

Трофические связи

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

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.

Многообразие способов получения пищи гетеротрофами

- Микрофаги - потребляют часть среды, содержащей питательные частицы (фильтраторы, грунтоеды и т.п.)
- Макрофаги - потребляют конкретный пищевой объект или его часть (фитофаги, настоящие хищники и т.п.)

Многообразие трофических связей

- Потребитель питается частями тела производителя (*саркофагия*)
 - Съедает целиком тело
 - Съедает лишь часть тела
 - Потребитель питается неживыми частями тела производителя .
- Потребитель питается выделениями производителя (*ксенофагия*).
- Потребитель питается мертвыми останками производителя (*некрофагия*)

Ксенофагия

- *Piscicola geometra* питается слизью рыб.



Некрофагия

- В высоких широтах некрофагия преобладает над саркофагией.



Это все, что осталось от селетки за 8 часов пребывания на дне арктического фьорда.

Саркофагия

Питание мертвыми частями тела

- Пухоеды питаются мертвыми клетками перьев.



Функциональная классификация потребителей

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

** Помимо паразитоидов в эту категорию попадают некоторые паразиты (про то, в чем разница, будет на отдельной лекции)*

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.



<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.



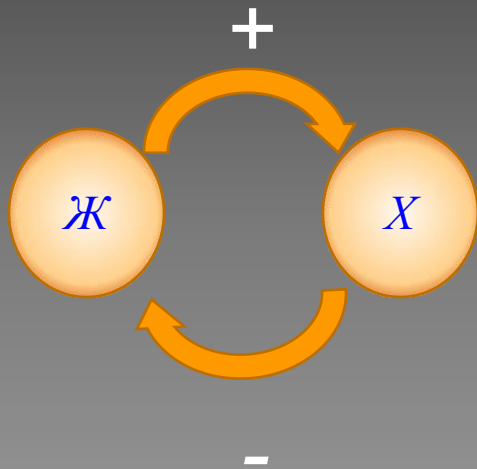
Функциональная классификация потребителей

- Паразиты



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

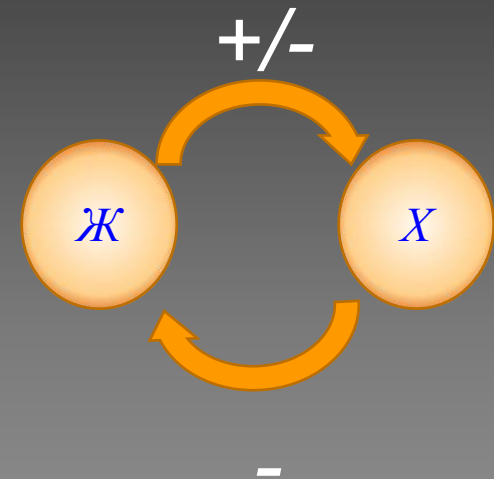
Плюсы и минусы



- 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.



