеля
- Крупнейший авторитет в изучении развития животных.
- Один из создателей теории целома.
- В ряде работ использовал термин «симбиоз» в понимании де Бари.
- Статья «*Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im Thierreich*». 1883 г.
- В 1884 году в журнале «Русское богатство» издан перевод статьи "Симбиоз, или жизнь в товариществе у животных"
- Социально-политическая ориентация издателей журнала требовала научного подкрепления.

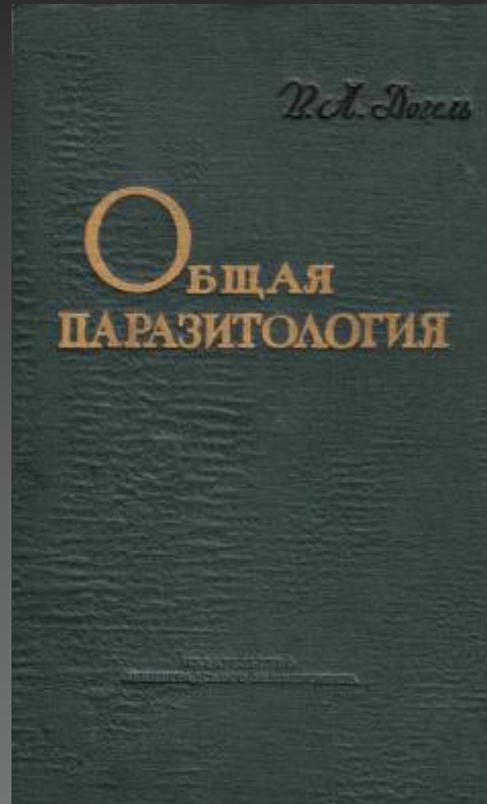


Oscar Wilhelm August
Hertwig

Возвращение термина

Паразиты это такие организмы, которые используют другие живые организмы в качестве источника пищи и среды обитания, возлагая при этом частично или полностью на своих хозяев задачу регуляции своих взаимоотношений с окружающей внешней средой.

Это определение охватывает не только явления типичного паразитизма, но и ряд явлений ,смежных с паразитизмом...



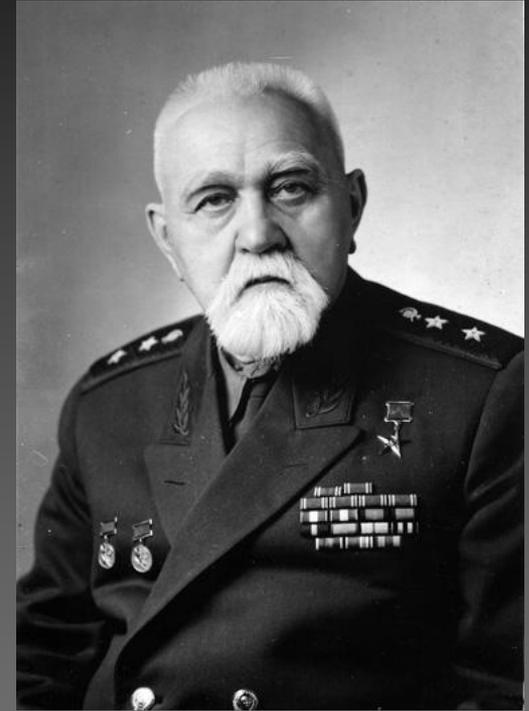
Валентин Александрович
Догель

Определение из Биологического энциклопедического словаря

Симбиоз - различные формы совместного существования разноимённых организмов, составляющих симбионтную систему. [...] В симбиотических системах один из партнёров (или оба) в определённой степени возлагают на другого (или друг на друга) задачу регуляции своих отношений с внешней средой. [...] По характеру отношений между партнёрами выделяют несколько типов симбиозов: комменсализм, паразитизм, мутуализм.

Две среды обитания

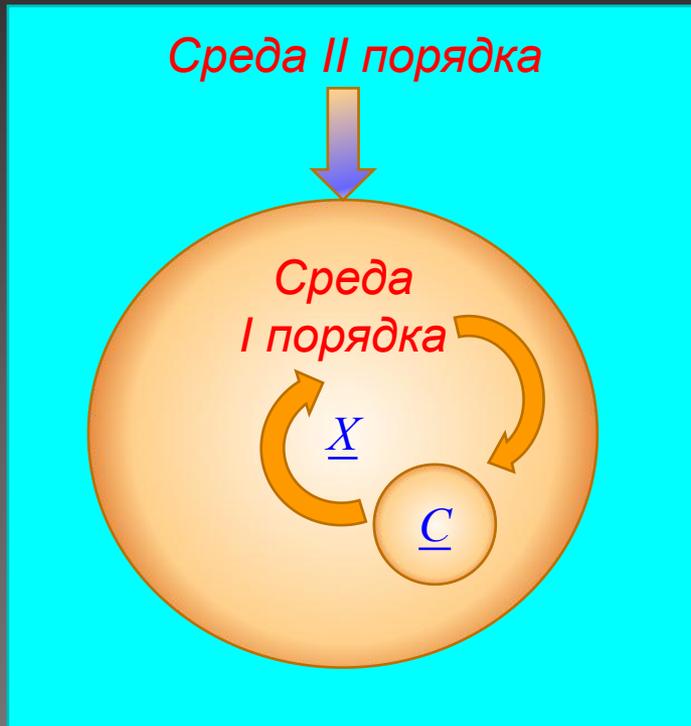
- Среда I порядка, организм хозяина - активное взаимодействие с симбионтом
- Среда II порядка - внешняя среда, более выражено однонаправленное влияние на хозяина и через его посредничество на симбионта



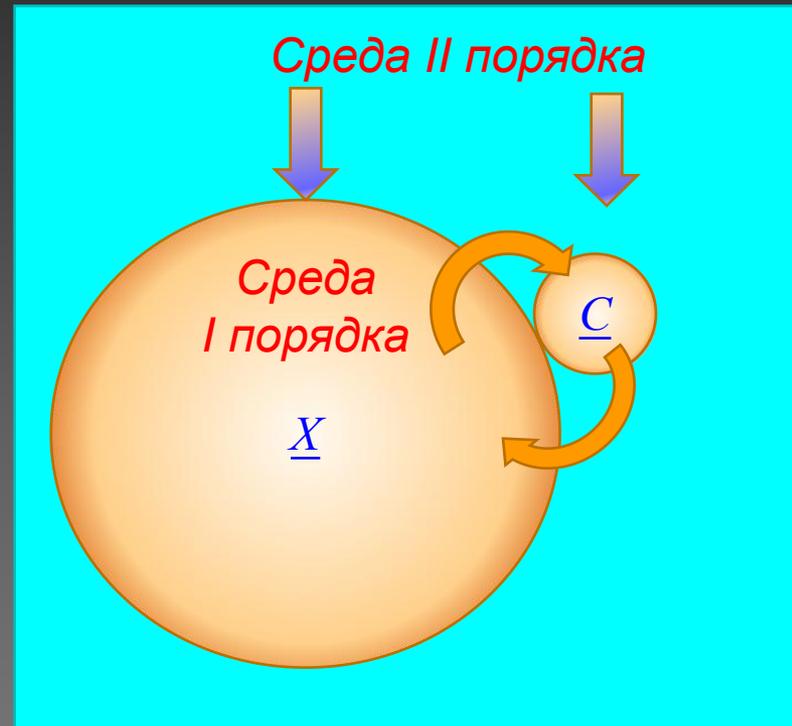
*Евгений Никанорович
Павловский*

Структура системы «Симбионт-Хозяин»

Эндосимбионт - Хозяин



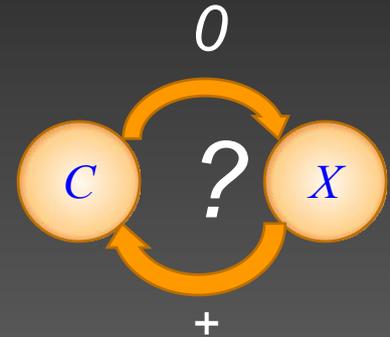
Эктосимбионт - Хозяин



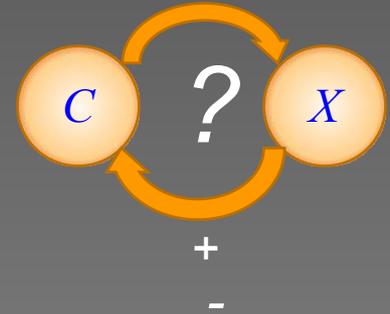
Целый ряд функций симбионт не может выполнять без участия хозяина. Симбионт возлагает на хозяина решение этих задач. В некоторых случаях хозяин тоже возлагает на симбионта задачи регуляции своих связей со средой.

Три формы симбиозов

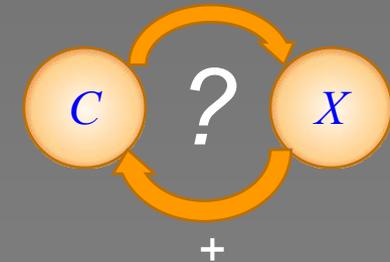
- Комменсалистический симбиоз



- Мутуалистический симбиоз

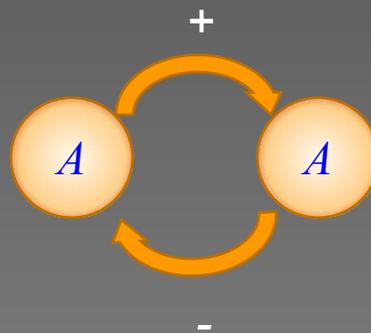


- Паразитический симбиоз



О всем этом смотрите
отдельную лекцию в записи!

Внутривидовое хищничество



Феномен каннибализма



Ann. Rev. Ecol. Syst. 1981. 12:225-51
Copyright © 1981 by Annual Reviews Inc. All rights reserved

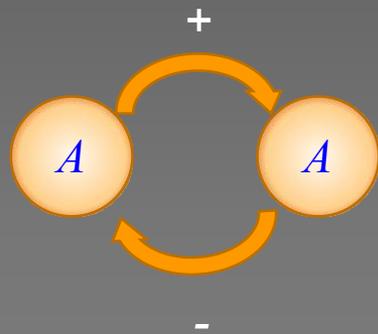
THE EVOLUTION AND DYNAMICS OF INTRASPECIFIC PREDATION

Gary A. Polis

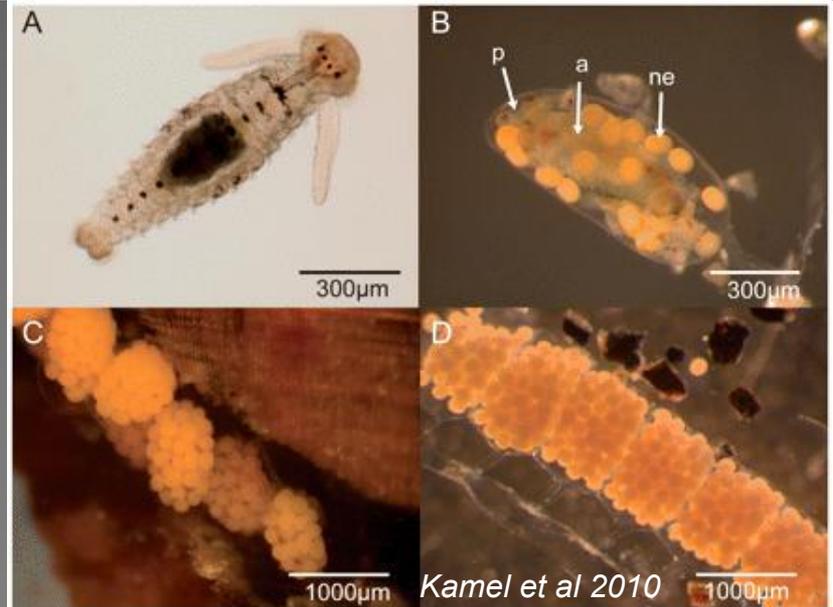


ANNUAL
REVIEWS **Further**
Quick links to online content

◆4193



Каннибализм может принимать очень разные формы. Например, некоторые *Spionidae* производят «кормовые» яйца, которые служат для питания личинок.



Матротрофия и Матрофагия

BIOLOGICAL
REVIEWS

Cambridge
Philosophical Society

Biol. Rev. (2016), **91**, pp. 673–711.
doi: 10.1111/brv.12189

673

Matrotrophy and placentation in invertebrates: a new paradigm

Andrew N. Ostrovsky^{1,2,*}, Scott Lidgard³, Dennis P. Gordon⁴, Thomas Schwaha⁵, Grigory Genikhovich⁶ and Alexander V. Ereskovsky^{7,8}

¹*Department of Invertebrate Zoology, Faculty of Biology, Saint Petersburg State University, Universitetskaja nab. 7/9, 199034, Saint Petersburg, Russia*

²*Department of Palaeontology, Faculty of Earth Sciences, Geography and Astronomy, Geozentrum, University of Vienna, Althanstrasse 14, A-1090, Vienna, Austria*

³*Integrative Research Center, Field Museum of Natural History, 1400 S. Lake Shore Dr., Chicago, IL 60605, U.S.A.*

⁴*National Institute of Water and Atmospheric Research, Private Bag 14700, Kilnburn, Wellington, New Zealand*

⁵*Department of Integrative Zoology, Faculty of Life Sciences, University of Vienna, Althanstrasse 14, A-1090, Vienna, Austria*

⁶*Department for Molecular Evolution and Development, Faculty of Life Sciences, University of Vienna, Althanstrasse 14, A-1090, Vienna, Austria*

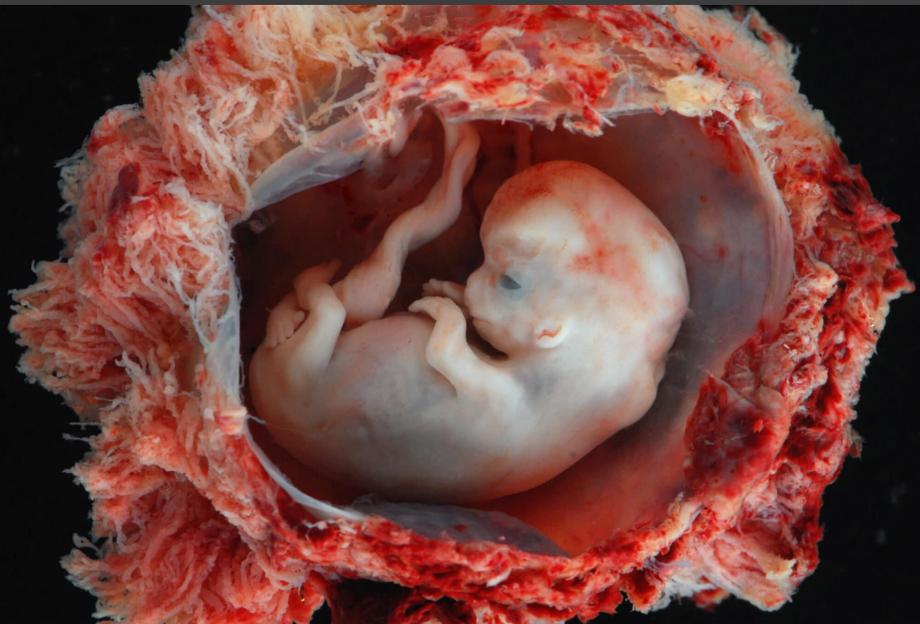
⁷*Department of Embryology, Faculty of Biology, Saint Petersburg State University, Universitetskaja nab. 7/9, 199034, Saint Petersburg, Russia*

⁸*Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale, Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université, Station marine d'Endoume, Chemin de la Batterie des Lions, 13007, Marseille, France*

- *Матротрофия* - обеспечение потомства питательными веществами за счет материнского организма.
- *Матрофагия* - поедание потомством тканей материнского организма.

Матротрофия

- Млекопитающие



- Муха це-це

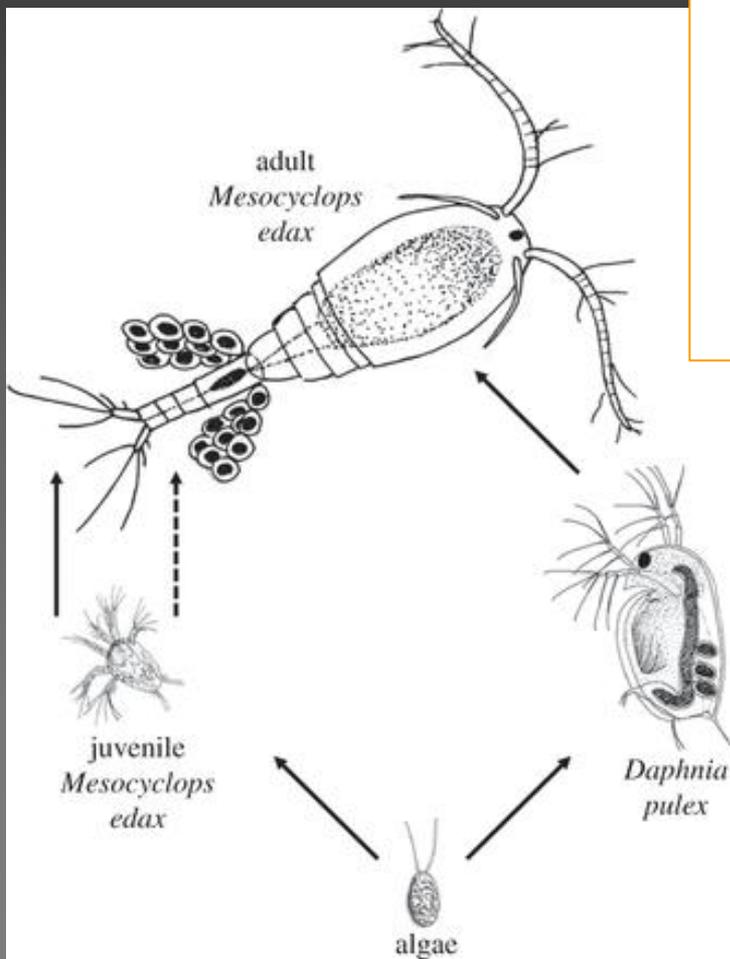


Матрофагия

- *Stegodyphus dunicola*
- Апокриновая секреция млекопитающих



Дети кормят стариков: Эффект вечного двигателя?



PROCEEDINGS B

rspb.royalsocietypublishing.org



Research

Cite this article: Toscano BJ, Rombado BR, Rudolf VHW. 2016 Deadly competition and life-saving predation: the potential for alternative stable states in a stage-structured predator–prey system. *Proc. R. Soc. B* **283**: 20161546.
<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.1546>

Deadly competition and life-saving predation: the potential for alternative stable states in a stage-structured predator–prey system

Benjamin J. Toscano, Bianca R. Rombado and Volker H. W. Rudolf

BioSciences, Rice University, Houston, TX 77005, USA

id BJT, 0000-0001-5413-8732

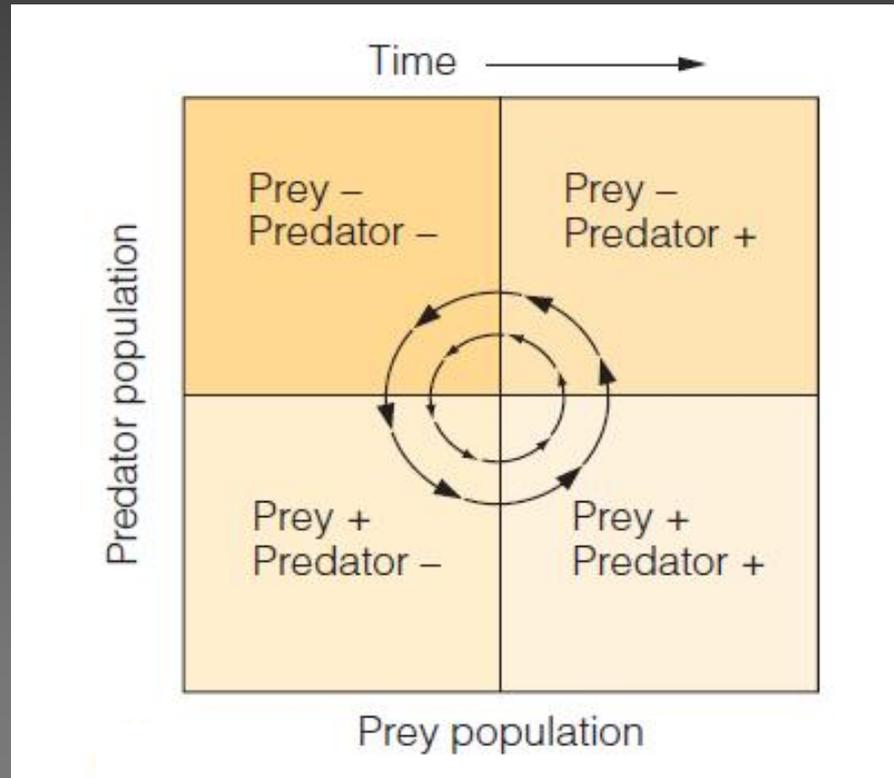
Predators often undergo complete ontogenetic diet shifts, engaging in resource competition with species that become their prey during later developmental stages. Theory posits that this mix of stage-specific competition and predation, termed life-history intraguild predation (LHIGP), can lead to alternative stable states. In one state, prey exclude predators through competition (i.e. juvenile

При недостатке пищи взрослые особи начинают поедать собственную молодь. Но источником энергии для молоди служат недоступные взрослым пищевые объекты.

