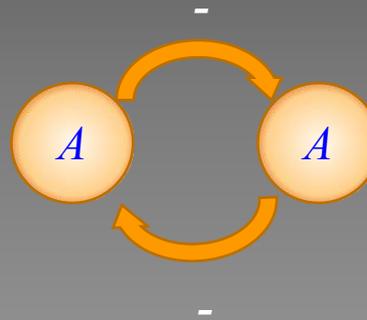


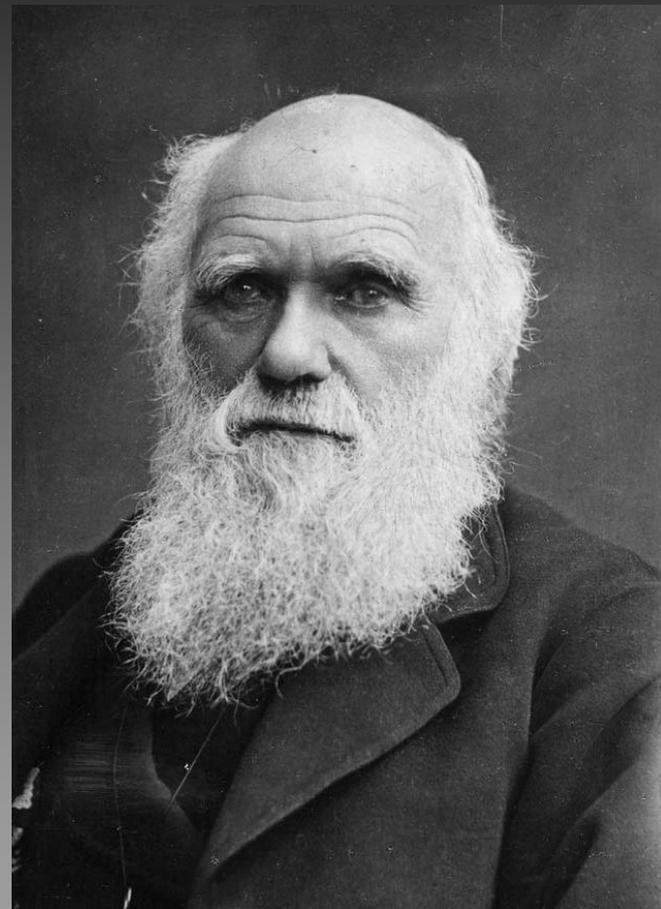
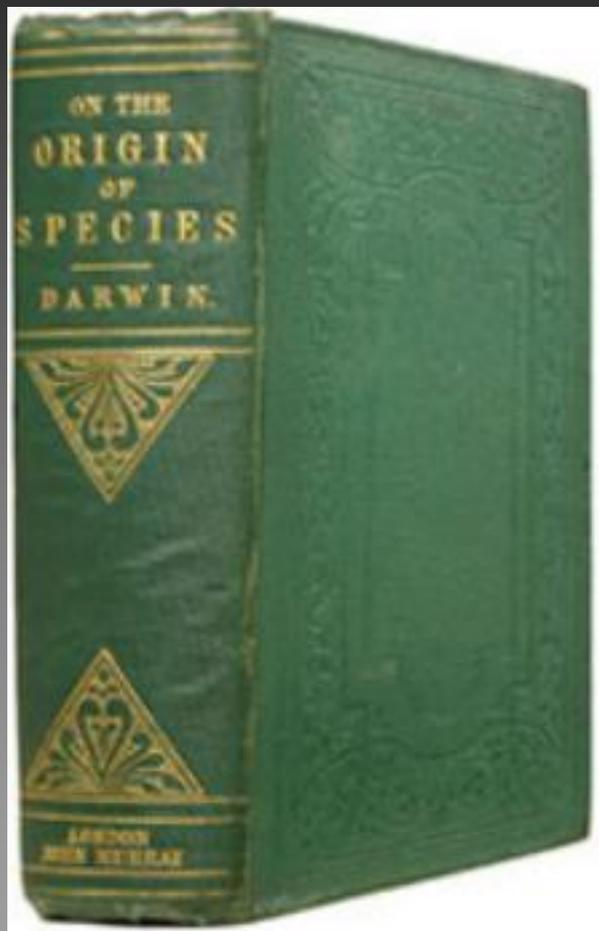
Конкурентные взаимоотношения

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

Внутривидовая конкуренция



Один из двигателей эволюции



Мальтузианское противоречие

- Геометрический рост численности популяции
- Ограниченность ресурсов
- Ограничение роста численности популяции.

За счет чего?

Основное уравнение динамики численности

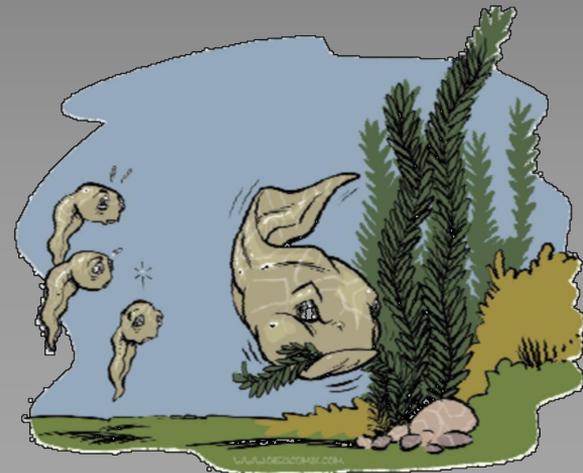
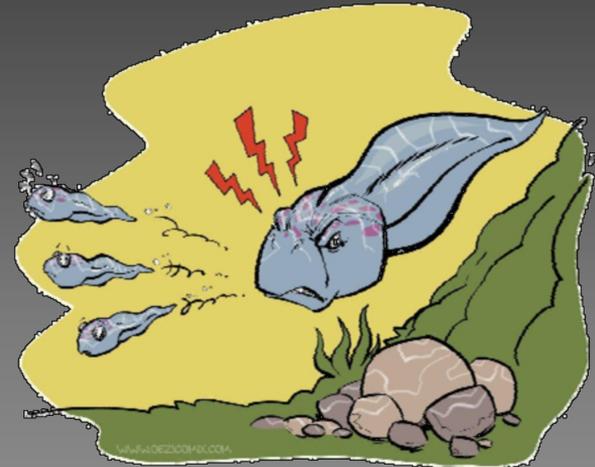
$$\Delta H = B - D + \check{I} - E$$

Ответ на мальтузианское противоречие

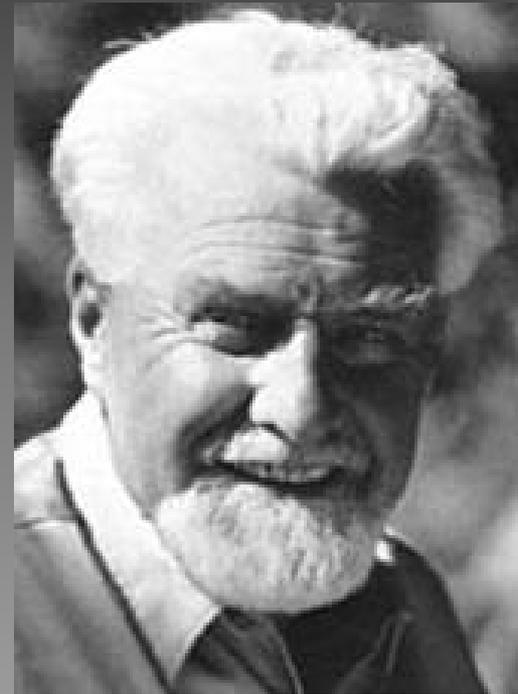
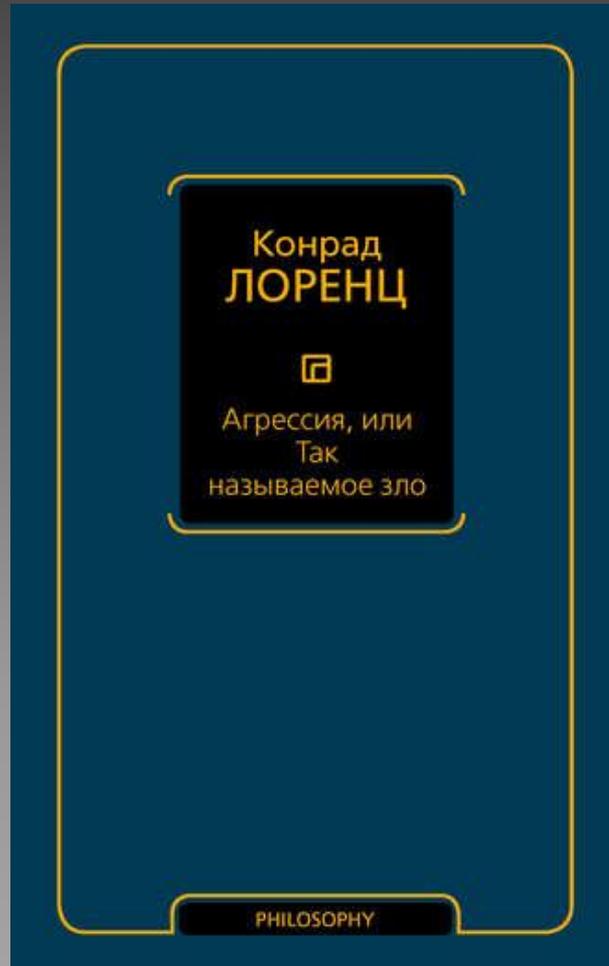
- Соотношение рождаемости и смертности должно находиться в зависимости от численности популяции: $r = F(N)$
- **Обратная связь:** При повышении плотности либо уменьшается рождаемость, либо повышается смертность, либо увеличивается эмиграция.

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

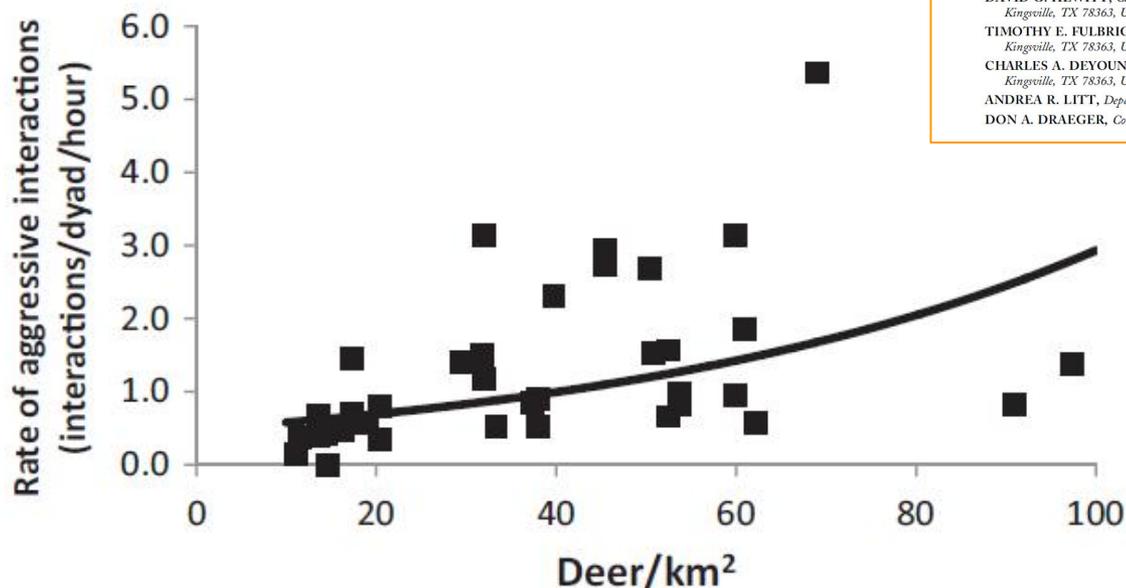


Figure 2. The effect of population density on the rate at which aggressive interactions (interactions/dyad-hr) occurred between white-tailed deer at concentrated food sites from 2008 to 2010 averaged across 2 sites in Dimmit County, Texas.



Чем выше плотность популяционной группировки, тем больше агрессивных контактов.

Территориальность - одно из проявлений интерференции

- Территориальное поведение - один из способов разделения ресурсов внутри популяции



Почему все виды животных не стали
одиночками с сильно развитым
территориальным поведением?

Иерархия доминирования в социальных группах

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



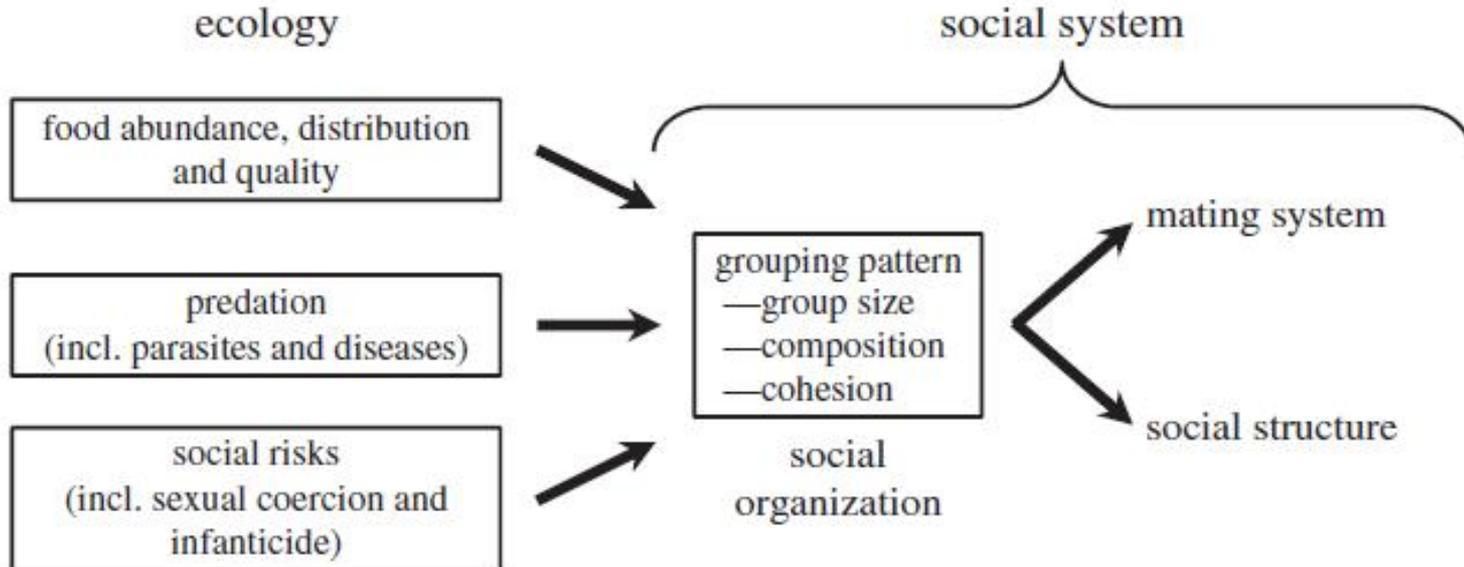
Экологическая концепция появления социальных групп у приматов

PHILOSOPHICAL
TRANSACTIONS
— OF —
THE ROYAL
SOCIETY

B

Variation in grouping patterns, mating systems and social structure: what socio-ecological models attempt to explain

Andreas Koenig¹, Clara J. Scarry^{1,2}, Brandon C. Wheeler^{3,4} and Carola Borries¹



А как у животных с «простым»
поведением ?