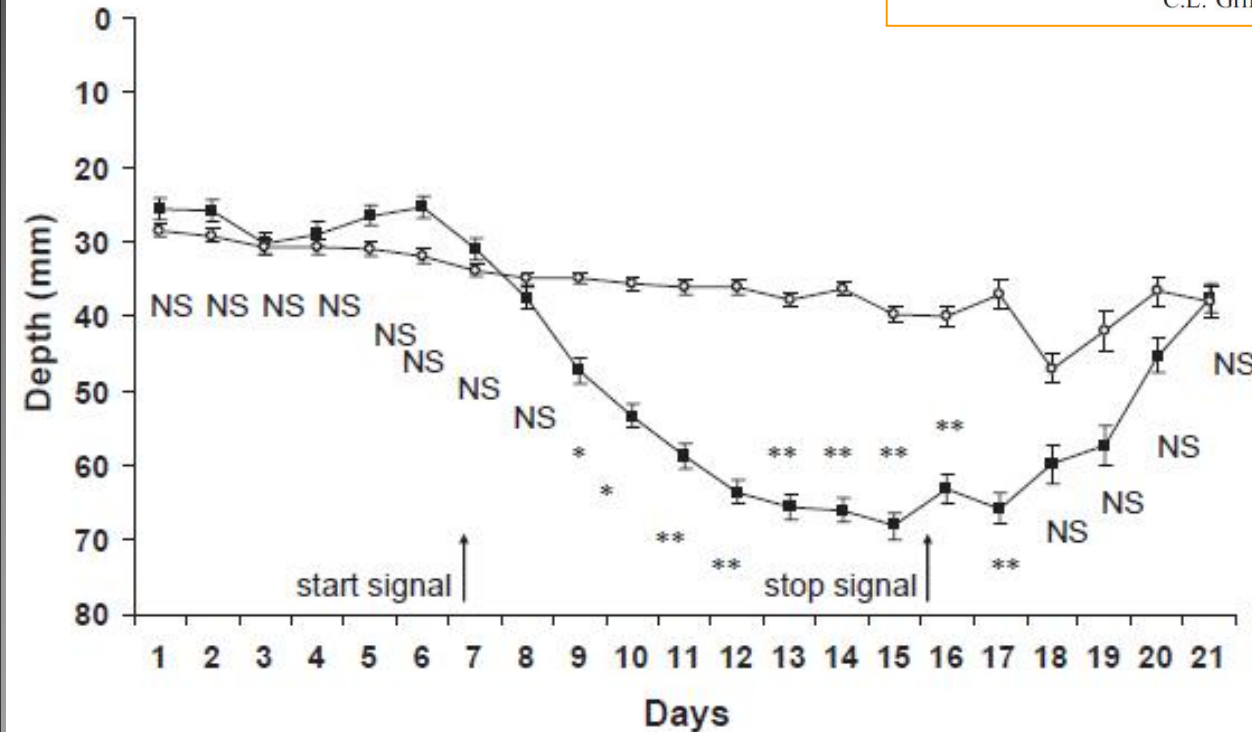
Journal of Experimental Marine Biology and Ecology xx (2005) xxx–xxx

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

- Состав диеты потребителей зависит от
 - Доступности пищевых объектов
 - Их энергетической ценности
 - Опыта потребителя
- Группы хищников 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 взаимодействие с видом жертвы. Часто среди паразитоидов.



<https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/5/54/Chengdu-pandas-d10.jpg/330px-Chengdu-pandas-d10.jpg>

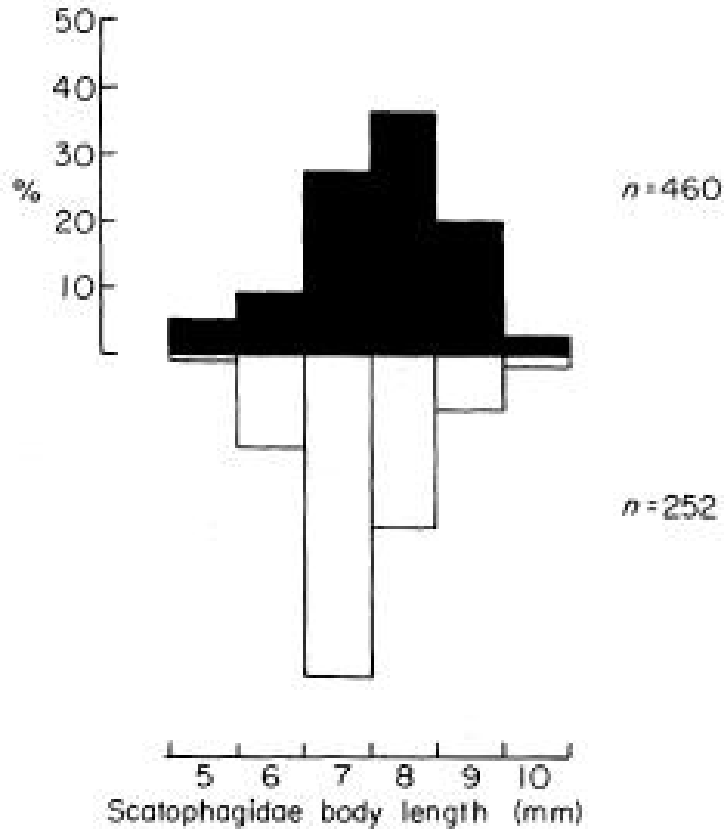
Полифаги

- Имеются анатомические, физиологические и биохимические адаптации пищеварительной системы к полифагии (набор пищеварительных ферментов очень широкий). Часто в биоценозах с бедным видовым составом. Многие переключаются с саркофагии на некрофагию.



Хищники едят не любую
добычу

Что ест трясогузка?



