

# Взаимоотношения организмов

Часть 2

*Вадим Михайлович Хайтов  
к.б.н.  
кафедра Зоологии  
беспозвоночных  
[polydora@rambler.ru](mailto:polydora@rambler.ru)*

# Классификация по результату взаимоотношений

# 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 Guimarães, 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.

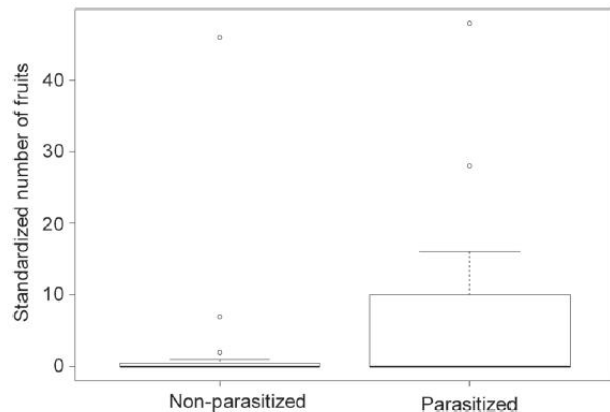


Figure 2. *Rhaphithamnus spinosus* seed rain (standardized by crop size) at parasitized and non-parasitized plants. Bars represent mean  $\pm$  1SE.

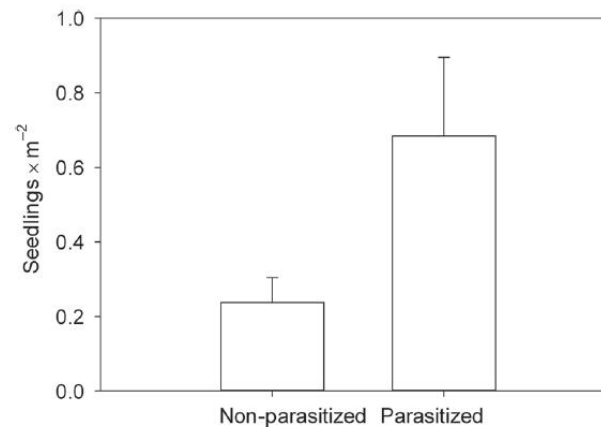


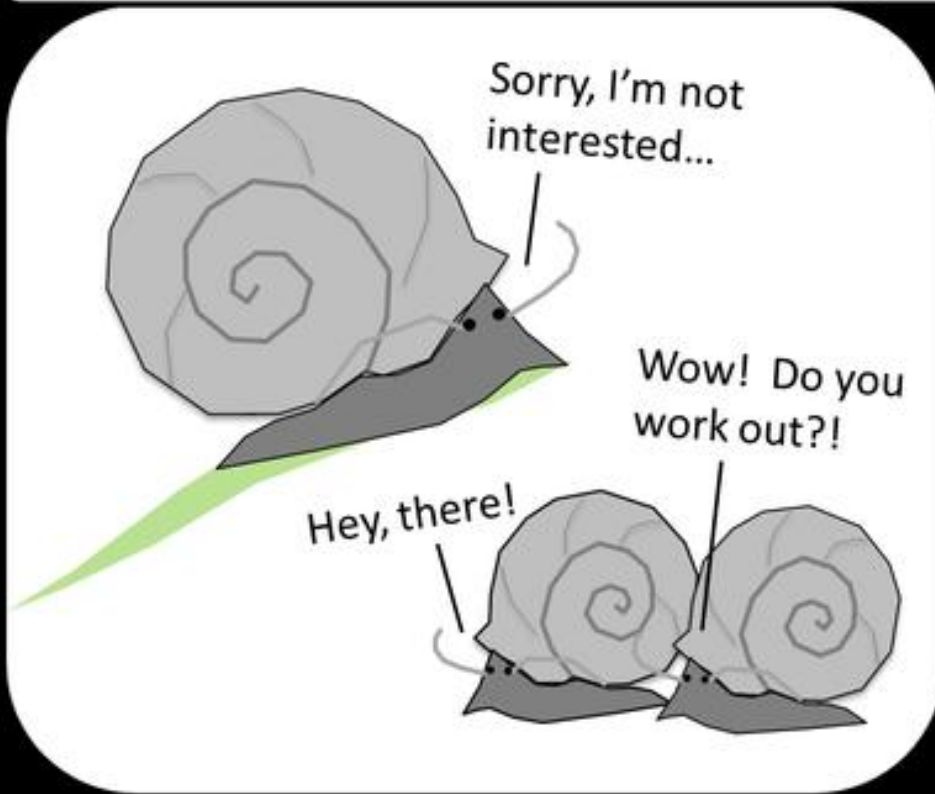
Figure 4. *Rhaphithamnus spinosus* seedlings per m<sup>2</sup> under parasitized and non-parasitized plants. The crop size of *R. spinosus* was included as covariate in analysis. Bars represent mean  $\pm$  1SE.

Паразит  
повышает  
репродуктивный  
выход хозяина



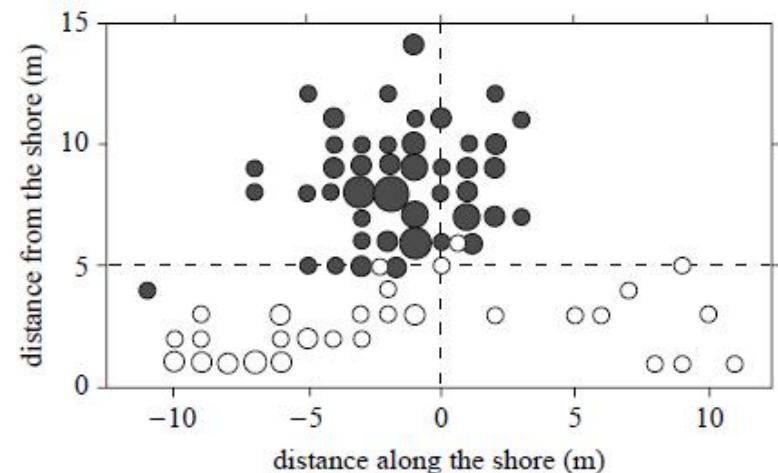
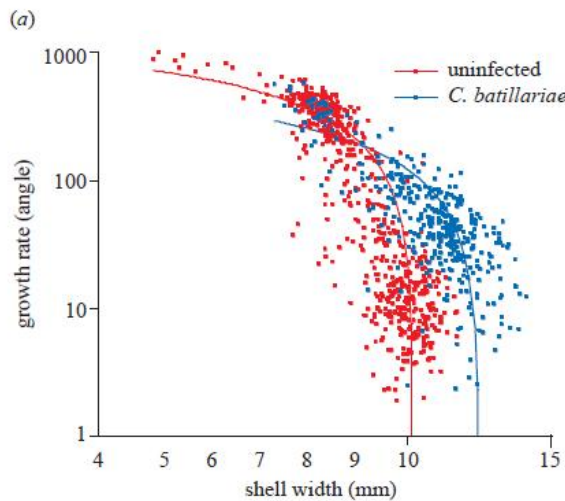
# Разнонаправленный результат на уровне взаимодействующих особей и на уровне популяций

## Trematodes and Snail Gigantism



## Parasites alter host phenotype and may create a new ecological niche for snail hosts

Osamu Miura<sup>1,\*</sup>, Armand M. Kuris<sup>2</sup>, Mark E. Torchin<sup>3</sup>, Ryan F. Hechinger<sup>2</sup> and Satoshi Chiba<sup>1</sup>



На уровне популяции паразит оказывает отрицательное воздействие: снижает репродукцию. Но на уровне особей - воздействие положительное: зараженные улитки крупнее и они могут осваивать новые местообитания.

