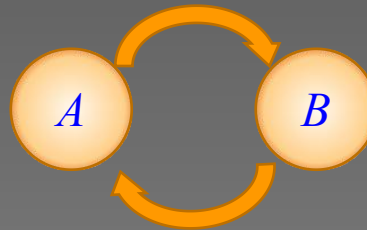


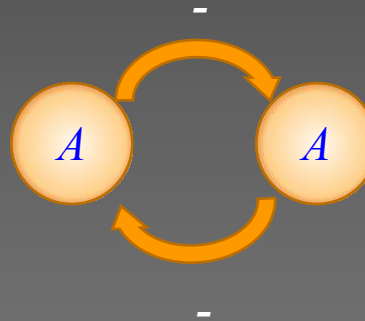
Взаимоотношения организмов и структура сообществ (Часть 2)

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

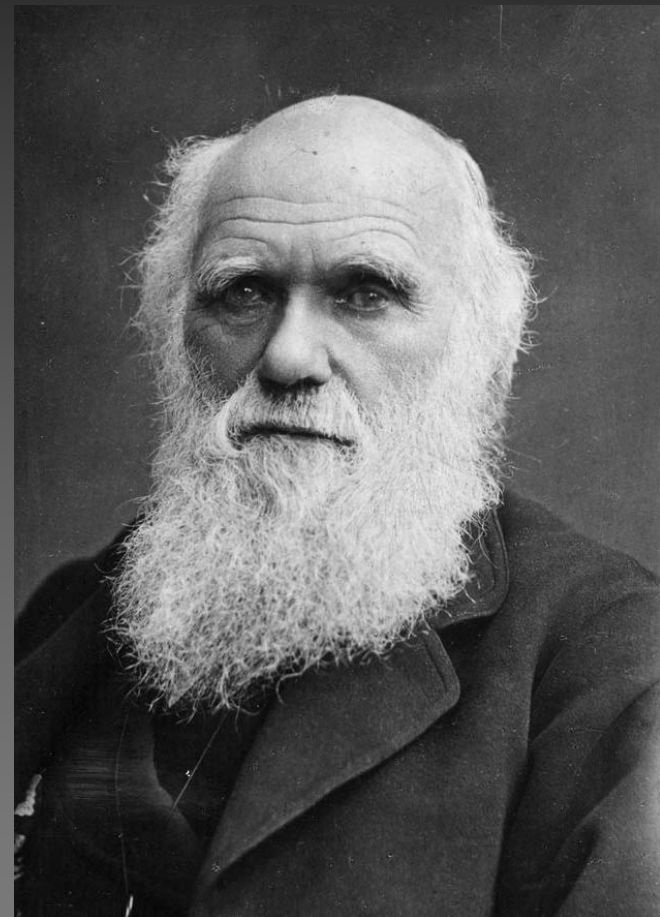
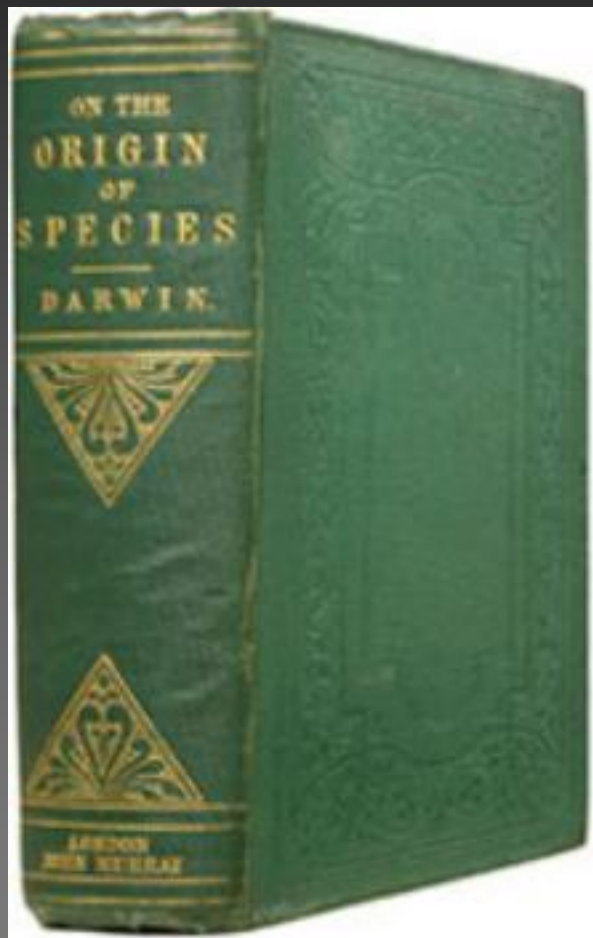
Конкурентные взаимоотношения



Внутривидовая конкуренция

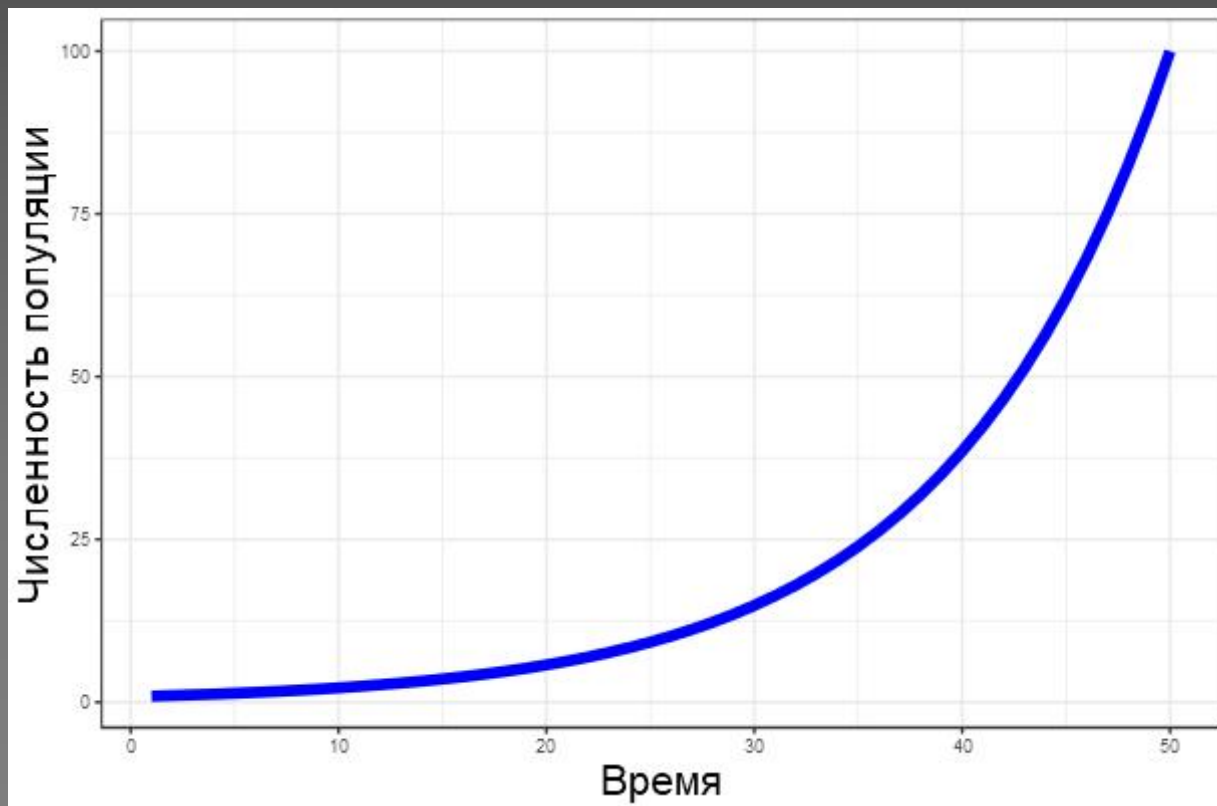


Один из двигателей эволюции



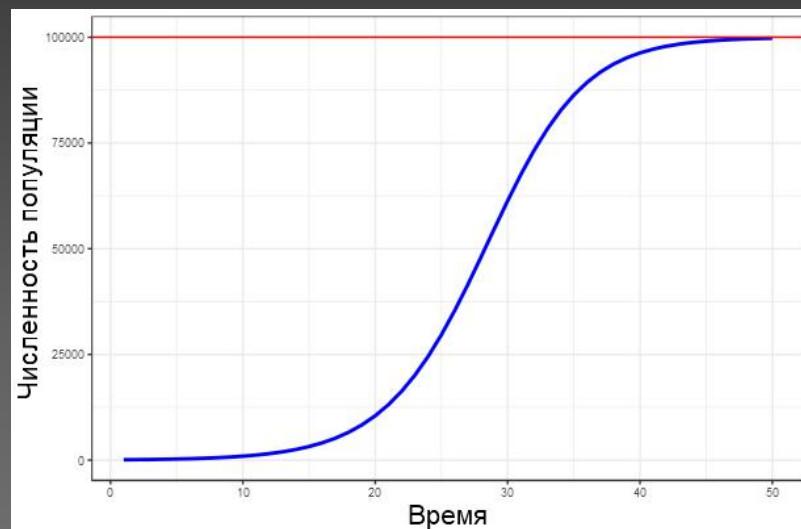
Закон Мальтуса

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



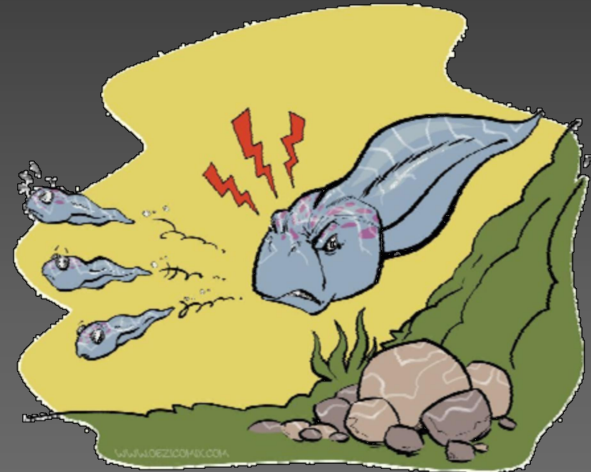
Ограниченный рост численности

- 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.

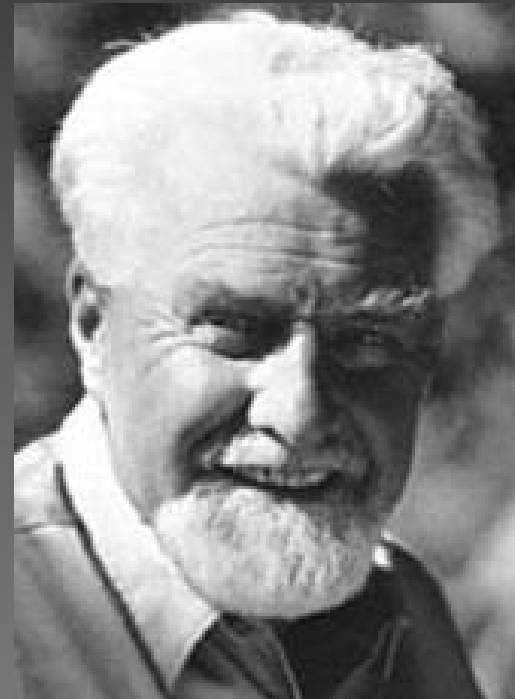


Разновидности конкурентных отношений

- 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

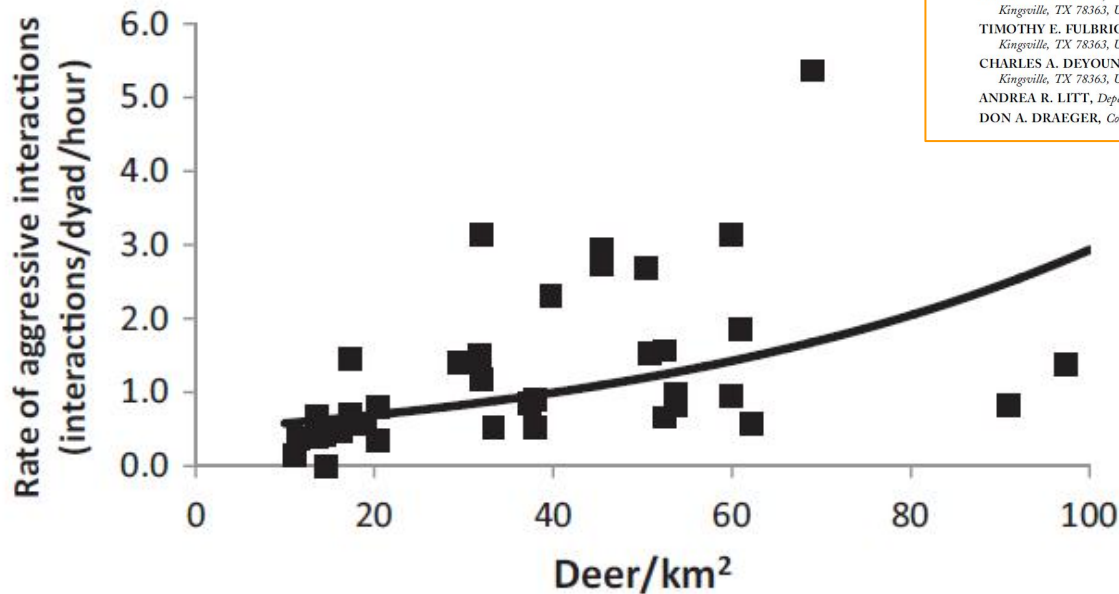


Figure 2. The effect of population density on the rate at which aggressive interactions (interactions/dyad-hr) occurred between white-tailed deer at concentrated food sites from 2008 to 2010 averaged across 2 sites in Dimmit County, Texas.