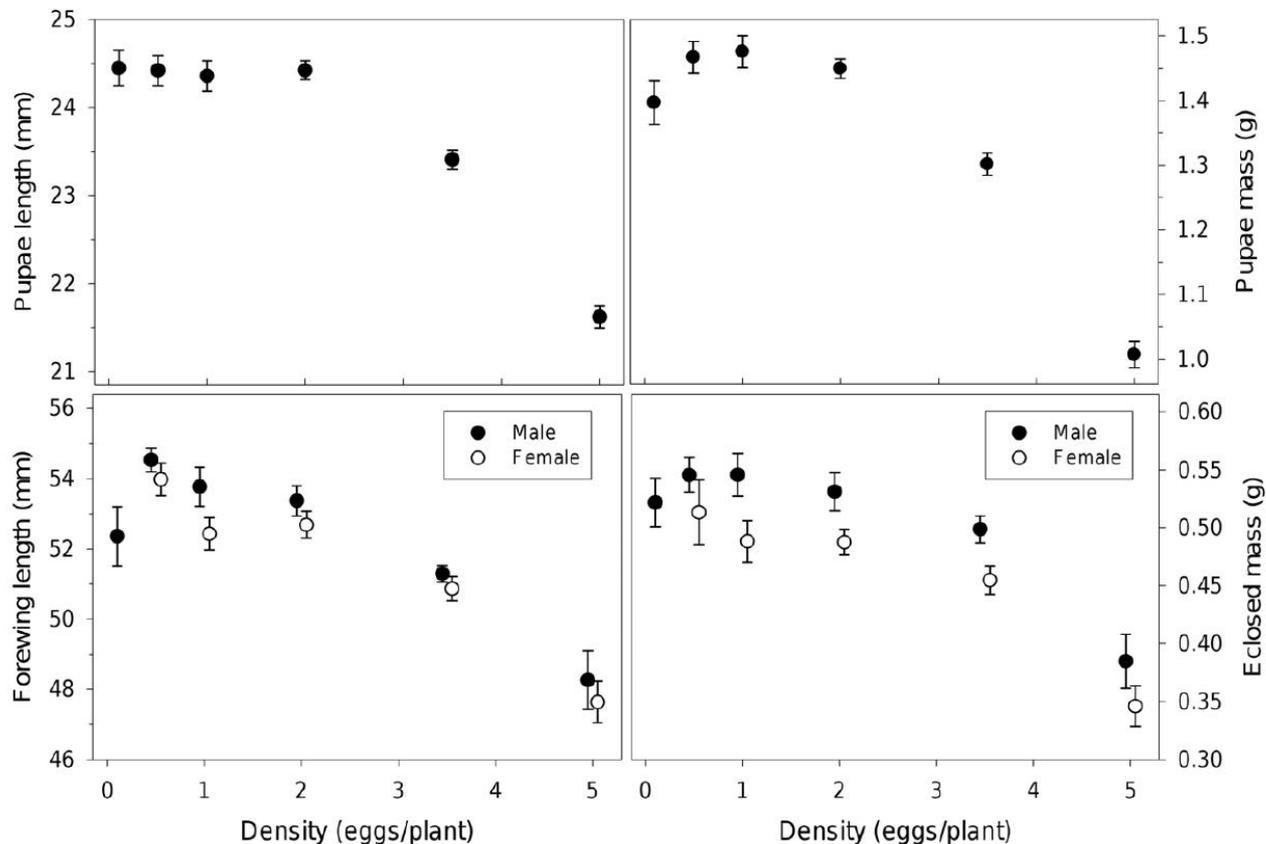
Бабочки: при повышенной плотности снижается вес особей

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

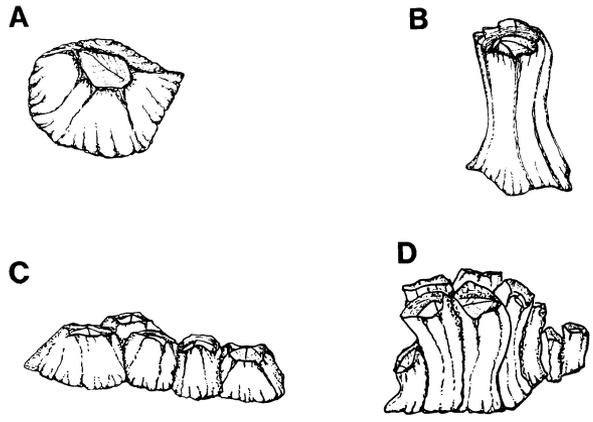
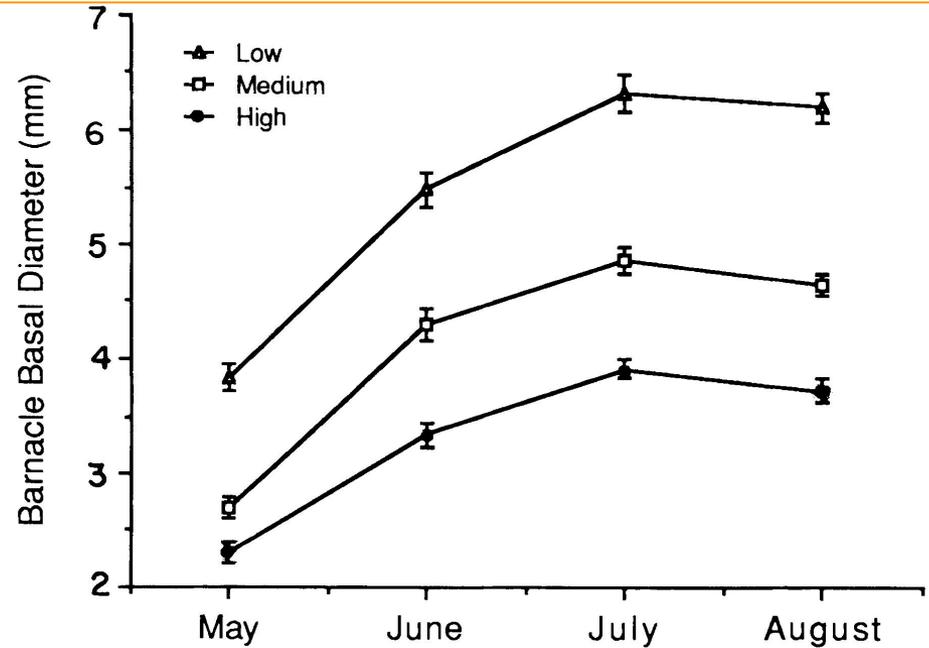
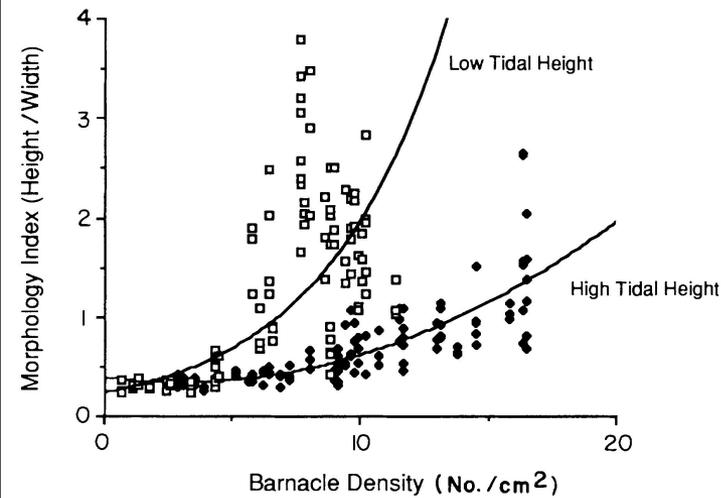
Semibalanus balanoides: интерференция в ПЛОТНЫХ ПОСЕЛЕНИЯХ

Ecology, 70(1), 1989, pp. 257–268
© 1989 by the Ecological Society of America

INTRASPECIFIC COMPETITION AND FACILITATION IN A NORTHERN ACORN BARNACLE POPULATION¹

MARK D. BERTNESS

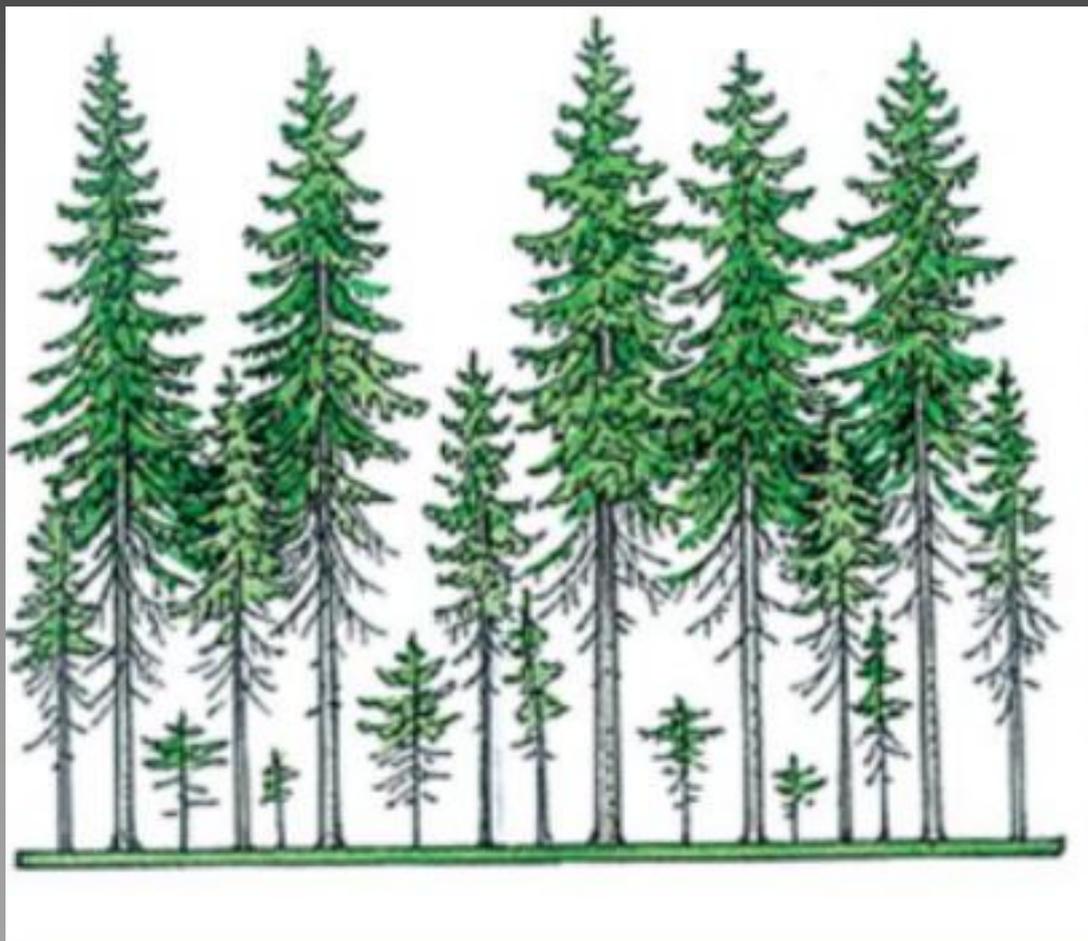
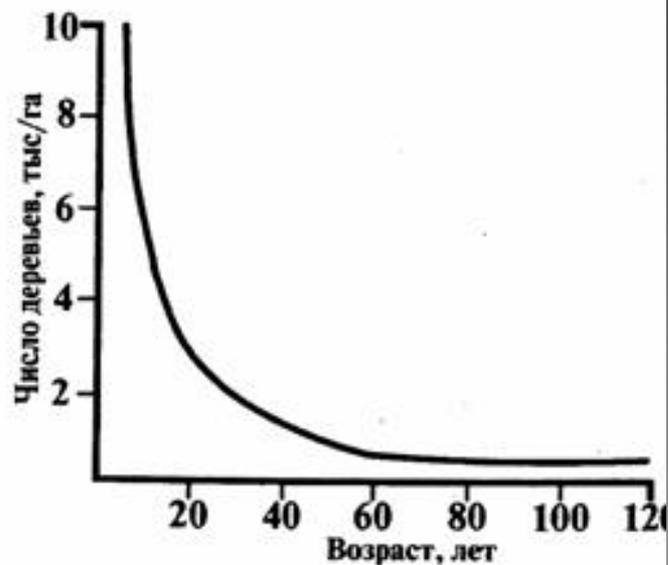
Graduate Program in Ecology and Evolutionary Biology, Brown University,
Providence, Rhode Island 02912 USA



Рост - это отражение накопленной энергии.
Чем выше плотность поселения и чем меньше ресурсов,
тем медленнее идет рост.

А как у растений?