J. Anim. Ecol. (1977), **46**, 37–57

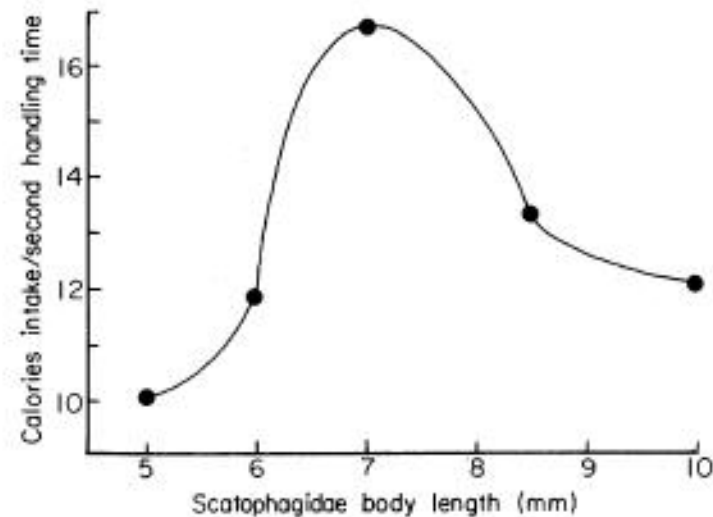
PREY SELECTION AND SOCIAL BEHAVIOUR IN WAGTAILS (AVES: MOTACILLIDAE)

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.



Пищевое предпочтение

Ранжированная диета: Хищники обычно предпочитают те виды жертв, которые за минимальное время обработки дают максимальное количество энергии.

Но... не всегда

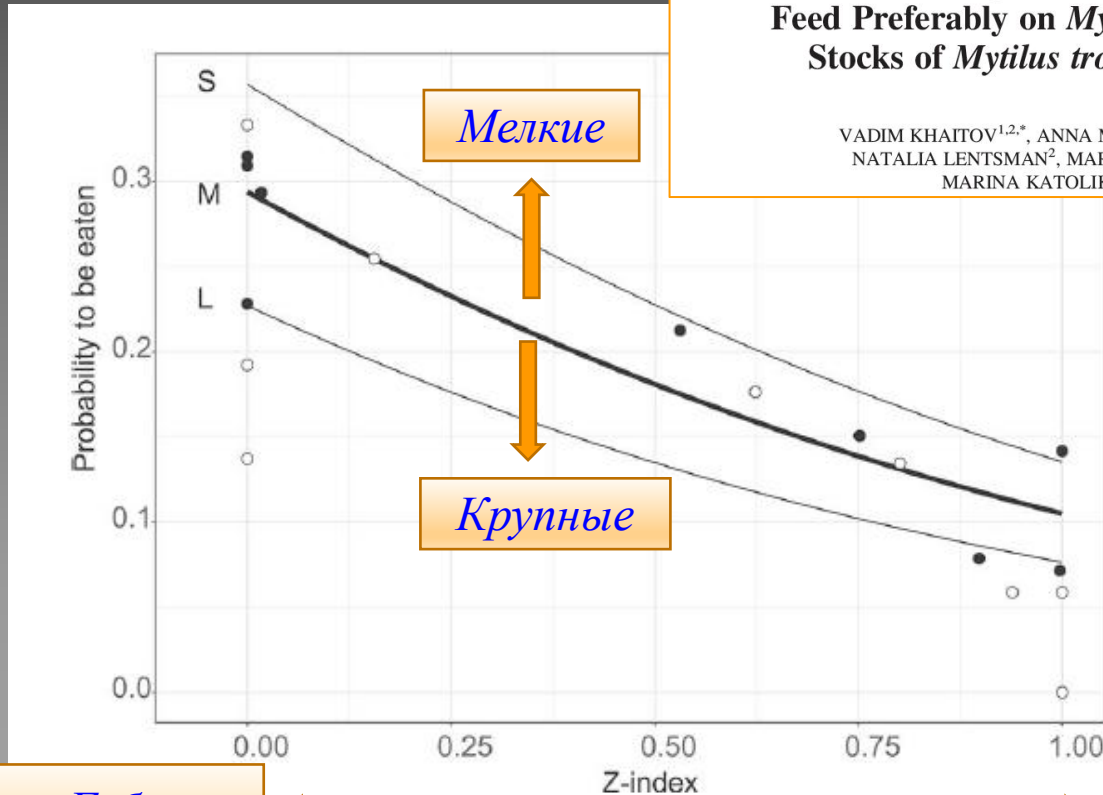
Хищник может предпочитать менее калорийную, но более безопасную пищу