Чем выше плотность популяционной группировки, тем больше агрессивных контактов.

Территориальность - одно из проявлений интерференции

- Территориальное поведение - один из способов разделения ресурсов внутри популяции



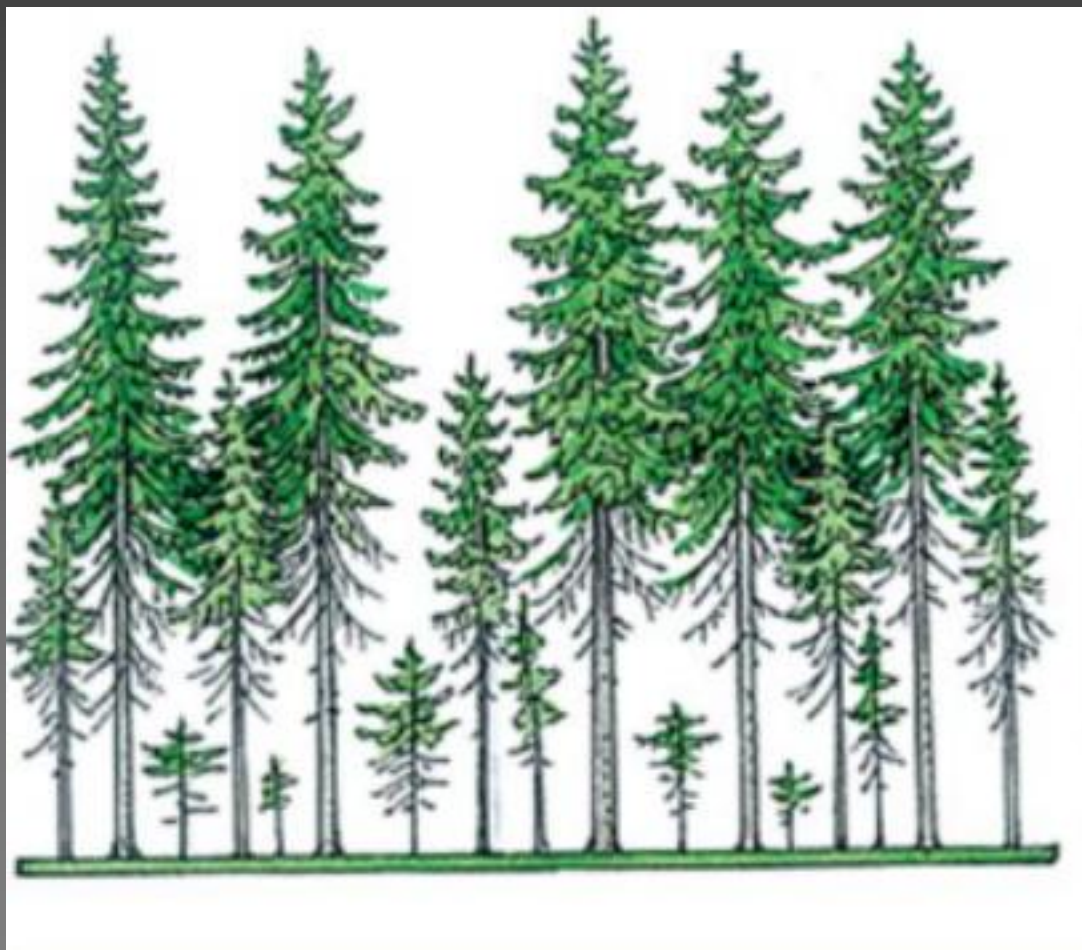
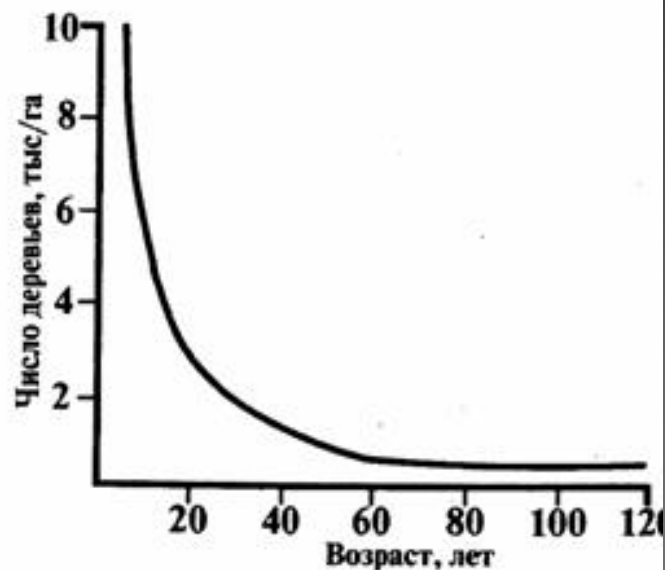
Иерархия доминирования в социальных группах

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



А как у растений?

Самоизреживание в плотных одновидовых посадках



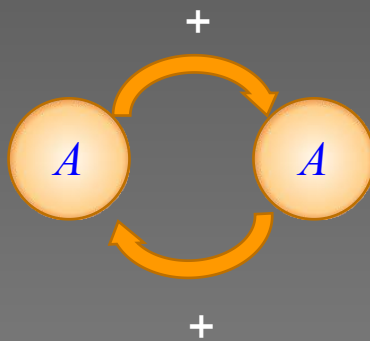
Аутоксичность: аллелопатия против СВОИХ

Люцерна (*Medicago sativa*)



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

Внутривидовая кооперация

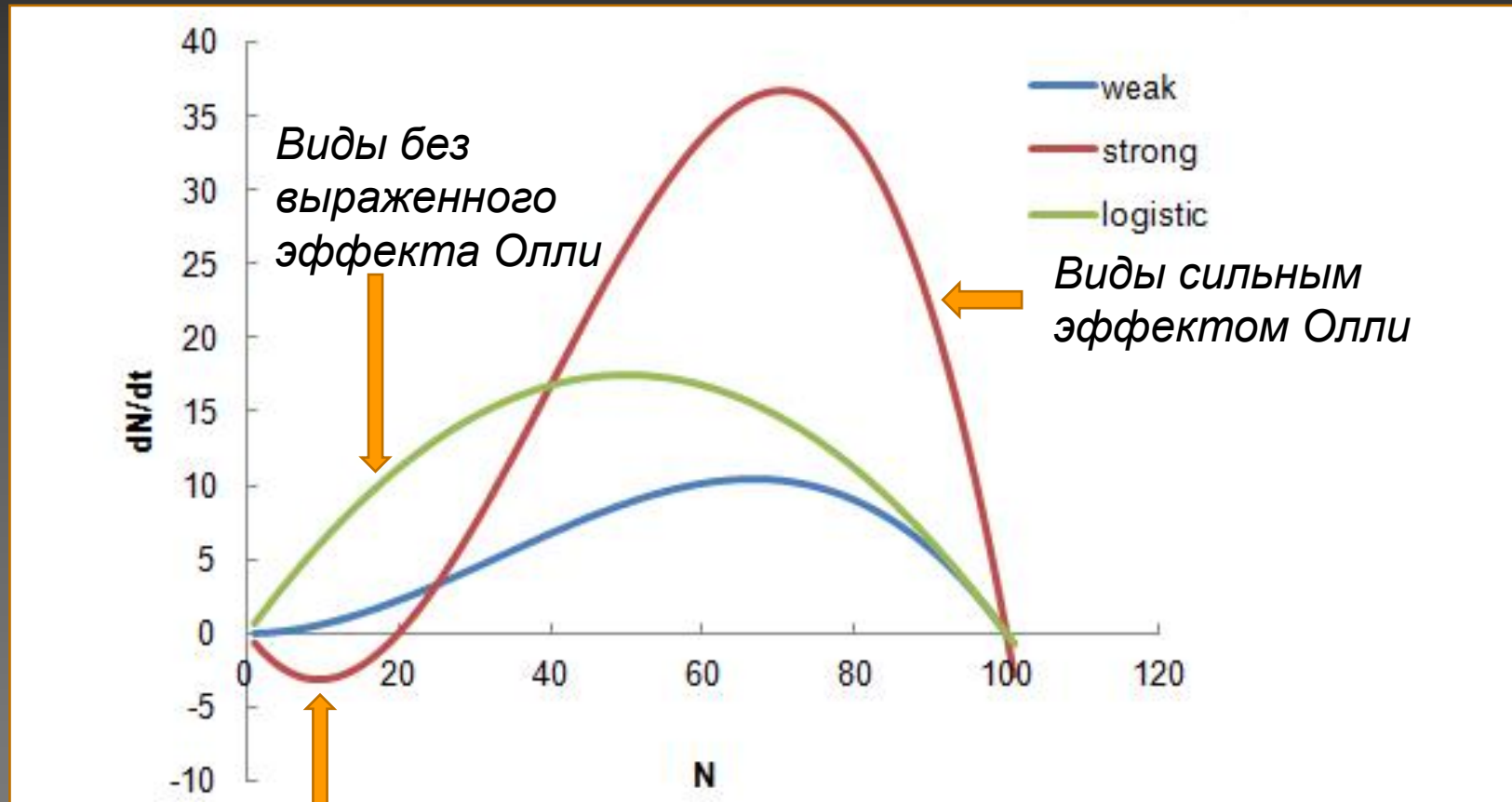


Эффект Олли (Alee effect)

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



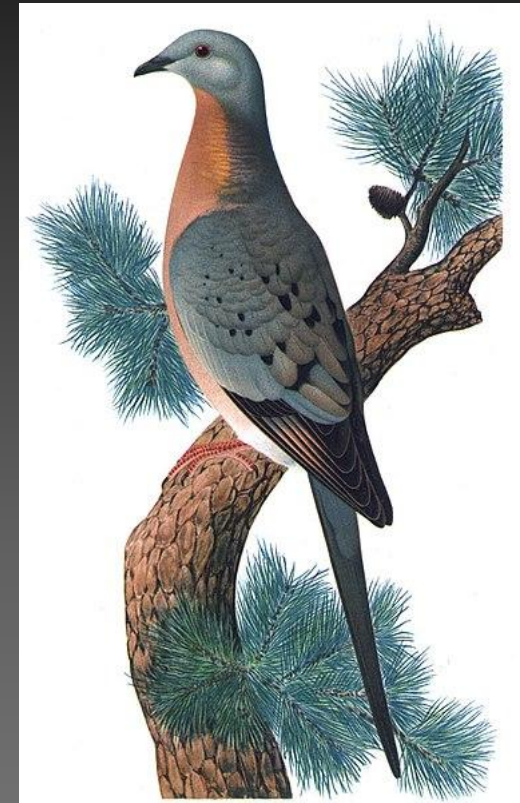
При численности популяции ниже критической у некоторых видов может наблюдаться отрицательная скорость роста численности - популяция коллапсирует

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

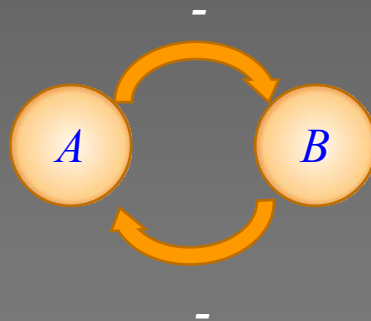
Странствующий голубь (*Ectopistes migratorius*)



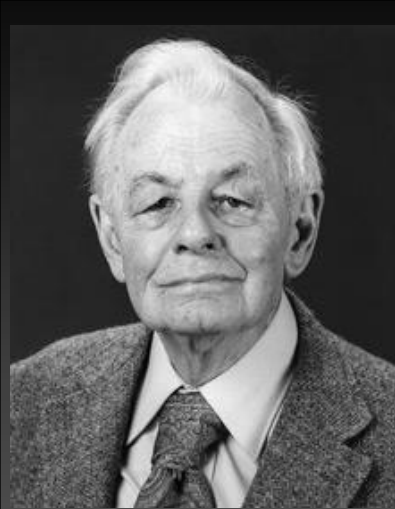
Последняя особь
была убита в 1901 г.