Самоизреживание в плотных одновидовых посадках

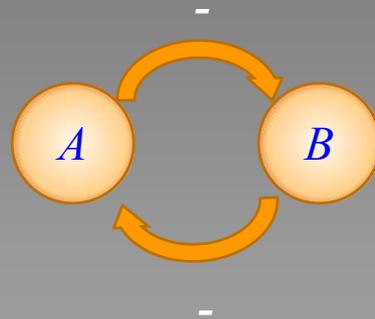


Аутоксичность: аллелопатия против СВОИХ

Люцерна (*Medicago sativa*)

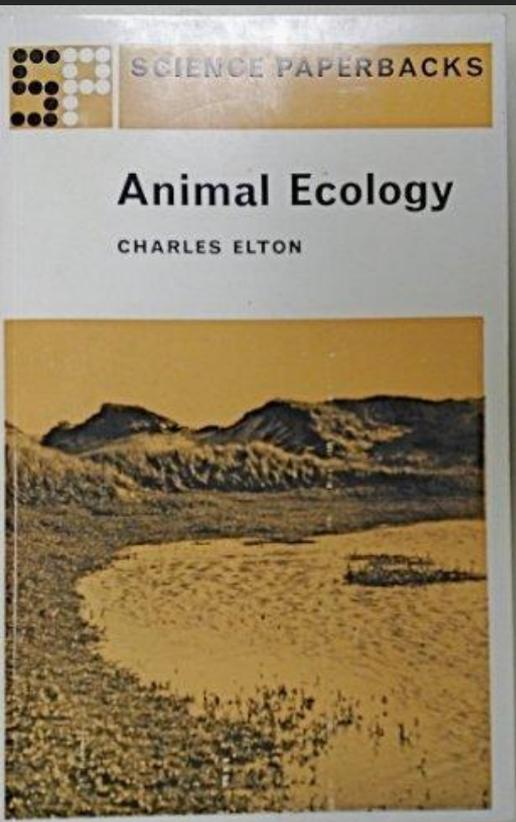


Межвидовая конкуренция



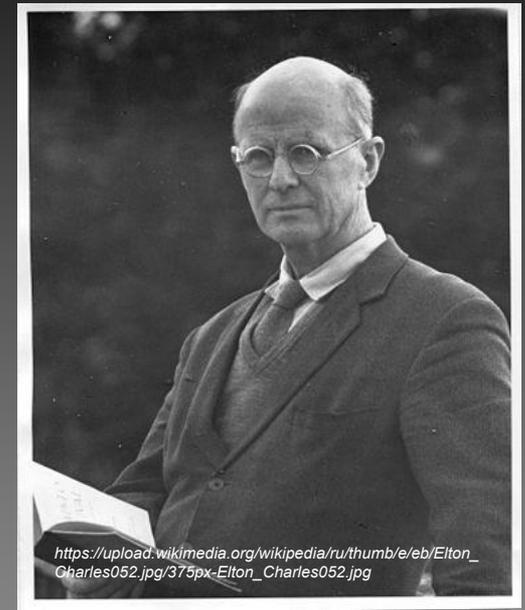
Экологическая ниша - модель Элтона

Чарльз Элтон



not merely what it looks like, and the term used is "* niche." Animals have all manner of external factors acting upon them— chemical, physical, and biotic—and the " niche " of an animal means its place in the biotic environment, its relations to food and enemies. The ecologist should cultivate the habit of looking at animals from this point of view as well as from the ordinary standpoints of appearance, names, affinities, and past history. When an ecologist says " there goes a badger " he should include in his thoughts some definite idea of the animal's place in the community to which it belongs, just as if he had said *' there goes the vicar."

Page 63



Ниша - место организма в биотическом окружении.

Ю. Одум: Ниша - это профессия вида в сообществе, а местообитание - его адрес.

ЭЛТОНОВСКИЕ НИШИ

- Разные виды могут занимать одну и ту же нишу в разных сообществах.

Spheniscus humboldti



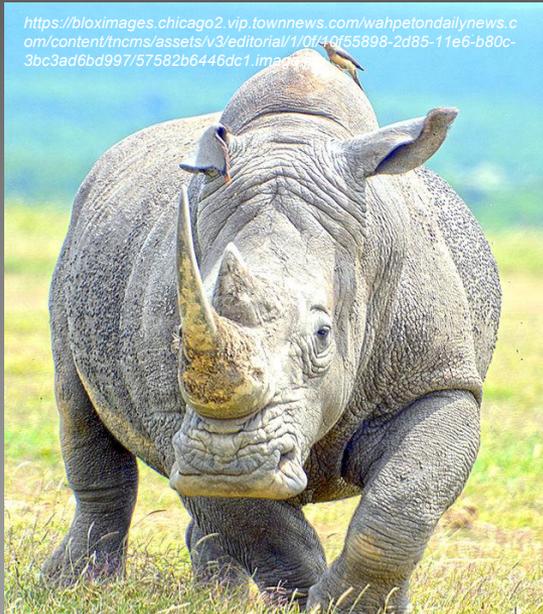
Alca torda



ЭЛТОНОВСКИЕ НИШИ

- Близкие виды могут занимать разные ниши в одном сообществе.

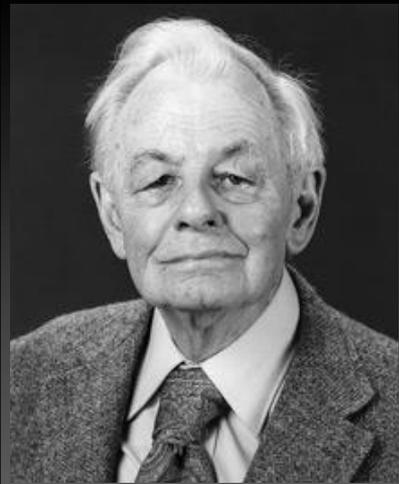
Ceratotherium simum



Diceros bicornis



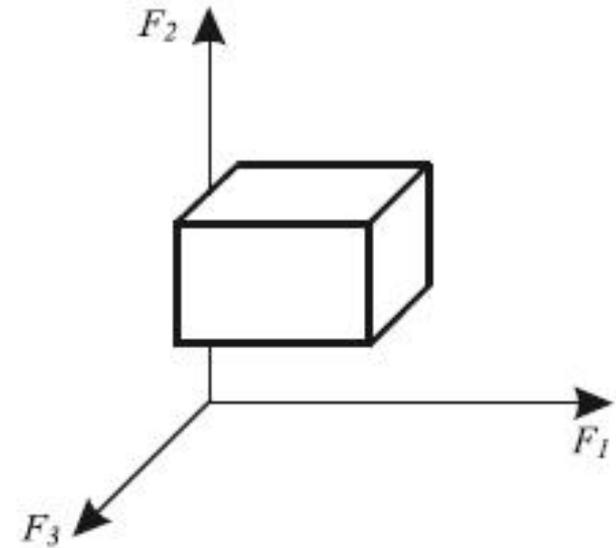
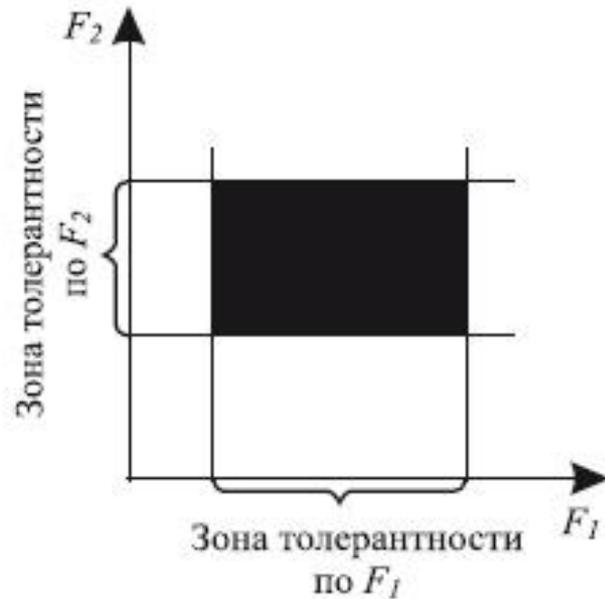
Экологическая ниша - модель Хатчинсона



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

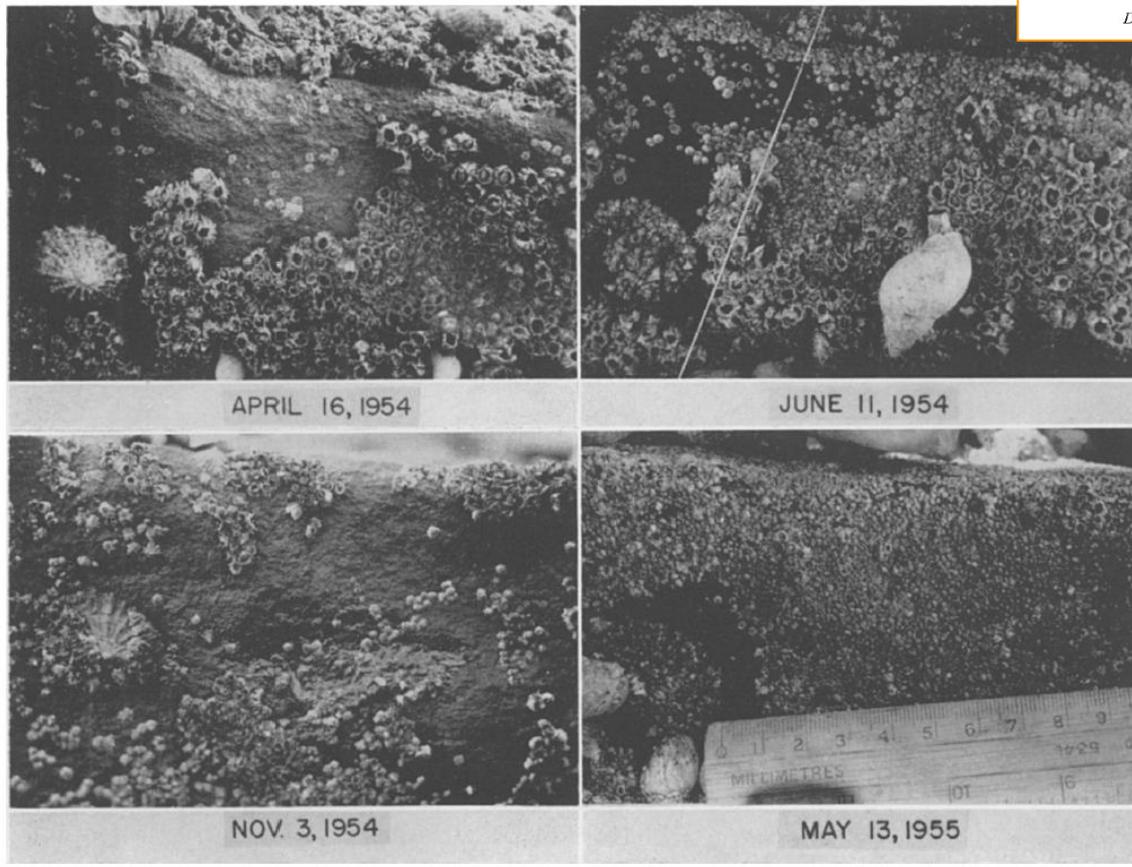
- Фундаментальная ниша - весь спектр условий, где *может* существовать вид в соответствии со своими *физиологическими потребностями*.
- Реализованная ниша - спектр условий, в которых *существует* вид в данном биотопе в соответствии с условиями биотического и абиотического окружения.

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

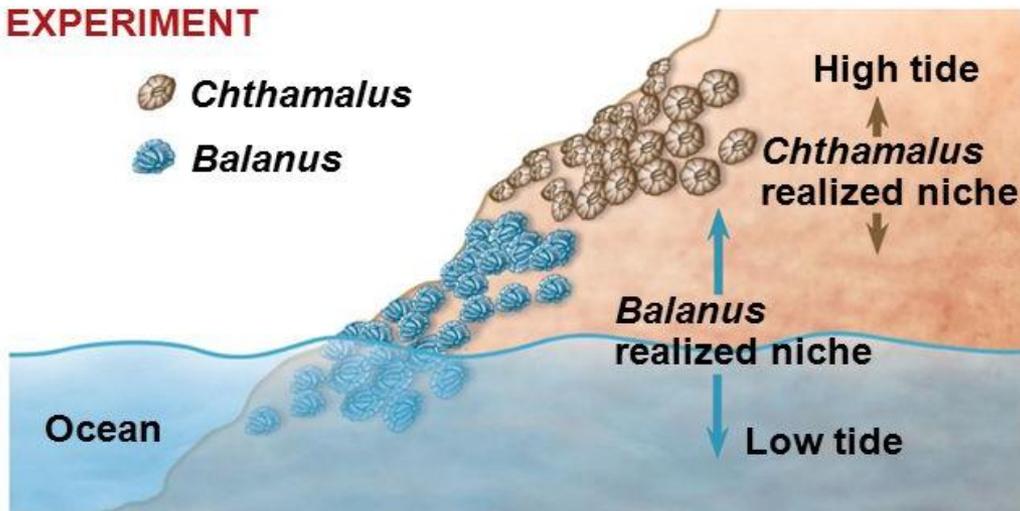
Department of Biology, University of California, Santa Barbara, Goleta, California