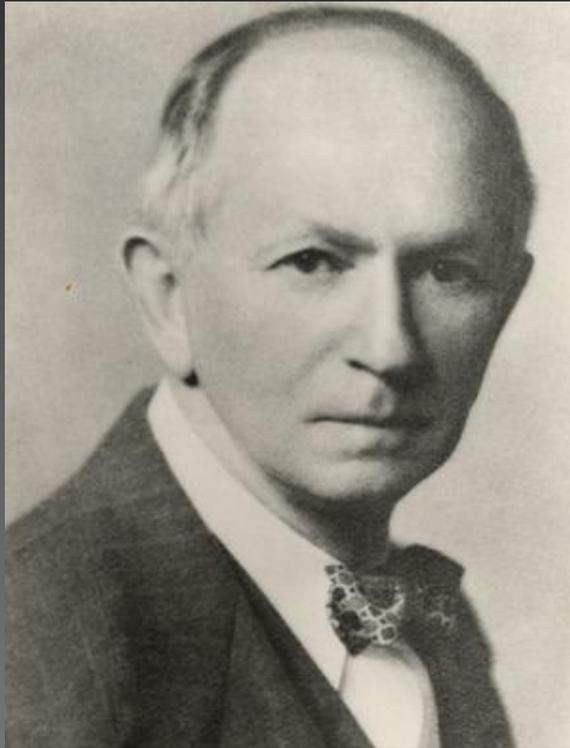
Динамика популяции хищников и жертв

Популяционные параметры хищников и жертв взаимозависимы

Из общих соображений очевидно



Система уравнений Лотки-Вольтера



Alfred James Lotka



Vito Volterra

Система уравнений Лотки-Вольтерра

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - aNP \\ \frac{dP}{dt} = faNP - qP \end{cases}$$

Отрицательное влияние хищника на жертву

Степень зависимости хищника от жертвы

Положительное влияние жертвы на хищника

N - численность жертв

r - мальтузианский параметр для жертвы

K - емкость среды для жертвы

P - численность хищника

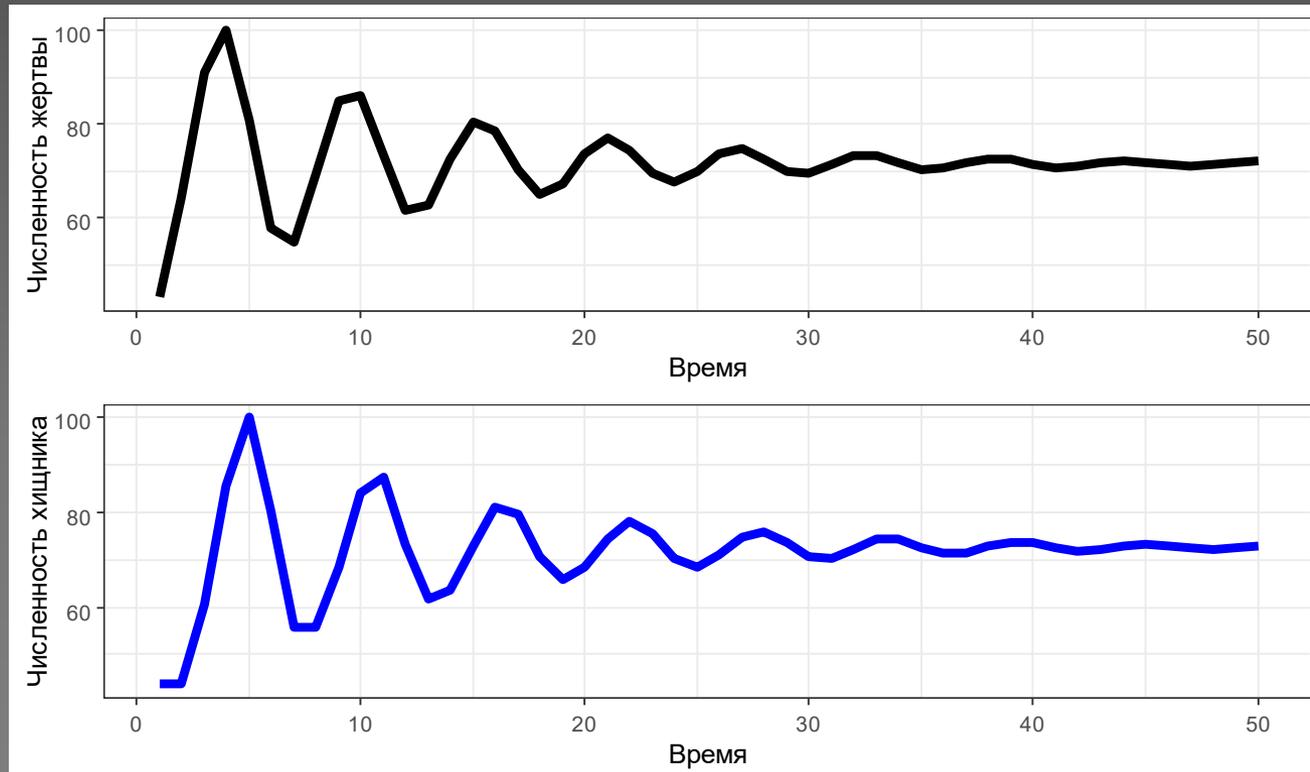
a - интенсивность атак со стороны хищника

f - уровень «вклада» жертв в рождаемость хищников

q - уровень смертности хищника при отсутствии жертв

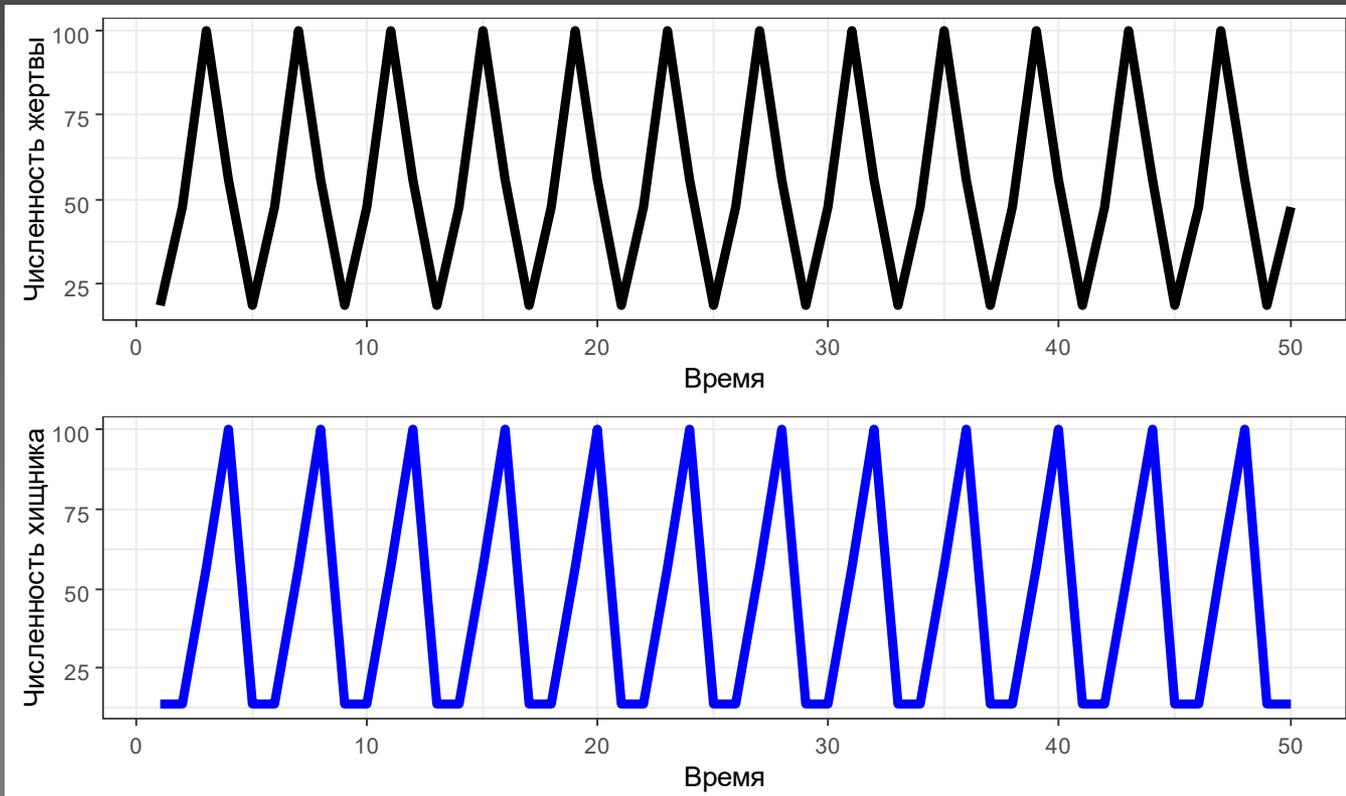
Предсказания модели Лотки-Вольтерра

- Циклическое изменение численности хищника и жертвы
- Фазовый сдвиг - пики численности хищника смещены относительно сдвигов жертв
- Затухающие циклы (переход к стабильному сосуществованию)



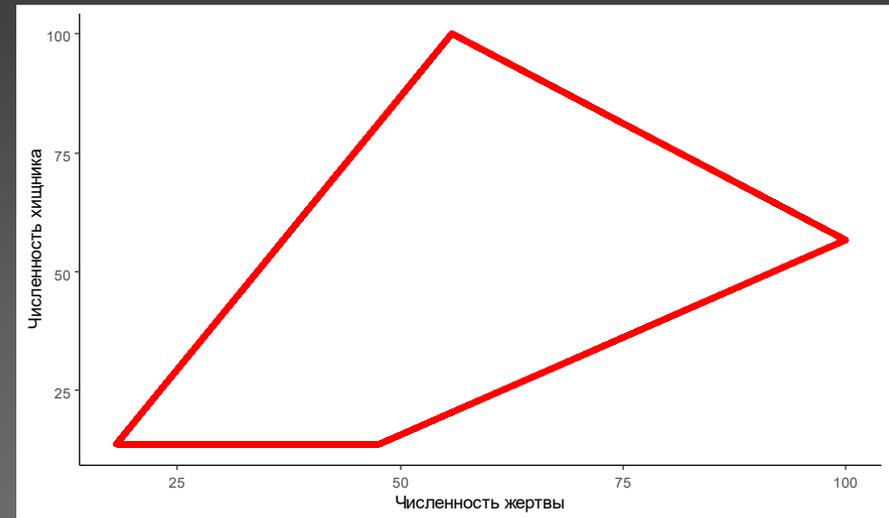
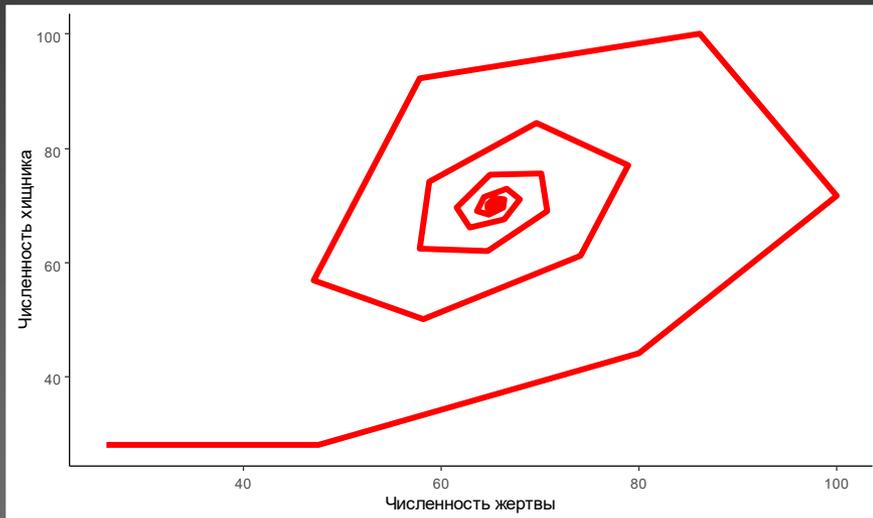
Предсказания модели Лотки-Вольтерра

- При некоторых сочетаниях параметров должны наблюдаться регулярные циклы



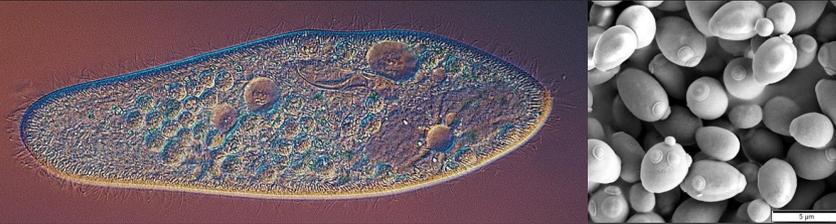
Предсказания модели Лотки-Вольтерра

Фазовые портреты



А как в природе?

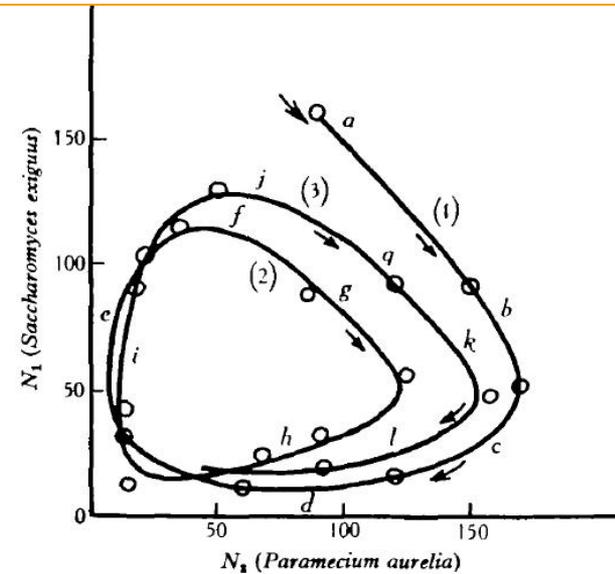
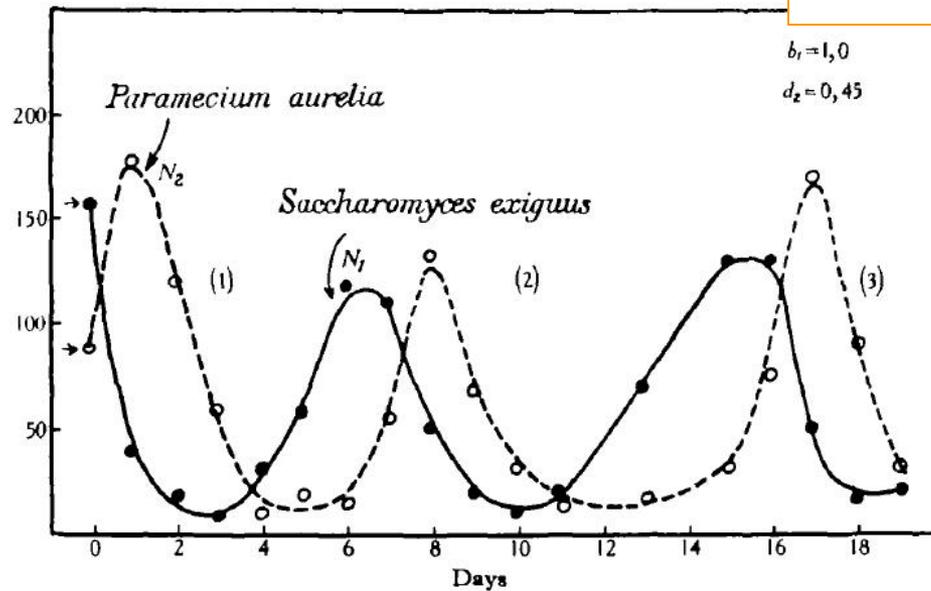
Опыты Г. Ф. Гаузе (1934)



EXPERIMENTAL DEMONSTRATION OF VOLTERRA'S PERIODIC OSCILLATIONS IN THE NUMBERS OF ANIMALS

BY G. F. GAUSE.

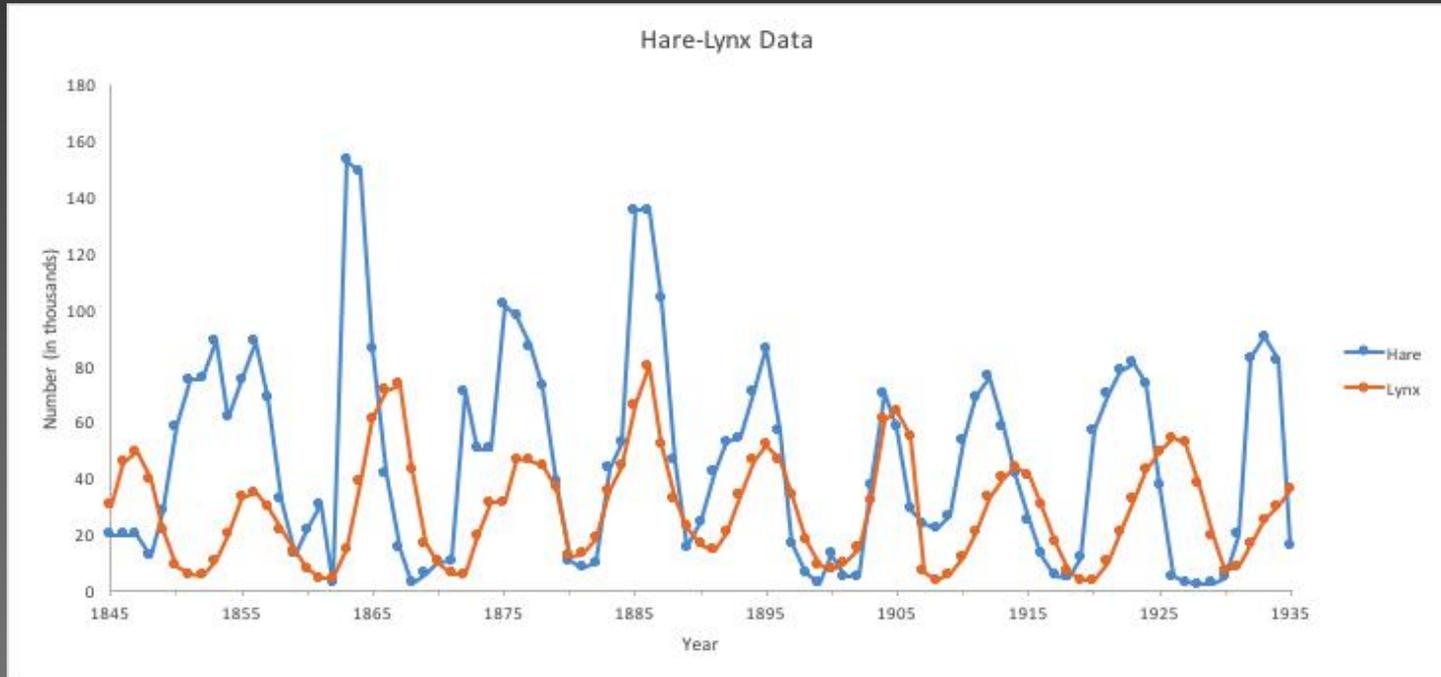
(Zoological Institute, Moscow University.)



- В динамике численности *Paramecium aurelia* (хищник) и дрожжей (жертва) есть намек на циклические изменения.