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

Межвидовая конкуренция



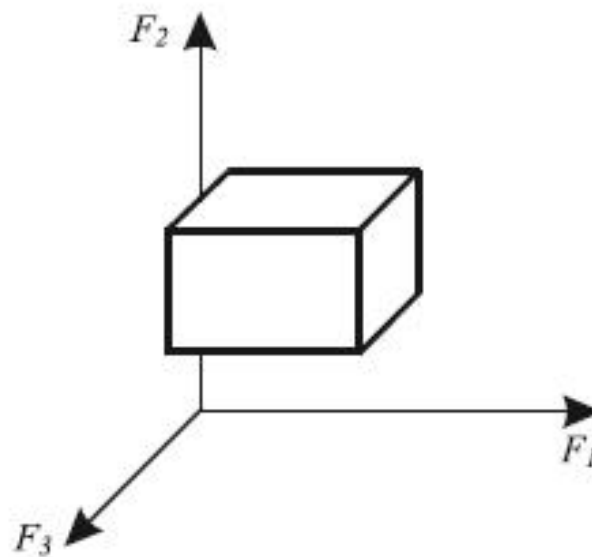
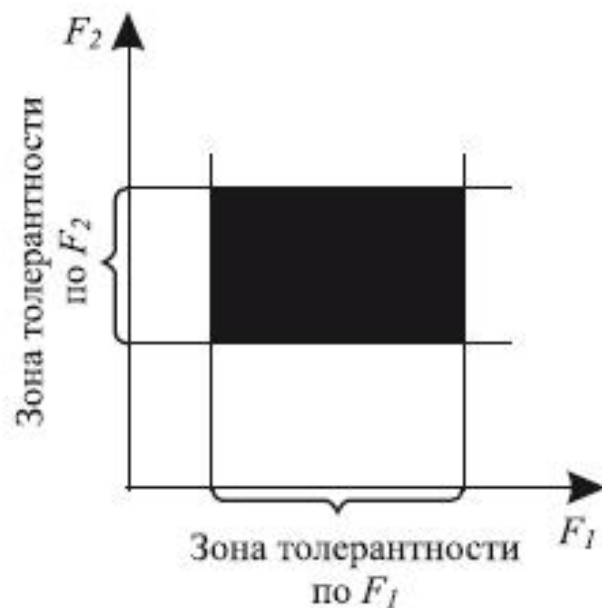
Экологическая ниша - модель Хатчинсона



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

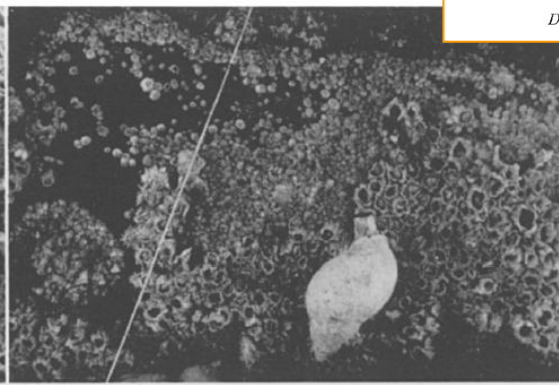
THE INFLUENCE OF INTERSPECIFIC COMPETITION AND OTHER
FACTORS ON THE DISTRIBUTION OF THE BARNACLE
CHTHAMALUS STELLATUS

JOSEPH H. CONNELL

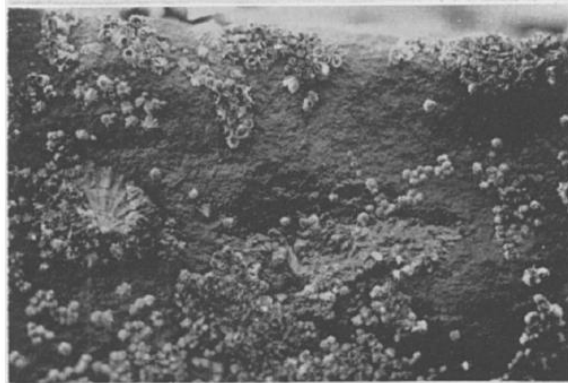
Department of Biology, University of California, Santa Barbara, Goleta, California



APRIL 16, 1954



JUNE 11, 1954



NOV. 3, 1954



MAY 13, 1955



<http://www.roboastr.com/Crustacea1/images/hpde616.jpg>

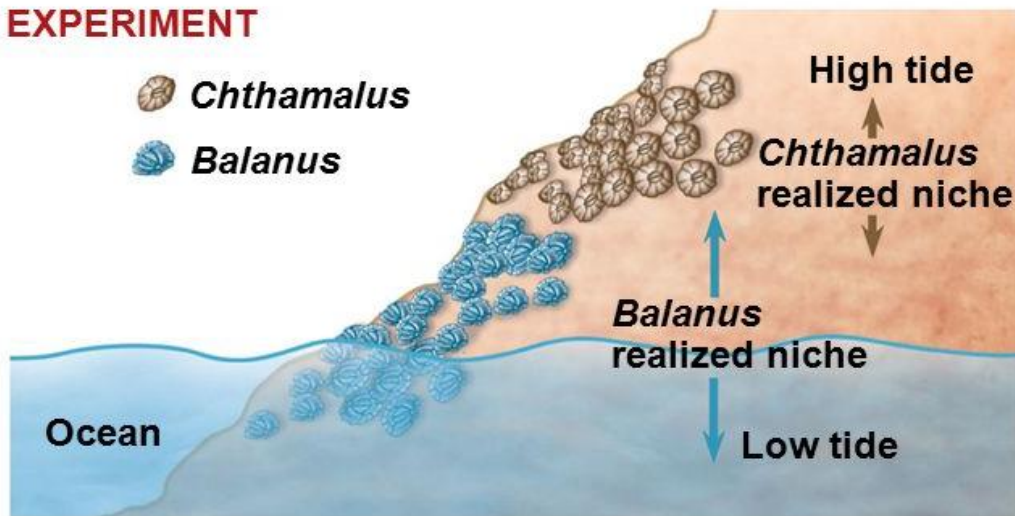


https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/4/41/Semibalanus_balanoides_2257.jpg

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

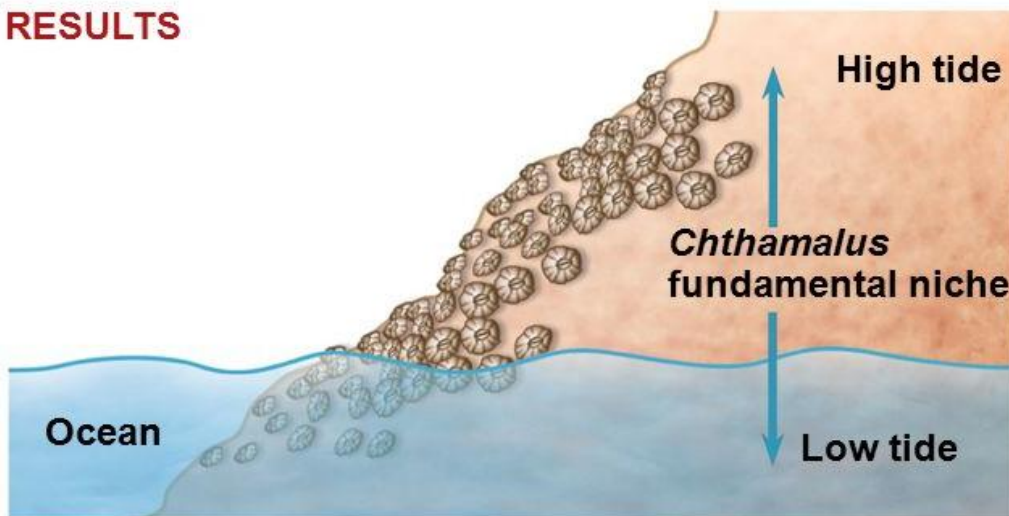
EXPERIMENT



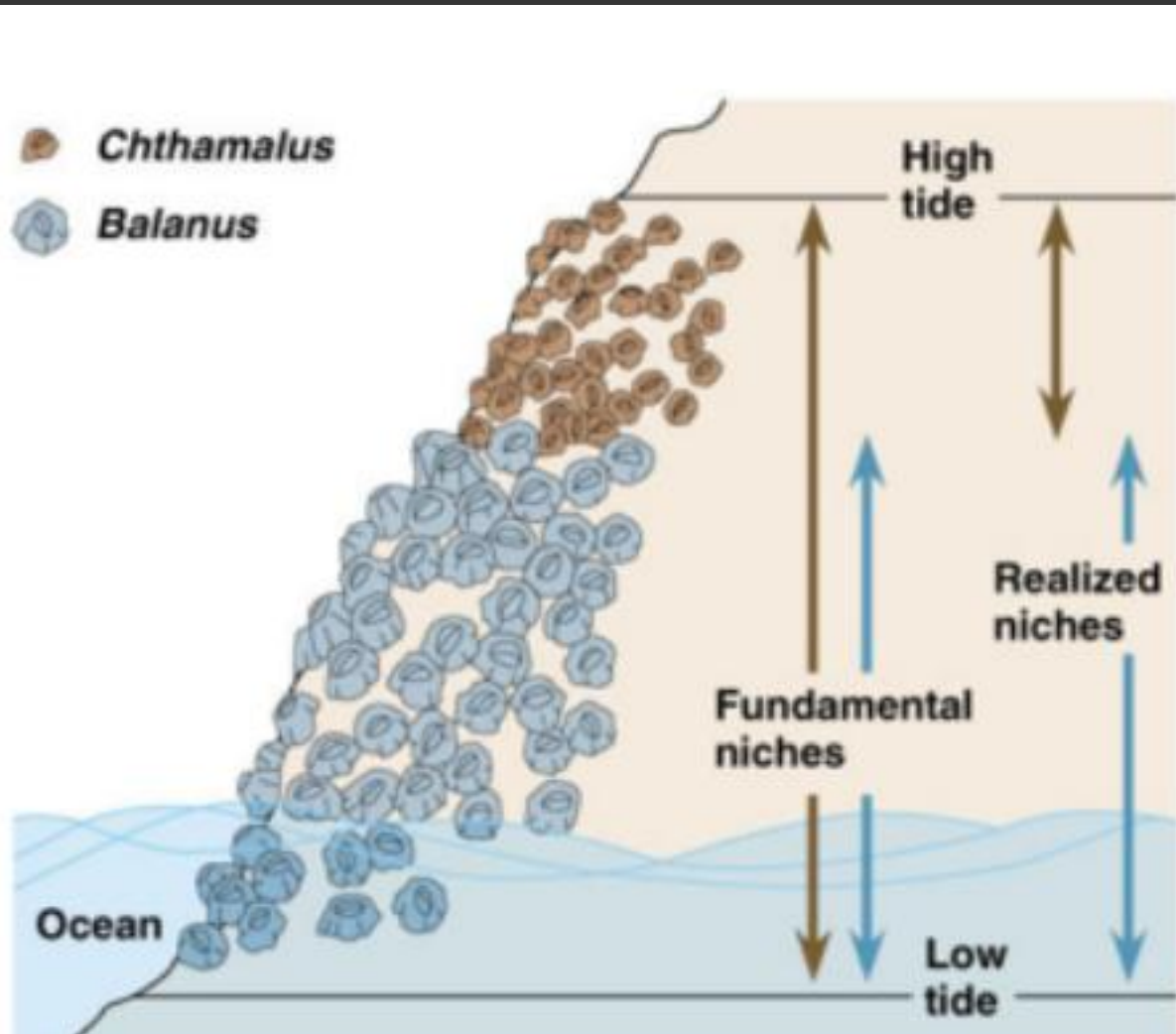
Если удалить *Balanus*, то *Chthamalus* займет и нижние участки литорали.

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

RESULTS



Balanus vs *Chthamalus*: Эксперименты Джозефа Коннелла



Фундаментальная
ниша *Balanus* почти
совпадает с
реализованной.

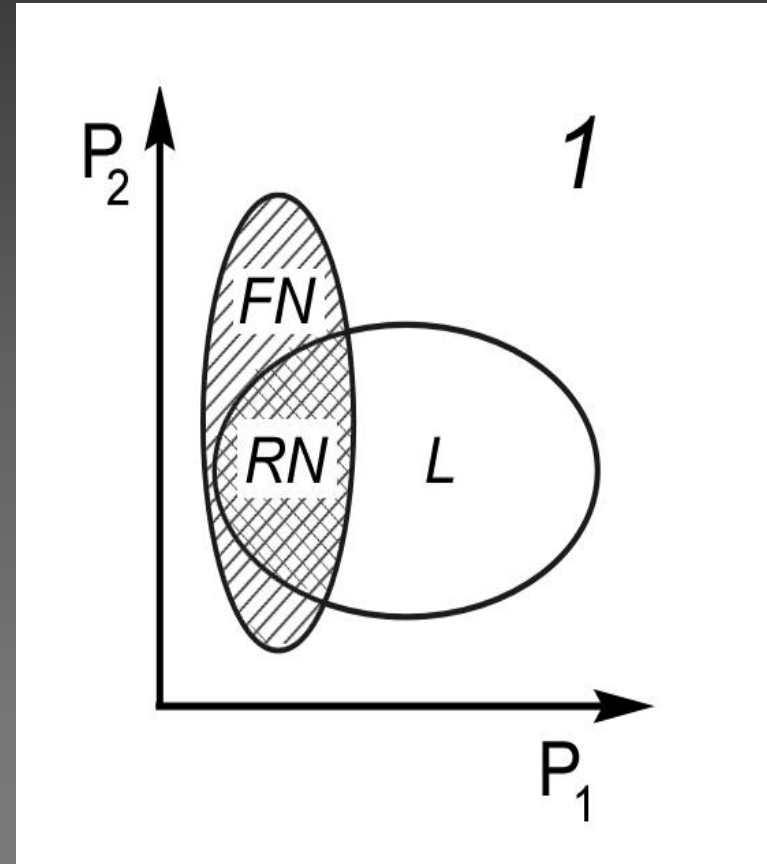
- Экологическая ниша - удобная модель для описания устройства систем взаимодействующих видов.
- НО! для продуктивного использования этой модели необходимо ввести еще один компонент.