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

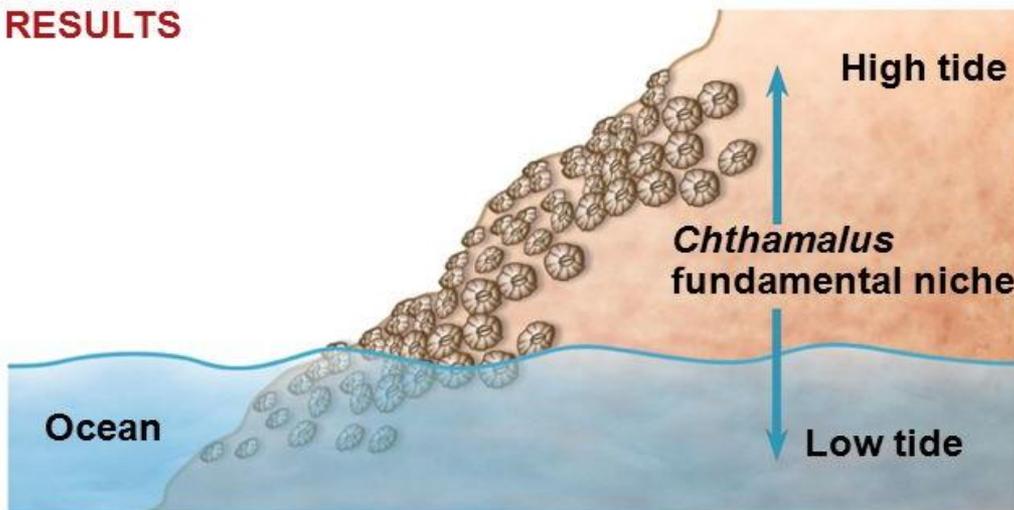
EXPERIMENT



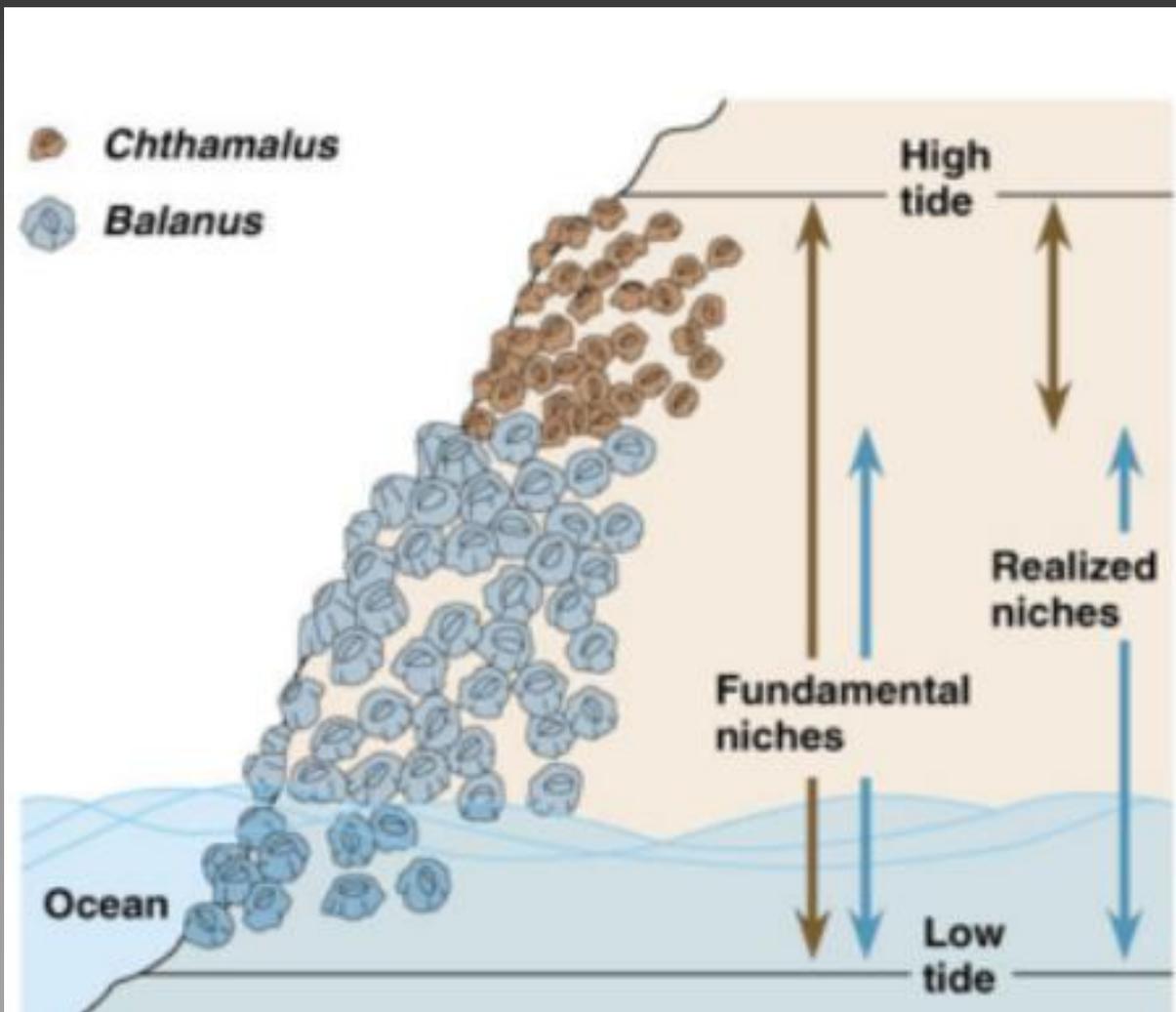
Если удалить *Balanus*, то *Chthamalus* займет и нижние участки литорали.

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

RESULTS



Balanus vs *Chthamalus*: Эксперименты Джозефа Коннелла



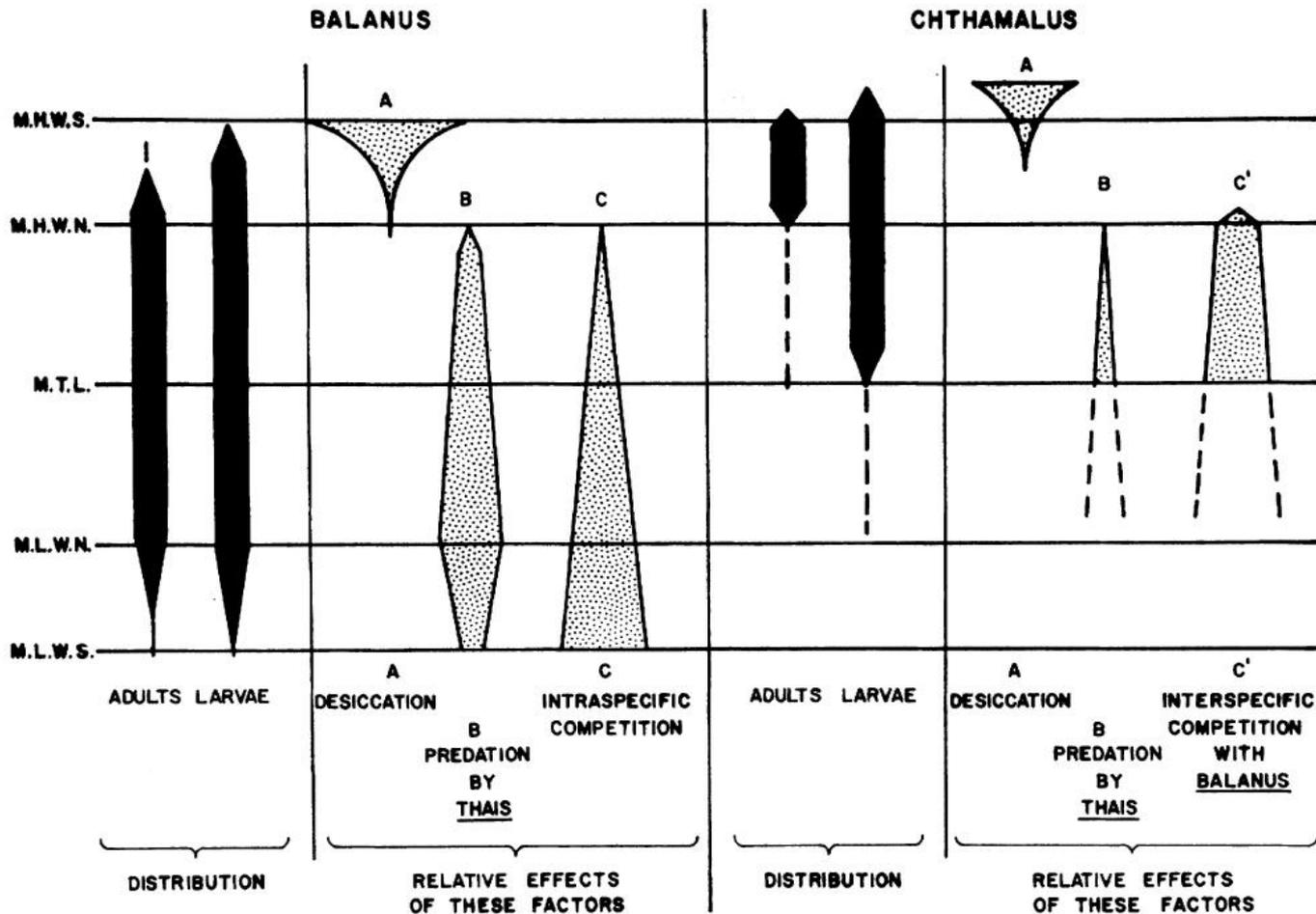
Фундаментальная
ниша *Balanus* почти
совпадает с
реализованной. Но
не совсем...

Balanus vs *Chthamalus*: Эксперименты Джозефа Коннелла

722

JOSEPH H. CONNELL

Ecology, Vol. 42, No. 4



Balanus не распространяется ниже: ограничение за счет хищников.

Бывают ли пустые экологические ниши?

- Элтоновская ниша
- ДА
- Хатчинсоновская ниша
- НЕТ

- Как примирить две концепции?

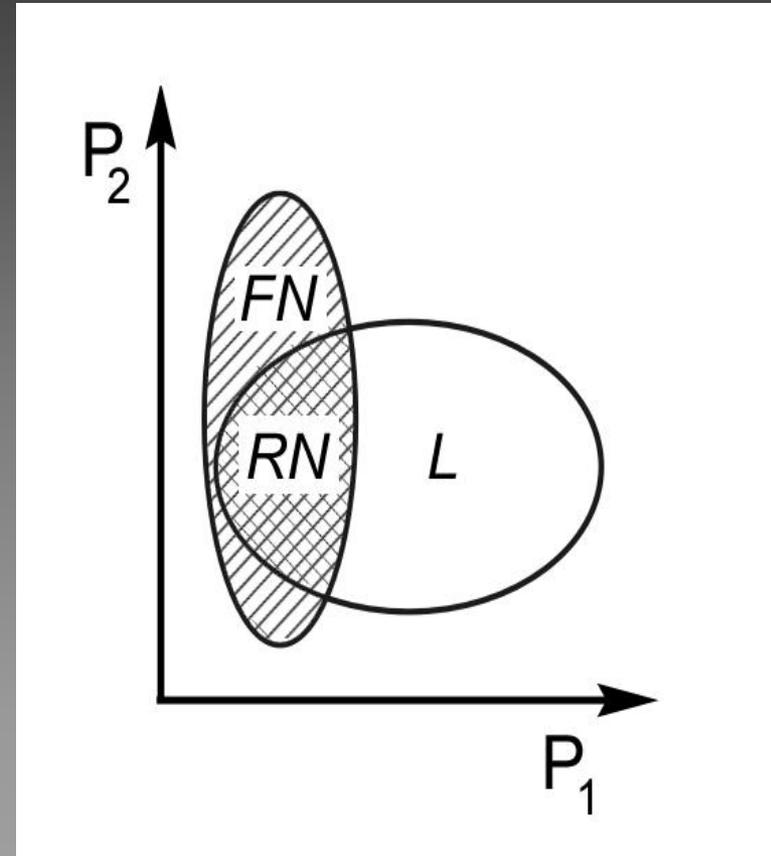
Лицензионная модель

Экологическая лицензия

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

Соотношение ниш и лицензий

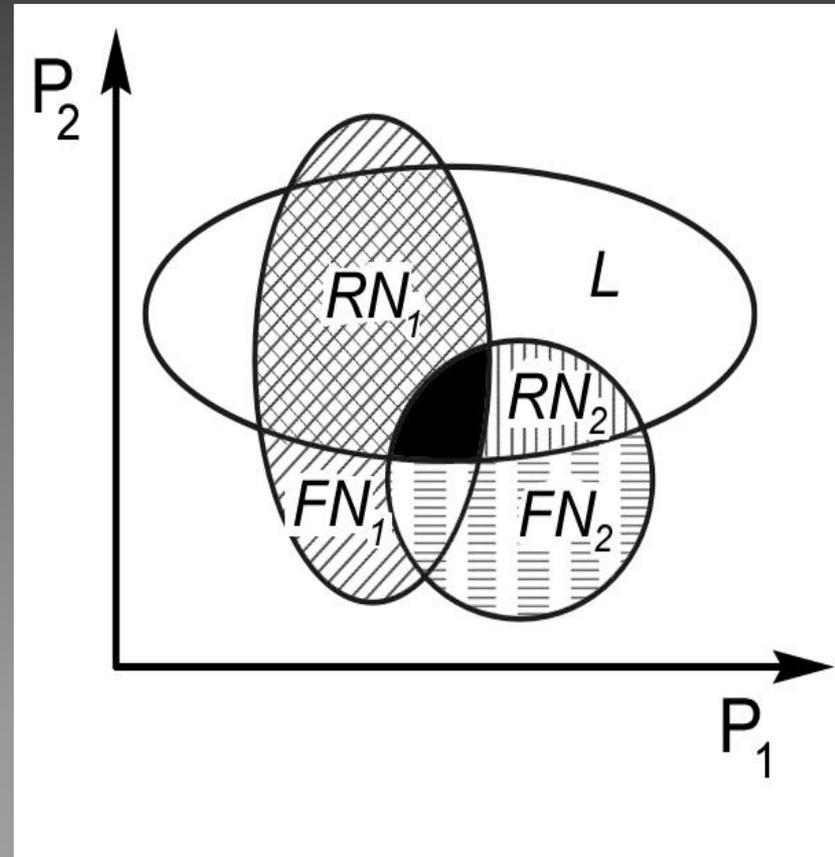
Одна популяция в
биотопе.



Бродский, 2006

Соотношение ниш и лицензий

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

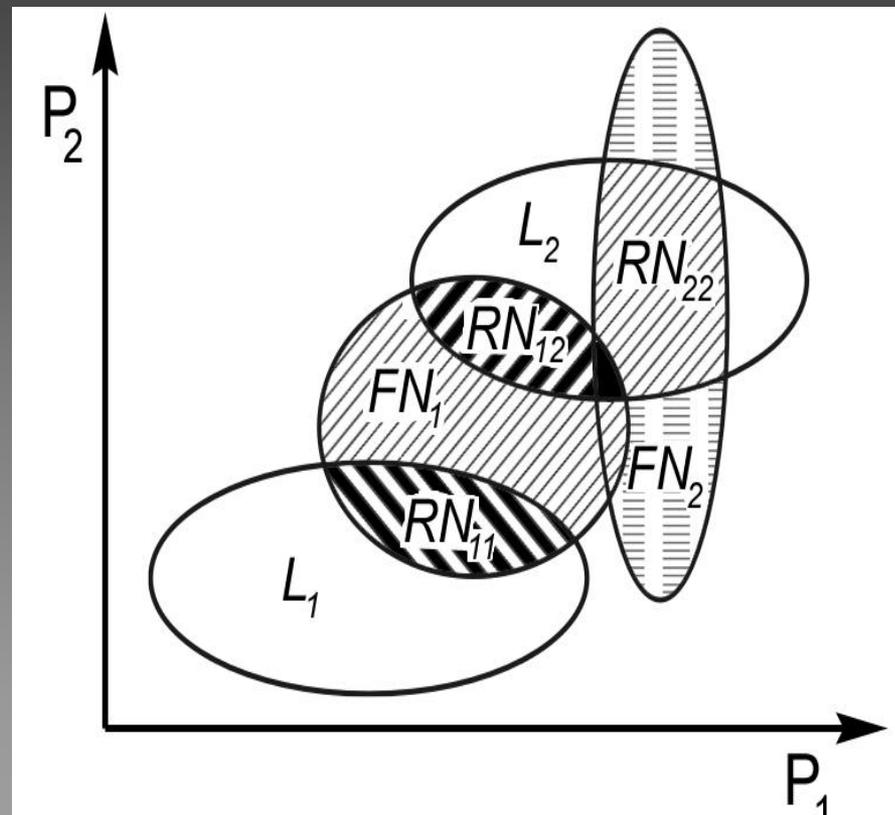


Бродский, 2006

Соотношение ниш и лицензий

В какой ситуации наблюдается такое?

Например, если Sp_1 и Sp_2 относятся к разным трофическим уровням. Один биотоп «выдает» несколько разных лицензий.



Бродский, 2006

Почему реализованные ниши в
рамках одной лицензии не
перекрываются?