Знаменитые данные компании Гудзонова залива

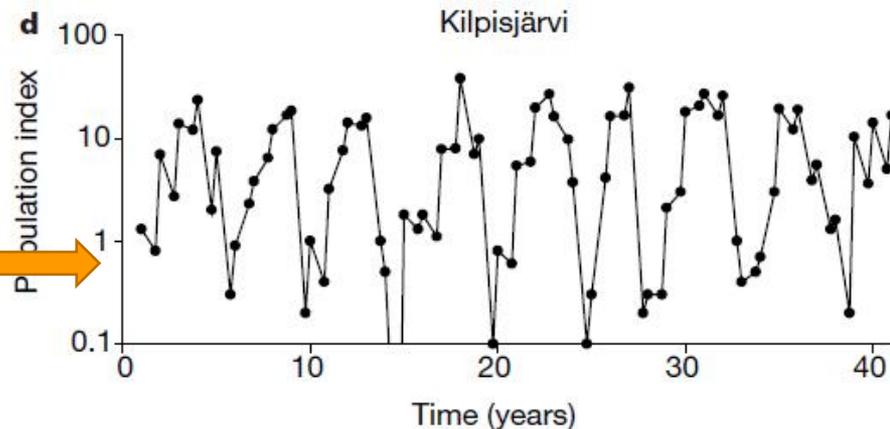
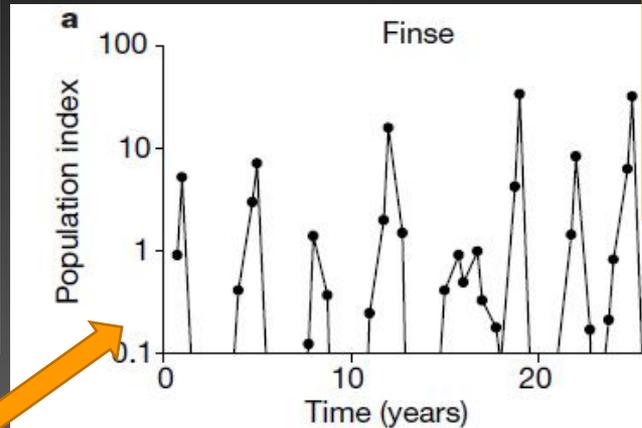
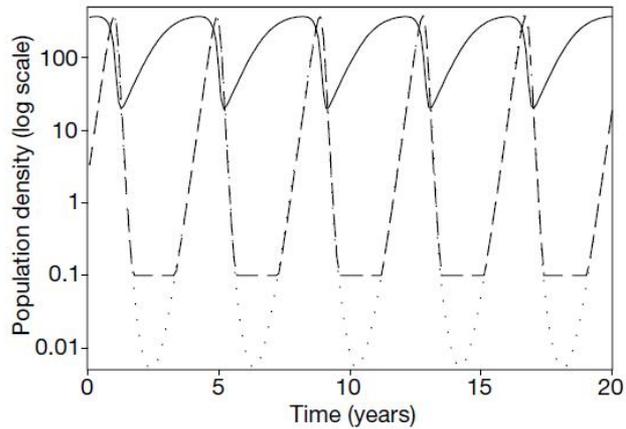
- Динамика добычи зайцев и рысей.
- Но.... не все так просто



- Данные в бухгалтерских книгах с заметным лагом (охотники не сразу сдают добычу).
- «Численность» может зависеть от цен на мех.
- Зайцы могут взаимодействовать со своей пищей, а вовсе не с рысями.
- Могут быть связи с паразитами и т.д. и т. п....

При анализе временных рядов
мелочей не бывает

Лемминги - это жертвы или хищники?..



Are lemmings prey or predators?

P. Turchin*, L. Oksanen†, P. Ekerholm‡, T. Oksanen‡ & H. Henttonen§

* Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs, Connecticut 06269, USA

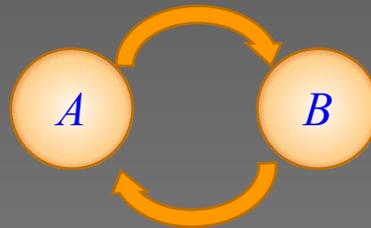
† Department of Ecological Botany, Umeå University, S-901 87 Umeå, Sweden

‡ Department of Animal Ecology, Umeå University, S-901 87 Umeå, Sweden

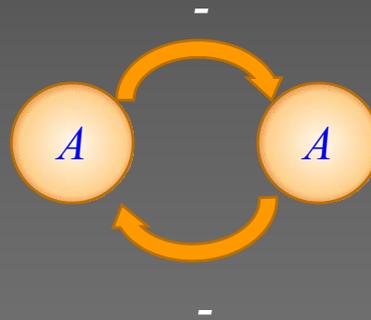
§ Finnish Forest Research Institute, Vantaa Research Center, PO Box 18, FIN-01301 Vantaa, Finland

- Форма пиков у полевок соответствует предсказаниям для жертв (взаимодействие с хищниками).
- Форма пиков в динамике леммингов отвечает предсказаниям для хищников (взаимодействие с растениями).

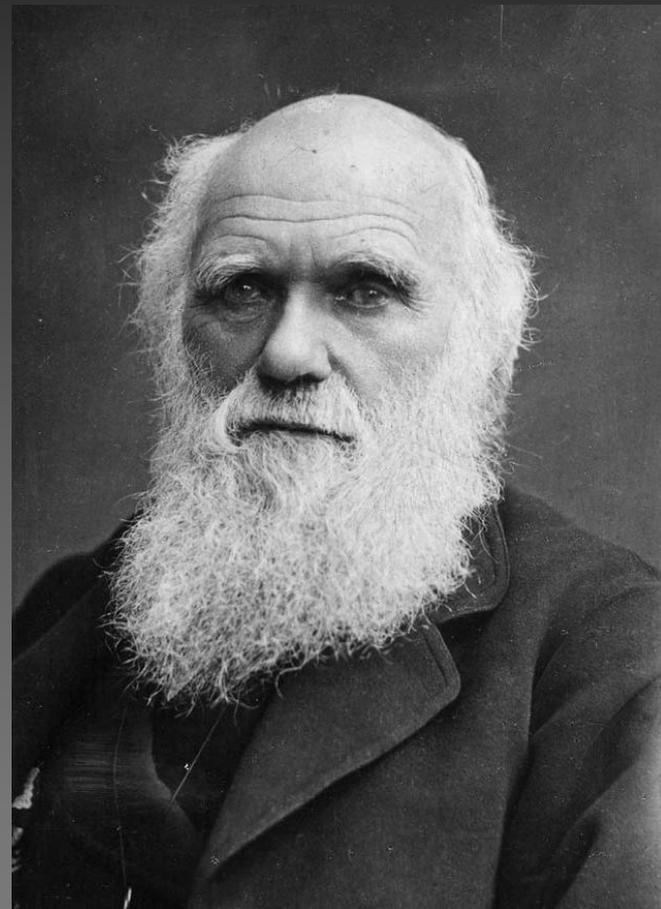
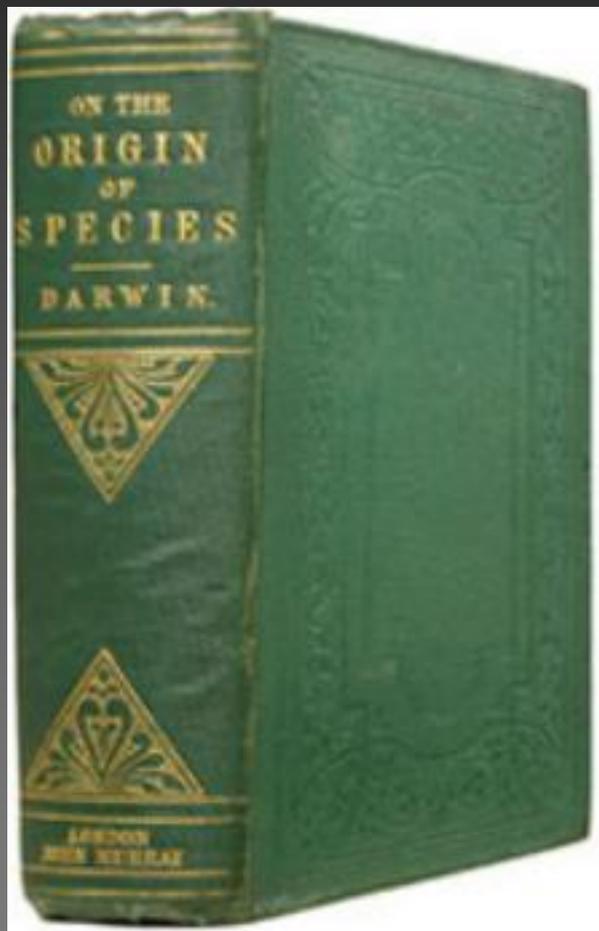
Конкурентные взаимоотношения



Внутривидовая конкуренция

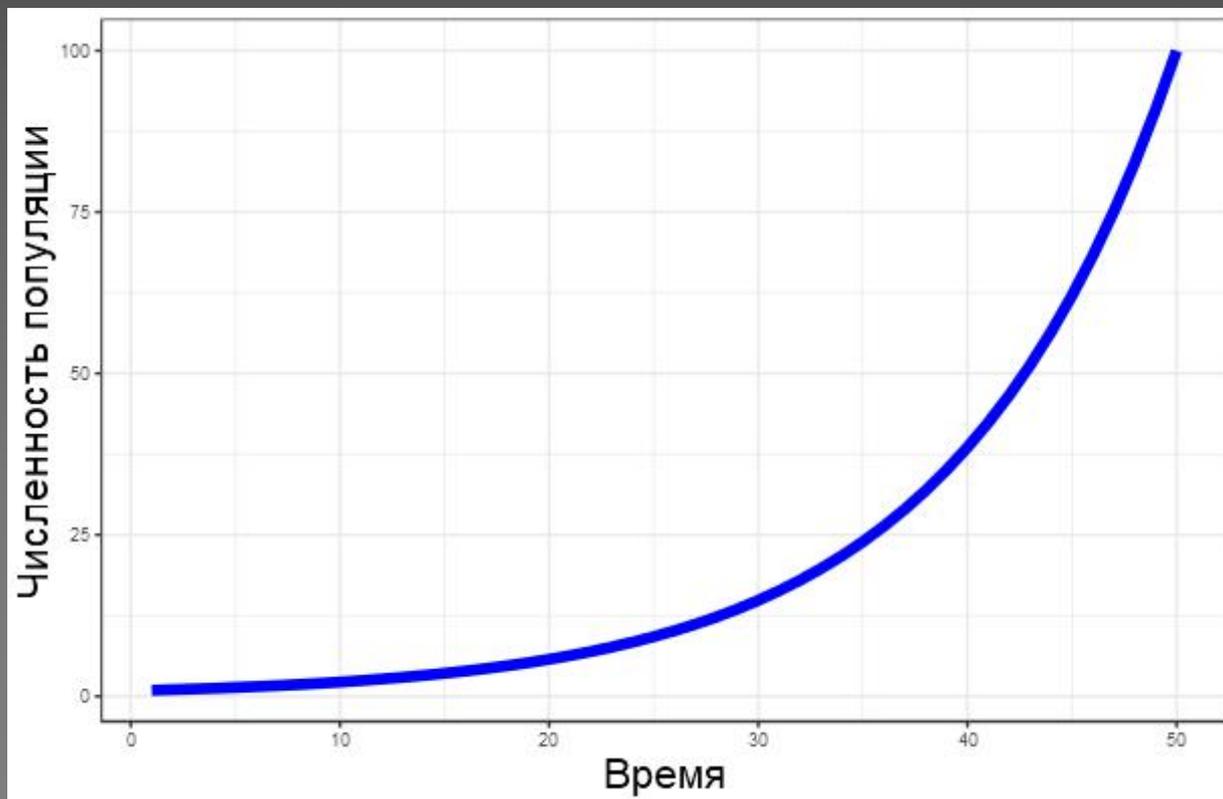


Один из двигателей эволюции



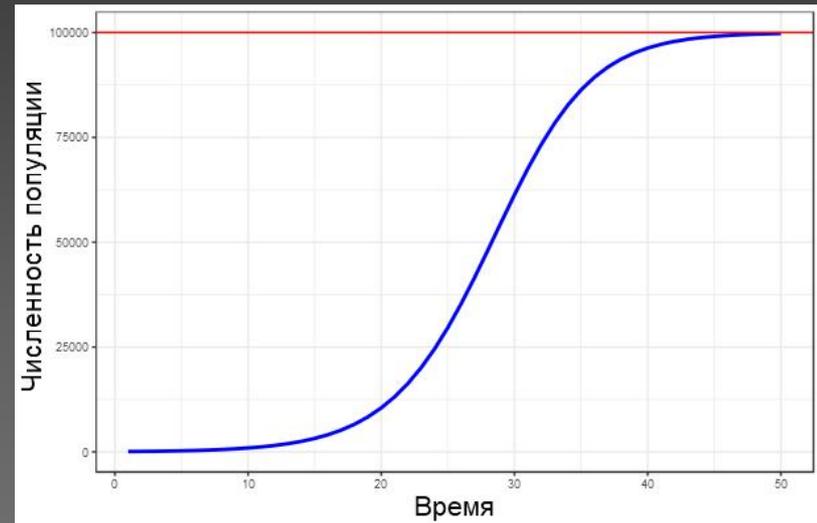
Закон Мальтуса

$$N_t = e^r N_{t-1}$$



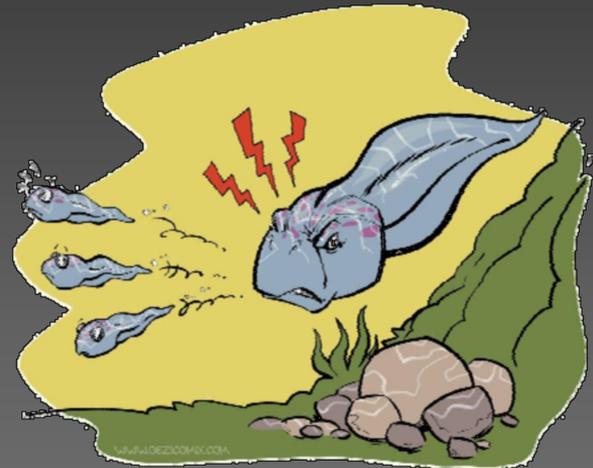
Ограниченный рост численности

- Соотношение рождаемости и смертности должно находиться в зависимости от численности популяции: $r = F(N)$
- **Обратная связь:** При повышении плотности либо уменьшается рождаемость, либо повышается смертность, либо увеличивается эмиграция.

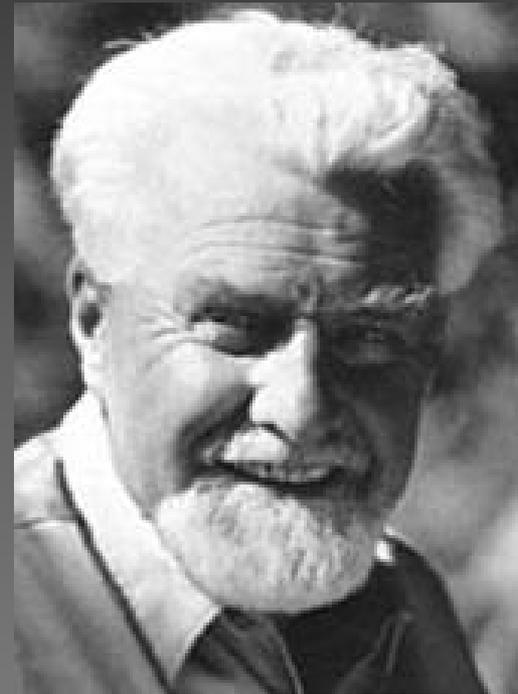


Разновидности конкурентных отношений

- Прямая конкуренция, или интерференция - прямые столкновения (агрессия), аллелопатия, физическое вытеснение *etc.*
- Эксплуатационная конкуренция - различия в интенсивности потребления ресурсов приводят к неравной способности к репродукции .



Агрессия - одна из важнейших составляющих поведения животных



При увеличении плотности популяции возрастает количество агрессивных контактов

The Journal of Wildlife Management; DOI: 10.1002/jwmg.606

Research Article

Aggressive Behavior of White-Tailed Deer at Concentrated Food Sites as Affected by Population Density

ROBIN N. DONOHUE,^{1,2} Caesar Kleberg Wildlife Research Institute, Texas A&M University–Kingsville, 700 University Boulevard, MSC 218, Kingsville, TX 78363, USA

DAVID G. HEWITT, Caesar Kleberg Wildlife Research Institute, Texas A&M University–Kingsville, 700 University Boulevard, MSC 218, Kingsville, TX 78363, USA

TIMOTHY E. FULBRIGHT, Caesar Kleberg Wildlife Research Institute, Texas A&M University–Kingsville, 700 University Boulevard, MSC 218, Kingsville, TX 78363, USA

CHARLES A. DEYOUNG, Caesar Kleberg Wildlife Research Institute, Texas A&M University–Kingsville, 700 University Boulevard, MSC 218, Kingsville, TX 78363, USA

ANDREA R. LITT, Department of Ecology, Montana State University, P.O. Box 173460, Bozeman, MT 59717-3460, USA

DON A. DRAEGER, Comanche Ranch, Carrizo Springs, TX 78834, USA

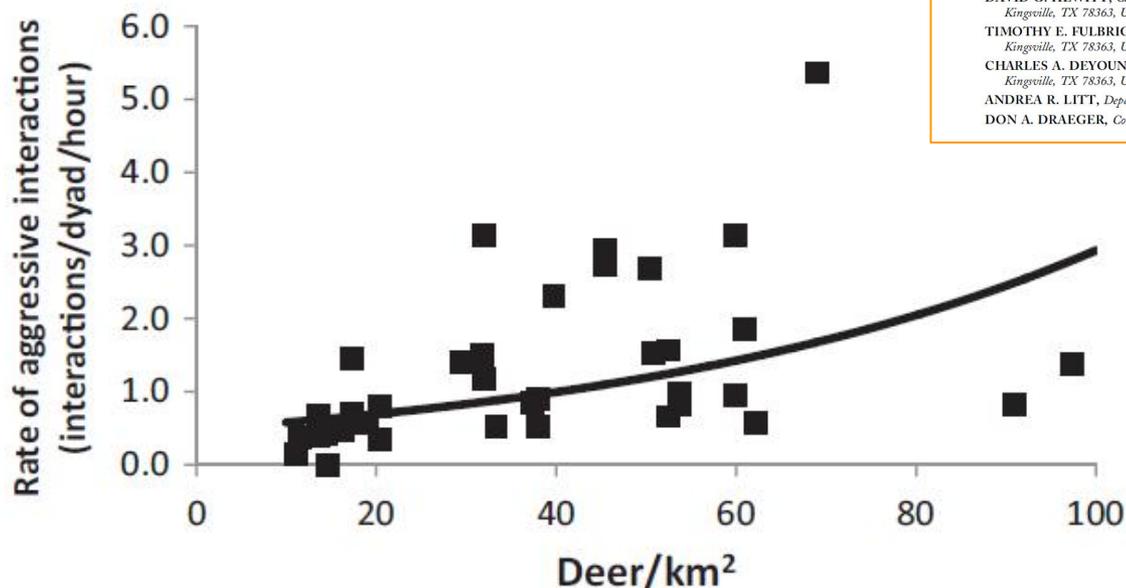


Figure 2. The effect of population density on the rate at which aggressive interactions (interactions/dyad-hr) occurred between white-tailed deer at concentrated food sites from 2008 to 2010 averaged across 2 sites in Dimmit County, Texas.



Чем выше плотность популяционной группировки, тем больше агрессивных контактов.

Территориальность - одно из проявлений интерференции

- Территориальное поведение - один из способов разделения ресурсов внутри популяции



Иерархия доминирования в социальных группах

- Иерархия доминирования - один из способов поддержания группировок особей одного вида при ограниченности ресурсов



А как у животных с «простым»
поведением ?