Экологическая лицензия

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

Соотношение ниш и лицензий

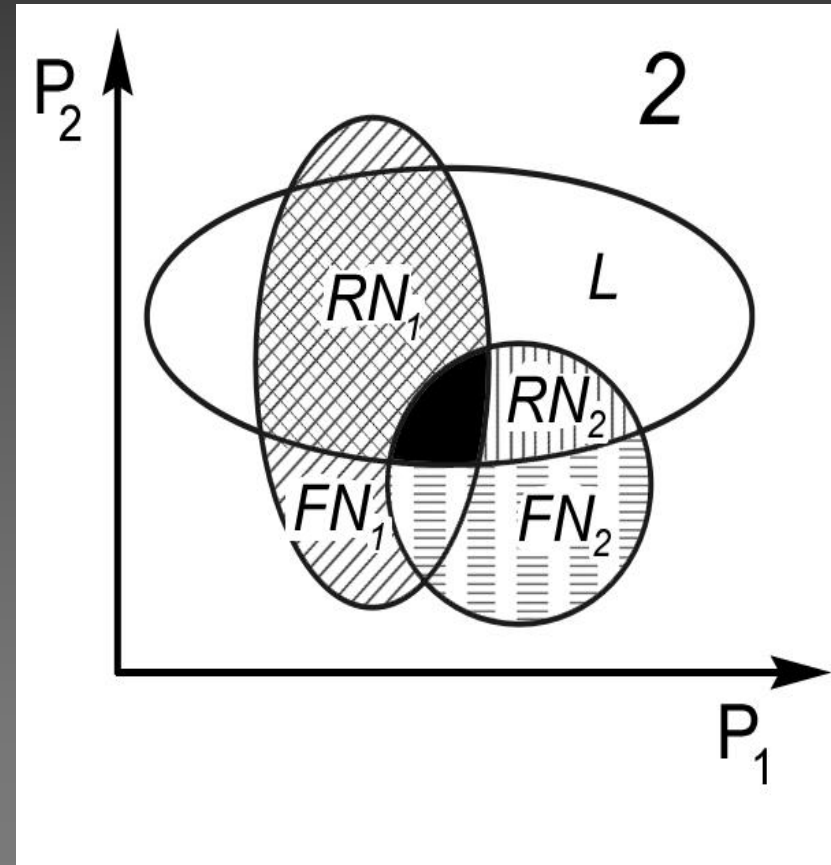
Одна популяция в
биотопе.



Бродский, 2006

Соотношение ниш и лицензий

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



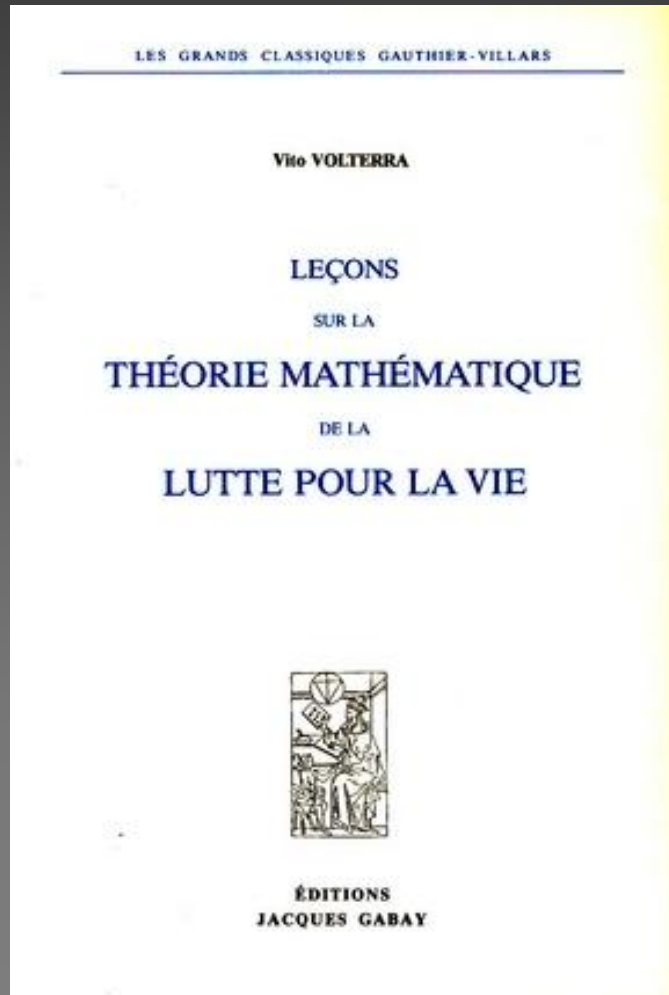
Бродский, 2006

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

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

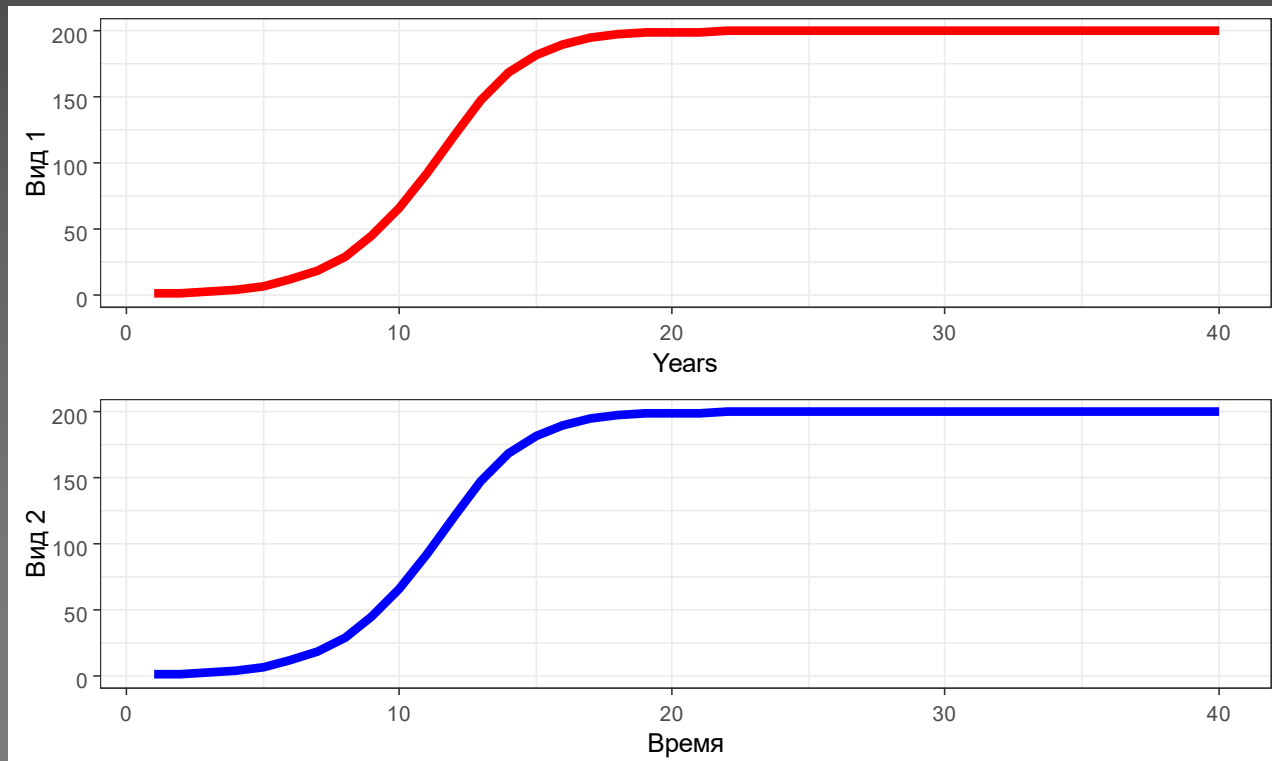
$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2}$$

- 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

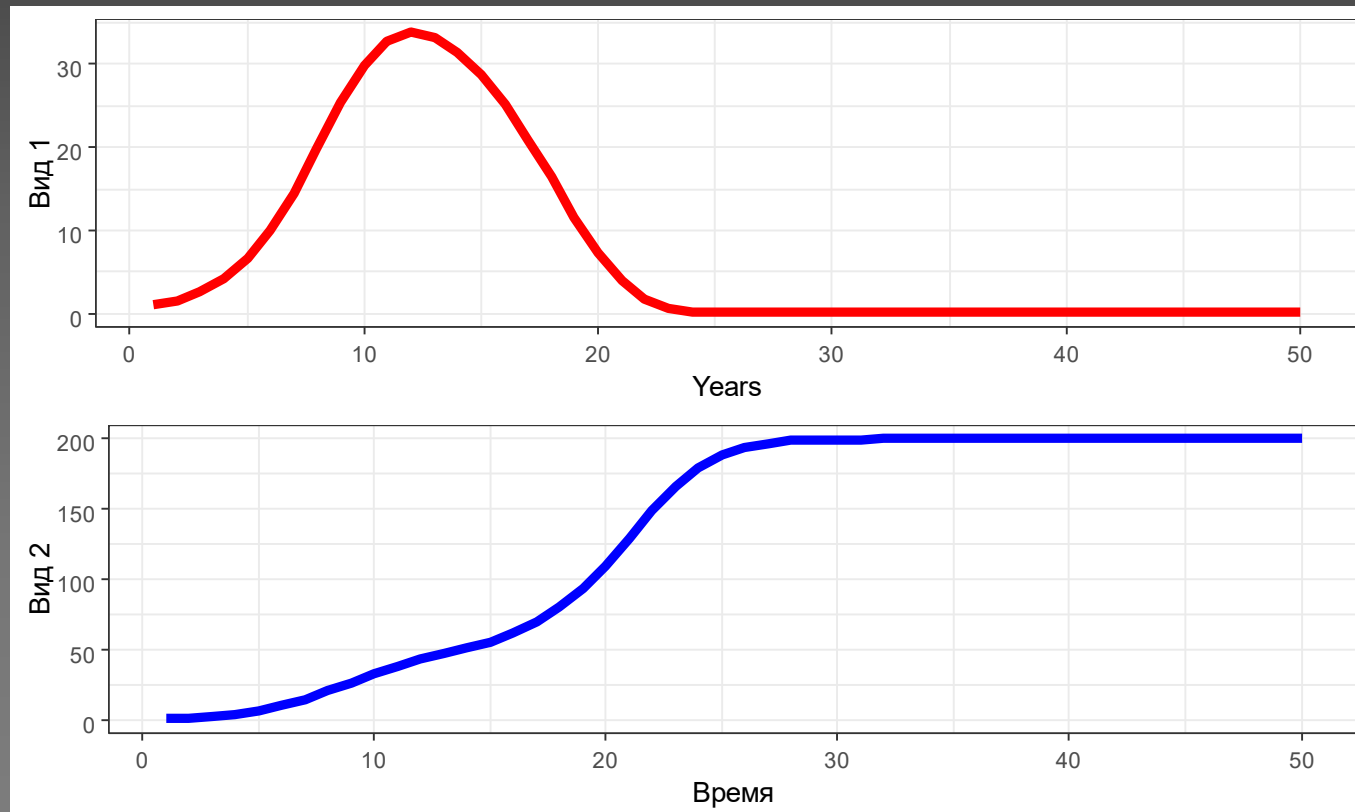
Предсказания модели при разных параметрах