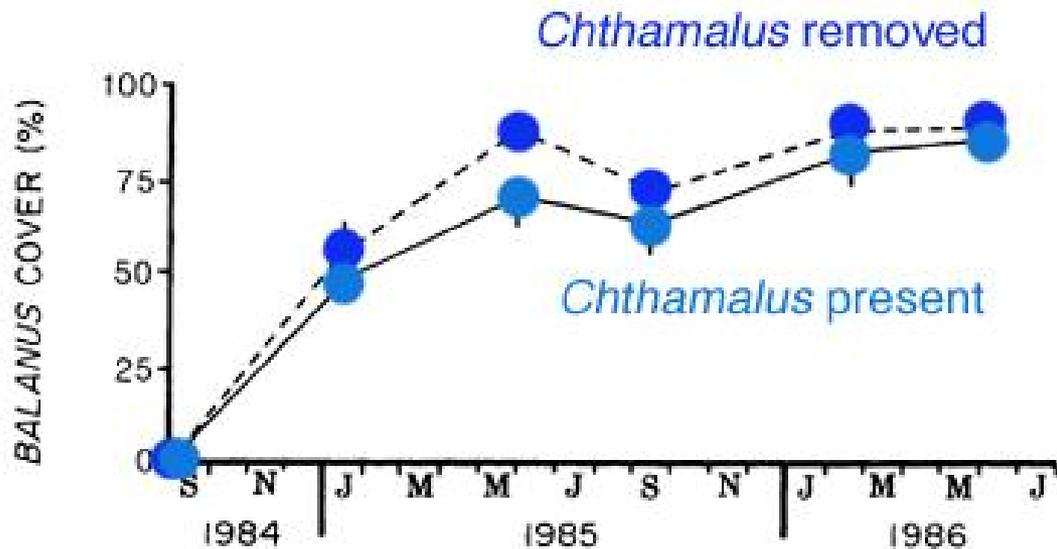
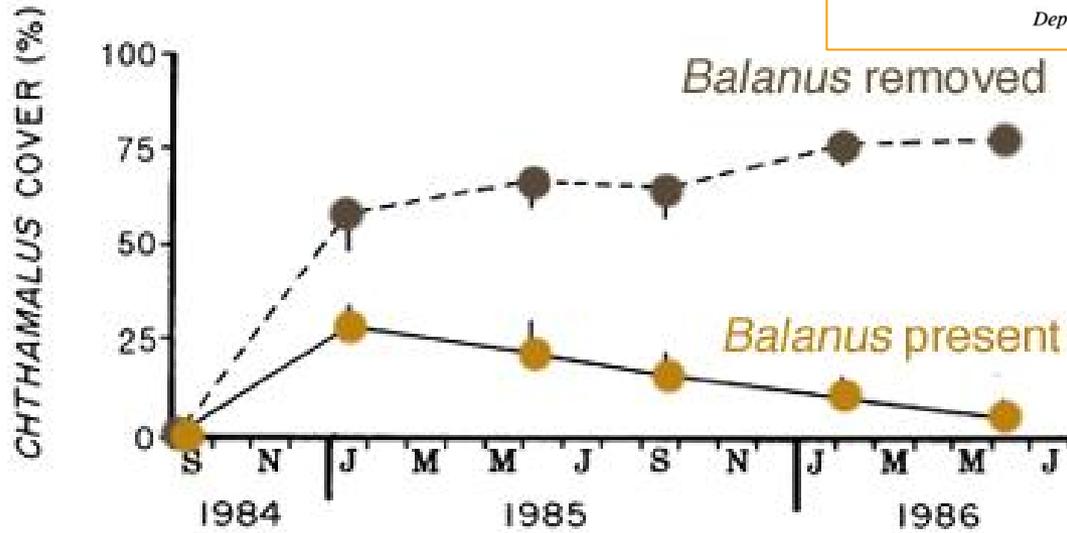
Balanus vs Chthamalus: Силы не равны

Ecological Monographs, 61(1), 1991, pp. 95-113
© 1991 by the Ecological Society of America

MODELS AND MECHANISMS OF SUCCESSION: AN EXAMPLE FROM A ROCKY INTERTIDAL COMMUNITY¹

TERENCE M. FARRELL²

Department of Zoology, Oregon State University, Corvallis, Oregon 97331 USA



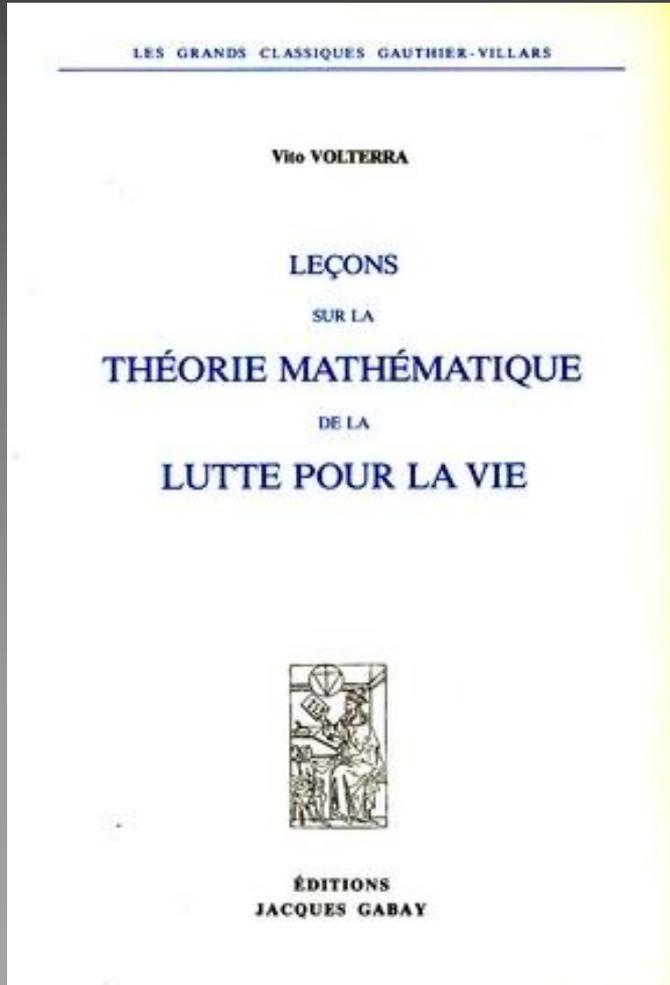
При удалении *Balanus* происходил рост обилия *Chthamalus*. В местах, где удаление *Balanus* не производилось обилие *Chthamalus* падало.

На площадках, где удаляли *Chthamalus*, рост обилия *Balanus* происходил так же, как и на площадках, где не удаляли *Chthamalus*

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

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

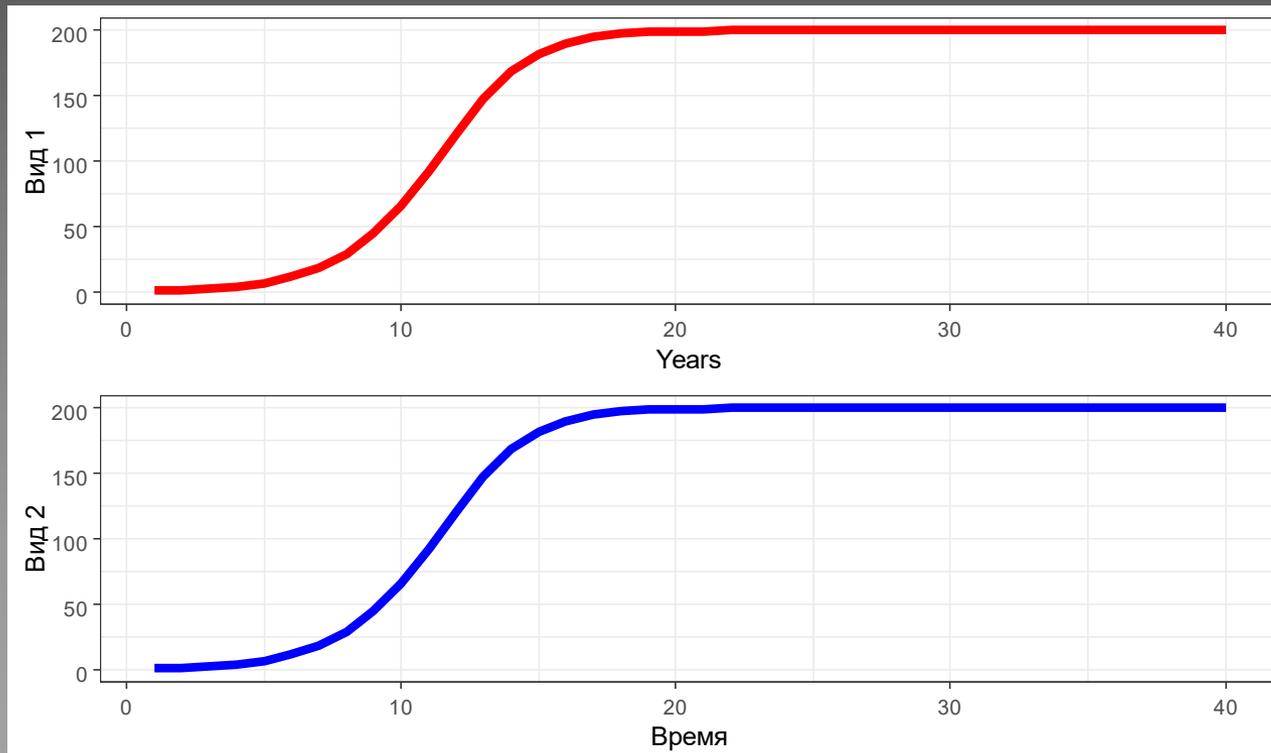
$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2}$$

- 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

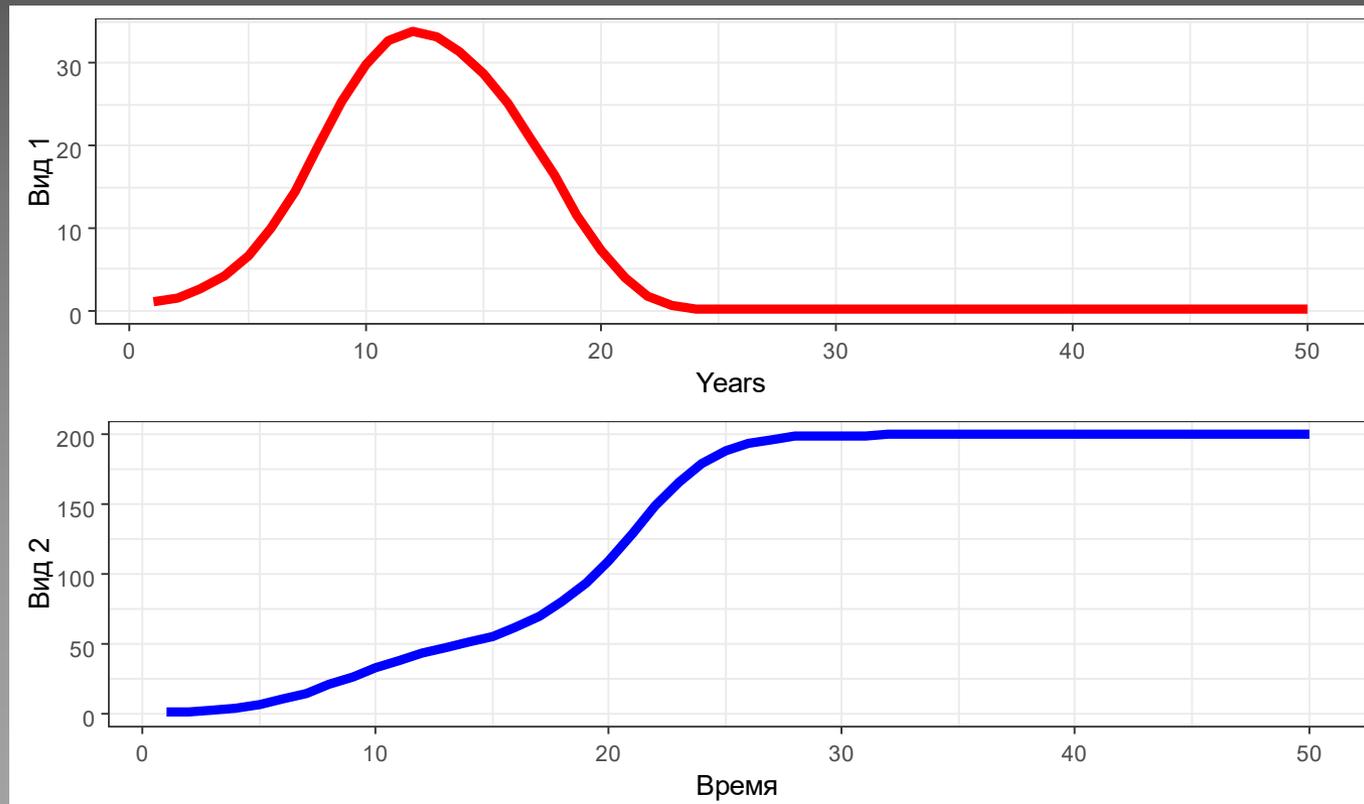
Предсказания модели при разных параметрах