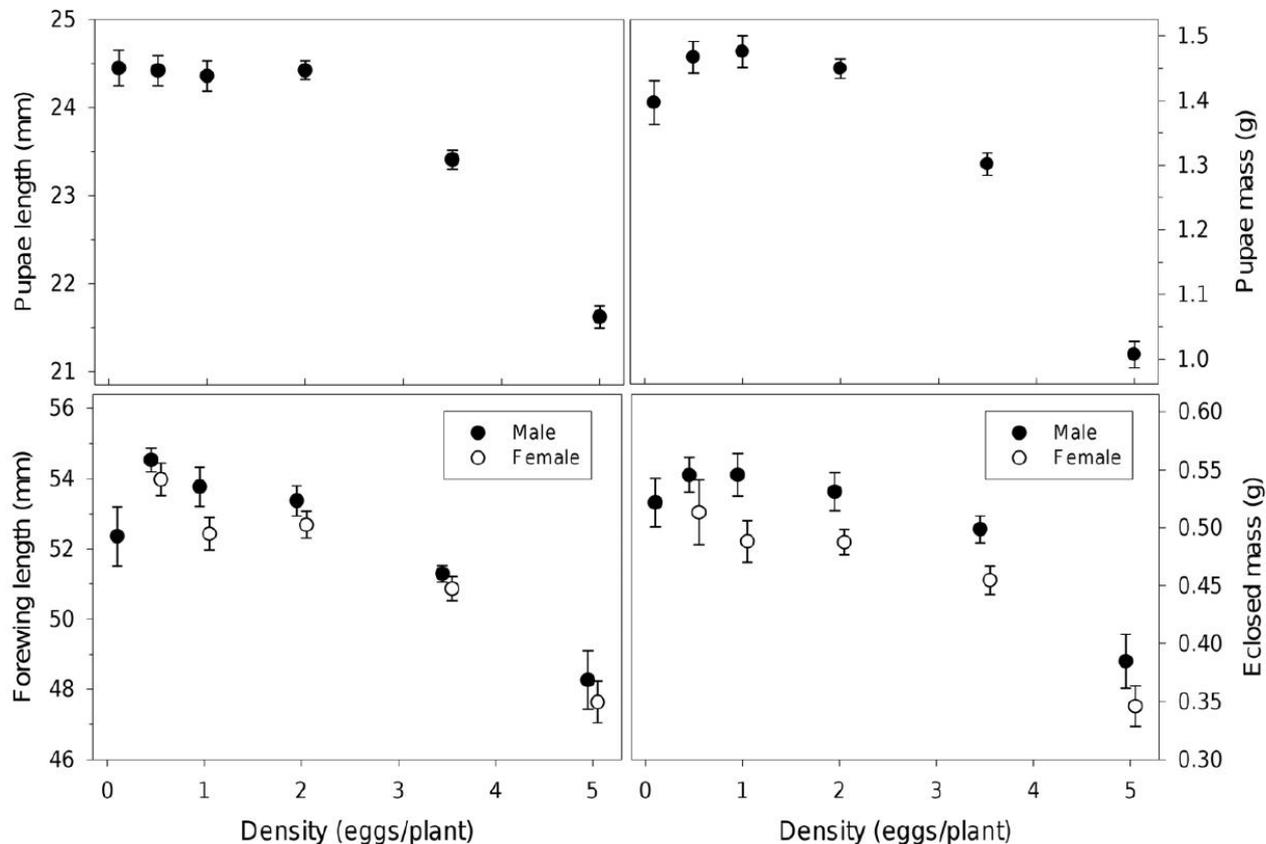
Бабочки: при повышенной плотности снижается вес особей

OPEN ACCESS Freely available online

PLOS ONE

Experimental Examination of Intraspecific Density-Dependent Competition during the Breeding Period in Monarch Butterflies (*Danaus plexippus*)

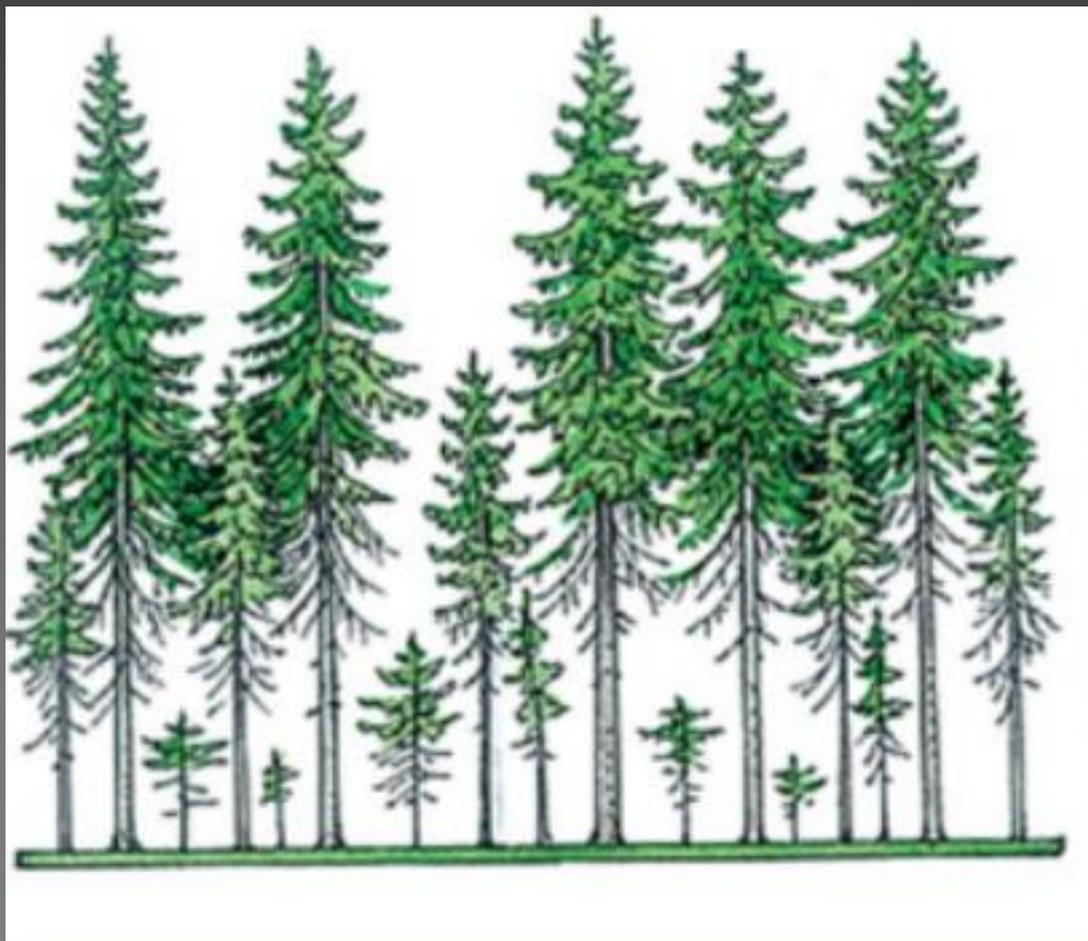
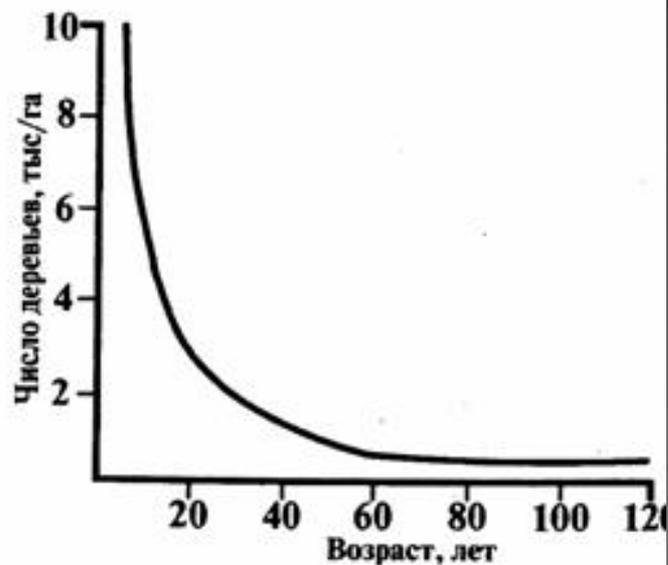
D. T. Tyler Flockhart^{1*}, Tara G. Martin², D. Ryan Norris¹



https://c1.staticflickr.com/8/7063/6941780657_f09b29195a_b.jpg

А как у растений?

Самоизреживание в плотных одновидовых посадках



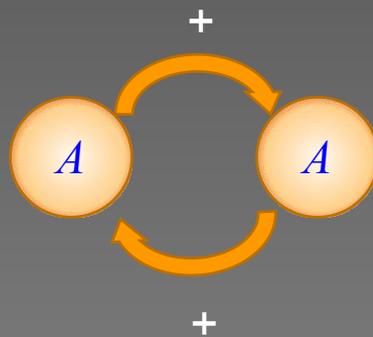
Аутоотоксичность: аллелопатия против СВОИХ

Люцерна (*Medicago sativa*)



Если внутривидовая конкуренция
столь сильна, то почему
групповое распределение столь
обычно?

Внутривидовая кооперация

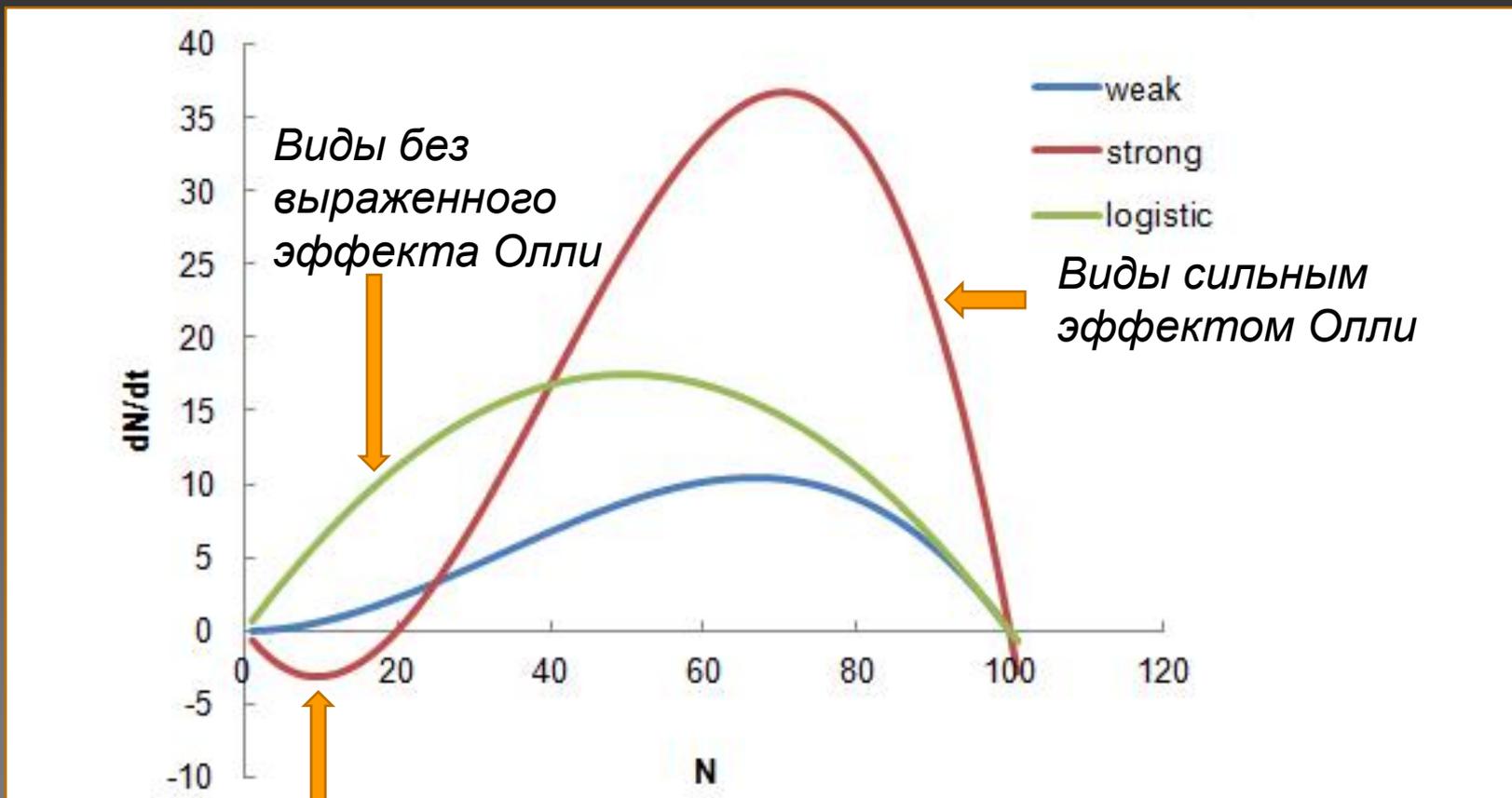


Эффект Олли (Allee effect)

Объединение особей в агрегации, с одной стороны, усиливает конкуренцию, но с другой стороны - увеличивает вероятность выживания группы в целом (повышается вероятность выживания молоди, повышается плодовитость и т.п.).

Эффект Олли еще называют положительным плотностно-зависимым эффектом (positive density dependence).

Связь скорости роста численности популяции с численностью популяции при разной степени выраженности эффекта Олли



При численности популяции ниже критической у некоторых видов может наблюдаться отрицательная скорость роста численности - популяция коллапсирует

Механизмы появления эффекта Олли

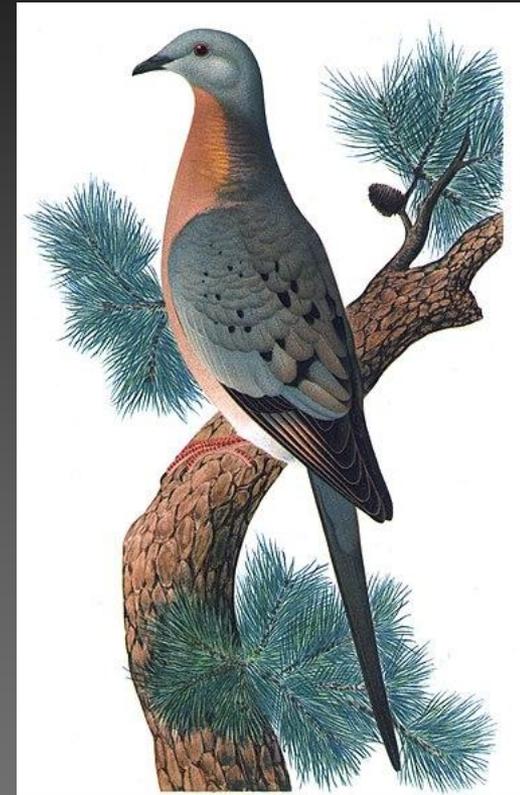
- Совместная защита
- Совместное размножение
- Совместное питание
- Совместная амелиорация среды

При низкой численности популяции все эти функции могут не выполняться - популяция исчезает

Примеры

«Один шимпанзе - вообще не шимпанзе»:
популяции видов с ярко выраженной
социальной структурой не смогут существовать
при низкой численности.

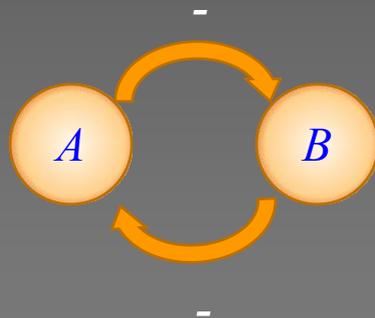
Странствующий голубь (*Ectopistes migratorius*)



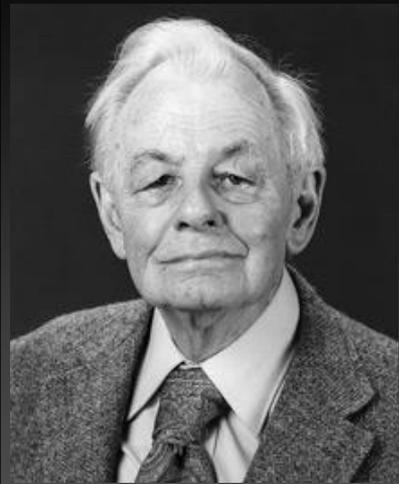
Последняя особь
была убита в 1901 г.

Гигантские стаи странствующего голубя подвергались мощному воздействию потребителя (человека). При падении численности жертвы ниже критического уровня началось необратимое сокращение численности популяции.

Межвидовая конкуренция



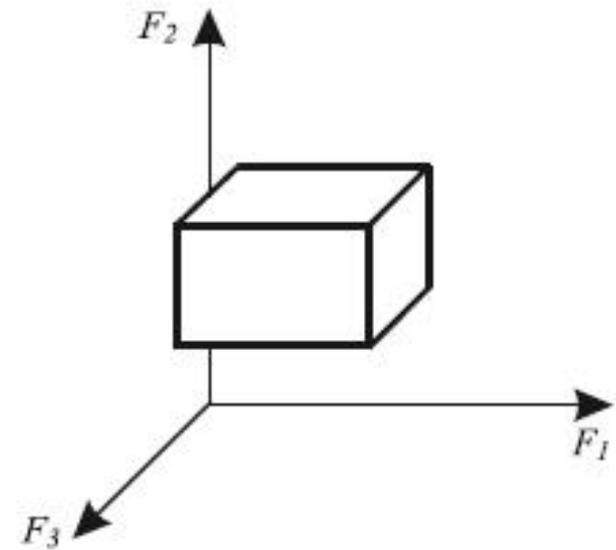
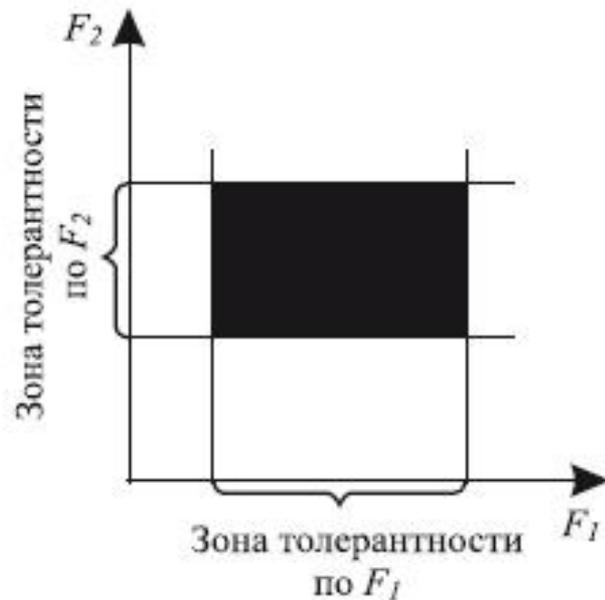
Экологическая ниша - модель Хатчинсона



Экологическая ниша - фигура в гиперобъеме значений экологических факторов

Джордж Эвелин
Хатчинсон

http://iknigi.net/books_files/online_html/110157/i_095.png



Фундаментальная и реализованная ниша

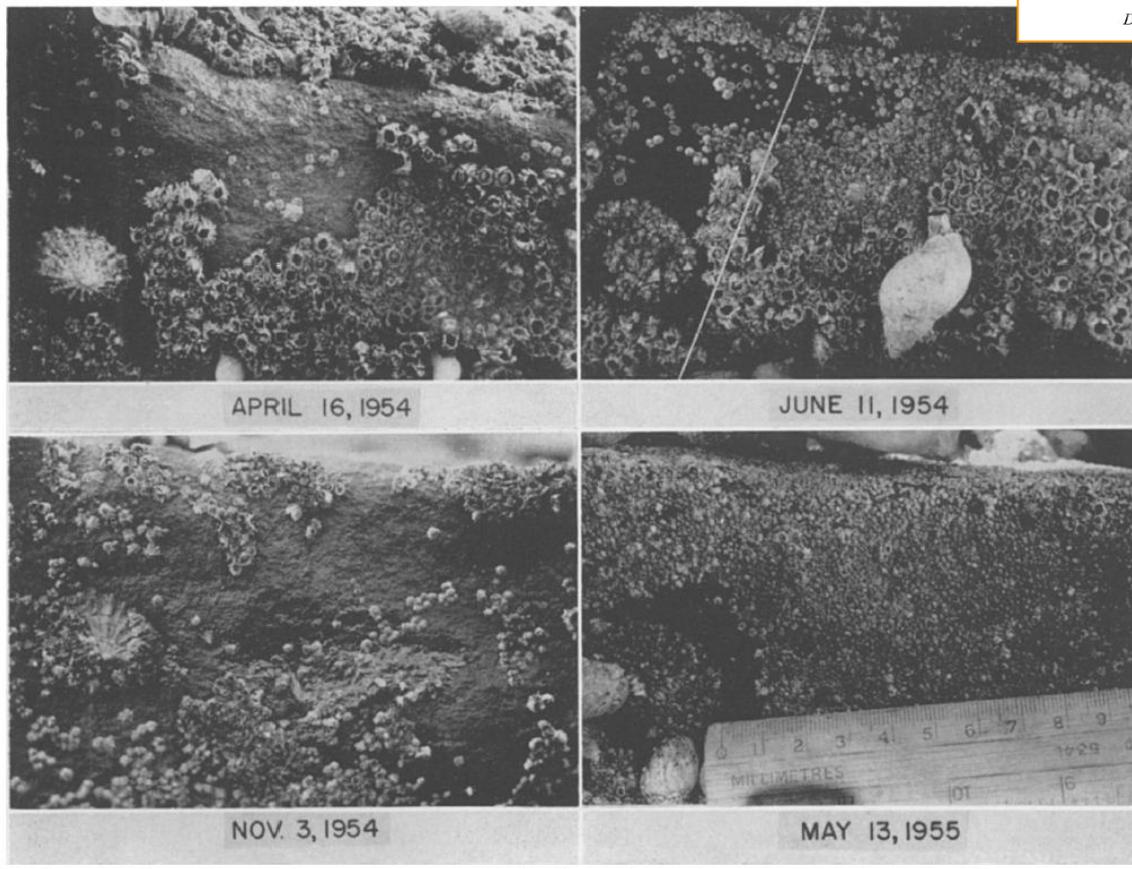
- Фундаментальная ниша - весь спектр условий, в которых может существовать вид в соответствии со своими физиологическими потребностями.
- Реализованная ниша - спектр условий, в которых существует вид в данном биотопе в соответствии с условиями биотического и абиотического окружения.