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

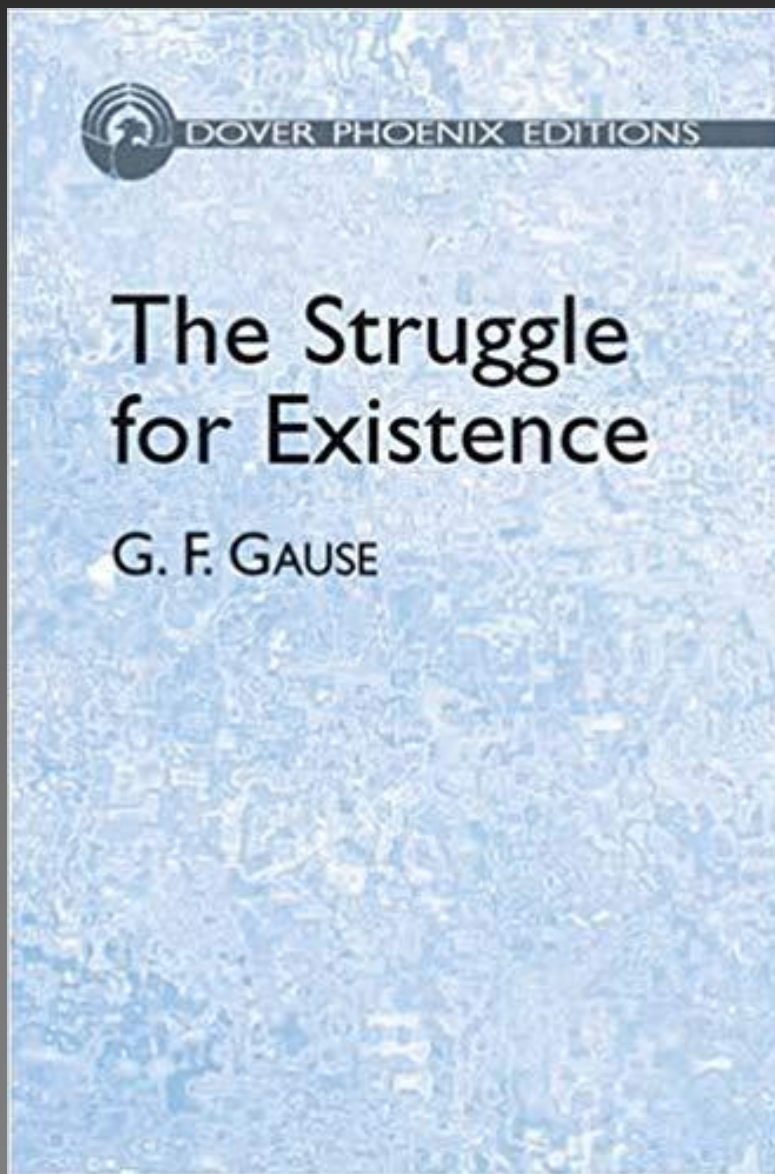


Предсказания модели при разных параметрах

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

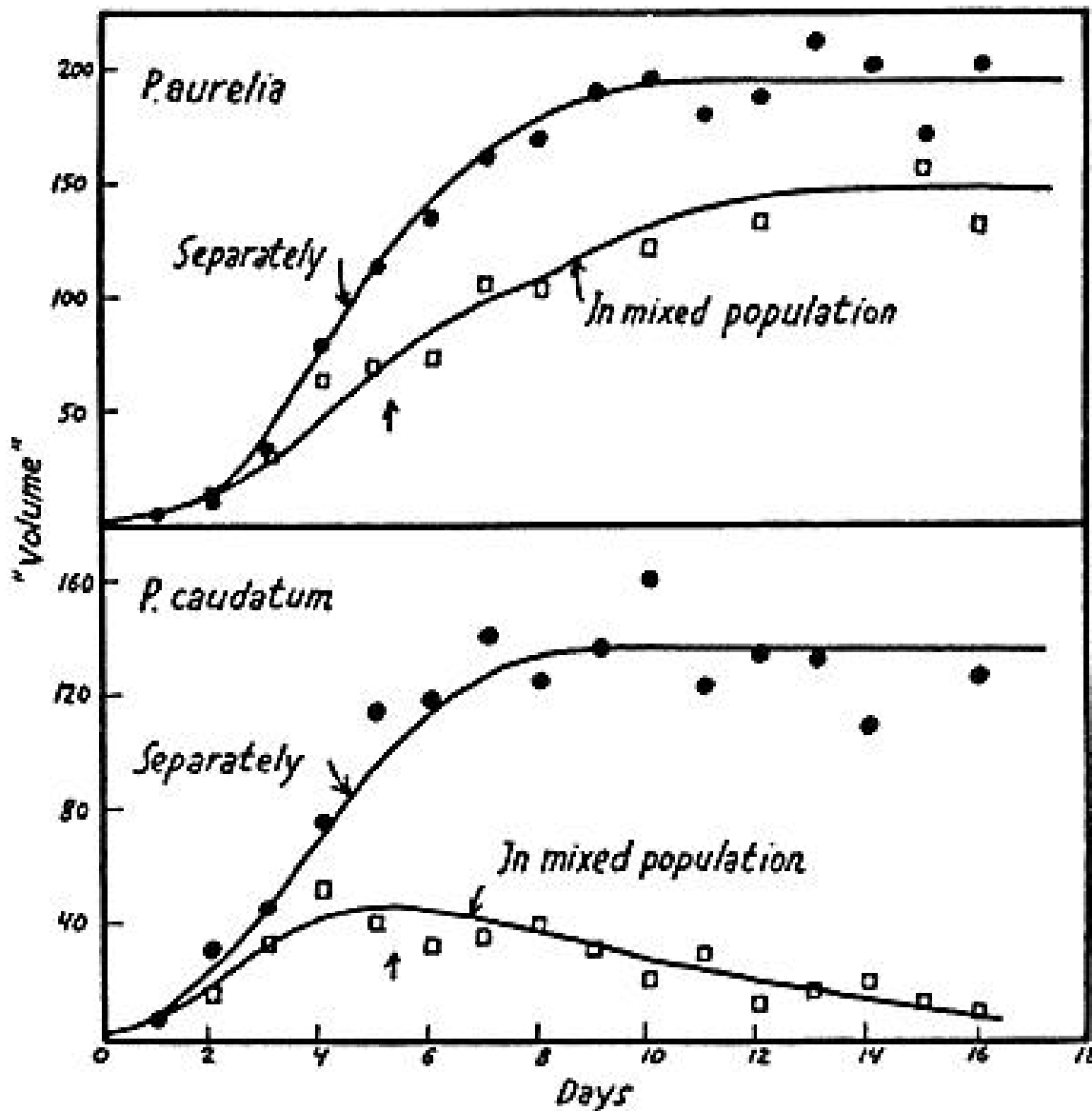


Эксперименты Г. Ф. Гаузе



*Георгий Францевич
Гаузе*

Paramecium caudatum VS P.aurelia



<https://www.fiinnsi.com/globalassets/fiinn-scientific/all-product-images-rgb-jpegs/im1072etc2.jpg?v=4dd2fdb3d8f44c96a4b213e14347d912>



<https://images.fineartamerica.com/images-medium-large/1-paramecium-caudatum-lm-m-i-walker.jpg>

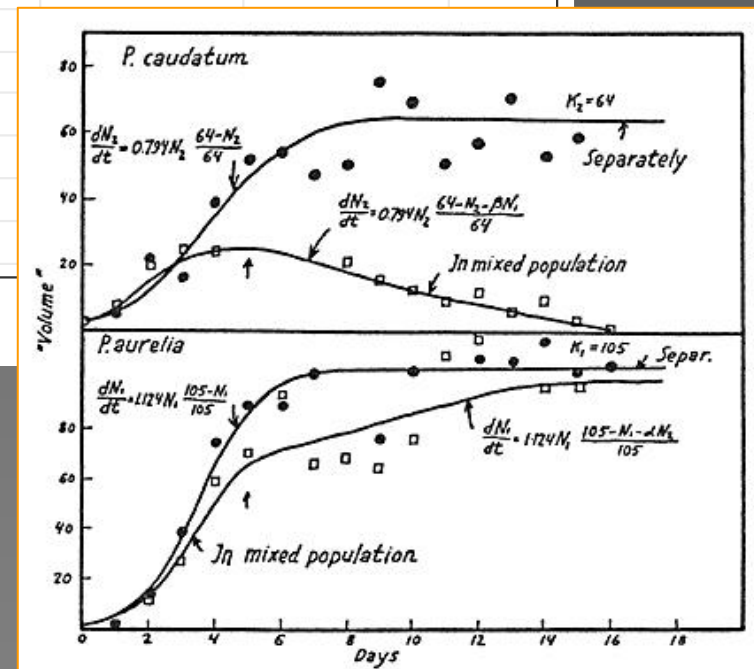
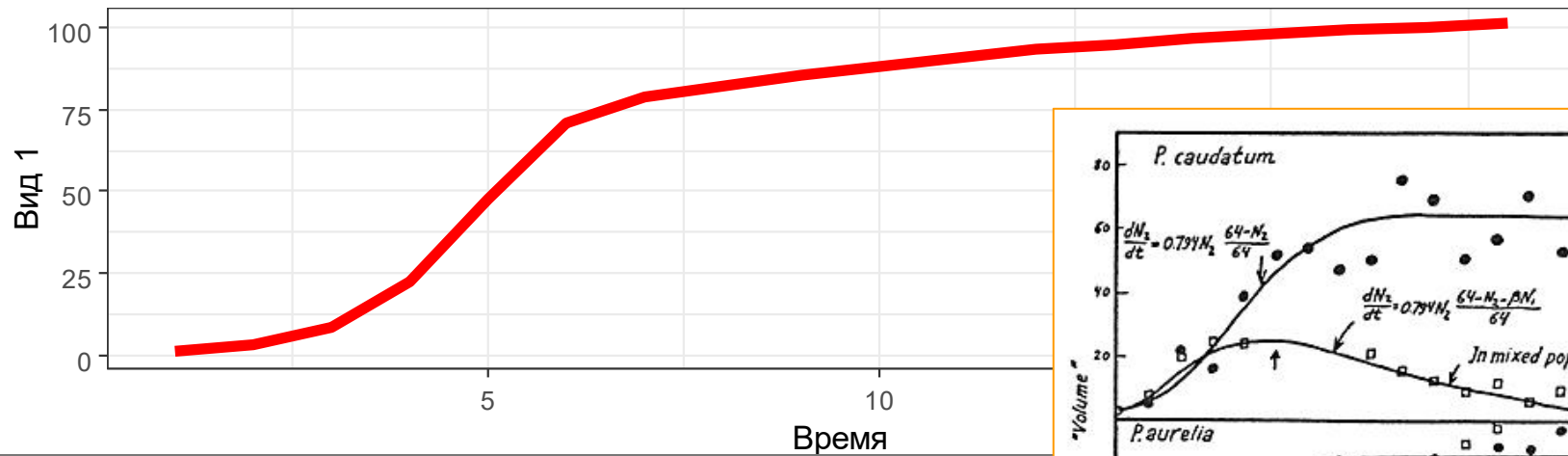
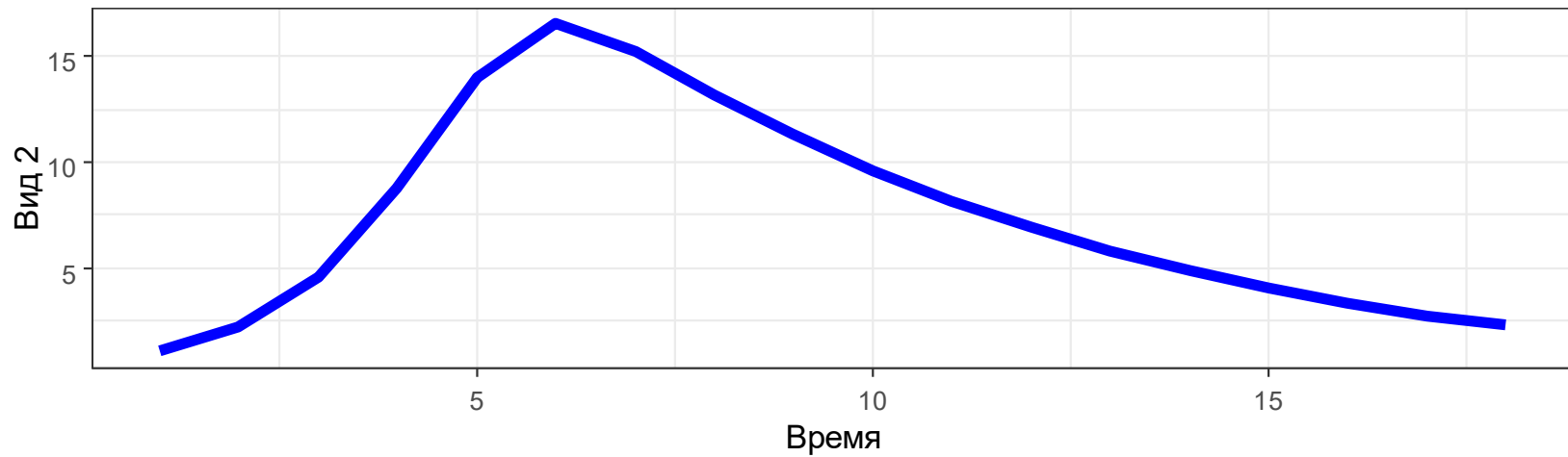