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

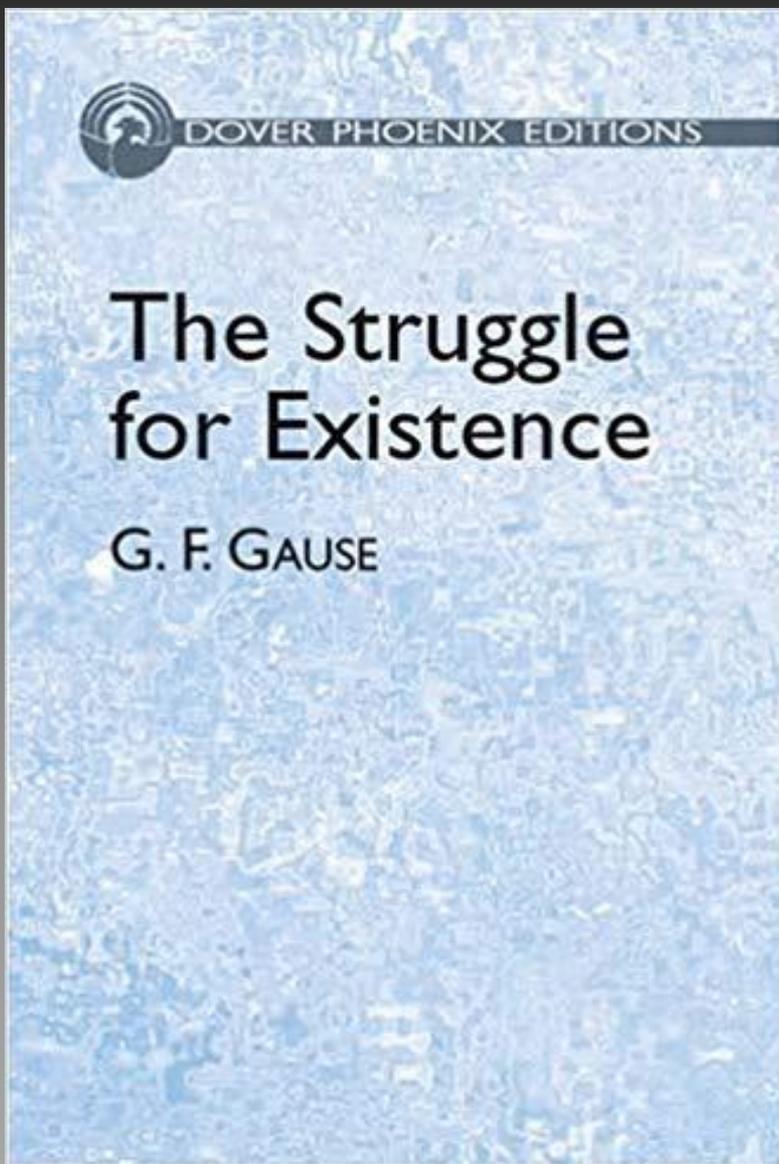


Предсказания модели при разных параметрах

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

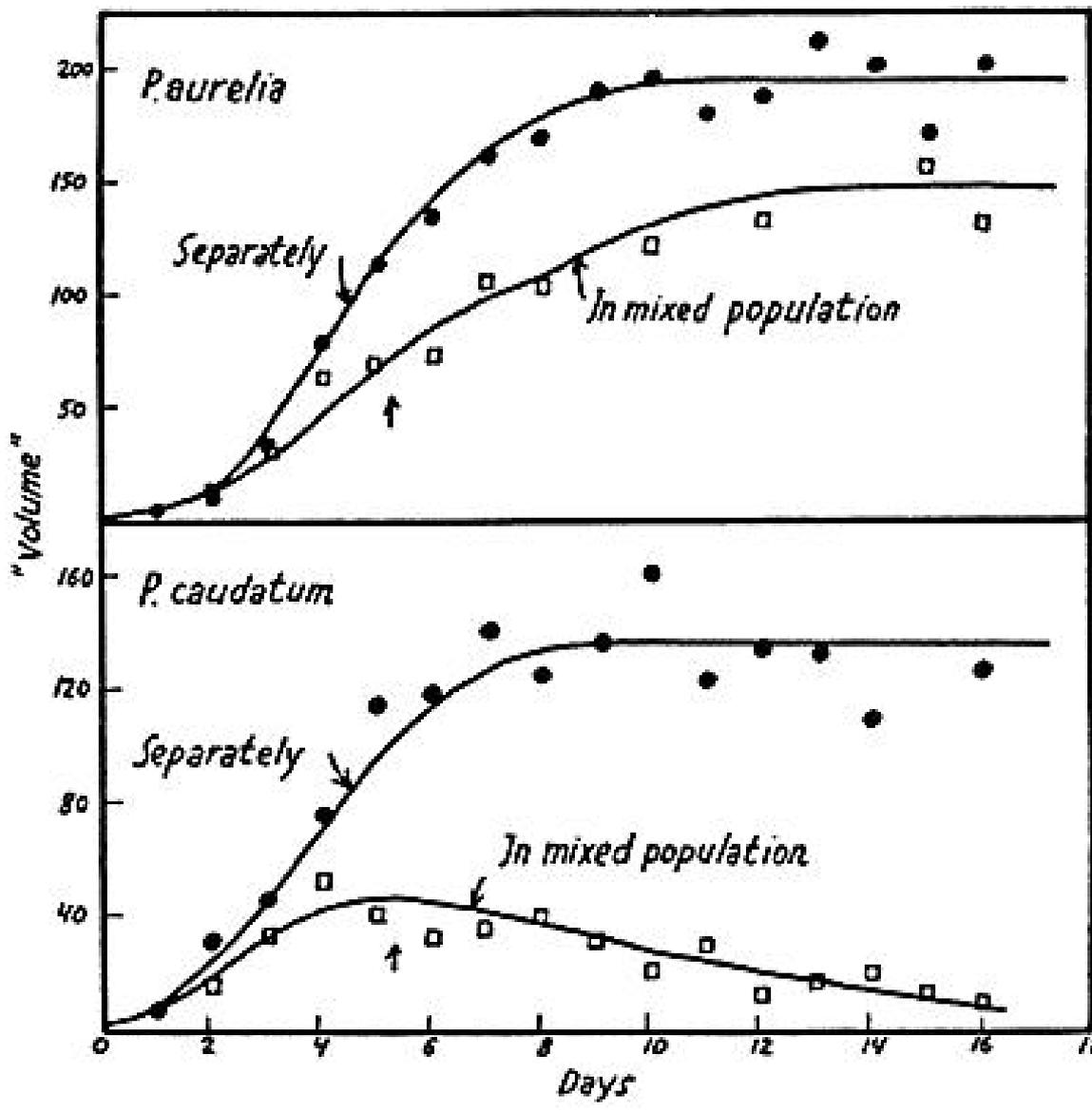


Эксперименты Г. Ф. Гаузе



*Георгий Францевич
Гаузе*

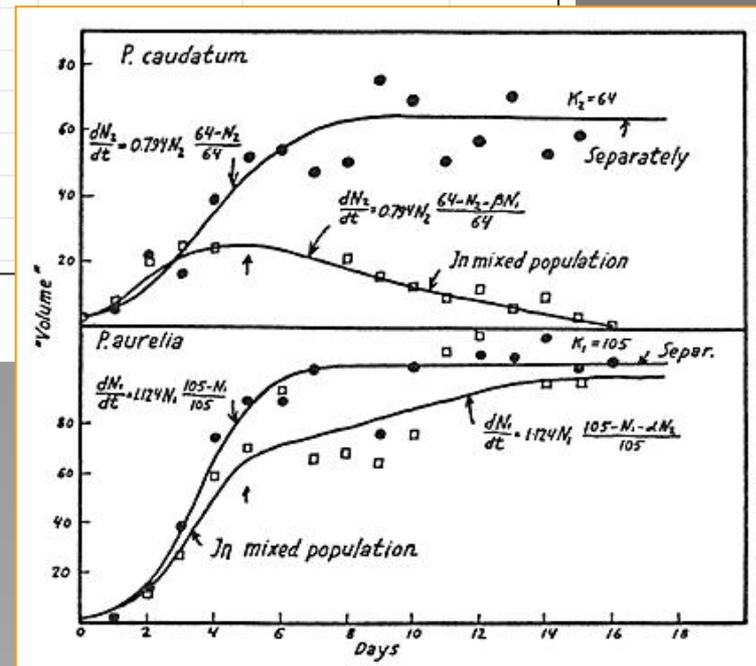
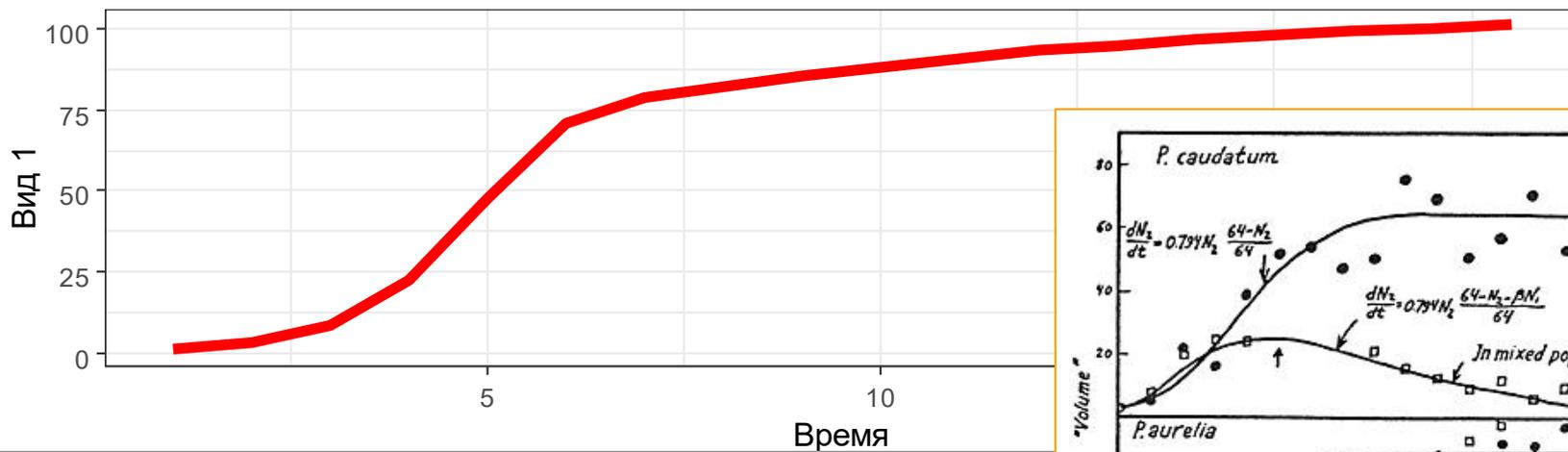
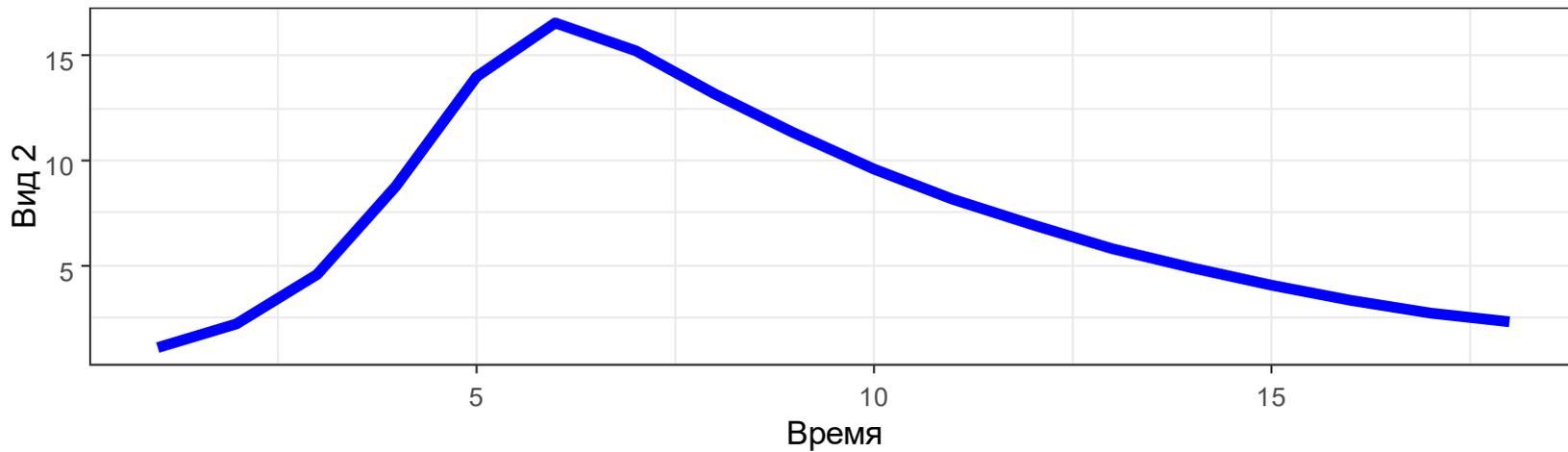
Paramecium caudatum VS P.aurelia



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 $\alpha/\beta = 0.61$

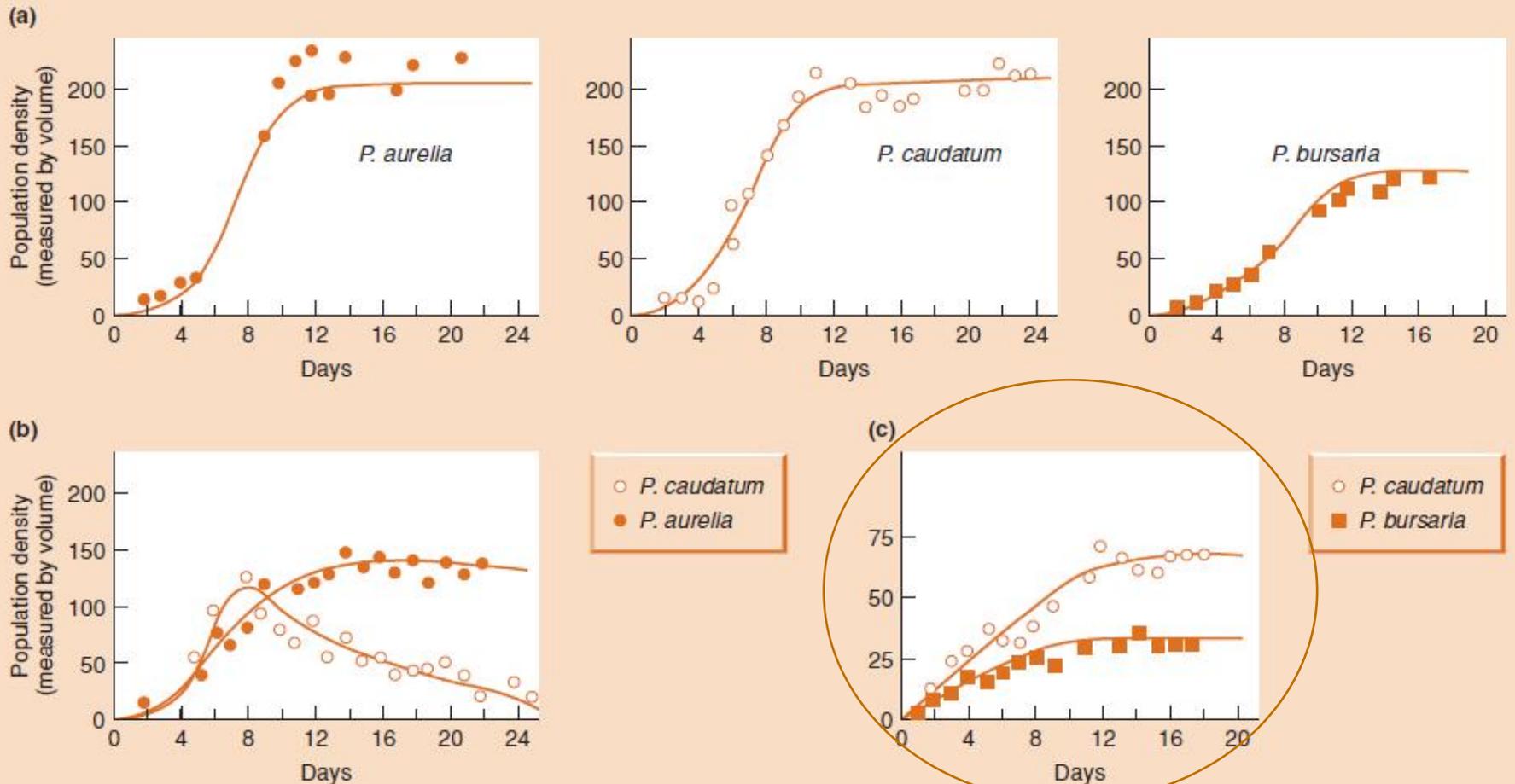
Модель и реальные данные



Принцип конкурентного исключения (принцип Гаузе)

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

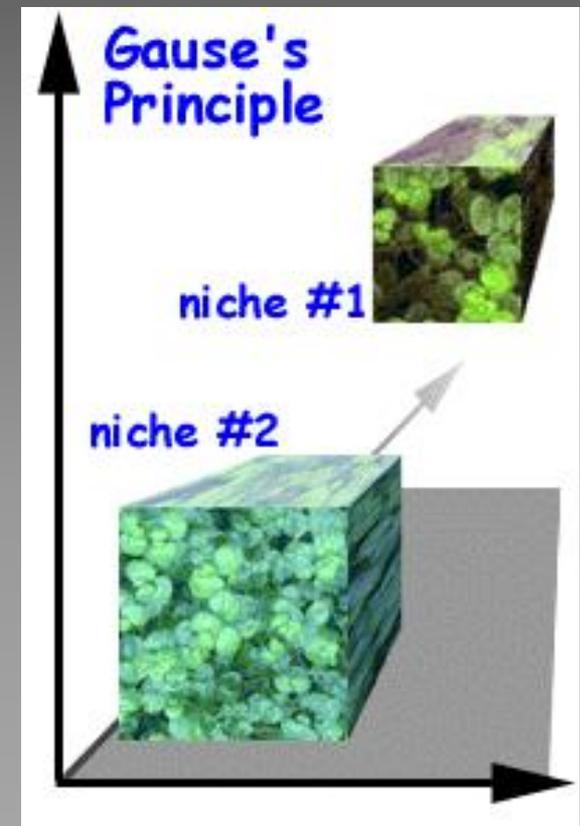
Не все так просто...