Морские звезды предпочитают
мелких мидий с более гибкими
створками

Reference: *Biol. Bull.* 234: 85–95. (April 2018)
© 2018 The University of Chicago

**Discriminating Eaters: Sea Stars *Asterias rubens* L.
Feed Preferably on *Mytilus trossulus* Gould in Mixed
Stocks of *Mytilus trossulus* and *Mytilus edulis* L.**

VADIM KHAITOV^{1,2,*}, ANNA MAKARYCHEVA¹, MIKHAIL GANTSEVICH³,
NATALIA LENTSMAN², MARIA SKAZINA², ANASTASIA GAGARINA^{2,4},
MARINA KATOLIKOVA⁵, AND PETR STRELKOV^{2,6}



M. trossulus - Гибкие
створки

M. edulis - Прочные
створки

Пищевое предпочтение

Сбалансированная диета - хищник выбирает не какой-то один пищевой объект, а питается смешанным набором объектов. Выбор пищи осуществляется не по ее энергетической ценности.

- При смешанной диете может наблюдаться оптимальное соотношение между потребляемой энергией и поглощаемыми попутно токсинами и прочими нежелательными веществами.
- При смешанном питании затраты на поиск оптимальной пищи меньше, чем при ранжированной диете.

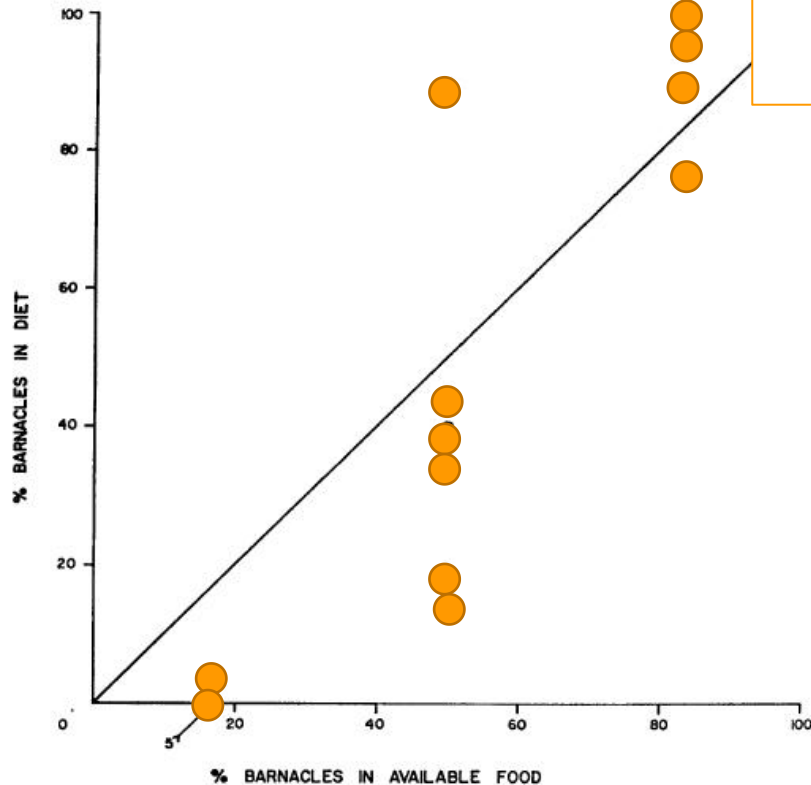
Что делать, если
предпочитаемой пищи очень
мало?

Переключение пищевых предпочтений

SWITCHING IN GENERAL PREDATORS: EXPERIMENTS ON PREDATOR SPECIFICITY AND STABILITY OF PREY POPULATIONS¹

WILLIAM W. MURDOCH

Department of Biological Sciences, University of California, Santa Barbara



Хищные улитки *Acanthina* переключаются с одного вида жертвы на другой в зависимости от соотношения обилия жертв

M. edulis



Acanthina sp.