fineart
america

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 $\alpha/\beta = 0.61$

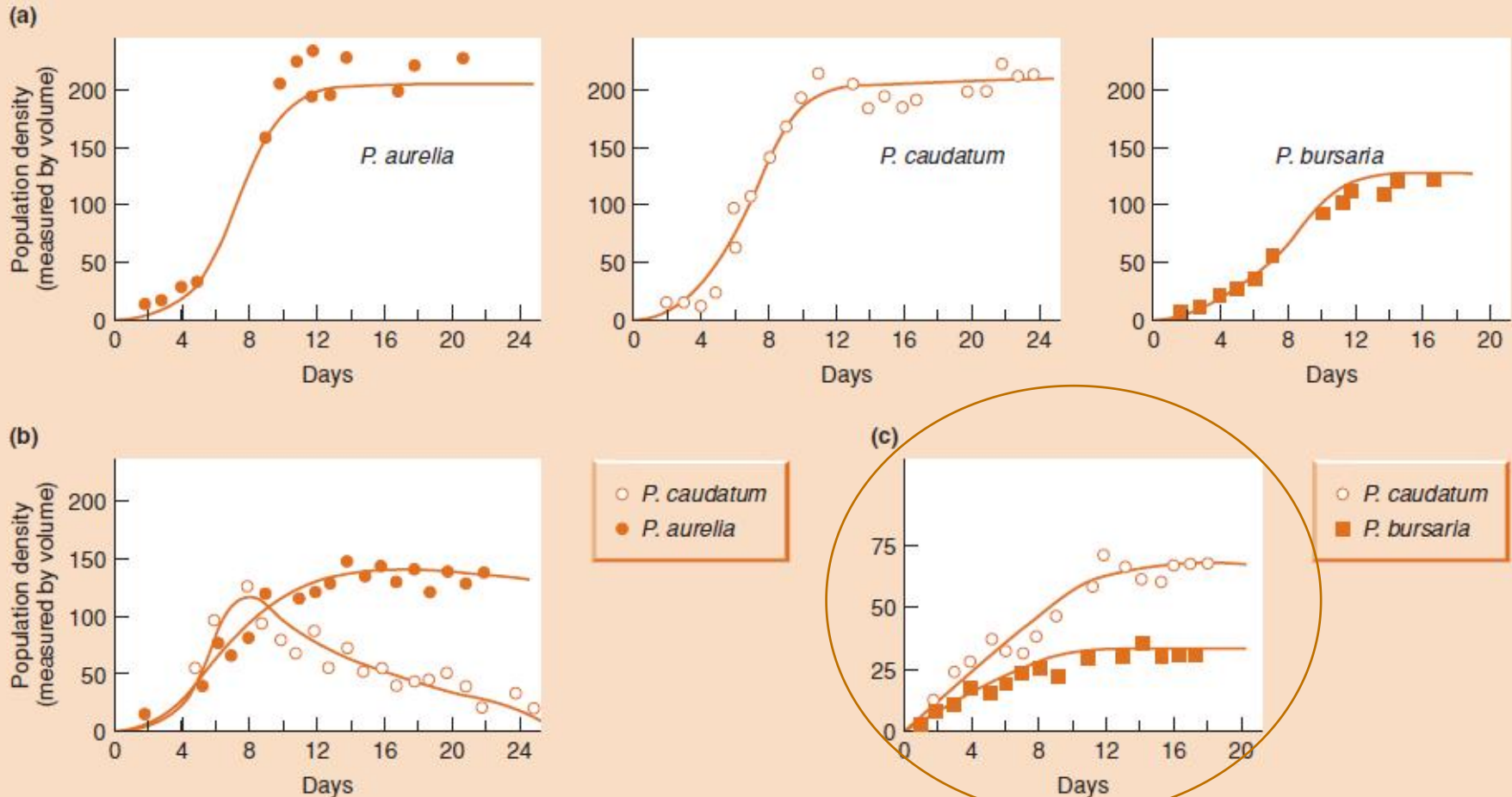
Модель и реальные данные



Принцип конкурентного исключения (принцип Гаузе)

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

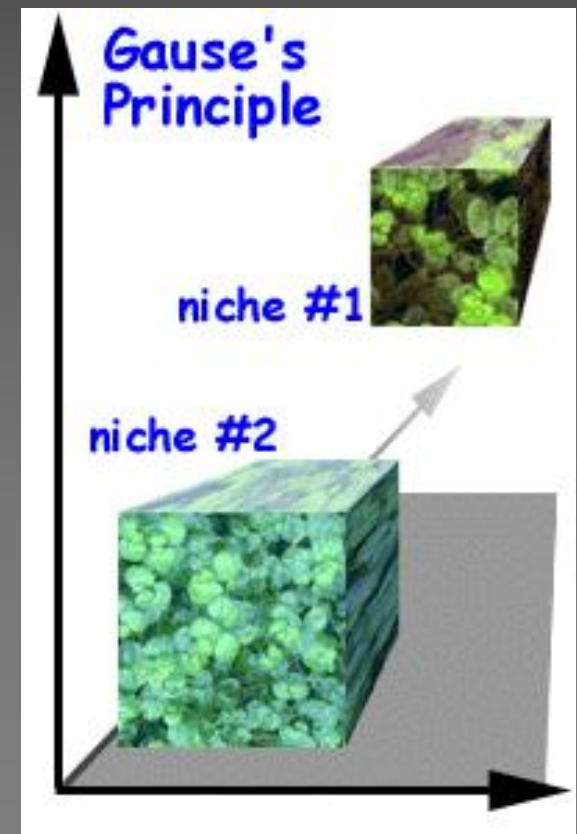
Не все так просто...



Конкурирующие виды могут сосуществовать одновременно?
Нет! Два вида инфузорий поселялись 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.*



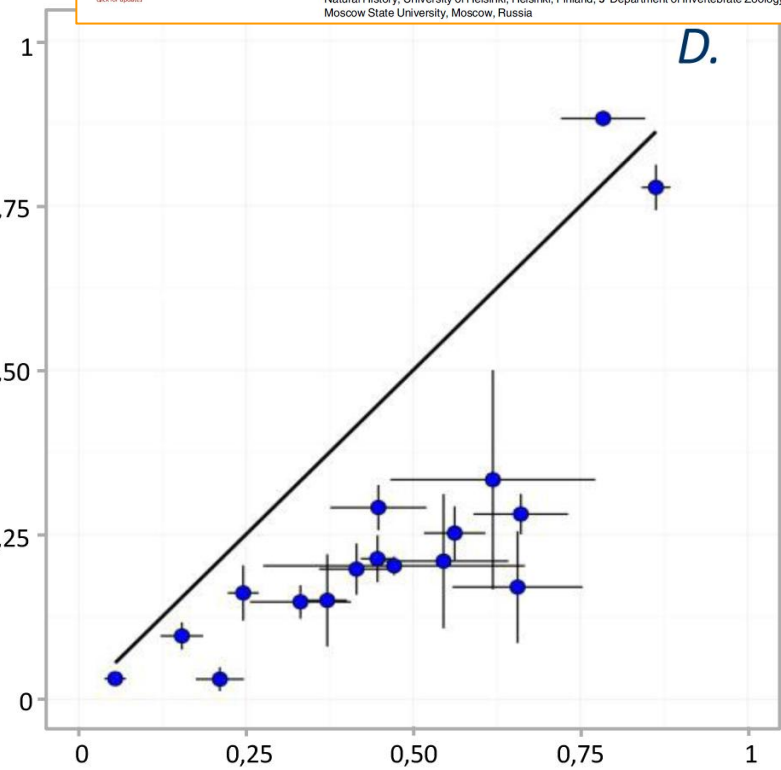
Экологическая диверсификация

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.



Proportion of T-morphotype at bottom substrates



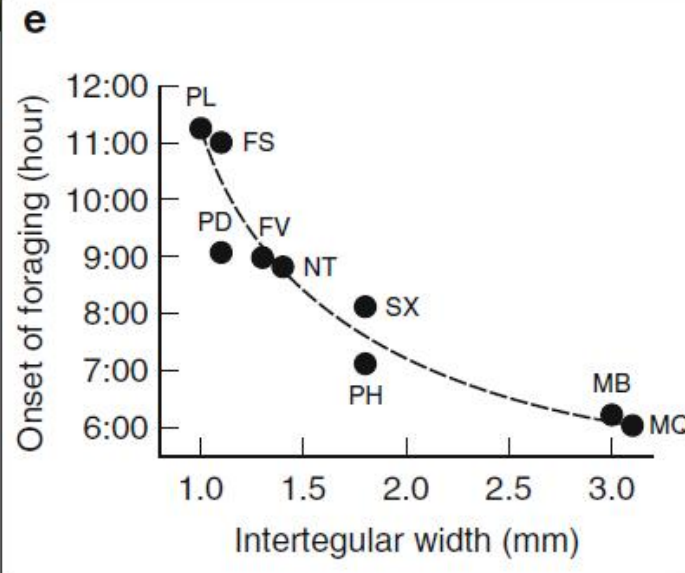
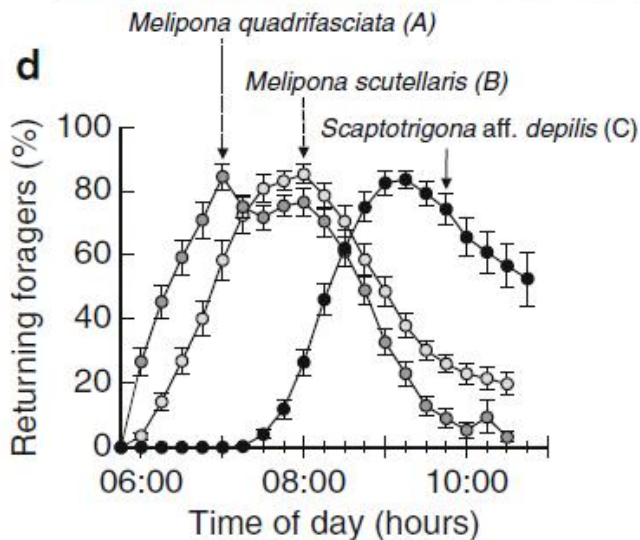
Proportion of T-morphotype at algal substrates

Расхождение ниш по времени использования ресурса

Chapter 13

On the Diversity of Foraging-Related Traits in Stingless Bees

Michael Hrnčir and Camila Maia-Silva



Patricia Vit · Silvia R. M. Pedro
David Roubik Editors

Pot-Honey

A legacy of stingless bees

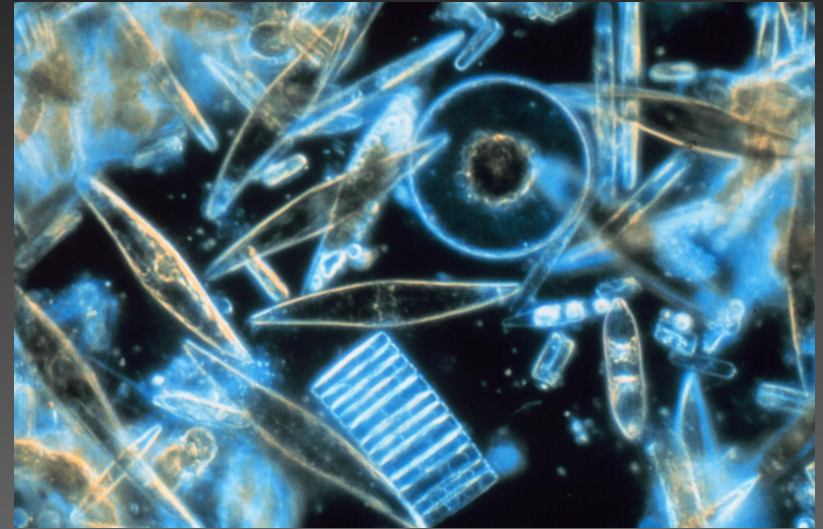
Springer

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?