# Разнонаправленный результат на уровне взаимодействующих особей и на уровне популяций

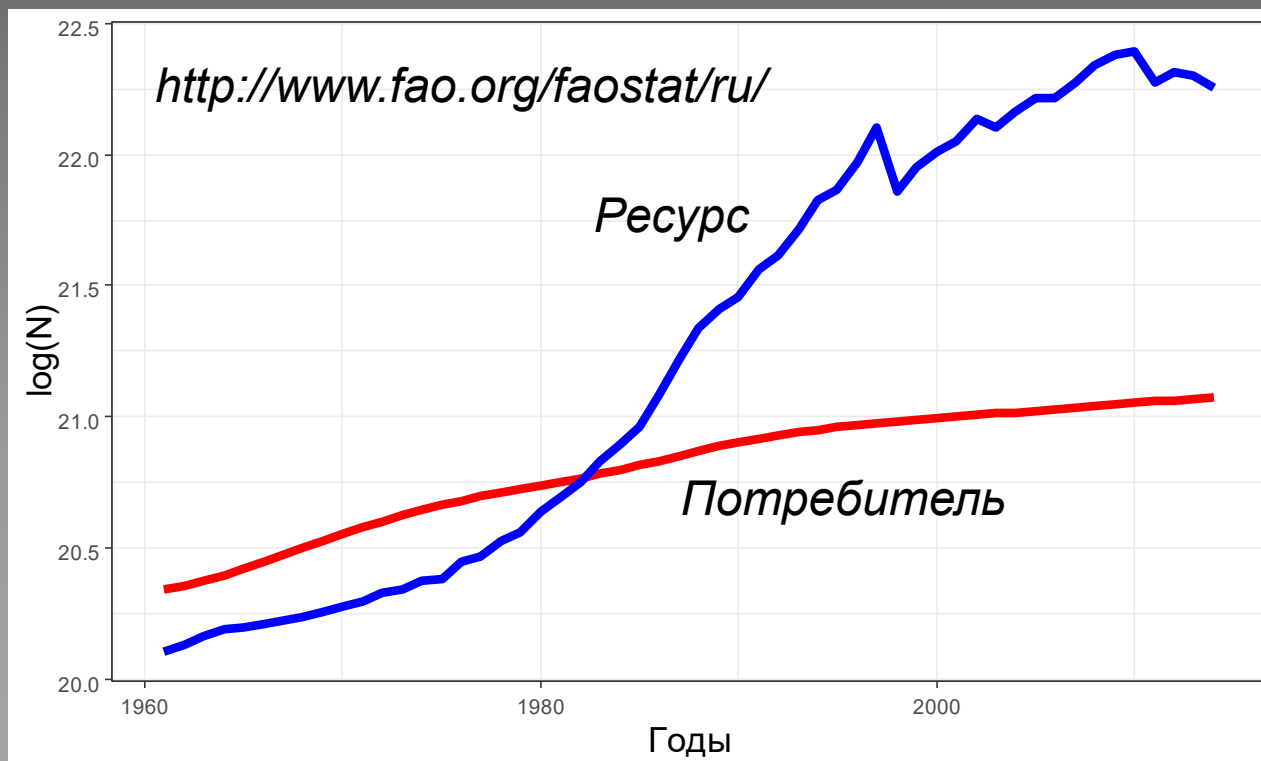
Потребитель



Ресурс



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



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



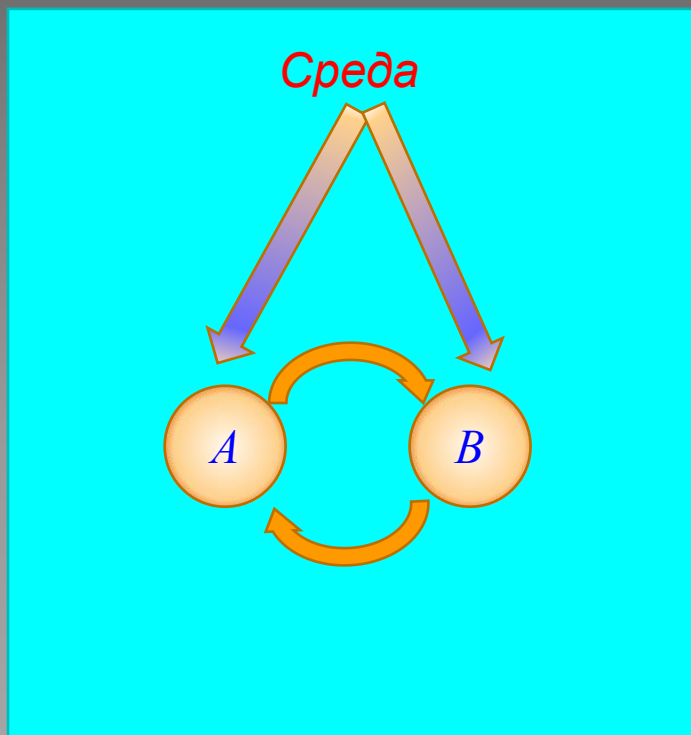
## Взаимоотношения особей или популяций?

- 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

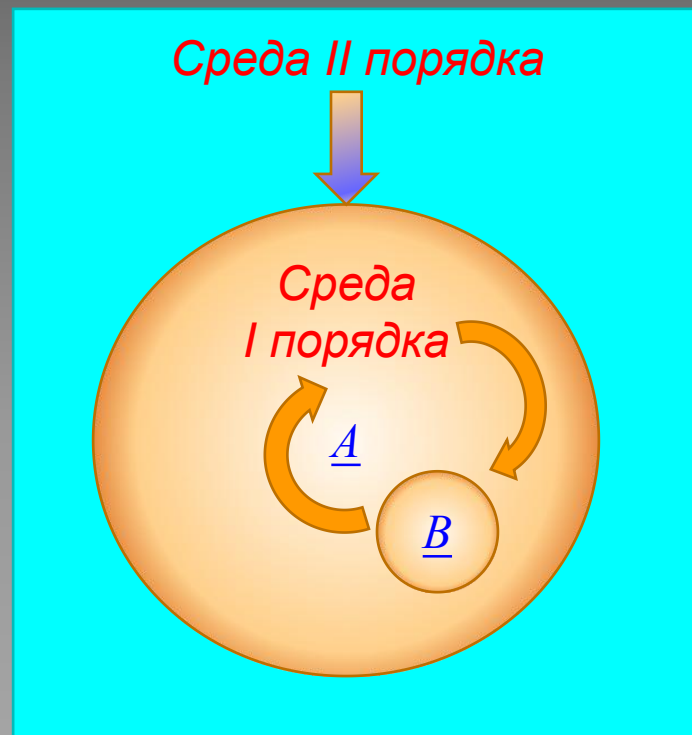
Попытаемся улучшить  
классификацию

# Взаимодействия особей могут происходить в двух принципиально разных средах

- Равнозначная среда для партнеров



- 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.
3. Результат влияния: “+” vs “-” vs “0”