Balanus vs *Chthamalus*: Эксперименты Джозефа Коннелла

THE INFLUENCE OF INTERSPECIFIC COMPETITION AND OTHER
FACTORS ON THE DISTRIBUTION OF THE BARNACLE
CHTHAMALUS STELLATUS

JOSEPH H. CONNELL

Department of Biology, University of California, Santa Barbara, Goleta, California



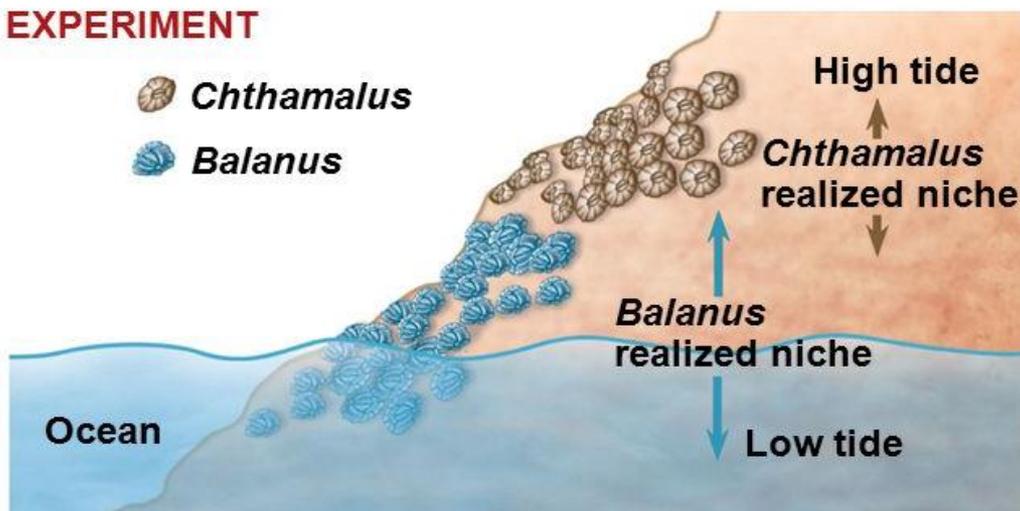
Два вида морских желудей поселяются совместно на скальных поверхностях. *Chthamalus* поселяется в менее благоприятных условиях (более высокие уровни литорали)

Balanus vs *Chthamalus*: Эксперименты Джозефа Коннелла

EXPERIMENT

 *Chthamalus*

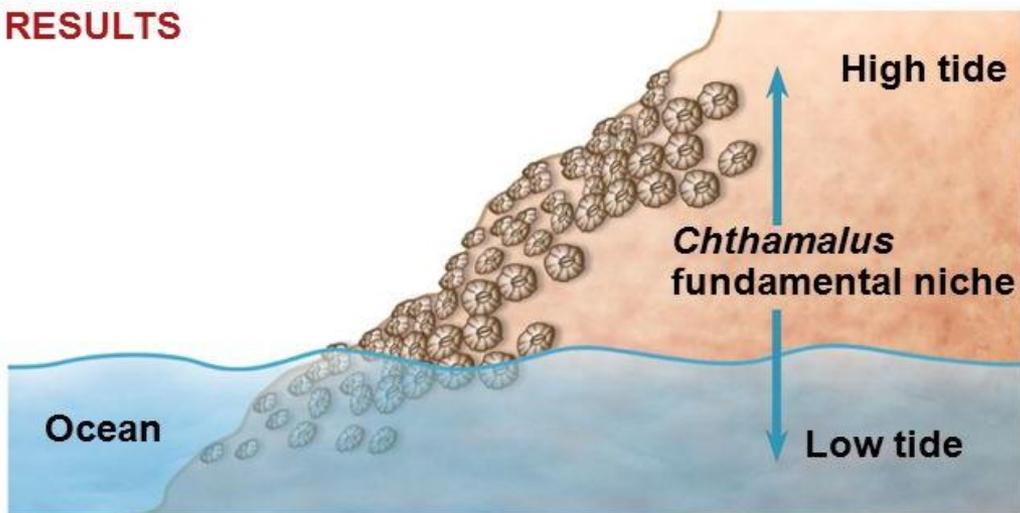
 *Balanus*



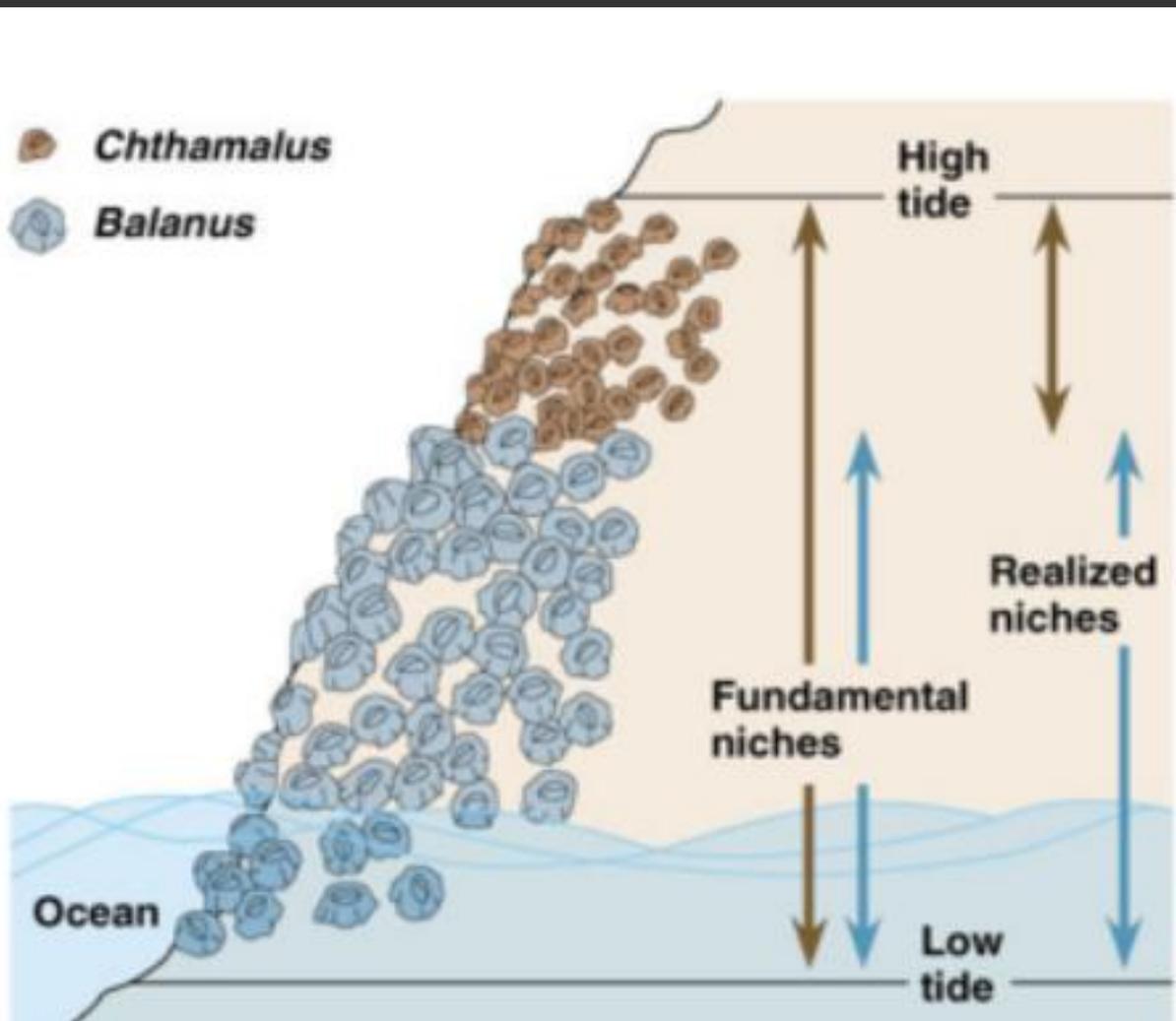
Если удалить *Balanus*, то *Chthamalus* займет и нижние участки литорали.

Фундаментальная ниша *Chthamalus* заметно шире, чем реализованная ниша.

RESULTS



Balanus vs *Chthamalus*: Эксперименты Джозефа Коннелла



Фундаментальная
ниша *Balanus* почти
совпадает с
реализованной.

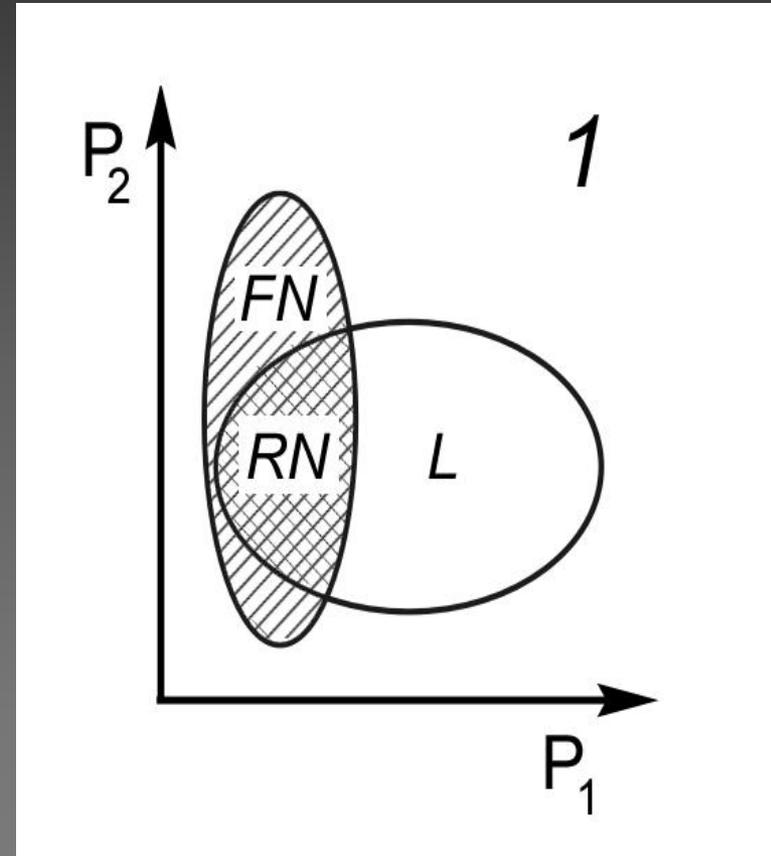
- Экологическая ниша - удобная модель для описания устройства систем взаимодействующих видов.
- НО! для продуктивного использования этой модели необходимо ввести еще один компонент.

Экологическая лицензия

- Экологические факторы: условия и ресурсы.
- Лицензия - спектр ресурсов, предоставляемых данным биотопом.

Соотношение ниш и лицензий

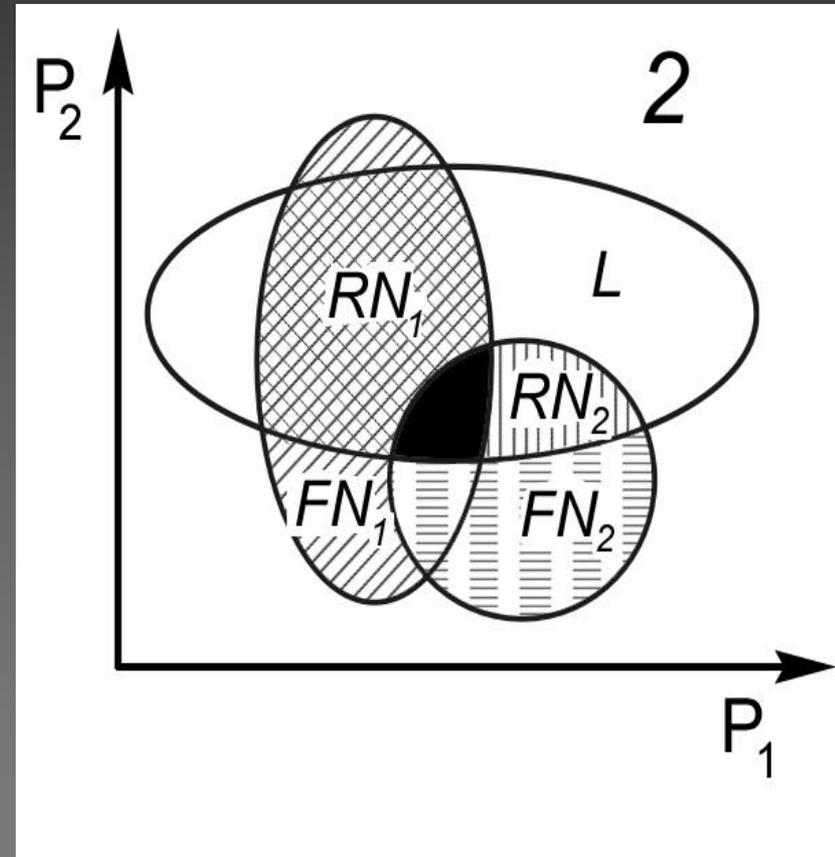
Одна популяция в
биотопе.



Бродский, 2006

Соотношение ниш и лицензий

Две популяции в биотопе с перекрывающимися нишами. Форма реализованной ниши зависит от конкурентоспособности каждого из видов



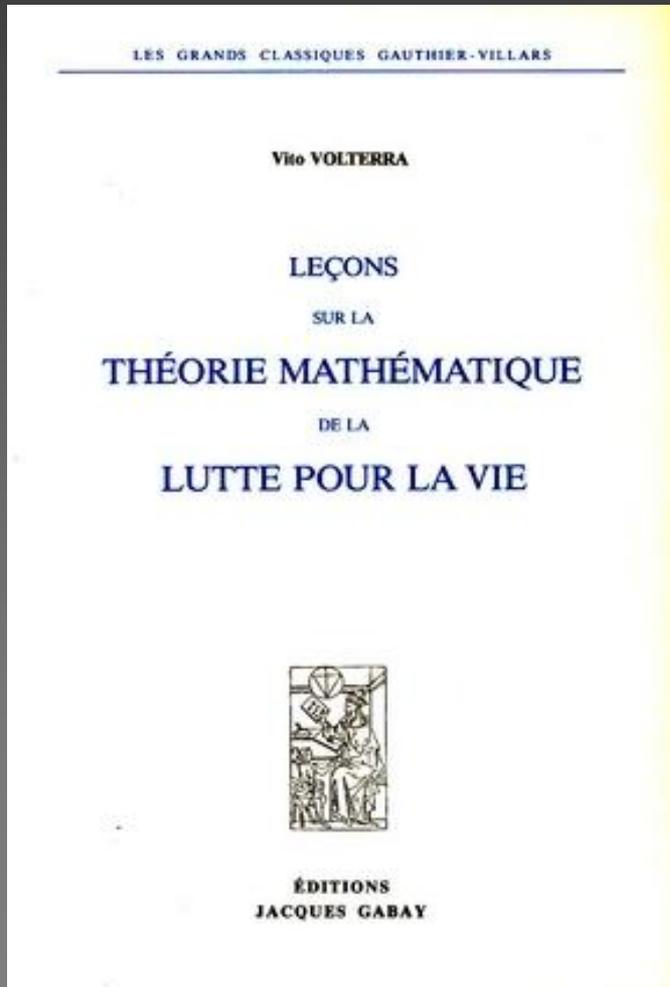
Бродский, 2006

Почему реализованные ниши в
рамках одной лицензии не
перекрываются?

Принцип конкурентного ИСКЛЮЧЕНИЯ

Вначале было слово... математиков

В уравнениях популяционной динамики, как и в уравнениях химической кинетики, используется “принцип соударений”, когда скорость реакции пропорциональна произведению концентраций реагирующих компонентов.



Vito Volterra

Вольтера развивал идеи Ферхюльста

Уравнение Ферхюльста

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

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K}\right)$$

Система уравнений динамики численности для двух взаимодействующих видов

Уменьшает скорость роста численности первого вида пропорционально численности второго вида

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1}$$

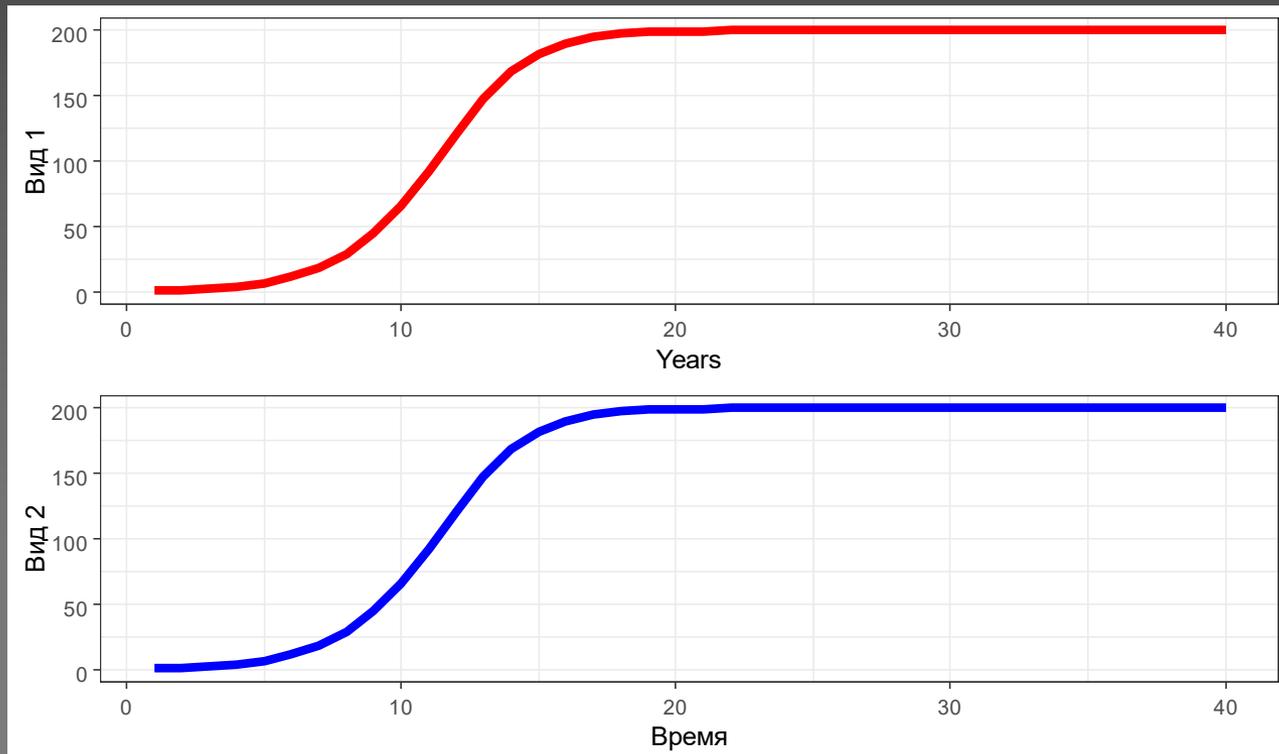
$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2}$$

- r_1 r_2 - мальтузианские параметры для видов 1 и 2
- K_1 K_2 - Емкости среды для видов 1 и 2
- α - интенсивность влияния вида 2 на вид 1
- β - интенсивность влияния вида 1 на вид 2

Уменьшает скорость роста численности второго вида пропорционально численности первого вида

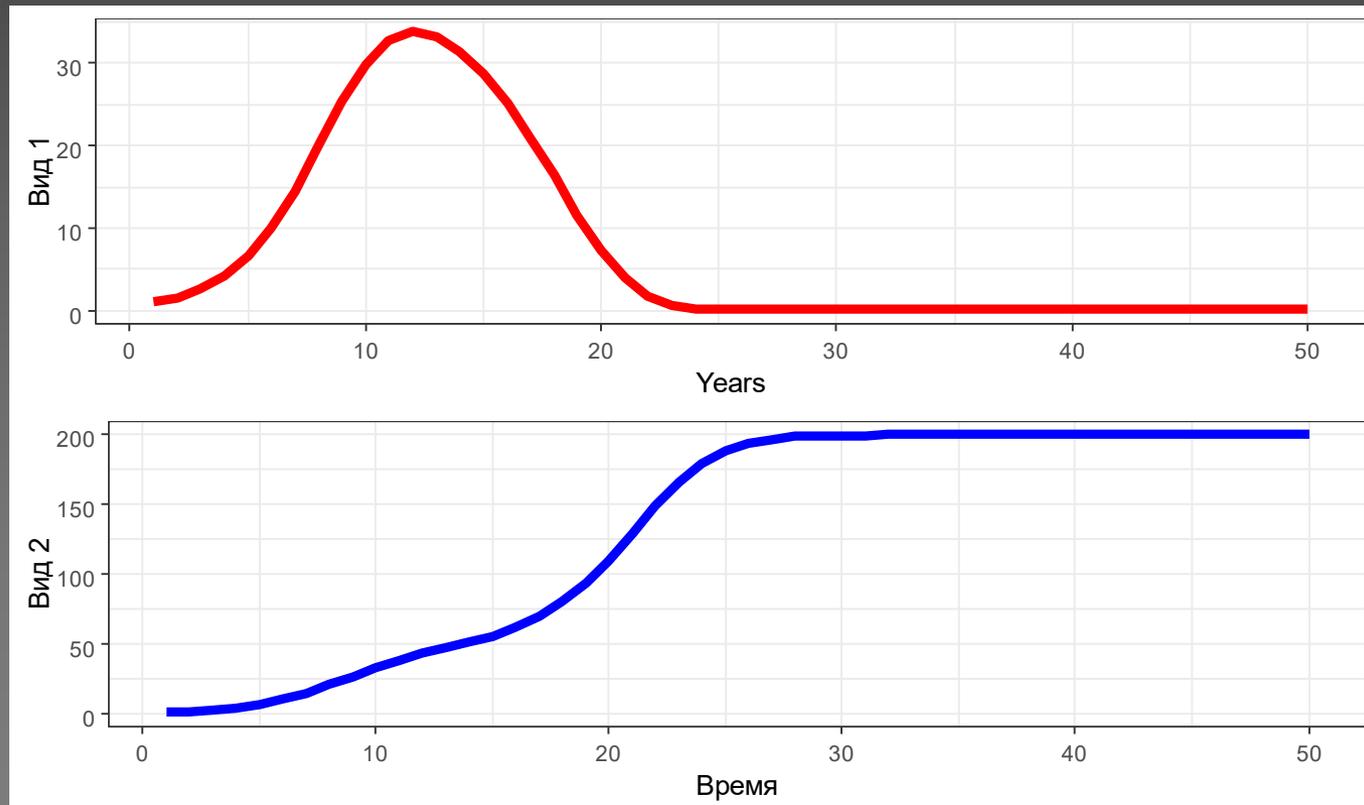
Предсказания модели при разных параметрах