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

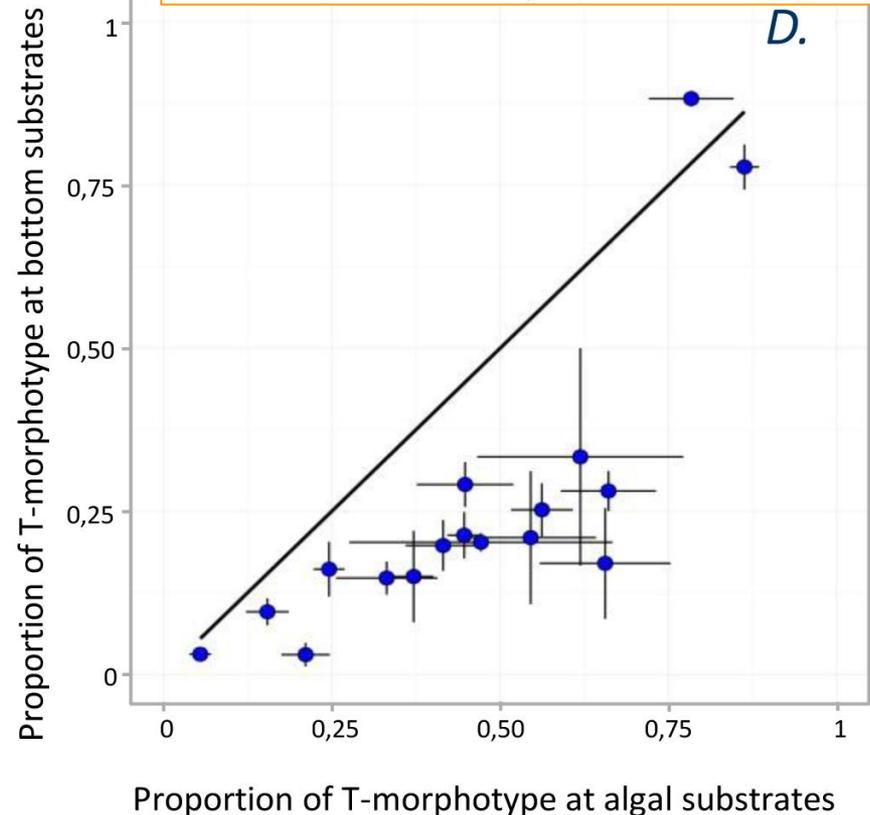


Genetic, Ecological and Morphological Distinctness of the Blue Mussels *Mytilus trossulus* Gould and *M. edulis* L. in the White Sea

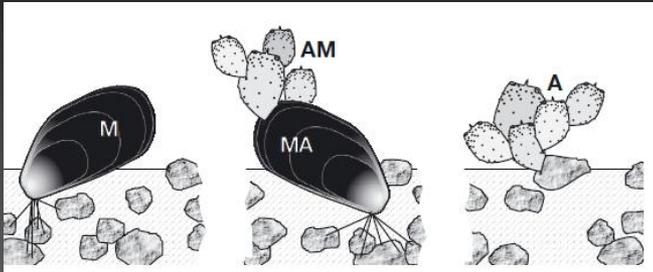
Marina Katolikova^{1*}, Vadim Khaitov^{2,3}, Risto Väinölä⁴, Michael Gantsevich⁵, Petr Strelkov¹



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 рациону питания: однотипное питание может быть разным



Асцидии и модиолусы питаются одинаковым способом, но усваивают разную пищу.

Vol. 467: 113–120, 2012
doi: 10.3354/meps09951

MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES
Mar Ecol Prog Ser

Published October 25

Intraspecific variation in stable isotope signatures indicates no small-scale feeding interference between a horse mussel and an ascidian

Eugeniy L. Yakovis^{1,*}, Anna V. Artemieva¹, Michael V. Fokin²,
Marina A. Varfolomeeva^{1,2}

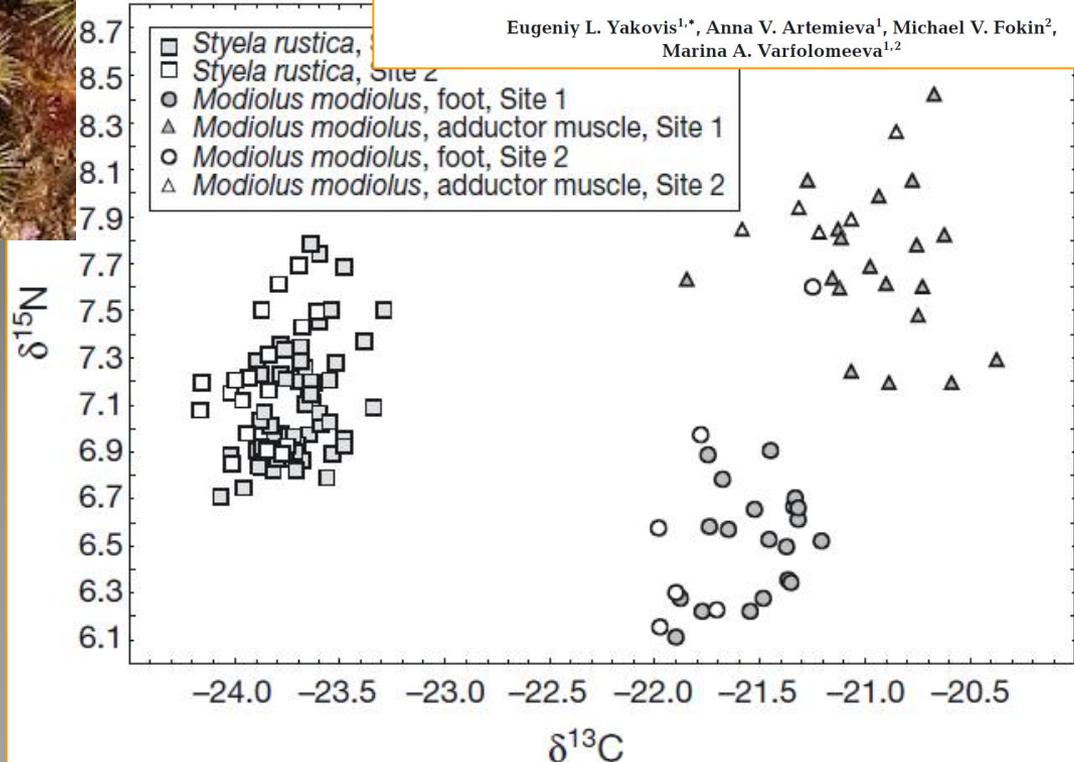


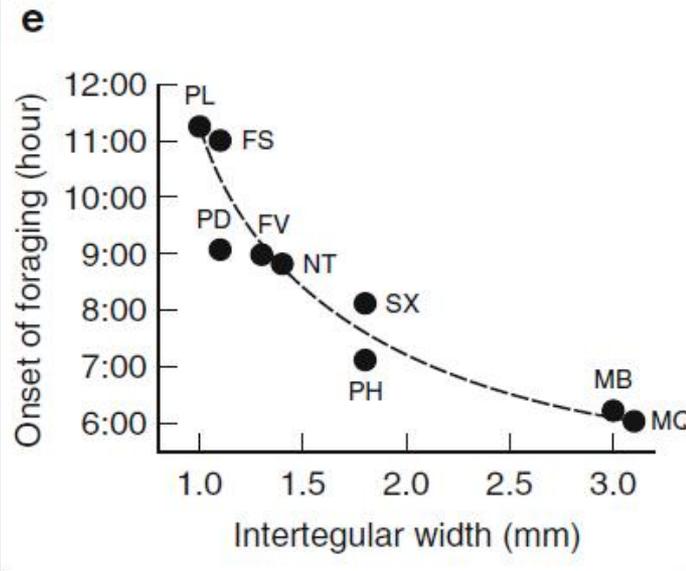
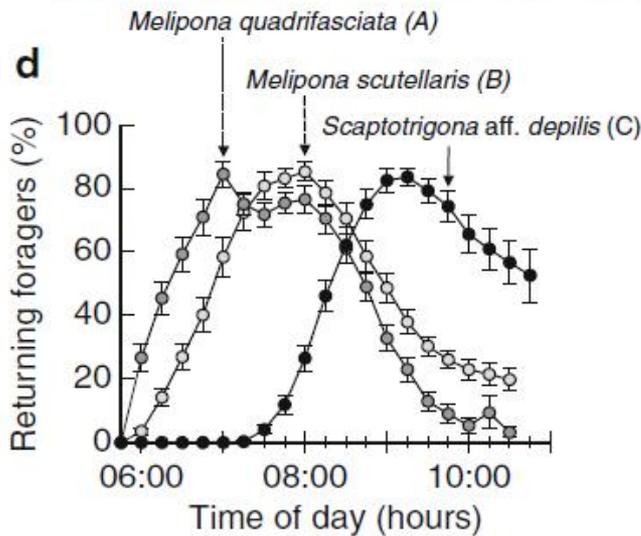
Fig. 3. Scatterplot of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ratios for *Modiolus modiolus* and *Styela rustica* from the 2 sites

Расхождение ниш по времени использования ресурса

Chapter 13

On the Diversity of Foraging-Related Traits in Stingless Bees

Michael Hrcir 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.

Смещение морфологических признаков при экологической диверсификации

При совместном обитании двух видов *Hydrobia ulvae* и *H. ventrosa* происходит изменение размеров

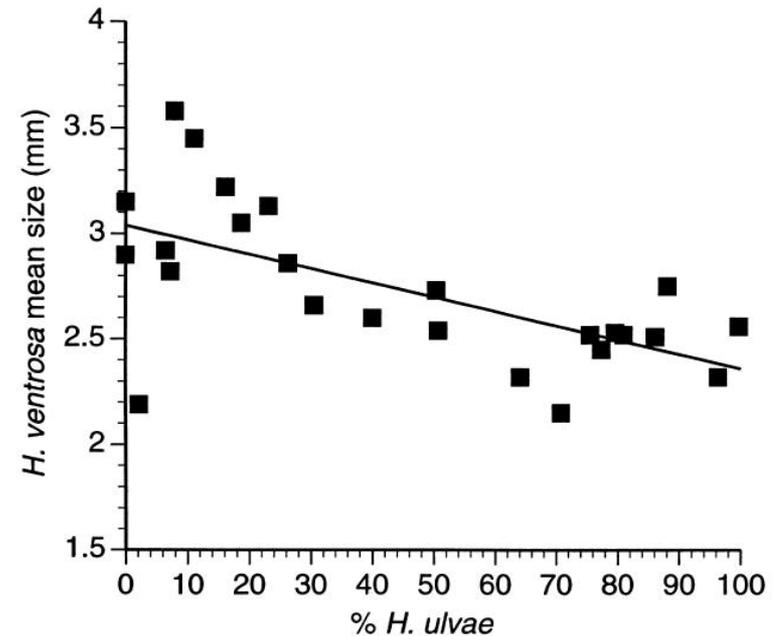
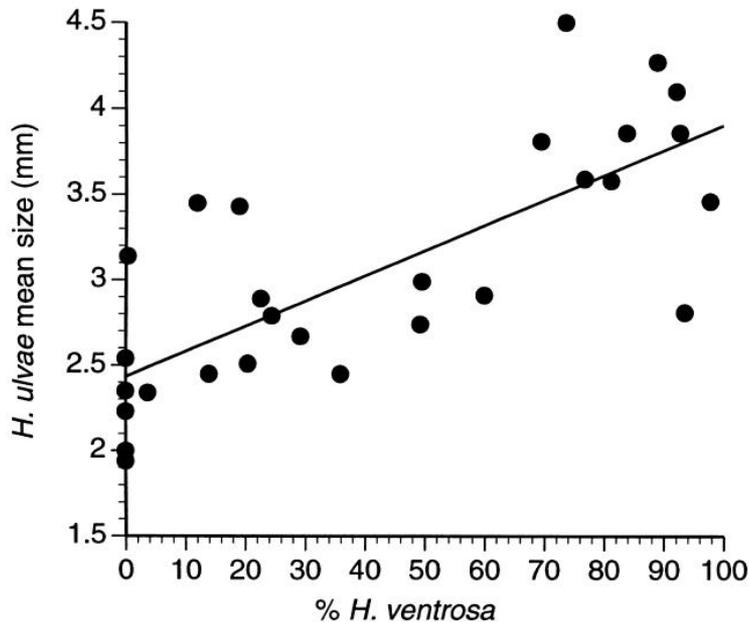


Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,
239 (1999) 167–181

JOURNAL OF
EXPERIMENTAL
MARINE BIOLOGY
AND ECOLOGY

Size of mudsnails, *Hydrobia ulvae* (Pennant) and *H. ventrosa* (Montagu), in allopatry and sympatry: conclusions from field distributions and laboratory growth experiments

Johan Grudemo^a, Kerstin Johannesson^{b,*}



Смещение этологических признаков при экологической диверсификации

Златогузый медник и Желтогорлый медник изменяют характер песни при совместном поселении в одном биотопе.