# Общий вид классификации

*Взаимоотношения*

*Внутривидовые*

*Межвидовые*

*«Симбиотические»*

*«Дистантные»*

*«Симбиотические»*

*«Дистантные»*

*Несколько типов*

*Несколько типов*

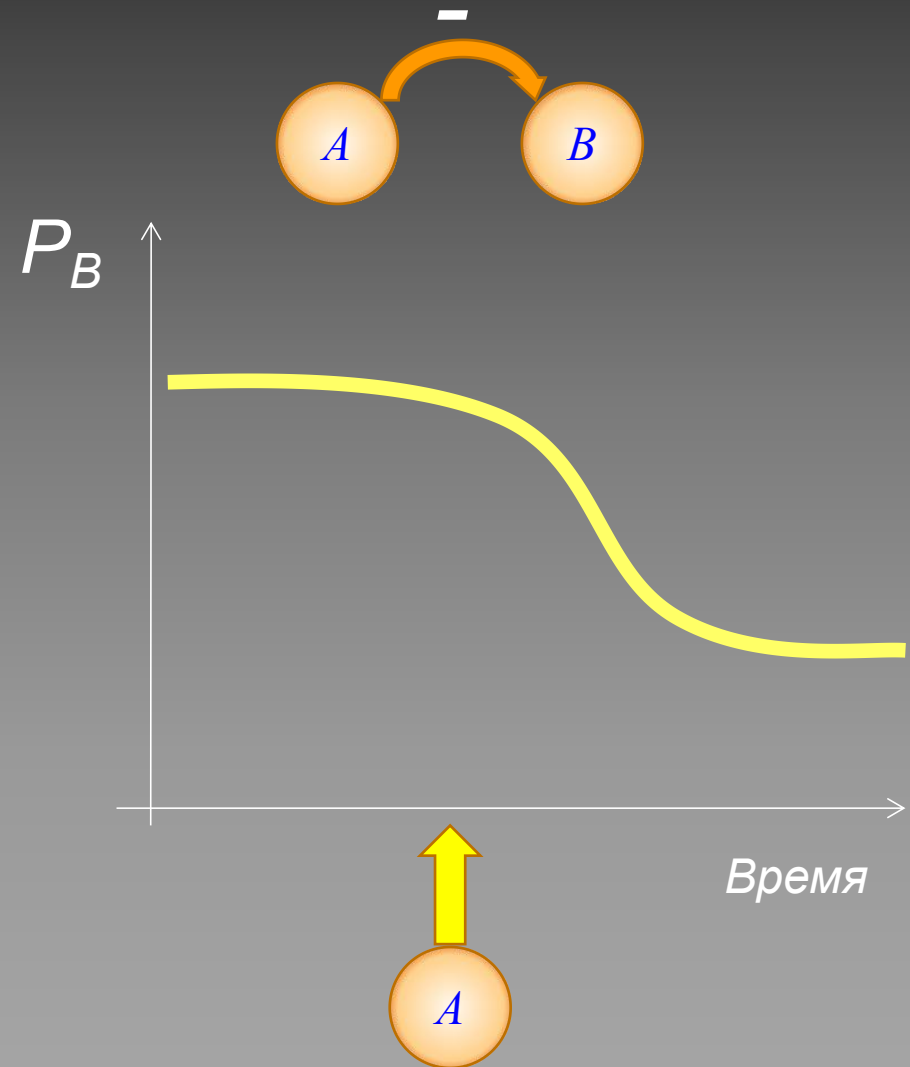
*Несколько типов*

*Несколько типов*

Что такое плюс, минус и ноль?

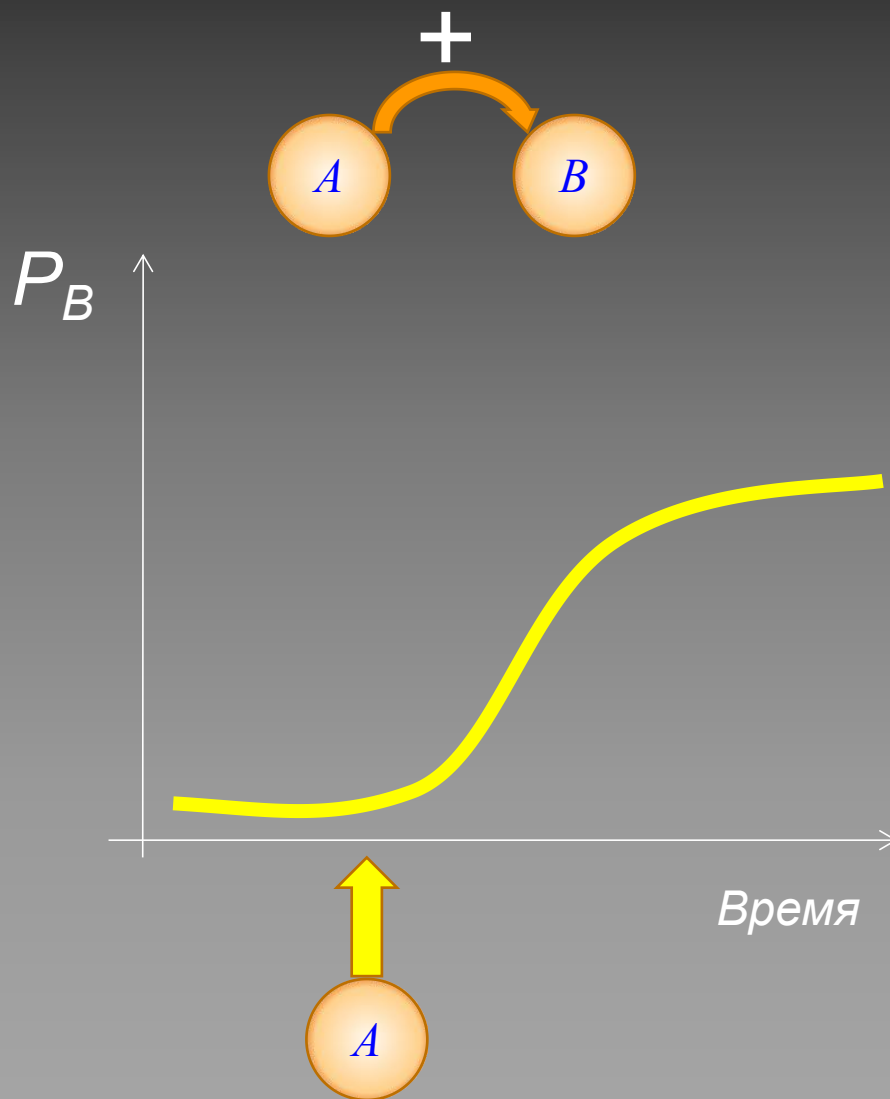
# Отрицательное влияние

- Уровень благосостояния организма убывает в результате взаимодействия с другим организмом



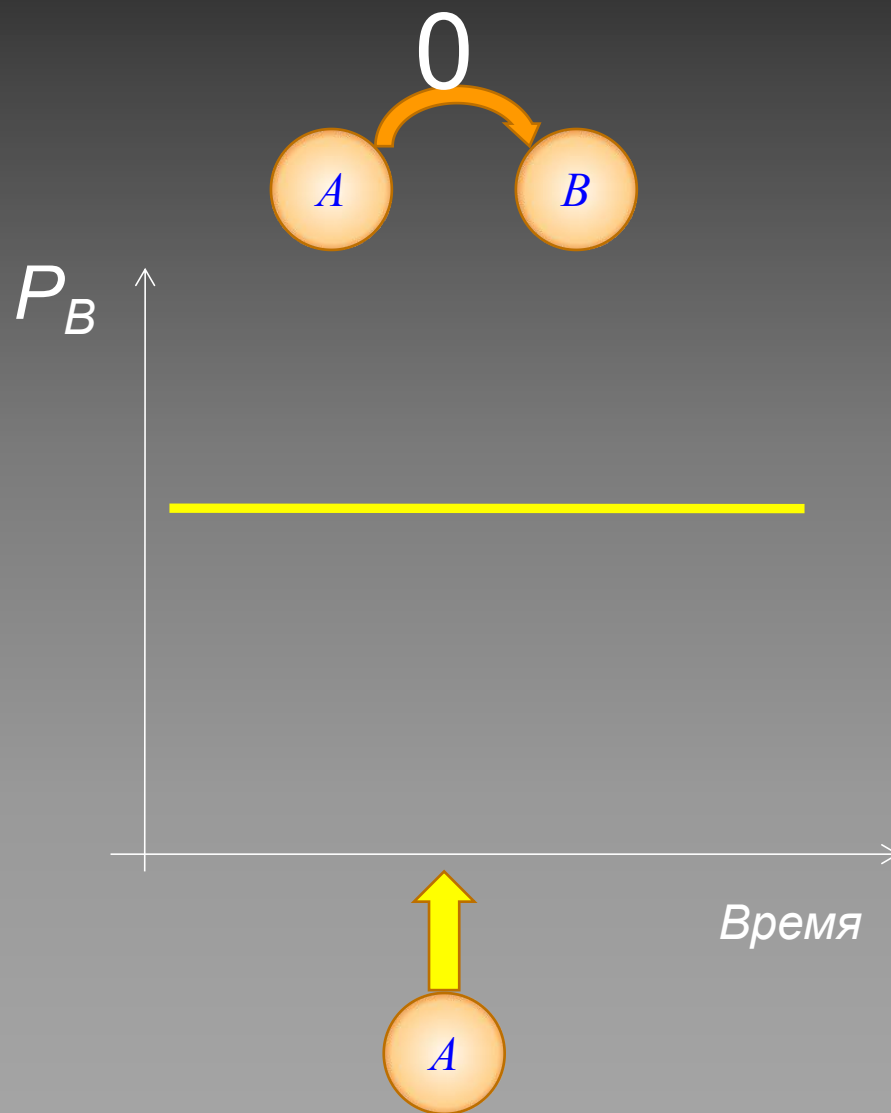
# Положительное влияние

- Уровень благосостояния организма возрастает в результате взаимодействия с другим организмом