Balanus glandula



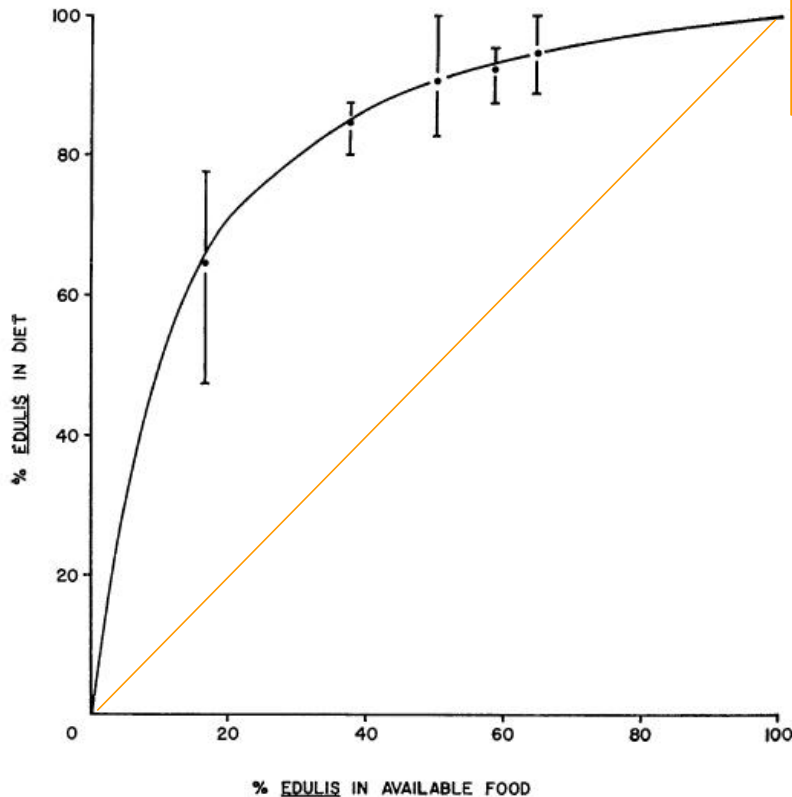
Borja 2008

Переключение пищевых предпочтений

SWITCHING IN GENERAL PREDATORS: EXPERIMENTS ON PREDATOR SPECIFICITY AND STABILITY OF PREY POPULATIONS¹

WILLIAM W. MURDOCH

Department of Biological Sciences, University of California, Santa Barbara



Хищные улитки *Thais* не переключаются с одного вида жертвы на другой, вне зависимости от соотношения обилия жертв

M. californianus

Thais sp.

M. edulis



Почему в каких-то случаях
происходит переключение, а в
каких-то нет?

Теория оптимального фуражирования

Базовые посылки теории

- Отбор благоприятствует эффективному фуражированию: максимум энергии (или вещества) за минимум времени.
- Поведение хищника, которое он демонстрирует в настоящем, является результатом отбора, действовавшего в прошлом

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)

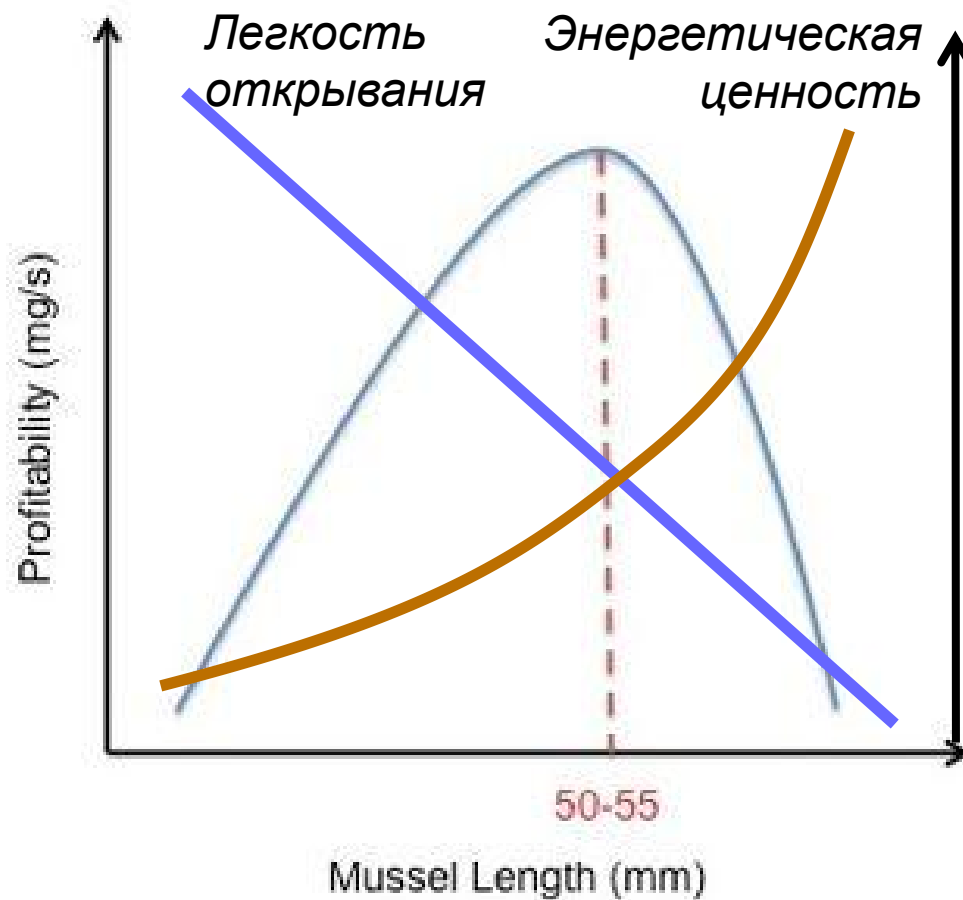
Кого выбрать?