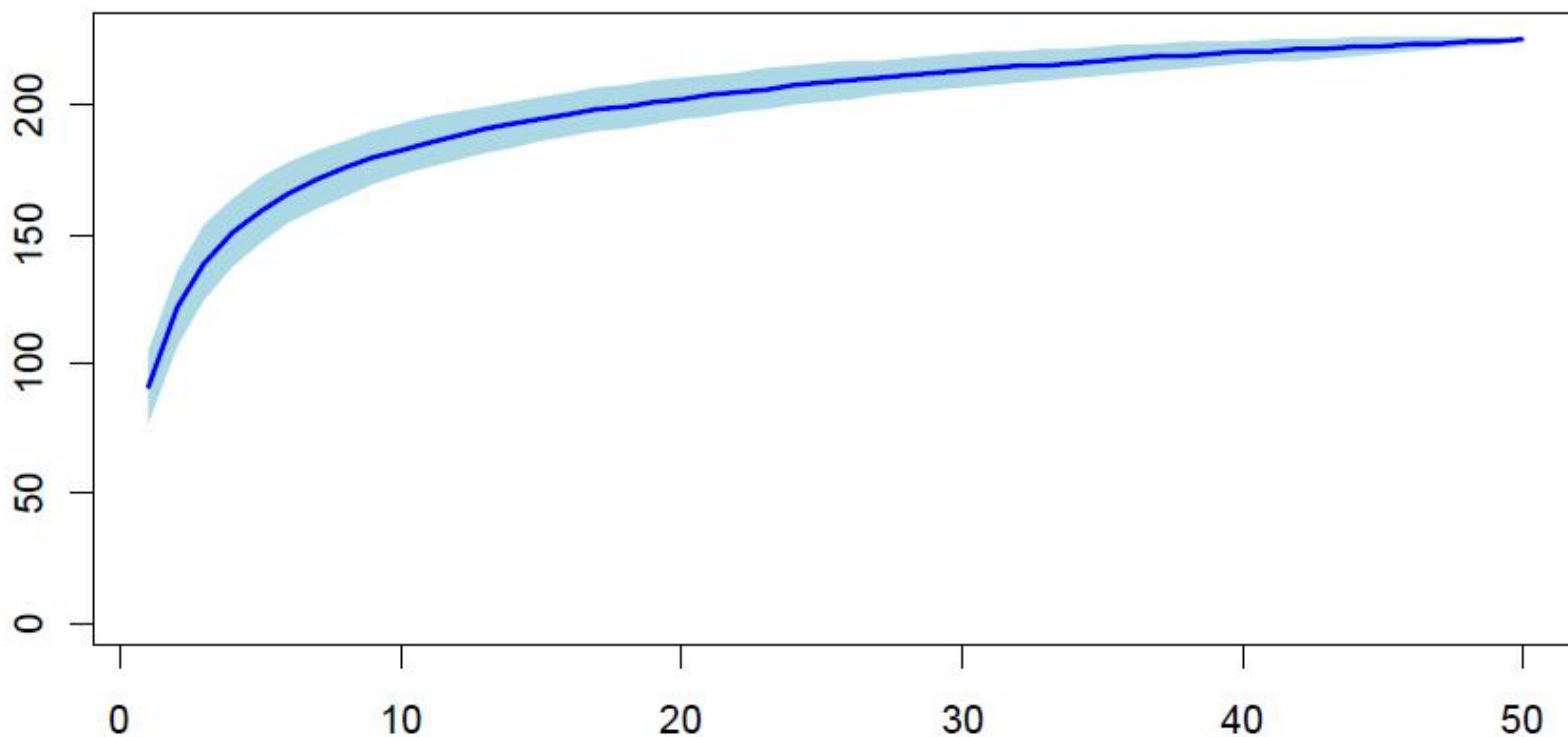
- Сколько видов входит в состав сообщества?
- В каком соотношении находятся показатели обилия видов в сообществе?
- Каковы, наиболее важные взаимоотношения между элементами сообщества, как они определяют облик сообщества?
- Какова пространственная структура сообщества?

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

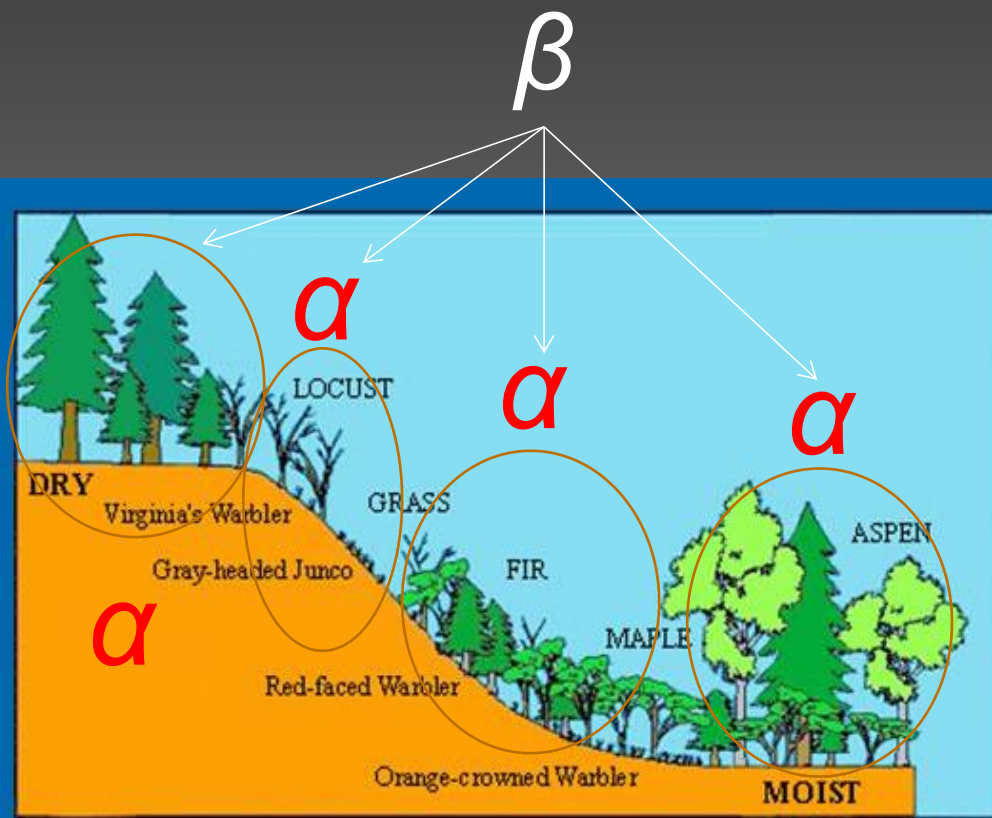
- w/in habitat

➤ Beta Diversity

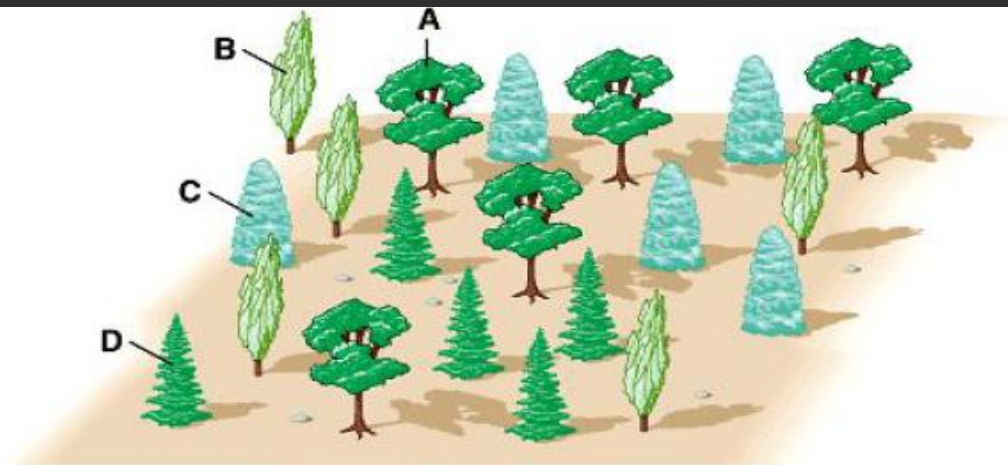
- b/w habitat

➤ Gamma Diversity

- Total diversity



Видовое разнообразие сообщества (alpha-diversity)



Community 1

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

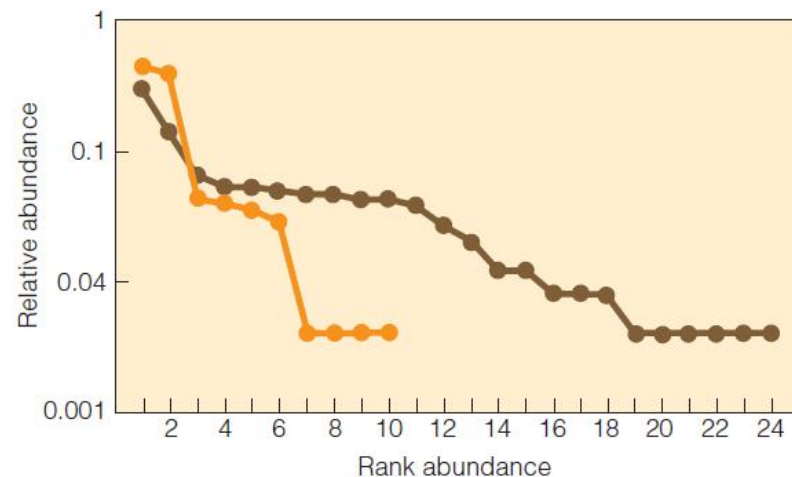


Community 2

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

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

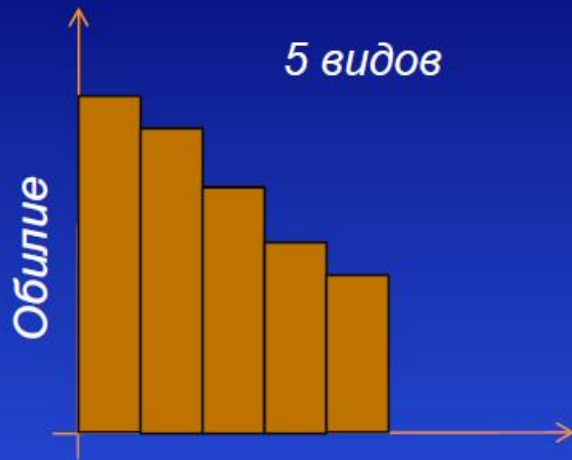
Суть: Какова вероятность того, что два случайно выбранных организма относятся к одному виду.

Индекс Шеннона

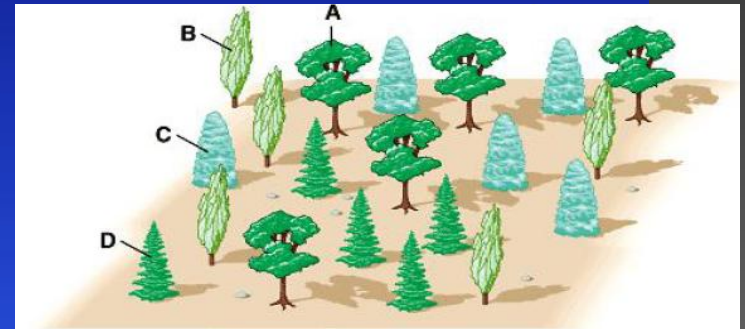
$$H = -\sum \frac{N_i}{N_{total}} \cdot \log_2 \left(\frac{N_i}{N_{total}} \right)$$

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

Что показывают индексы разнообразия?



Более разнообразное сообщество



H 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



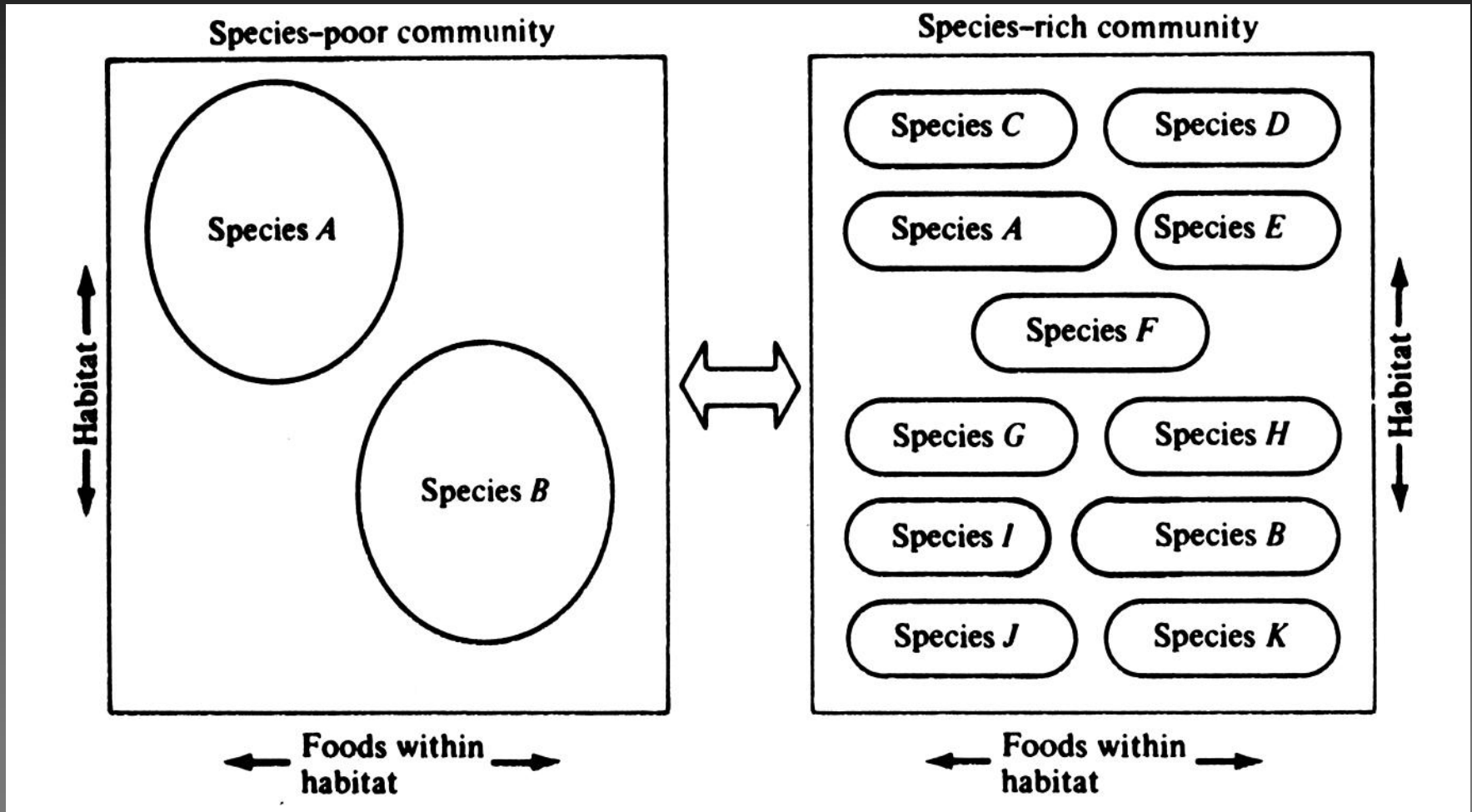
Сотни видов

Почему?