# Нейтральное влияние

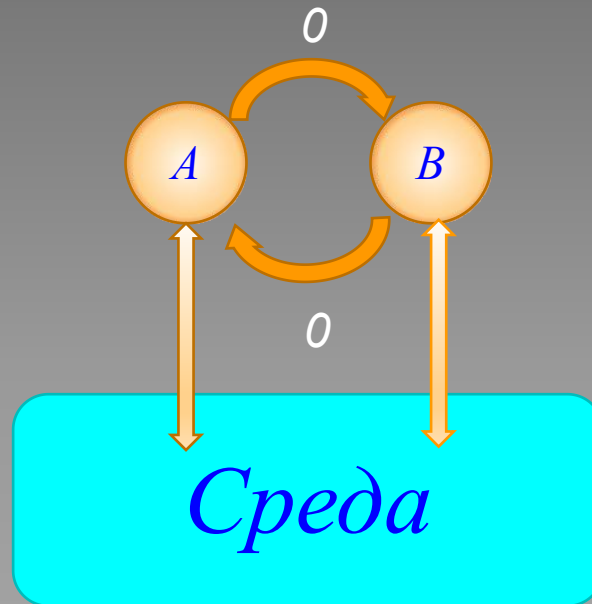
- Уровень благосостояния организма не изменяется в результате взаимодействия с другим организмом



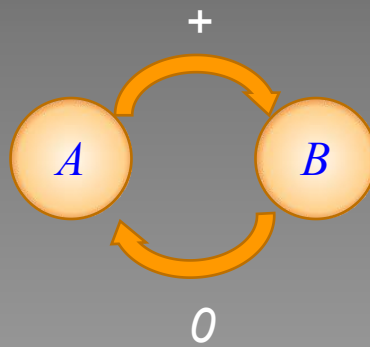
Межвидовые несимбиотические  
(«дистантные»)  
взаимоотношения

# 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*



Cushing, 2012

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

# Но...

- Мирмикоморфные пауки

Hindawi Publishing Corporation  
Psyche  
Volume 2012, Article ID 151989, 23 pages  
doi:10.1155/2012/151989

*Review Article*

**Spider-Ant Associations: An Updated Review of  
Myrmecomorphy, Myrmecophily, and Myrmecophagy in Spiders**

**Paula E. Cushing**

*Myrmarachne formicaria*



# 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<sup>1\*\*</sup> & M. Nishihira<sup>2\*\*</sup>



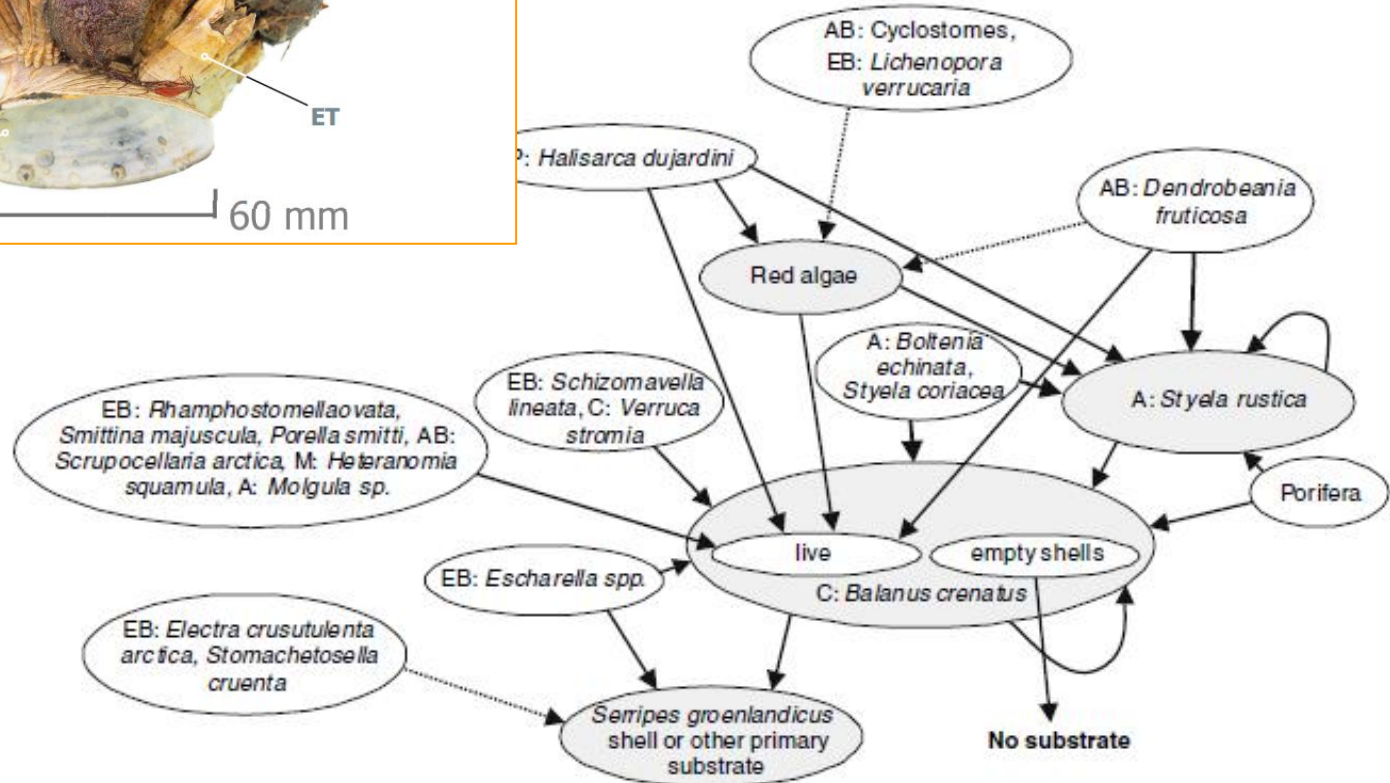
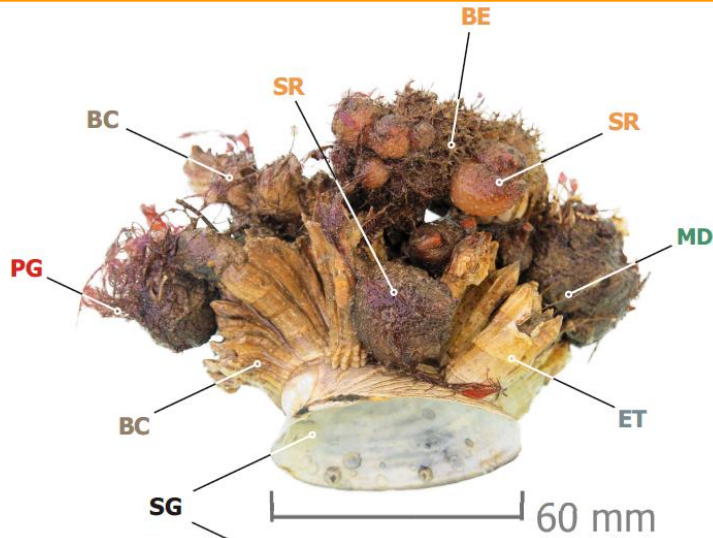
# Островки биоразнообразия