- $\alpha = 0$
- $\beta = 0$
- Виды не взаимодействуют

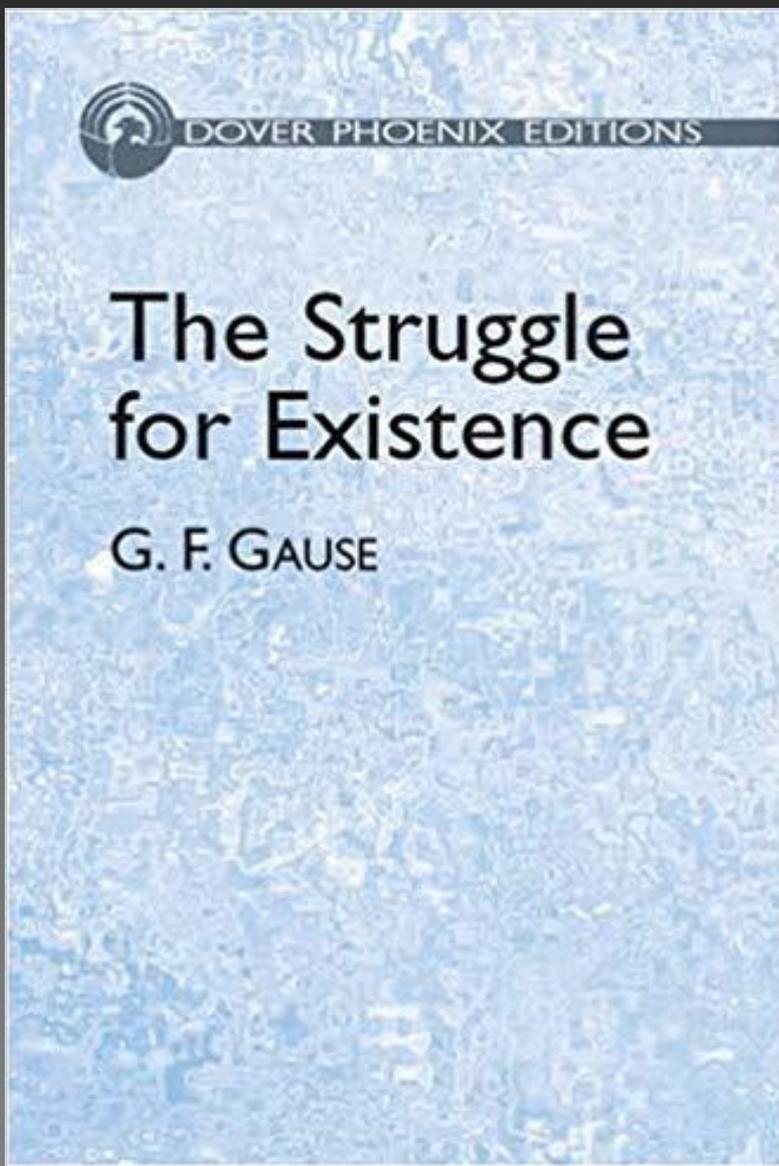


Предсказания модели при разных параметрах

- $\alpha > 0, \beta > 0$
- Но $\alpha > \beta$
- Виды конкурируют, один вид вытесняет другой

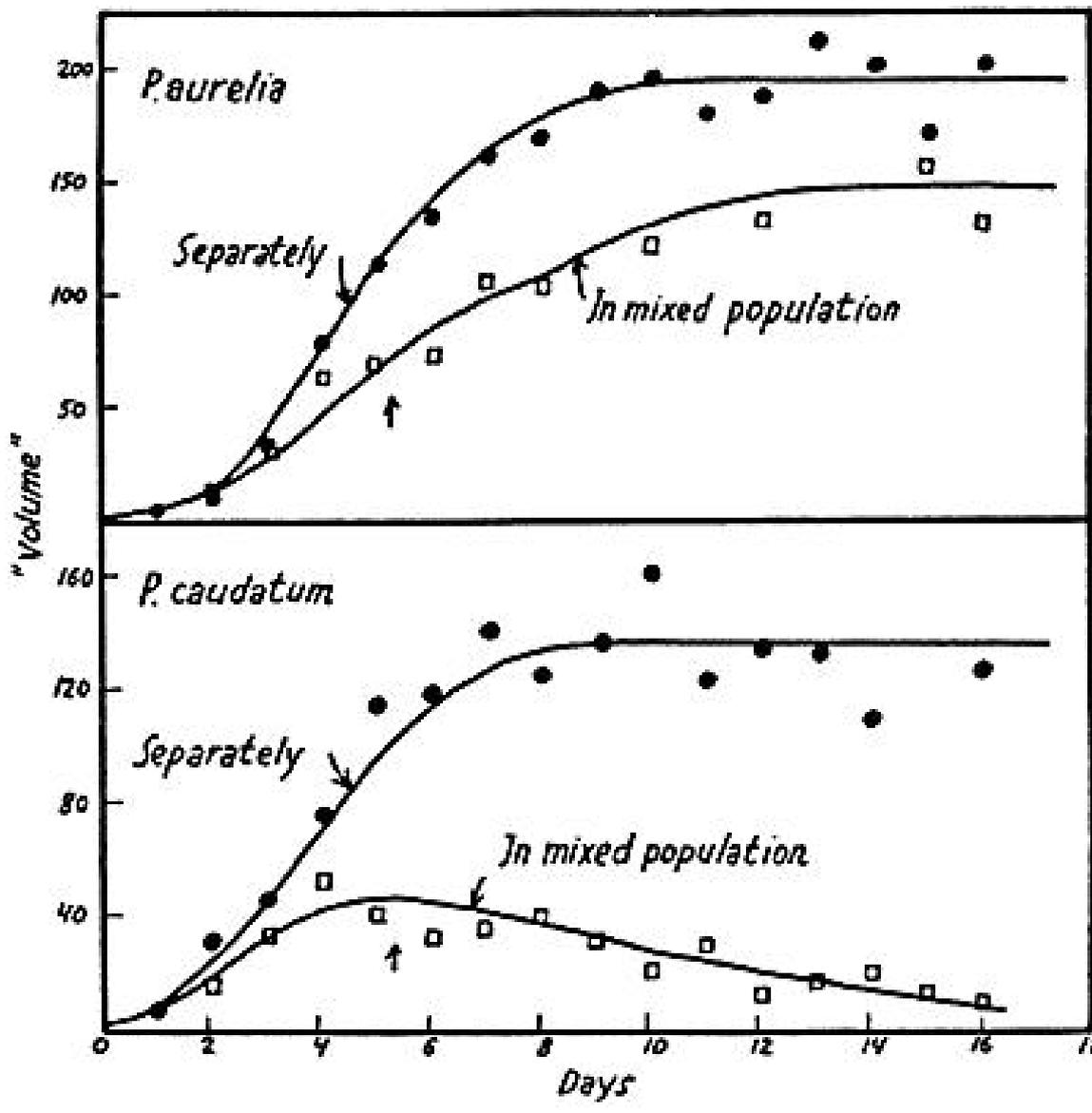


Эксперименты Г. Ф. Гаузе



*Георгий Францевич
Гаузе*

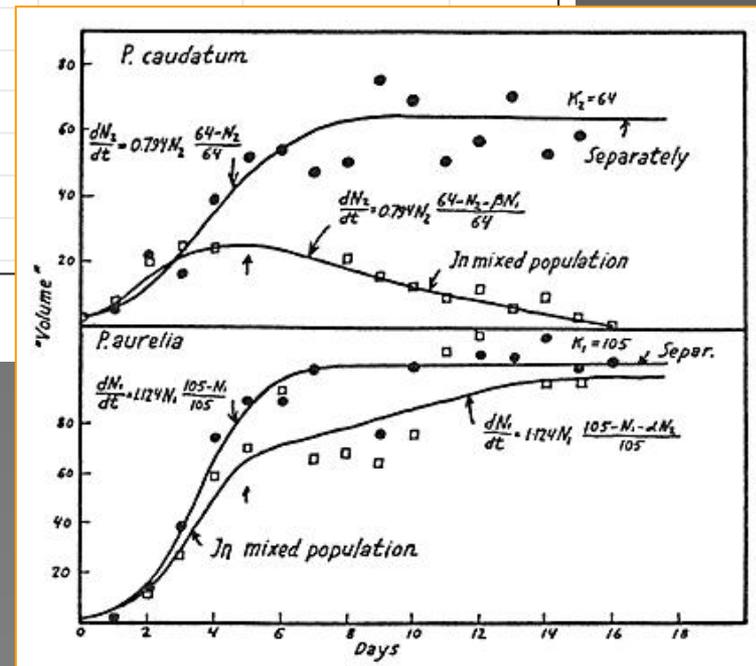
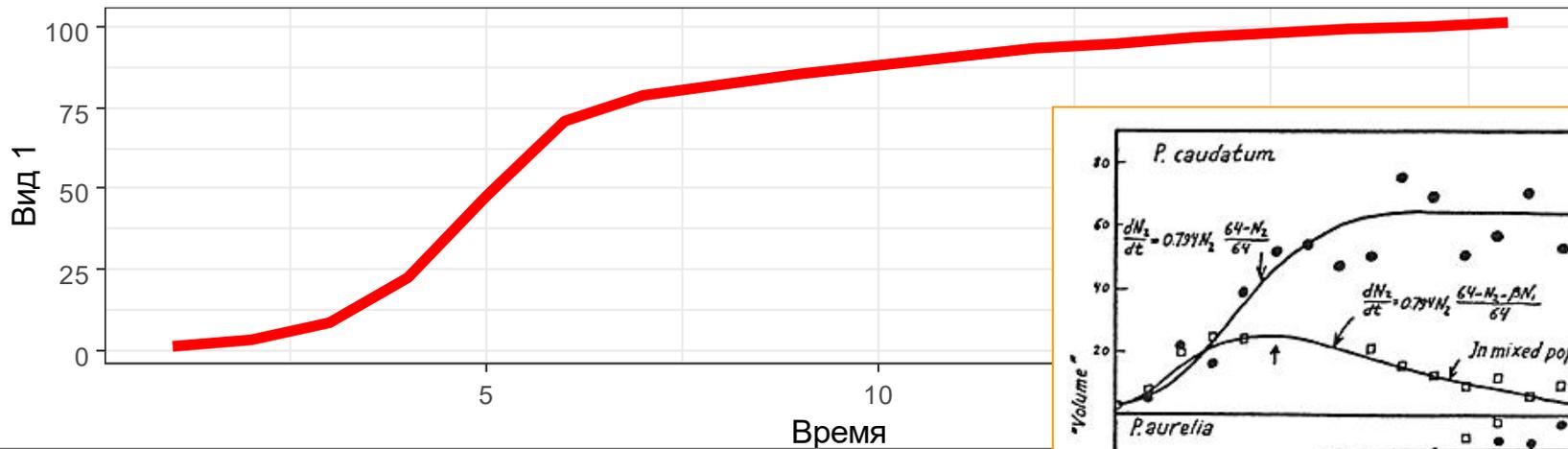
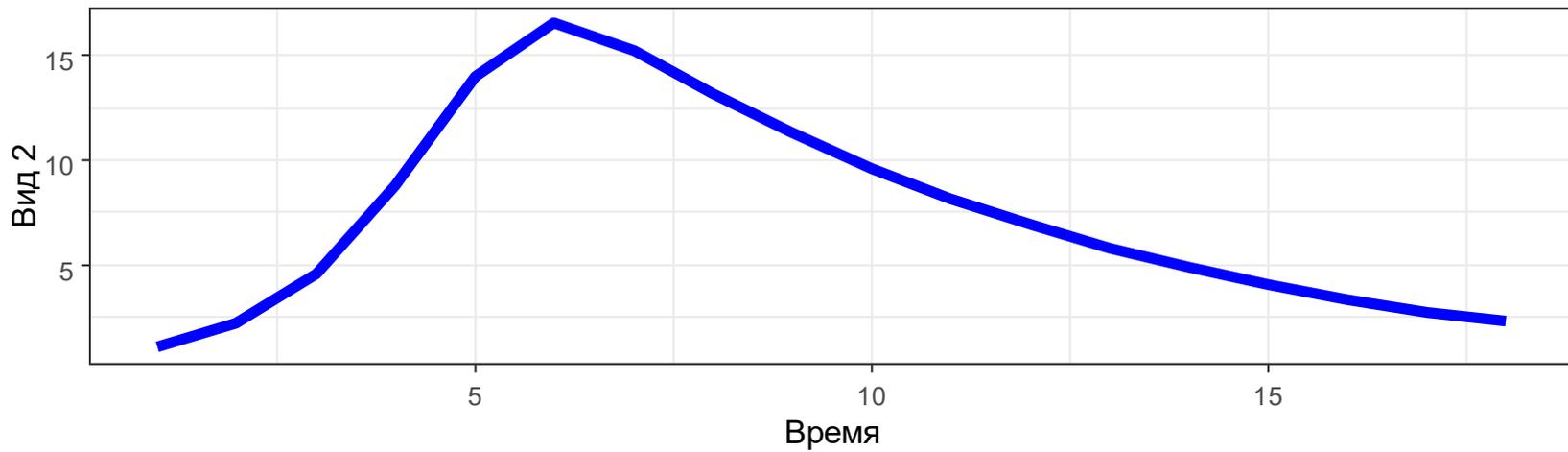
Paramecium caudatum VS P.aurelia



Параметры модели, подобранные Г. Ф. Гаузе

- *Paramecium aurelia* $r_1 = 1.1244$
- *Paramecium caudatum* $r_2 = 0.7944$
- $K_1 = 105$
- $K_2 = 64$
- α - одна особь *P.aurelia* потребляет 1/105 компонентов среды
- β - одна особь *P.caudatum* потребляет 1/64 компонентов среды
- Соотношение $\alpha/\beta = 0.61$

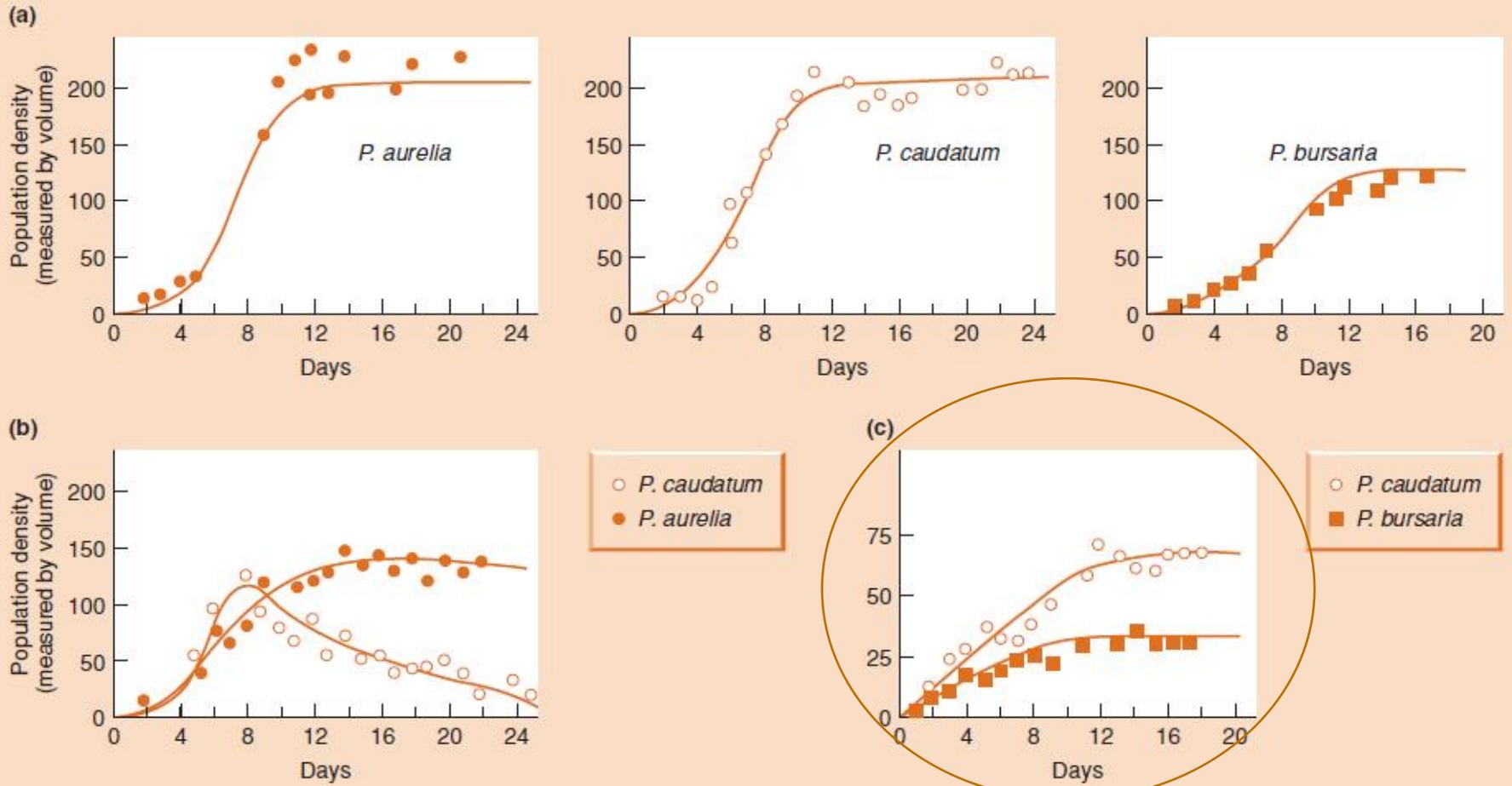
Модель и реальные данные



Принцип конкурентного исключения (принцип Гаузе)

Если два вида занимают одинаковые экологические ниши, то совместно они существовать не могут, один вид вытеснит другой.

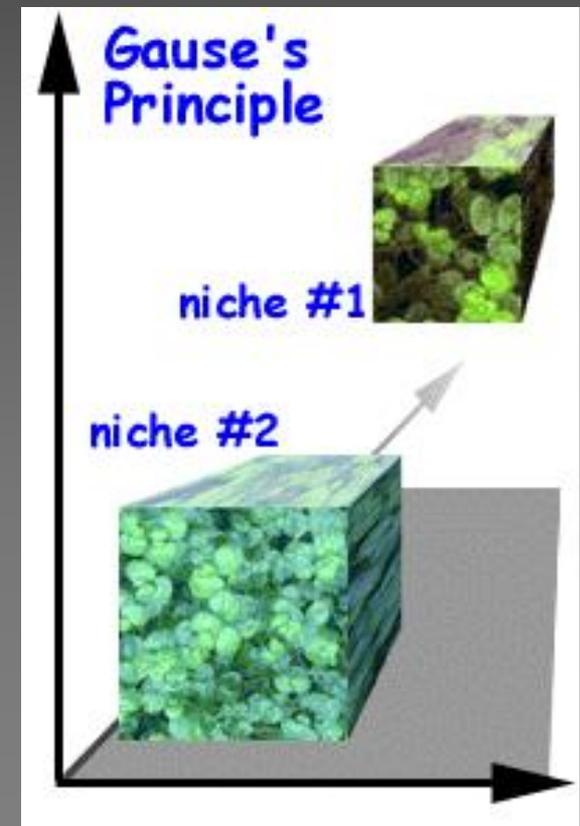
Не все так просто...



Конкурирующие виды могут сосуществовать одновременно?
Нет! Два вида инфузорий поселились в разных частях пробирок.

Дополним формулировку принципа Гаузе

- Два вида не могут занимать одну экологическую нишу в рамках одной лицензии.
- Следствие: *Если в стабильной среде сосуществуют два конкурирующих вида, это происходит в результате дифференциации ниш. Если такой дифференциации нет, один из видов обречен на исключение из биотопа.*



Экологическая диверсификация

Расхождение ниш в пространстве: виды расходятся по разным станциям

Два очень близких вида мидий обитают совместно, но один вид тяготеет к фукуидам, а другой к донным субстратам.