Экологические ниши и структура сообщества

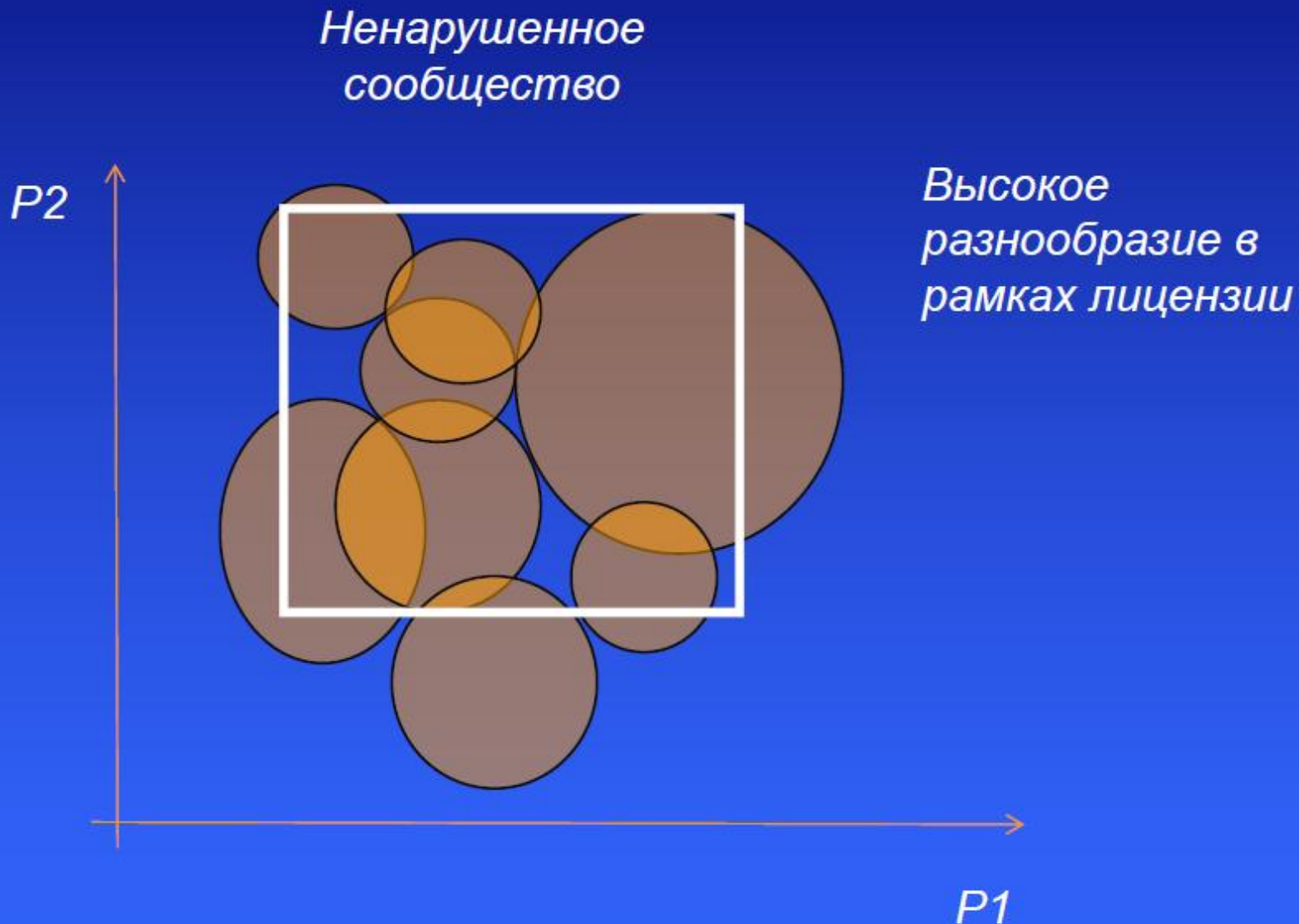
Роль конкуренции в формировании структуры сообщества

Гипотеза упаковки ниш

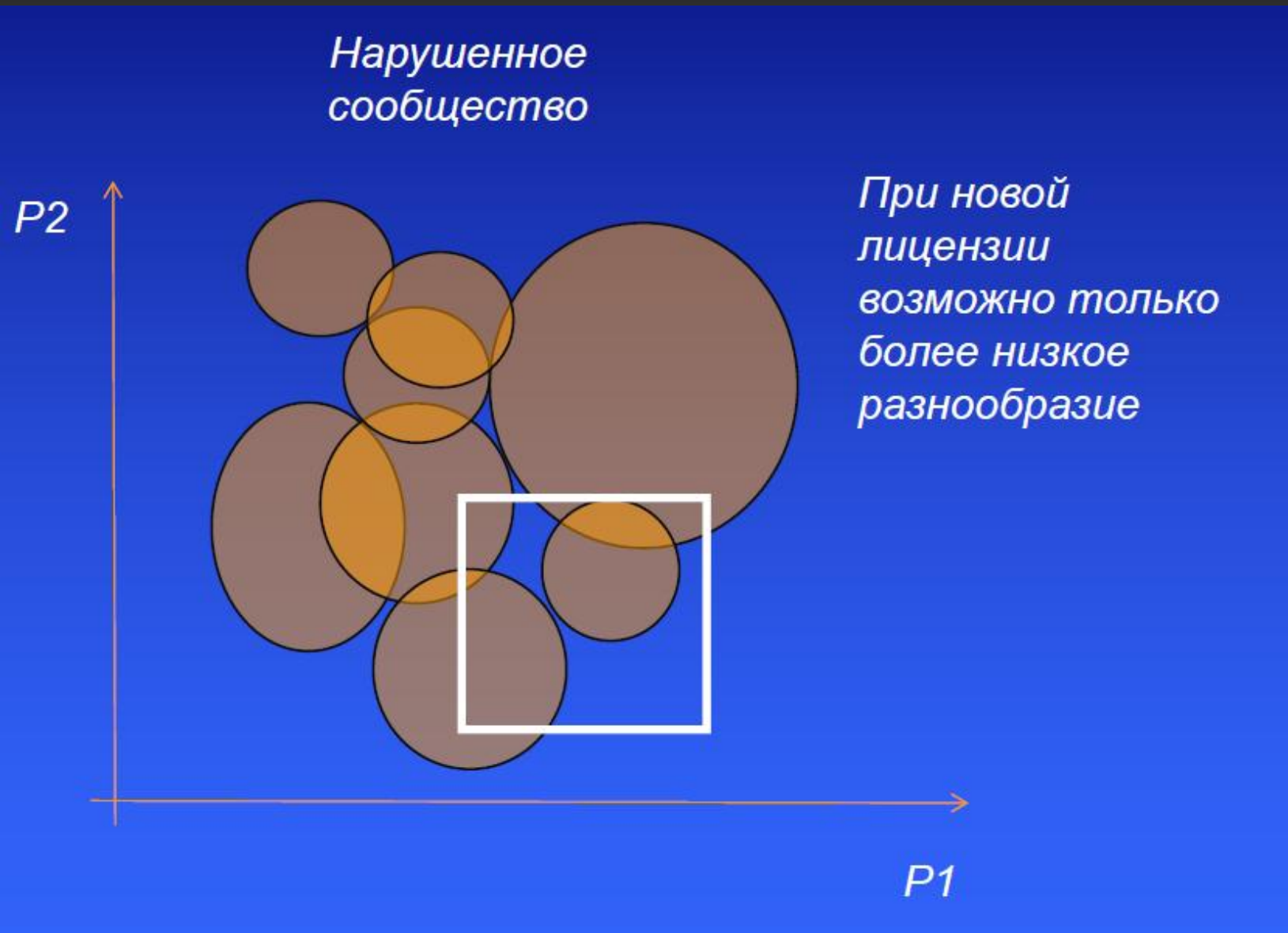


Экологические ниши «упакованы» в пространство лицензии.
Чем шире экологические ниши, тем меньше видов можно «упаковать» в рамках лицензии.

Почему разнообразие изменяется при нарушениях?



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 внутриценотическую 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

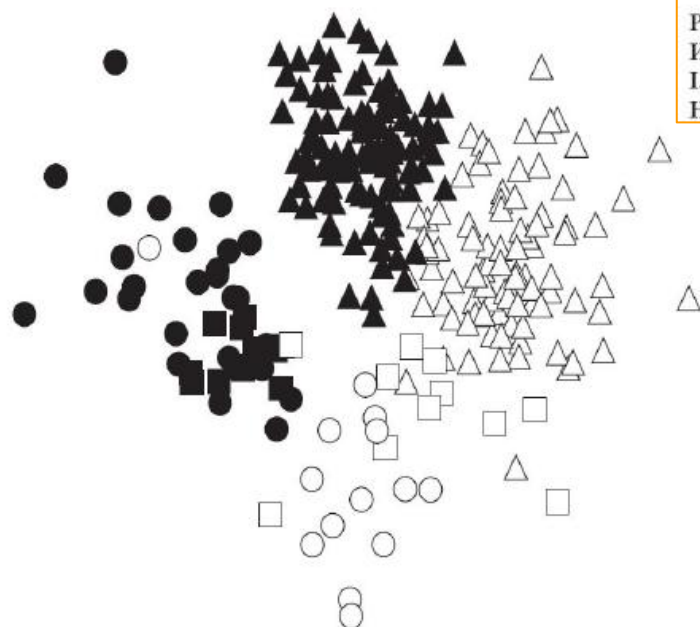
ЗООЛОГИЯ

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

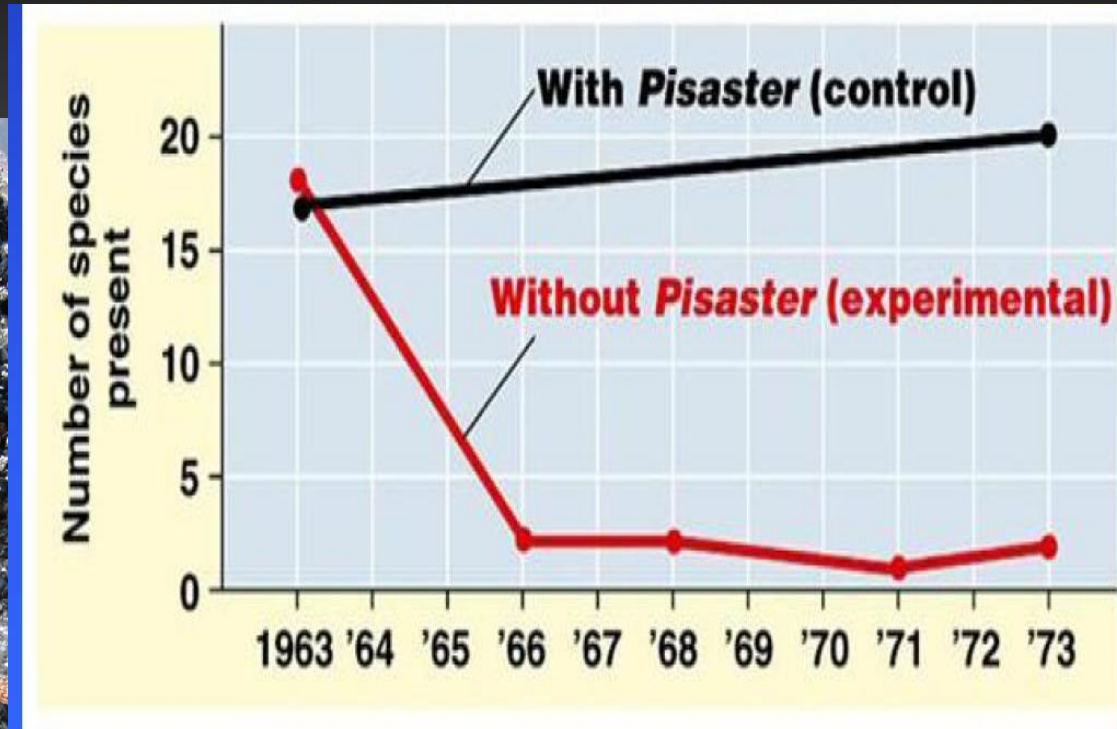
Ecosystem engineers



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

- 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 внутриценотическую 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 і соообщества. 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