Oecologia  
DOI 10.1007/s00442-007-0945-2

COMMUNITY ECOLOGY - ORIGINAL PAPER

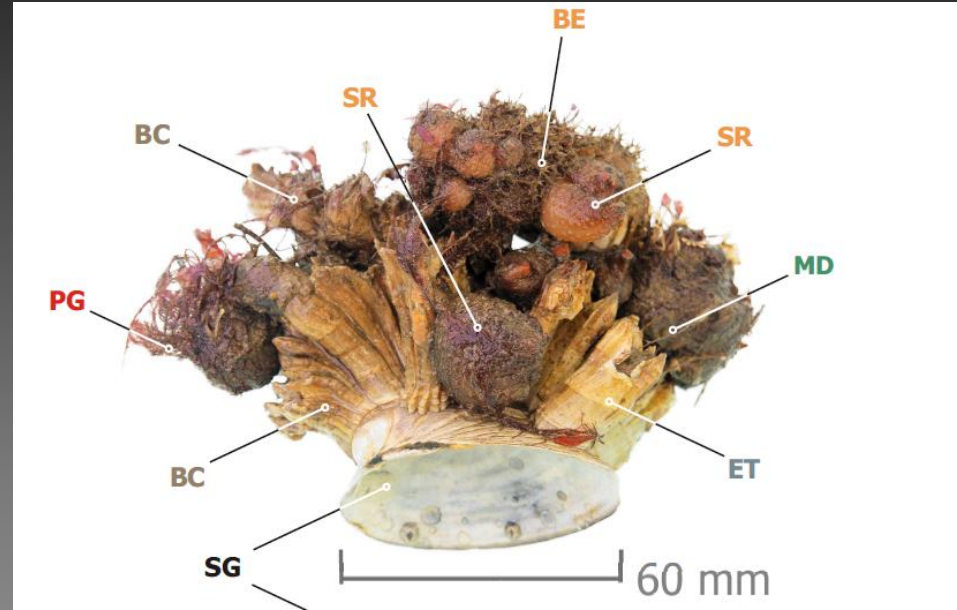
## Multiple foundation species shape benthic habitat islands

Eugeniy L. Yakovis · Anna V. Artemieva ·  
Natalia N. Shunatova · Marina A. Varfolomeeva



# Друзы балянусов - отложенное самоубийство

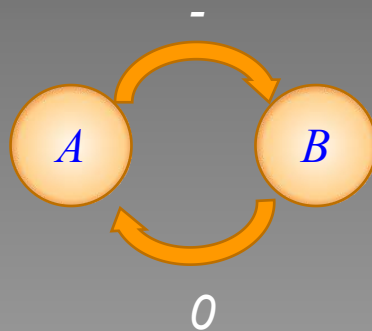
- Молодые асцидии могут выжить только в расщелинах раковин балянусов (на остальных субстратах их съедают креветки)
- Взрослые асцидии неуязвимы для креветок.
- Разросшаяся друза асцидий уничтожает друзу балянусов.



*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](http://www.plantarium.ru/gat/places/9/958/595_8_af01c87d.jpg)

# Затопление леса бобрами



[http://stvol.in.ua/images/priroda/bober\\_13.jpg](http://stvol.in.ua/images/priroda/bober_13.jpg)

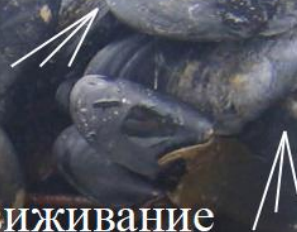


# Схема негативного влияния мидий

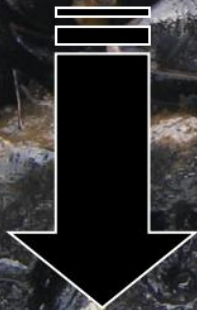
Фильтрация  
взвешенных  
частиц, в том  
числе и личинок



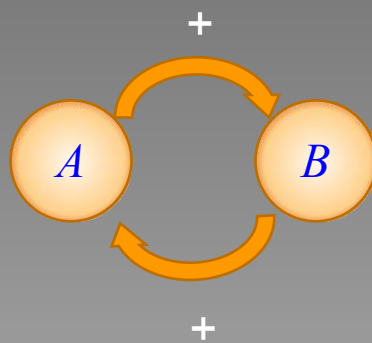
Обездвиживание  
моллюсков биссусными  
нитьями



Обогащение грунта  
органическими  
веществами,  
биоседиментация



# Протокооперация и сходные отношения



# Протокооперация *Canis-Homo*



<http://mydog.ru/sites/default/files/photos/photo82.jpg>

# Ho...



<https://animalogic.ca/wp-content/uploads/2015/10/aboriginals-and-dingoes.jpg>

Если «репликаторы» эгоистичны, то почему проявляется кооперация?

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

# “Домашние животные” у муравьев



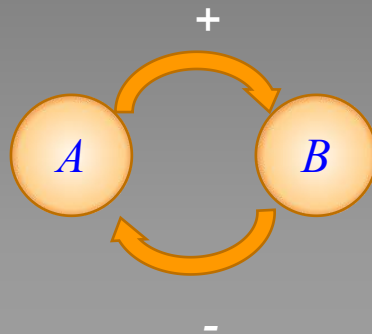
[https://www.thoughtco.com/thmb/fYWh3ywsT\\_F22QCOvgDmeGOXvNo=/768x0/filters:no\\_upscale\(\):max\\_bytes\(150000\):strip\\_icc\(\)/ant-aphids-5910c85d5f9b586470279349.jpg](https://www.thoughtco.com/thmb/fYWh3ywsT_F22QCOvgDmeGOXvNo=/768x0/filters:no_upscale():max_bytes(150000):strip_icc()/ant-aphids-5910c85d5f9b586470279349.jpg)

# Взаимное использование опыляемого растения и опылителя

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



# Взаимоотношения организмов-потребителей и организмов-ресурсов

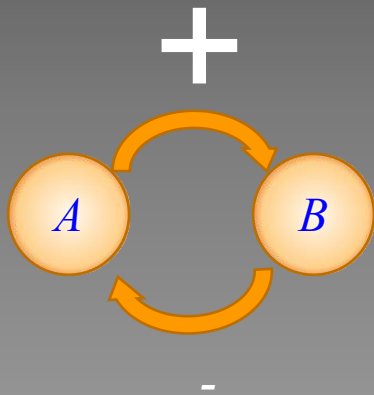




# Много разных типов взаимоотношений

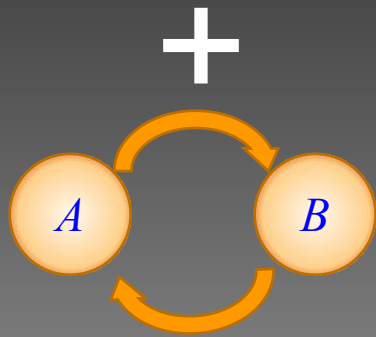
- Хищник - Жертва
  - Растительноядное животное - Растение
  - Добытчик - Клептопаразит
  - Гнездовой паразит - Хозяин
- 
- Соотношение + и - может быть разным.

# Добытчики и клептопаразиты

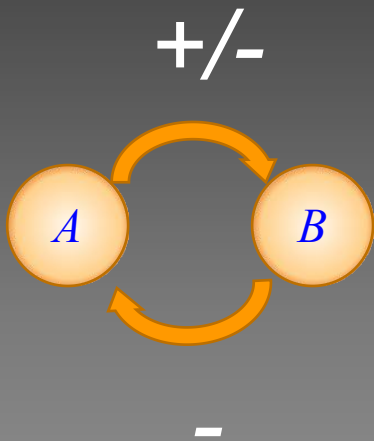


# Добытчики и клептопаразиты

Пауки *Gamasomorpha maschwitzi*  
Муравьи *Leptogenys distinguenda*

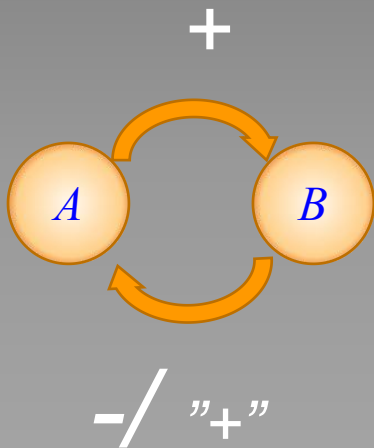


# Добытчики и клептопаразиты



*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](https://www.nativeorchids.co.nz/Photos_Large/M_trapeziformis_007.jpg)





# Немного пошутим

*Дает корова молоко...*



В шутке есть доля правды...