Character displacement of song and morphology in African tinkerbirds

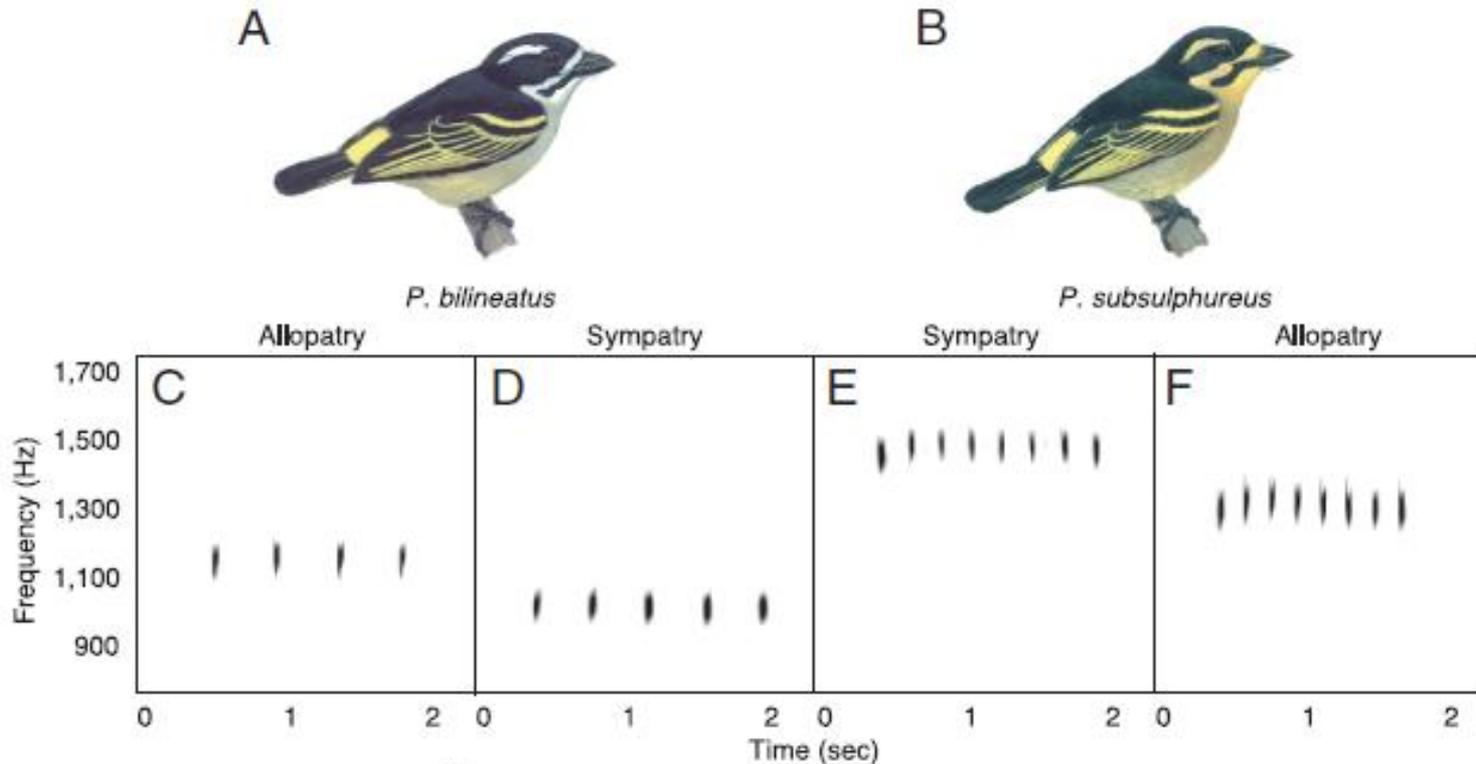
Alexander N. G. Kirschel^{a,b,1}, Daniel T. Blumstein^{a,b}, and Thomas B. Smith^{a,b}

^aDepartment of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, Los Angeles, 621 Charles E. Young Drive South, Los Angeles, CA 90095; and ^bCenter for Tropical Research, Institute of the Environment, University of California, Los Angeles, 619 Charles E. Young Drive East, Los Angeles, CA 90095

Edited by Dolph Schluter, University of British Columbia, Vancouver, BC, Canada, and accepted by the Editorial Board March 27, 2009 (received for review October 8, 2008)

Divergence in acoustic signals between populations of animals can... Piciformes: the Order that includes *Psittacus* tinkerbirds, Mor...

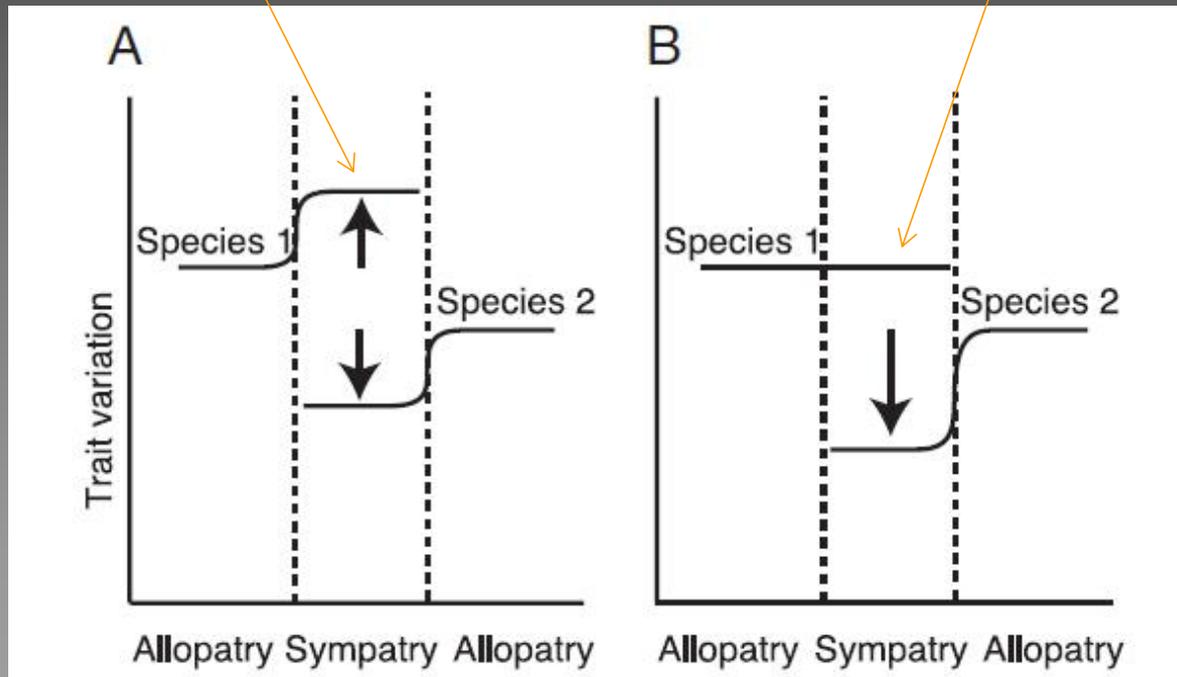
PNAS



Смещение этологических признаков при экологической диверсификации

Оба вида
многочисленны в
одном биотопе

Вид 1
многочисленный,
а вид 2 редкий

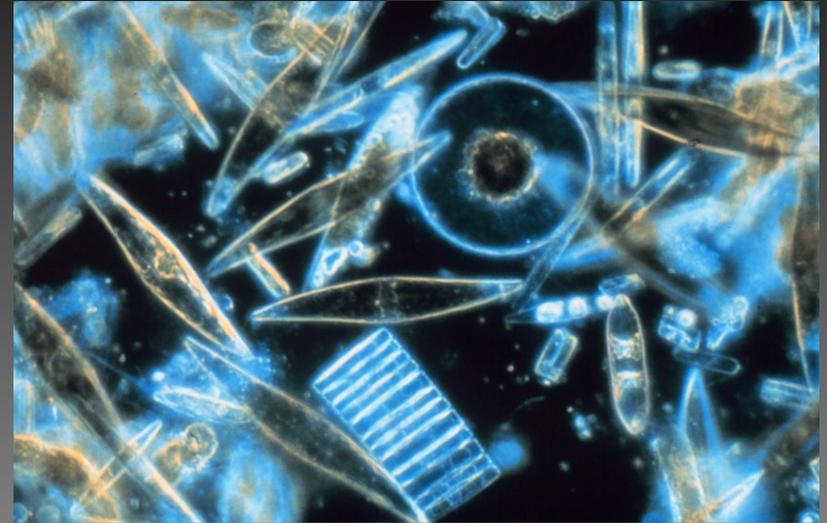


из Kirshel et al, 2008

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.

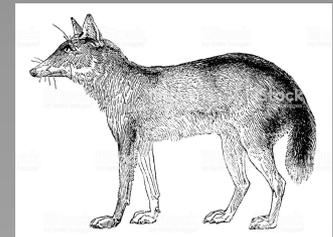
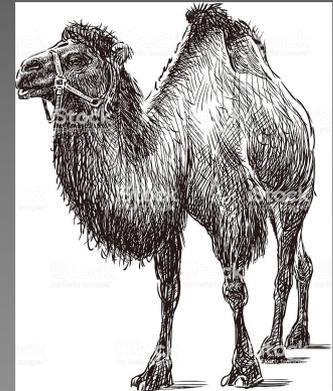
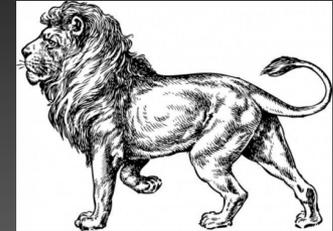
Возможные объяснения

- 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.

Конкуренция и стратегии видов

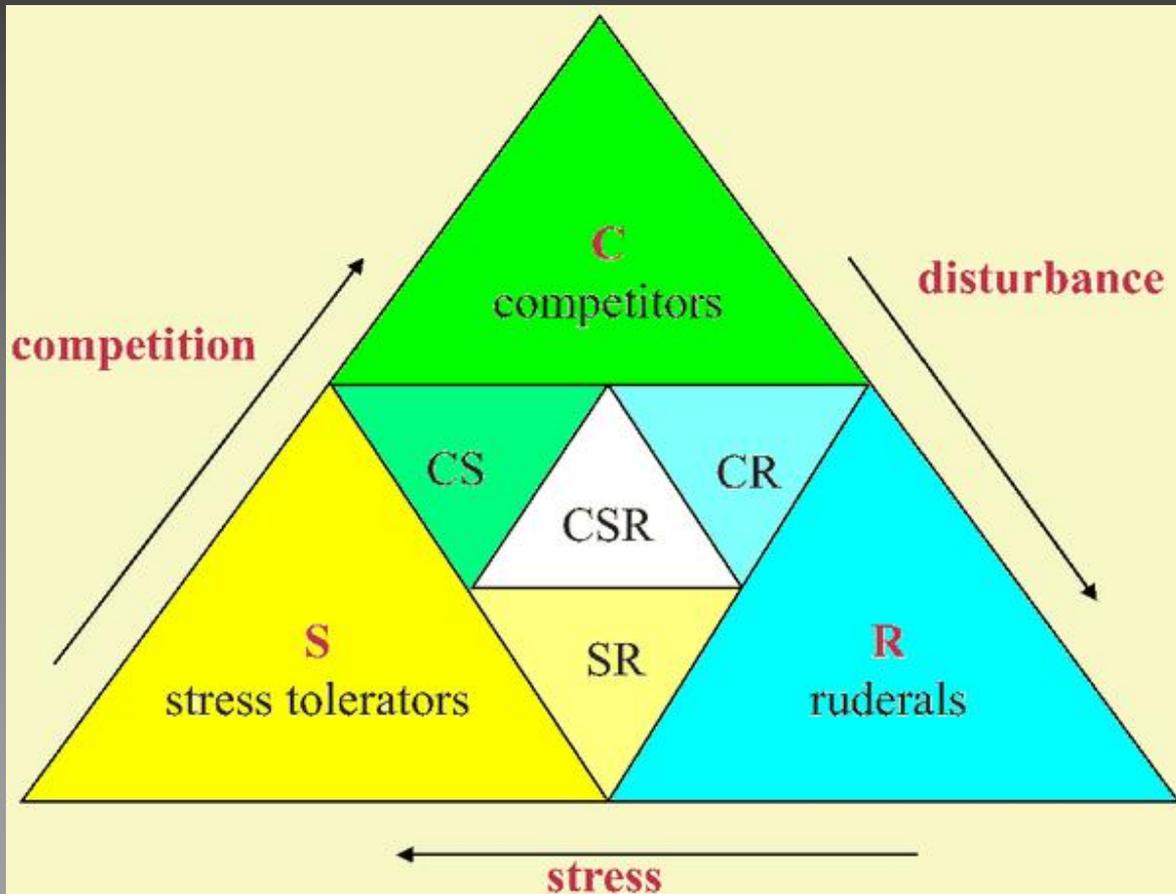
Стратегии видов по Л. Г. Раменскому

- **Виоленты** «энергично развиваясь, они захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов среды».
- **Пациенты** «в борьбе за существование... берут не энергией жизнедеятельности и роста, а своей выносливостью к крайне суровым условиям, постоянным или временным».
- **Эксплеренты:** «имеют очень низкую конкурентную мощност, но зато они способны очень быстро захватывать освобождающиеся территории, выполняя промежутки между сильными растениями, так же легко они вытесняются последними».



Стратегии по Грайму

≈Виоленты



≈Пациенты

≈Эксплеренты

Другая классификация

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

r-стратегия, оппортунистическая стратегия:
максимально возможная скорость роста численности (большая часть энергии уходит в неконкурентоспособных потомков). Быстрая эксплуатация ресурсов.

K-стратегия, или равновесная стратегия:
равновесие с ресурсами, значительная часть энергии уходит в создание крупного конкурентоспособного тела.

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.
- У видов могут быть разные стратегии в отношении конкурентных связей.

Что почитать

- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). Ecology: from individuals to ecosystems. **Chapter 5, Chapter 8.**
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяції и сообщество. Т.1. М.: Мир. 1989. Глава 5, 8.
- Бродский А. К. Общая экология: учебник для высших заведений. - 2-е изд. - М. издательский центр «Академия». - 2007. - 256 с. Глава 7

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
- r-стратегия
- K-стратегия
- Виоленты
- Пациенты
- Эксплеренты
- Конкуренты
- Стресс-толеранты
- Рудералы