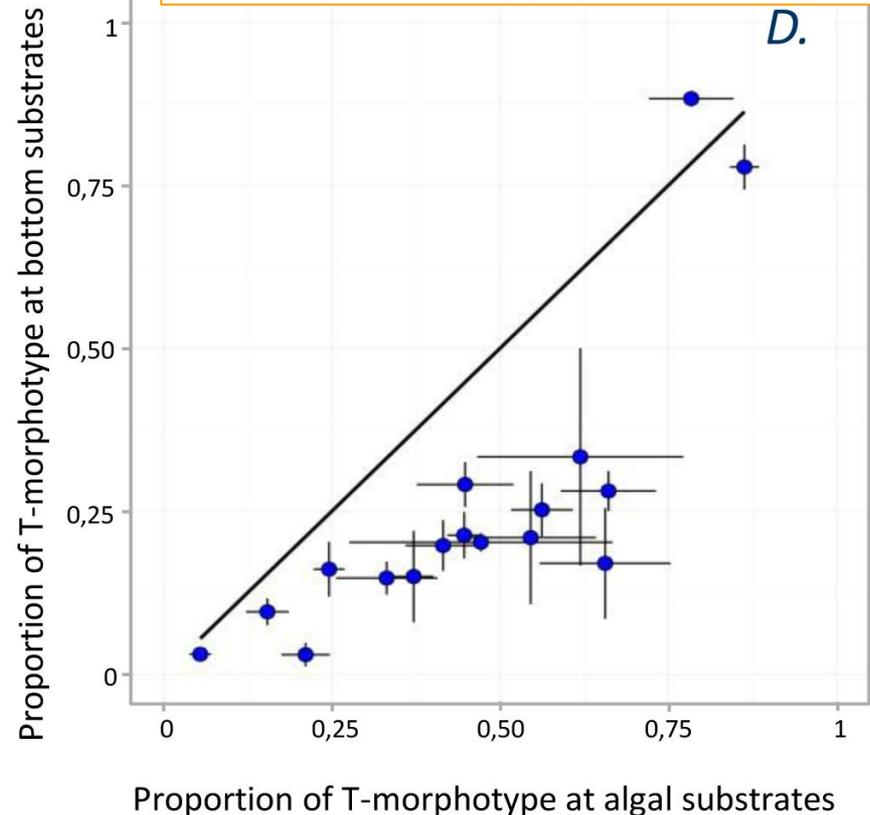
RESEARCH ARTICLE

Genetic, Ecological and Morphological Distinctness of the Blue Mussels *Mytilus trossulus* Gould and *M. edulis* L. in the White Sea

Marina Katolikova^{1*}, Vadim Khaitov^{2,3}, Risto Väinölä⁴, Michael Gantsevich⁵, Petr Strelkov¹



¹ Department of Ichthyology and Hydrobiology, Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia, ² Department of Invertebrate Zoology, Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia, ³ Kandalaksha State Nature Reserve, Kandalaksha, Murmansk Region, Russia, ⁴ Finnish Museum of Natural History, University of Helsinki, Helsinki, Finland, ⁵ Department of Invertebrate Zoology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

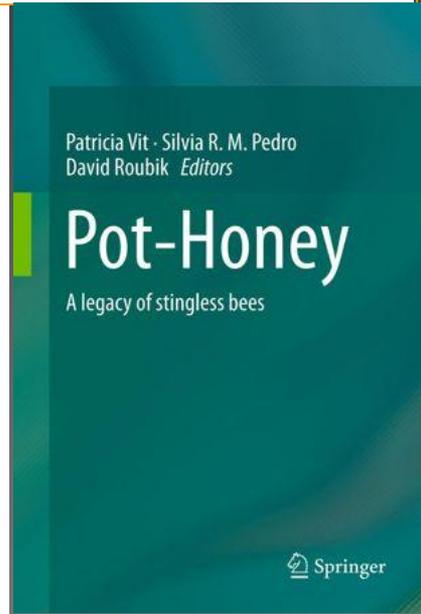
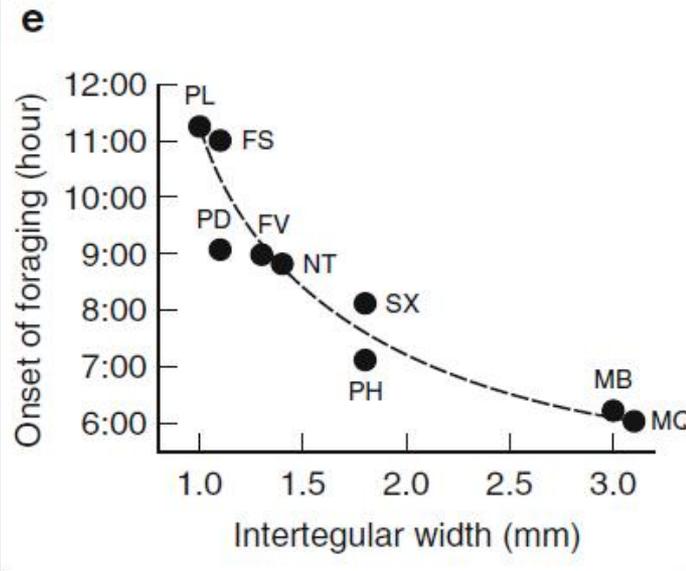
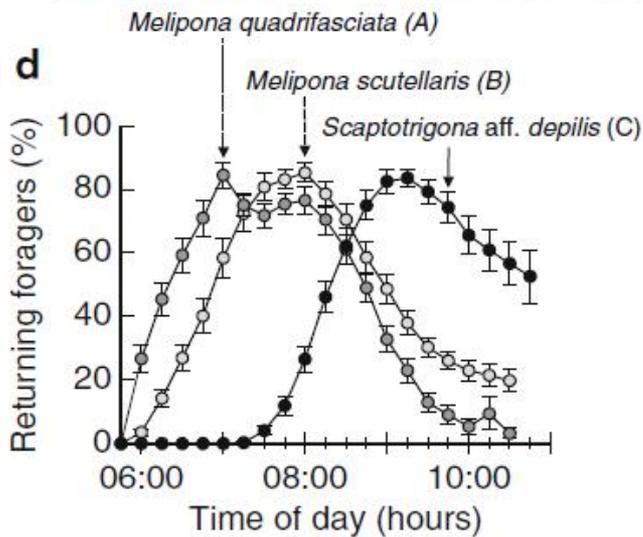


Расхождение ниш по времени использования ресурса

Chapter 13

On the Diversity of Foraging-Related Traits in Stingless Bees

Michael Hrcir and Camila Maia-Silva

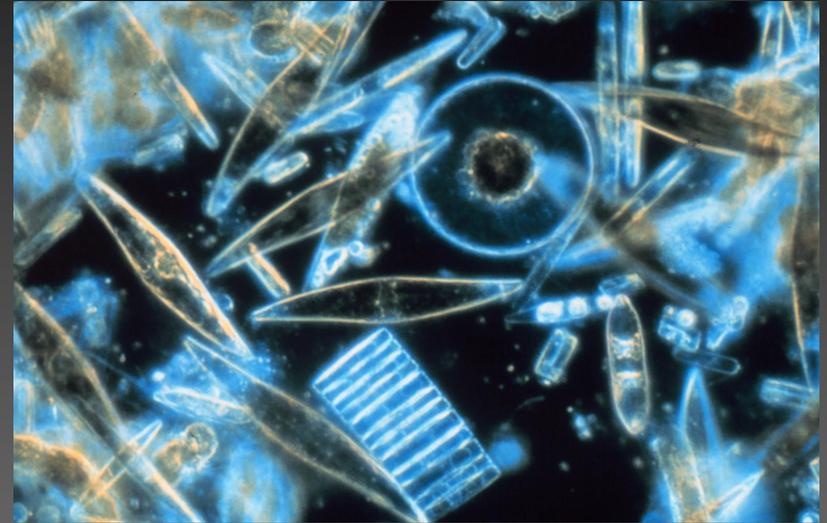


Разные виды медоносных пчел взаимодействуют с растениями в разное время.

Парадокс планктона

Нарушение принципа Гаузе?

- В водных экосистемах, как правило, круг ресурсов, необходимых для фитопланктона, ограничен (свет, нитраты, фосфаты, кремниевая кислота, железо).
- Возможных лицензий мало.
- Но разнообразие видов очень велико.



Если в стабильной среде сосуществуют два конкурирующих вида, это происходит в результате дифференциации ниш. Если такой дифференциации нет, один из видов обречен на вымирание.

Возможные объяснения

- Неоднородность среды.
- Скопления организмов могут иметь масштабы, меньшие чем размер проб.
- Селективное выедание потребителями определенных видов или размерных групп.
- Постоянно изменяющиеся условия, нестабильность вследствие нарушений.

Структура сообщества

Очевидный факт -
соотношение обилий видов в
сообществе не может быть
любым

Почему?

Что нас интересует, когда мы изучаем структуру сообщества?

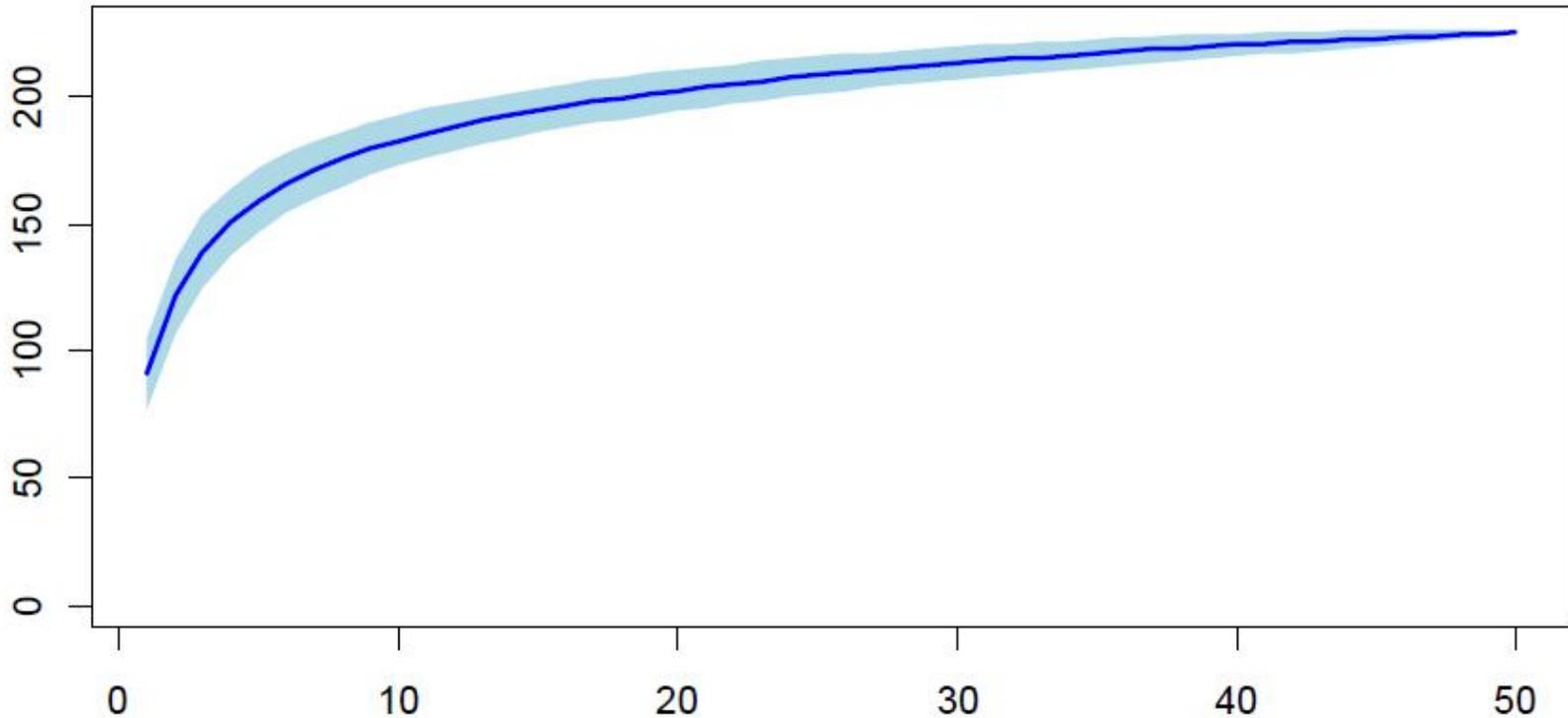
- Сколько видов входит в состав сообщества?
- В каком соотношении находятся показатели обилия видов в сообществе?
- Каковы, наиболее важные взаимоотношения между элементами сообщества, как они определяют облик сообщества?
- Какова пространственная структура сообщества?

Видовое богатство

Сколько видов представлено в данном сообществе.

Количество отмеченных видов

График накопленного числа видов

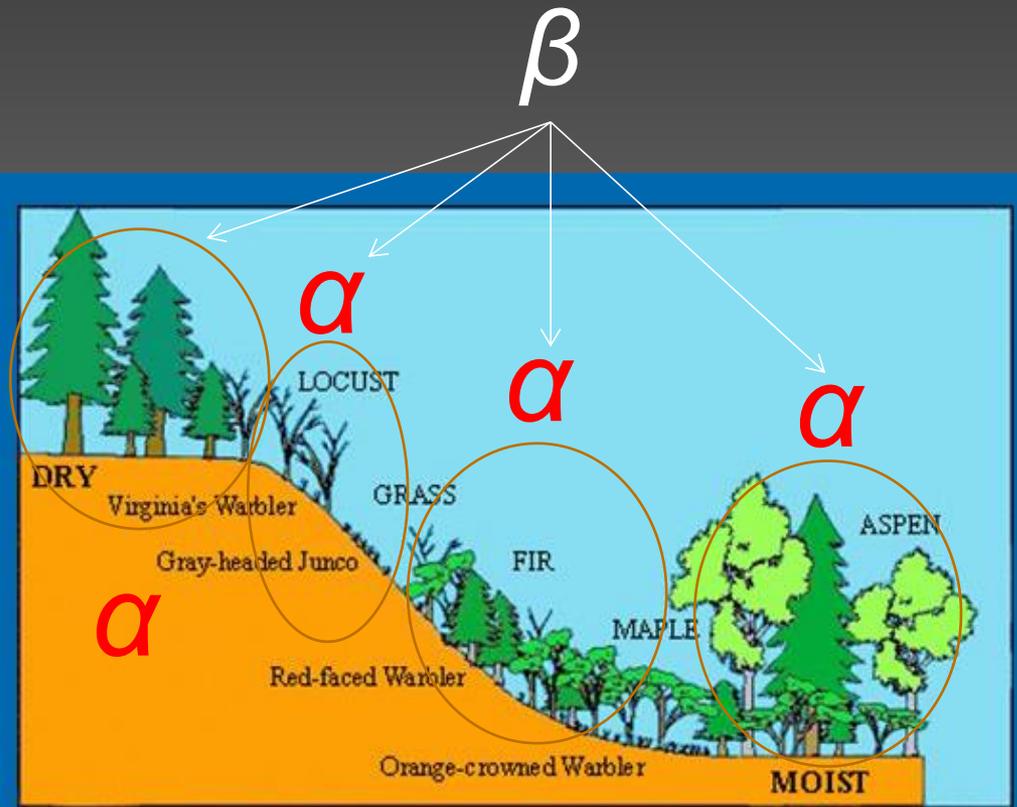


Количество описанных участков в сообществе

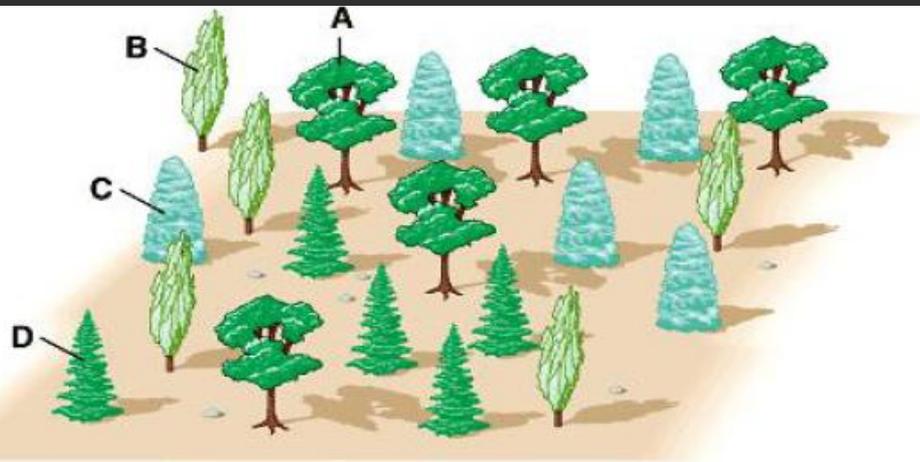
Разные аспекты разнообразия

- Разнообразие внутри местообитания (*alpha-diversity*)
- Разнообразие сообществ (*beta-diversity*)

- Alpha Diversity
 - w/in habitat
- Beta Diversity
 - b/w habitat
- Gamma Diversity
 - Total diversity



Видовое разнообразие сообщества (alpha-diversity)



Community 1

A: 25% B: 25% C: 25% D: 25%

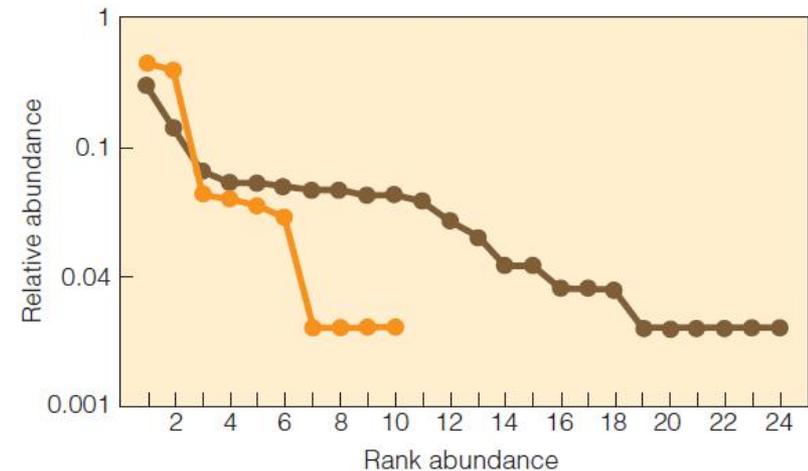


Community 2

A: 80% B: 5% C: 5% D: 10%

Какое из сообществ более разнообразно?

*Кривые относительных обилий:
1. Оцениваем относительное обилие видов
2. Ранжируем виды в порядке убывания обилия.*



Индекс разнообразия Симпсона

$$D = \left(\frac{N_i}{N_{total}} \right)^2$$

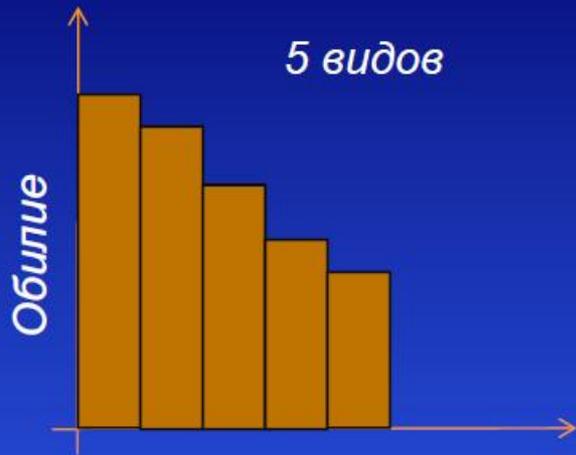
Суть: Какова вероятность того, что два случайно выбранных организма относятся к одному виду.

Индекс Шеннона

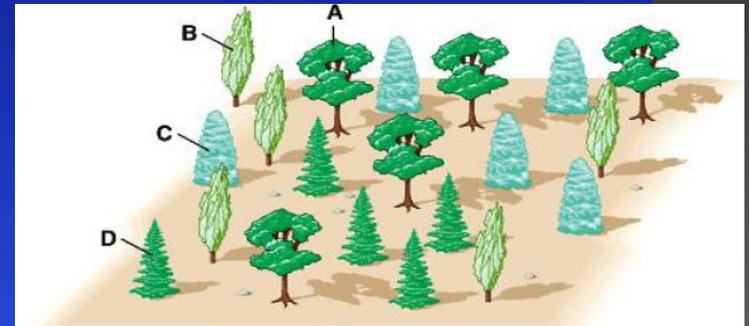
$$H = - \sum \frac{N_i}{N_{total}} \cdot \log_2 \left(\frac{N_i}{N_{total}} \right)$$

- *Изначально введен Клодом Шенноном в теории информации, как мера энтропии сообщения*
- *Размерность - «биты»*

Что показывают индексы разнообразия?



Более разнообразное сообщество



Н уменьшается



Менее разнообразное сообщество



Что определяет структуру
сообщества?