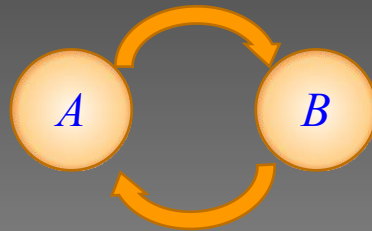


# Гнездовой паразитизм на грани протокооперации

## Луток и Гоголь



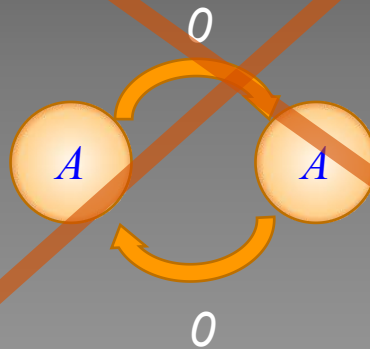
# Межвидовая конкуренция



*У нас про это будет  
специальная лекция!*

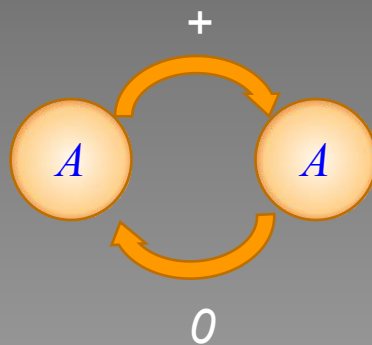
# Внутривидовые несимбиотические («дистантные») взаимоотношения

# Внутривидовой нейтраллизм

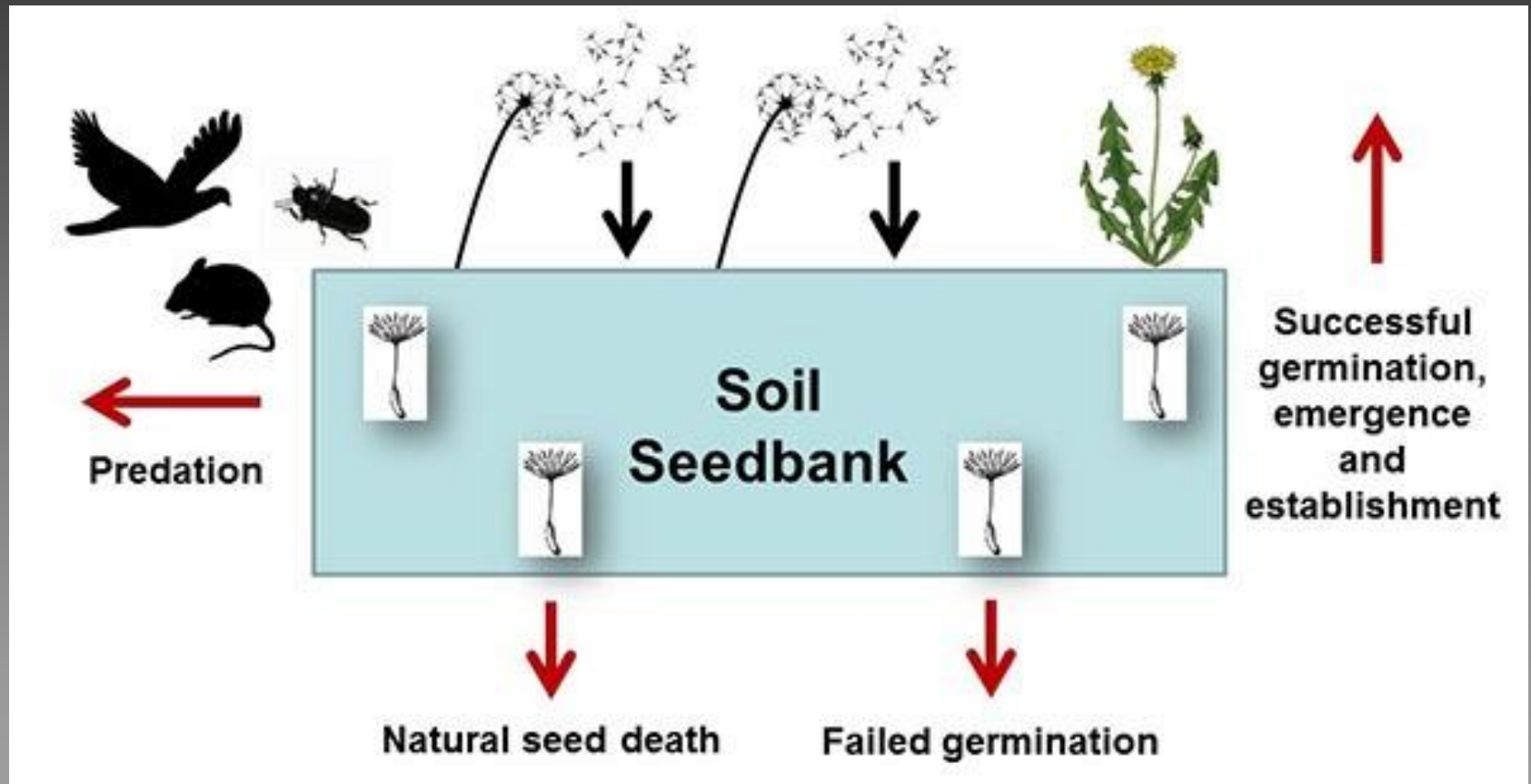


*Классификация  
взаимоотношений -  
вырожденная, возможны не  
все комбинации*

# Внутривидовая синония

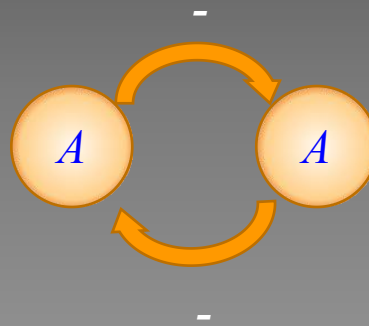


# Почвенные банки семян





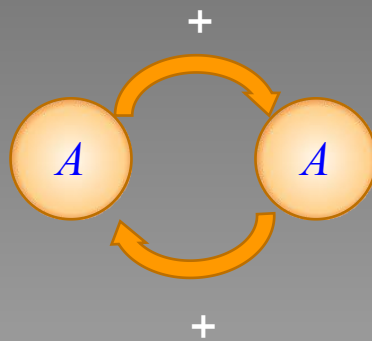
# Внутривидовая конкуренция



*Это одно из самых сильных взаимоотношений, от которого очень многое зависит, но у нас про это будет специальная лекция!*

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

# Внутривидовая кооперация

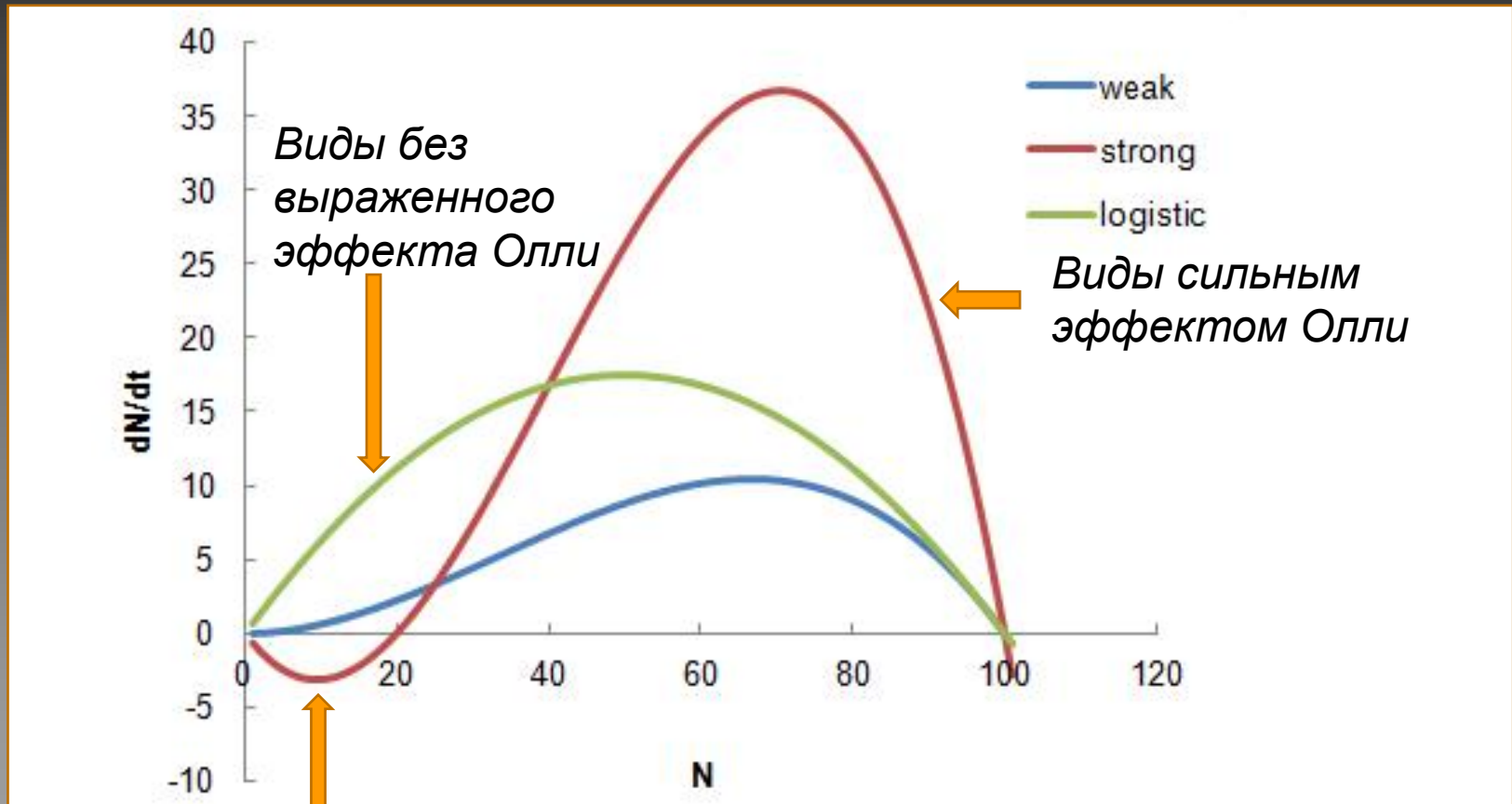


# Эффект Олли (Allee effect)

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

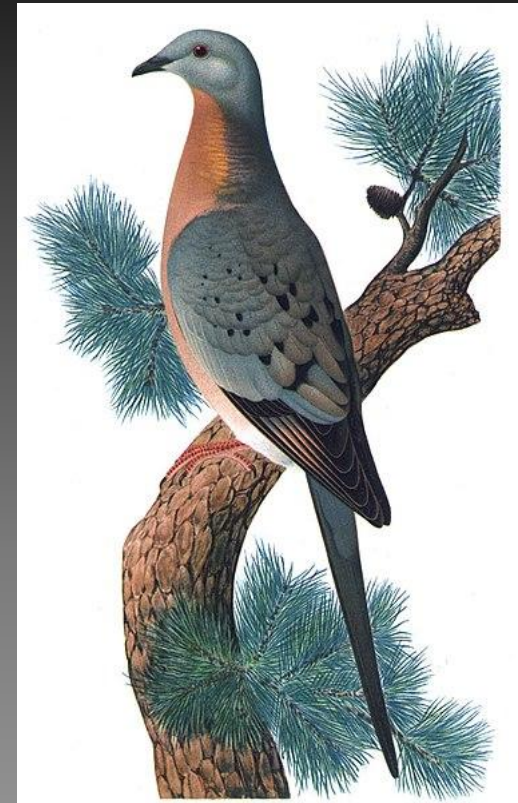
- Недостаток половых партнеров
- Совместная защита
- Совместное размножение
- Совместное питание
- Совместная амелиорация среды

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.*

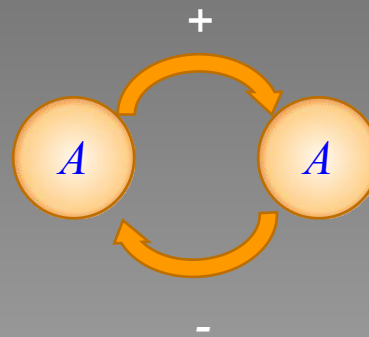
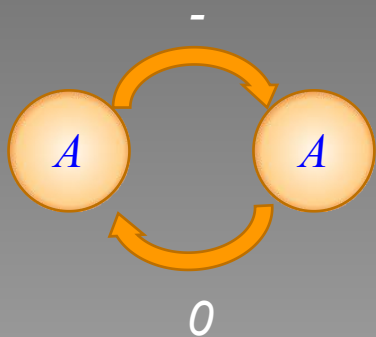


# Амурские тигры

- При критически низкой численности популяции амурских тигров произойдет исчезновение популяции: половые партнеры не смогут найти друг друга.



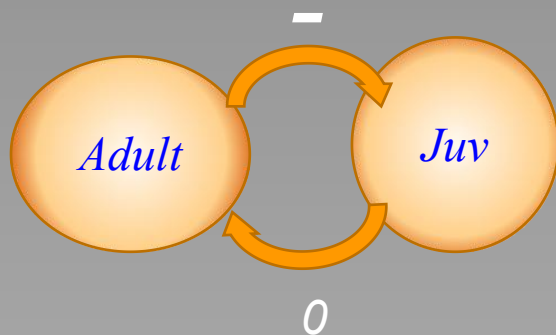
# Внутривидовые антагонизмы: проблема отцов и детей



# Сегрегация возрастных когорт

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

Зачем такие сложности?