Факторы, регулирующие структуру сообщества

- Параметры биотопа (система абиотически факторов)
- Трофические связи между видами сообщества
- Конкурентные отношения между видами
- Создание биогенной среды
- Прочие отношения

Бывают богатые и бедные сообщества



Десятки видов



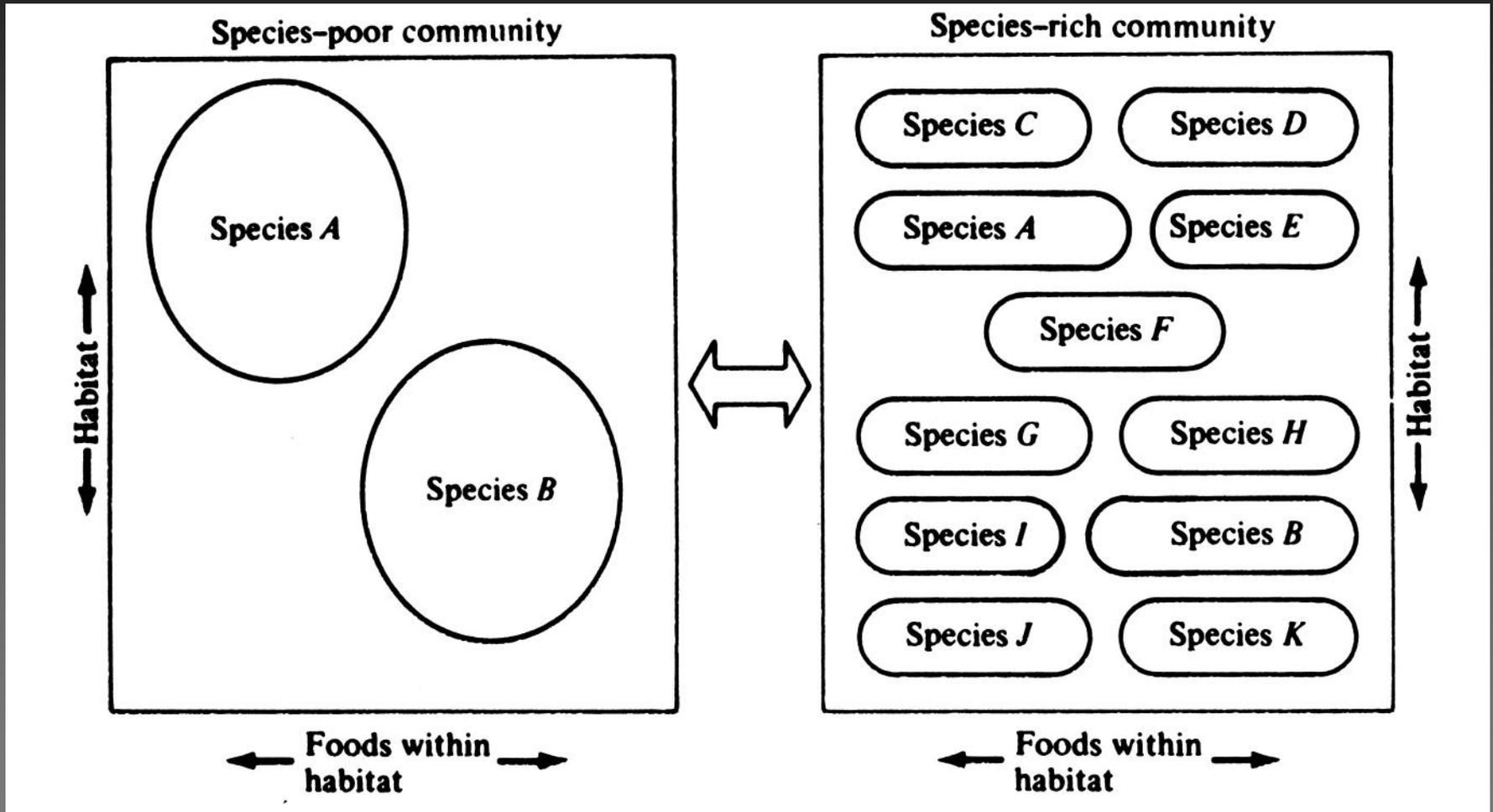
Сотни видов

Почему?

Экологические ниши и структура сообщества

Роль конкуренции в формировании структуры сообщества

Гипотеза упаковки ниш

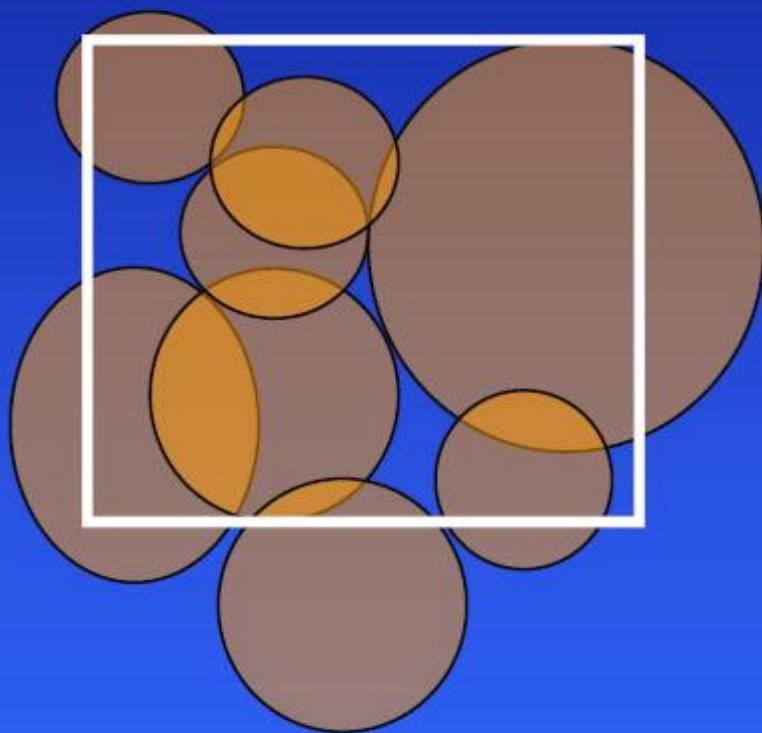


*Экологические ниши «упакованы» в пространство лицензии.
Чем шире экологические ниши, тем меньше видов можно «упаковать» в рамках лицензии.*

Почему разнообразие изменяется при нарушениях?

Ненарушенное сообщество

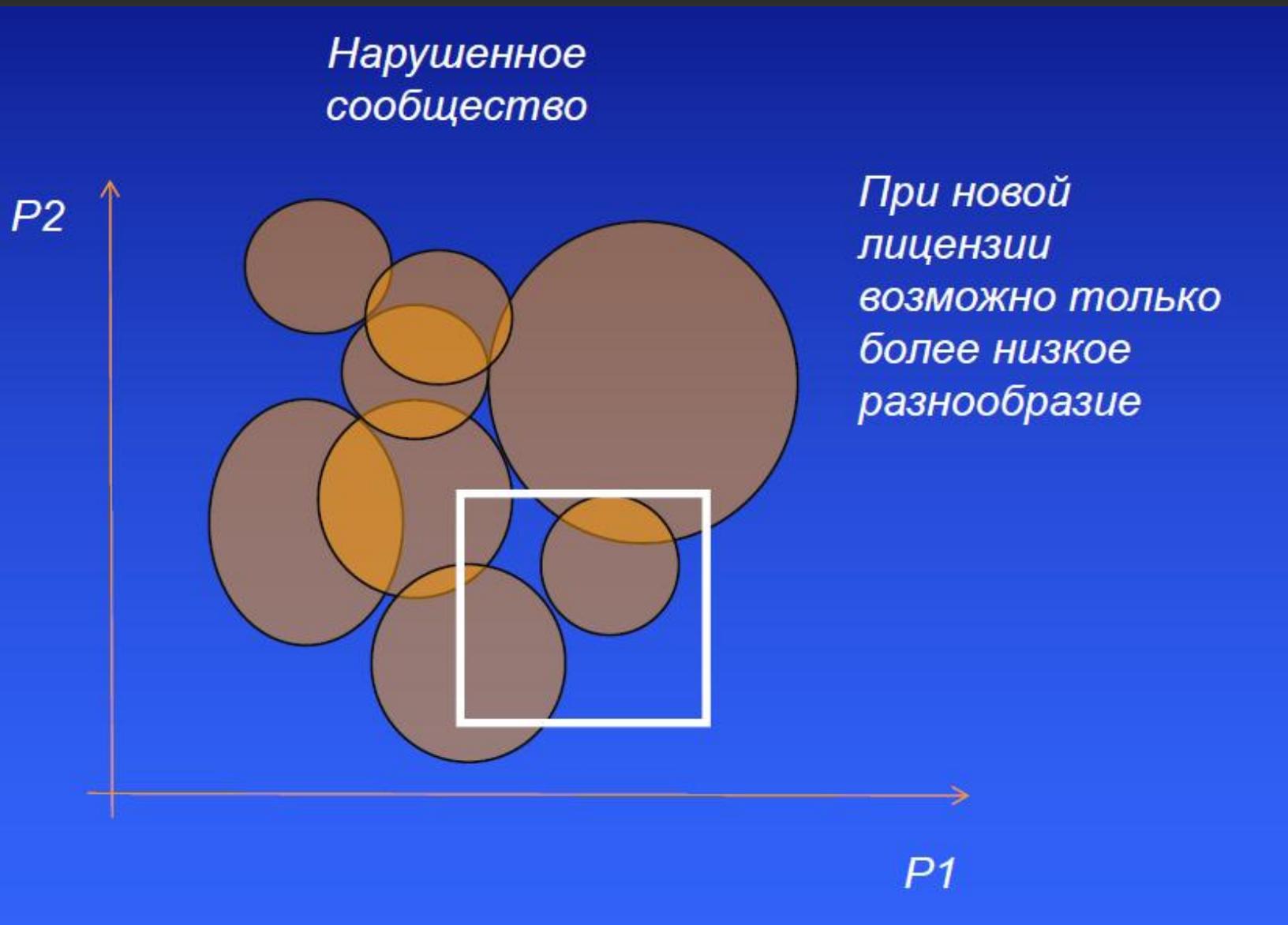
$P2$



Высокое разнообразие в рамках лицензии

$P1$

Почему разнообразие изменяется при нарушениях?



*All animals are equal, but
some animals are more
equal than others.*

George Orwell

Особенные виды сообщества

Термины, используемые для обозначения «особенных» видов в сообществах

- Доминанты
- Эдификаторы
- Foundation species
- Ecosystem engineers
- Keystone species

Очень тонкие отличия

- *Доминанты* - организмы имеющие самые высокие показатели обилия в сообществе.
- *Эдификаторы* - организмы, которые создают внутриценоотическую среду, параметры которой отличается от параметров среды вне сообщества.
- *Foundation species* - влиятельные организмы, которые оказывают положительное влияние на виды, сосуществующие с ними.
- *Ecosystem engineers* - организмы, которые изменяют поддерживают и/или создают среду обитания (главным образом, за счет создания живых или неживых структур).
- *Keystone species* - виды, которые оказывают влияние на окружающую среду непропорционально своему обилию.

Визуализация изменений сообществ под влиянием эдификатора

Присутствие мощного эдификатора (мидий) существенно изменяет структуру сообщества илисто-песчаного пляжа.

Сер. 3 2007 Вып. 4

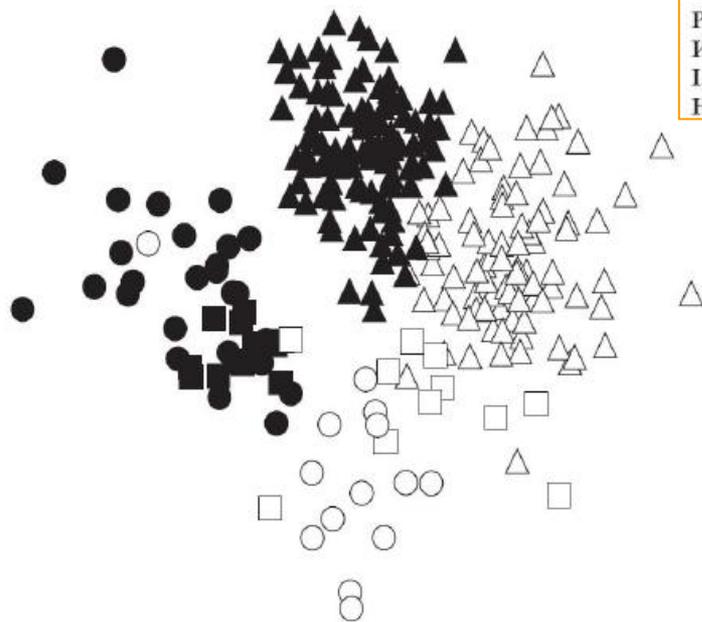
ВЕСТНИК САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

ЗООЛОГИЯ

УДК: 574.587:591.524(26)

В. М. Хайтов, А. В. Артемьева, А. Е. Горных, О. Г. Жижина, Е. Л. Яковис

**РОЛЬ МИДИЕВЫХ ДРУЗ В СТРУКТУРИРОВАНИИ СООБЩЕСТВ ИЛИСТО-ПЕСЧАНЫХ ПЛЯЖЕЙ.
I. СОСТАВ СООБЩЕСТВА, СВЯЗАННОГО С ДРУЗАМИ, НА БЕЛОМОРСКОЙ ЛИТОРАЛИ**



△ грунт (Долгая губа)	□ грунт (Круглая губа)	○ грунт (Фукусовая губа)
▲ друзы (Долгая губа)	■ друзы (Круглая губа)	● друзы (Фукусовая губа)



Эдификаторы и ассектаторы



Среду, создаваемую эдификаторами, заселяют виды-ассектаторы

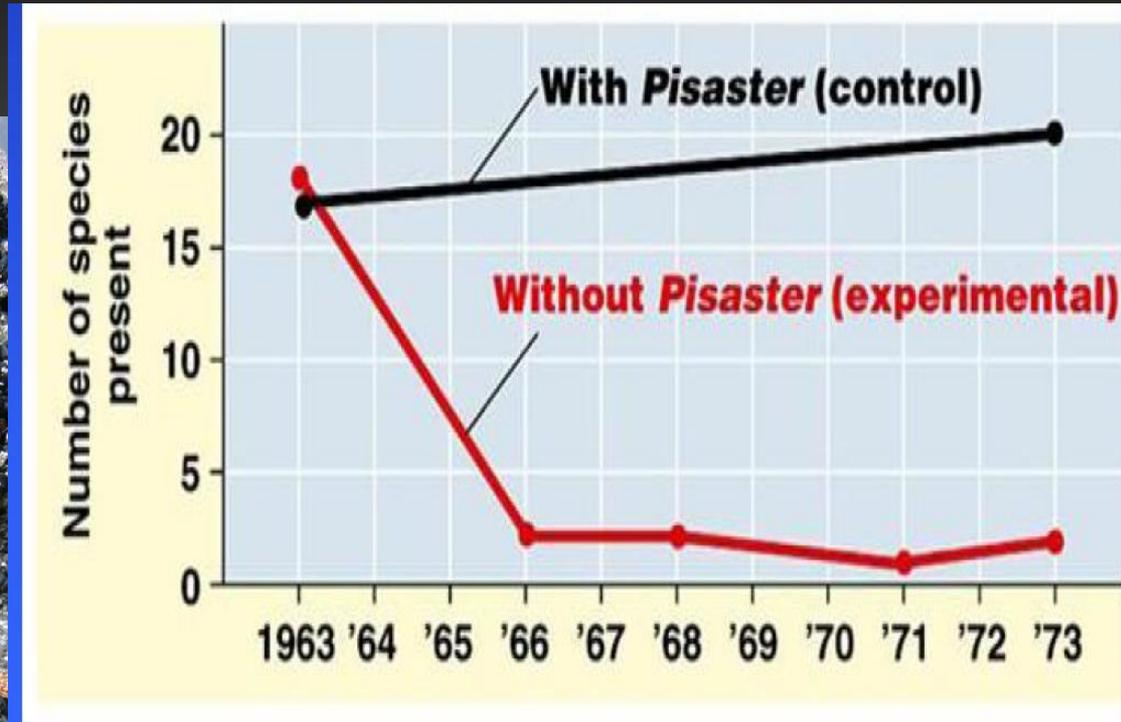
Ecosystem engineers



Виды-экосистемные инженеры создают конструкции, которые изменяют характер биотопа, увеличивая в нем структурную сложность (structure complexity). В более сложной среде складывается более разнообразное сообщество.



Ключевые виды (Keystone species)



Морские звезды, выедая мидий, освобождают участки скал для поселения большего количества видов, использующих твердый субстрат и конкурирующих с мидиями. Хищник снижает пресс конкурентных отношений, что приводит к росту разнообразия.

Пасущиеся копытные не дают сформироваться более разнообразным и сложным сообществам

Саванна в ноябре



Саванна в марте



Ключевые виды (Keystone species)

Хищник (калан) сдерживает рост численности другого потребителя (морские ежи), что приводит к росту разнообразия сообщества.



Take home message

- Представленная во многих учебниках классификация взаимоотношений внутренне противоречива. Для построения более адекватной классификации взаимоотношений необходимо в качестве основания классификации использовать еще внутри- и межвидовой статус отношений, а также характер среды, в которой происходит взаимодействие.
- Характер взаимоотношений между популяциями не всегда в точности соответствует характеру взаимоотношений организмов.

Take home message

- Почти все типы взаимоотношений, описанные для взаимодействующих разных видов могут быть найдены при анализе внутривидовых взаимоотношений.
- Внутривидовая конкуренция во многих случаях нейтрализуется внутривидовой кооперацией.
- Для видов с сильно выраженной внутривидовой кооперацией может наблюдаться эффект Олли. При падении численности популяции ниже критического уровня происходит вымирание.
- В популяциях часто наблюдаются внутривидовые антагонистические отношения, которые не сводятся к конкуренции.

Take home message

- Трофические связи всегда основаны на потреблении энергии, но не сводятся только к отношениями хищник-жертва (саркофагия).
- В рассмотрение трофических связей надо включать также и некрофагию и ксенофагию.
- Потребителей в рамках саркофагии можно классифицировать по степени близости отношений с жертвой и степени летальности их воздействия.
- Между хищниками и жертвами всегда есть эволюционная гонка вооружений.
- Пищевое предпочтение основывается на соотношении получаемой энергии и затрат на ее получение.

Take home message

- Теория оптимального фуражирования дает основания для объяснения структуры диеты хищников и причин ее изменчивости
- Динамика популяции хищника сопряжена с динамикой популяции жертвы.
- Модели предсказывают стабильное сосуществование хищника и жертвы, циклические или хаотические изменения в их популяциях.
- Многочисленные наблюдения циклических процессов в природе не всегда позволяют говорить о роли взаимодействия хищников и жертв в формировании циклического паттерна.

Take home message

- Конкуренция играет большую роль в организации сообществ.
- Необходимым условием возникновения конкуренции является пересечение ниш и недостаток ресурсов в рамках экологической лицензии.
- Есть две формы конкуренции: интерференция и эксплуатационная конкуренция
- На внутривидовом уровне снижение конкуренции происходит за счет разделения ресурсов в пространстве (территориальность, самоизреживание) или за счет образования иерархических структур.
- Внутривидовая конкуренция снижает репродуктивный выход отдельных особей.
- На межвидовом уровне основным принципом является принцип конкурентного исключения.

Take home message

- Следствием принципа Гаузе является расхождение ниш и экологическая диверсификация.
- Необходимым условием соблюдения принципа Гаузе является стабильность среды.

Take home message

- Сообщества характеризуются рядом интегральных показателей (видовое богатство, видовое разнообразие)
- В сообществах могут быть представлены особенные виды, создающие внутриценоотическую среду.
- В сообществе могут быть ключевые виды, имеющие небольшое обилие, но оказывающие большое влияние на структуру сообщества.
- Структура сообщества определяется экологической лицензией биотопа, в котором сообщество представлено и характеристиками экологических ниш видов, входящих в состав сообщества.

Что почитать

- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). Ecology: from individuals to ecosystems.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяції и сообщество. Т.1. М.: Мир. 1989.
- Чернова Н.М., Былова А.М. Общая экология. Электронный учебник. <http://ekolog.org/books/26/> .
http://ekolog.org/books/26/9_1.htm
- Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М., 1970

Опорный глоссарий

- Аменсализм
- Внутривидовая кооперация
- Внутривидовые взаимоотношения (гомотипические реакции)
- Гнездовой паразитизм
- Канибализм
- Клептопаразиты
- Матротрофия
- Матрофагия
- Межвидовые взаимоотношения (гетеротипические реакции)
- Мирмекофилия
- Нейтрализм
- Нейтральное влияние
- Отрицательное влияние
- Положительное влияние
- Протокооперация
- Симбиозы
- Синойкия
- Среда I и II порядка
- Эффект Олли

Опорный глоссарий

- «Сублетальные» хищники
- Автотрофы
- Время обработки добычи
- Время поиска добычи
- Гетеротрофы
- Ксенофагия
- Макрофаги
- Микрофаги
- Модель Лотки-Вольтерра
- Монофаги
- Некрофагия
- Олигофаги
- Паразитоиды
- Паразиты
- Пастбищные хищники (grazers)
- Пищевое предпочтение
- Полифаги
- Ранжированная диета
- Саркофагия
- Теория оптимального фуражирования
- Фазовый портрет
- Хищники
- Хищники-генералисты
- Хищники-специалисты

Опорный глоссарий

- Внутривидовая конкуренция
- Межвидовая конкуренция
- Экологическая ниша по Элтону
- Экологическая ниша по Хатчинсону
- Интерференция
- Эксплуатационная конкуренция
- Агрессия
- Территориальное поведение
- Иерархия доминирования
- Самоизреживание
- Аутоксичность
- Фундаментальная ниша
- Реализованная ниша
- Экологическая лицензия
- Модель Вольтера
- Принцип Гаузе
- Экологическая диверсификация
- Парадокс планктона
- Сообщество
- Видовое богатство
- Видовое разнообразие
- Доминант сообщества
- Эдификатор
- Ключевой вид
- Экосистемный инженер
- Индекс Шеннона
- Индекс Симпсона