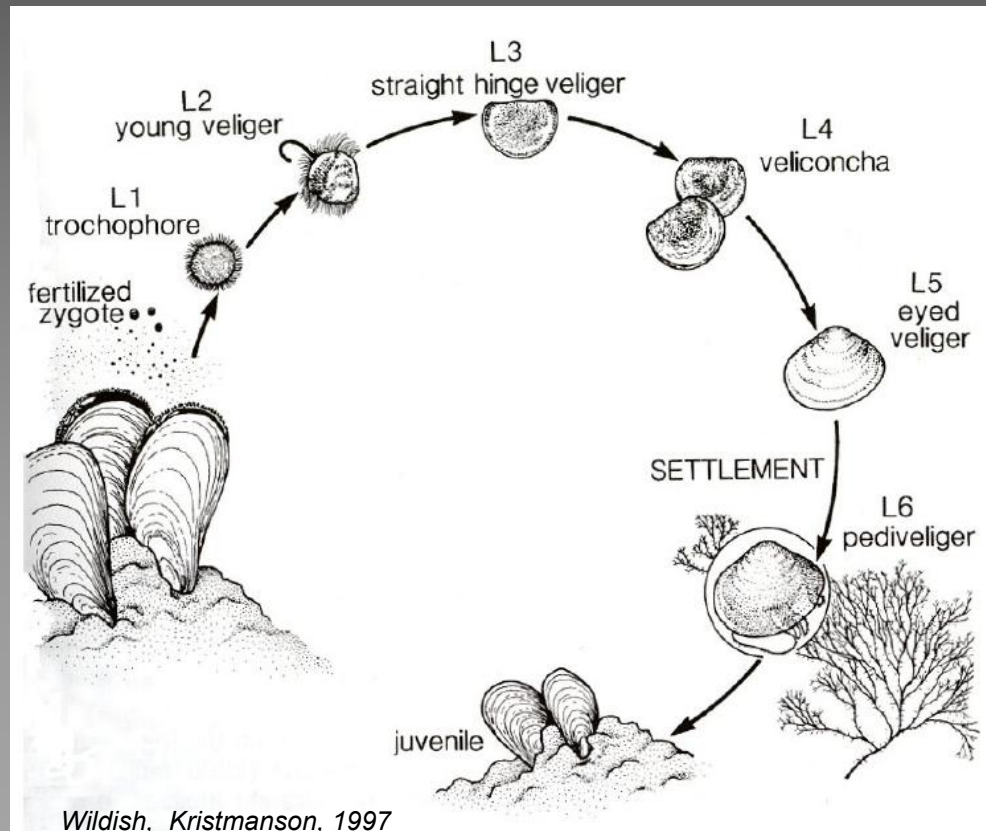


513

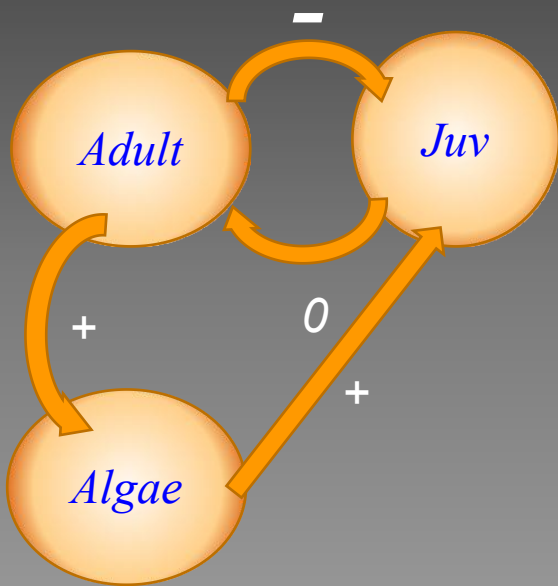
## PRIMARY AND SECONDARY SETTLEMENT IN *MYTILUS EDULIS* L. (MOLLUSCA)

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 молодежь, не испытывая особого влияния со стороны последних (синойкия).*

# Феномен каннибализма



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

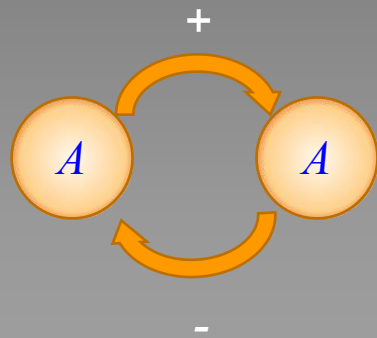
## THE EVOLUTION AND DYNAMICS OF INTRASPECIFIC PREDATION

*Gary A. Polis*

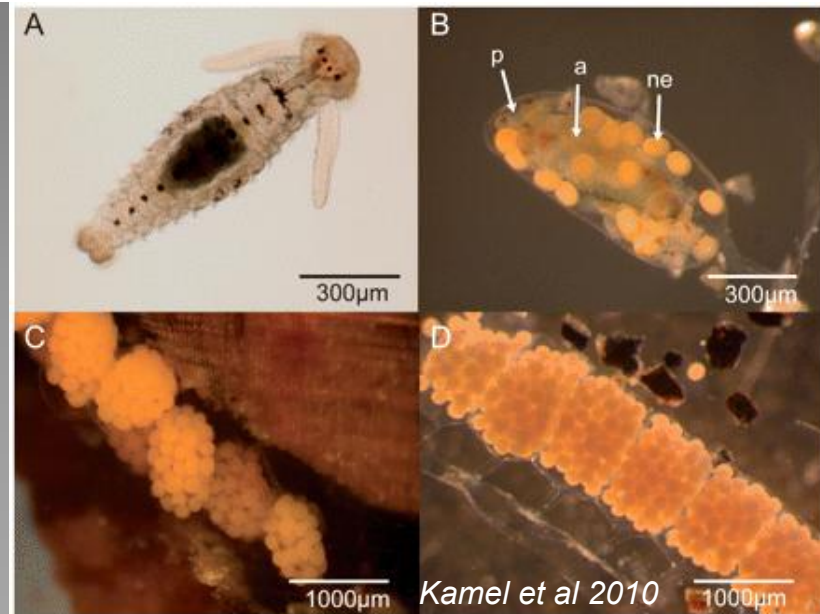


ANNUAL REVIEWS **Further**  
Quick links to online content

◆4193



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



# Матротрофия и Матрофагия

## Matrotrophy and placentation in invertebrates: a new paradigm

Andrew N. Ostrovsky<sup>1,2,\*</sup>, Scott Lidgard<sup>3</sup>, Dennis P. Gordon<sup>4</sup>, Thomas Schwaha<sup>5</sup>, Grigory Genikhovich<sup>6</sup> and Alexander V. Ereskovsky<sup>7,8</sup>

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

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

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

<sup>4</sup>*National Institute of Water and Atmospheric Research, Private Bag 14901, Kilbirnie, Wellington, New Zealand*

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

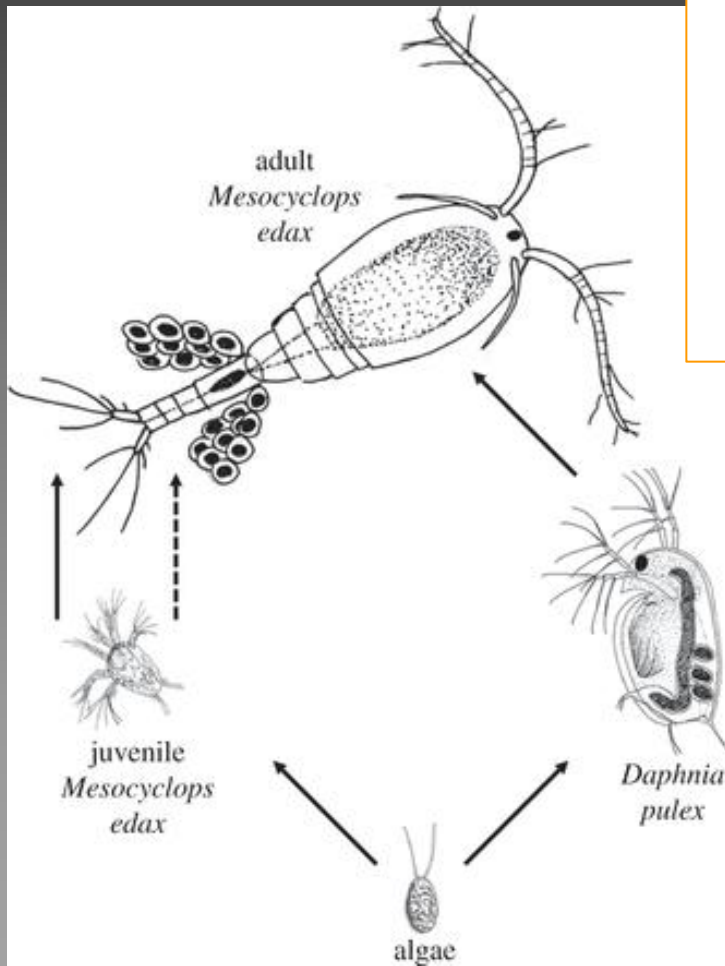
<sup>6</sup>*Department for Molecular Evolution and Development, Faculty of Life Sciences, University of Vienna, Althanstrasse 14, A-1090, Vienna, Austria*

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

<sup>8</sup>*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.

# Дети кормят стариков: Эффект вечного двигателя?



## PROCEEDINGS B

[rspb.royalsocietypublishing.org](http://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.

# Take home message

1. 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.
2. Характер взаимоотношений между популяциями не всегда в точности соответствует характеру взаимоотношений организмов.



# Take home message

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

# 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](http://ekolog.org/books/26/9_1.htm)

## 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