- Пусть в местообитании представлено только два вида жертв P_1 и P_2
- Вид 1 даст хищнику энергию E_1 , а вид 2 даст 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.



А может ли хищник переключаться на менее привлекательный вид жертвы?

Из предыдущего рассуждения:

Если $E_1/h_1 > E_2/h_2$, то P_1 предпочтительнее, чем P_2

НО!

Если доступность жертв разная, т.е.

$$s_1 > s_2$$

Время поиска P_2 существенно меньше, чем время поиска P_1

Тогда, если

$$E_2/h_2 > E_1/(h_1 + s_1)$$

Хищник будет переключаться на P_2 .

если

$$E_2/h_2 < E_1/(h_1 + s_1)$$

Хищник будет продолжать искать P_1 .

Базовое выражение теории оптимального фуражирования

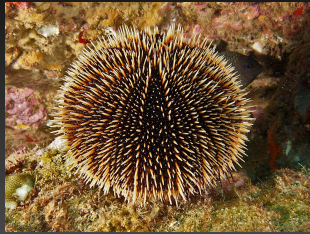
Оптимальный выбор

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

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

- 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

Предсказания модели

- Хищник, у которого время обработки значительно меньше времени поиска должен быть генералистом:
 - Насекомоядные птицы долго ищут, но едят всех найденных насекомых.
- Хищник, у которого время обработки пищи значительно больше времени поиска, должен быть специалистом
 - Львы живут рядом с жертвами, но обрабатывать ее (ловить, убивать и т.д.) долго и энергозатратно - надо специализироваться на старых, молодых или больных.

Предсказания модели

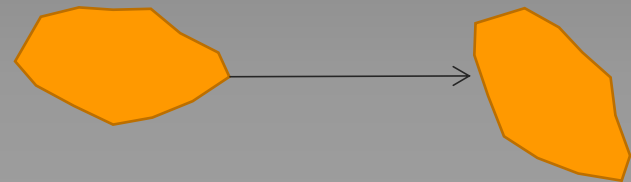
- Хищники должны иметь более разнообразную диету в бедных сообществах и более однообразную в богатых.
 - Большинство хищников в арктических сообществах могут переходить на некрофагию.
 - Медведи в более богатых рыбой реках поедают не всю рыбу, а только самую энергетически ценную (самок с икрой).
- Менее энергетически ценная добыча должна игнорироваться вне зависимости от ее обилия.
 - Даже при очень высоком обилии молодых моллюсков кулики-сороки будут искать более крупных особей.

Предсказания модели

- Естественный отбор должен способствовать образованию более тесного контакта хищника и жертвы (уменьшение времени обработки)
 - Паразитоиды и паразиты часто являются результатом эволюции хищников.
- Естественный отбор должен способствовать эволюции в сторону полифагии (уменьшение времени поиска)
 - Монофаги довольно редки. Большое количество хищников могут потреблять разные виды жертв.

Хищники и жертвы в пятнистых местообитаниях

- Пищевые ресурсы очень часто распространены пятнами, разделенными пространством, где ресурсов мало.
- Как долго следует оставаться хищнику в пределах пищевого пятна?



На перемещение из одного пятна в другое тратится время и энергия

Теорема о предельном значении (marginal value theorem)

Хищник должен покинуть участок, когда предельная скорость отлова жертвы на участке его кормления уменьшается до скорости отлова, равной среднему значению, взятому по всему местообитанию.

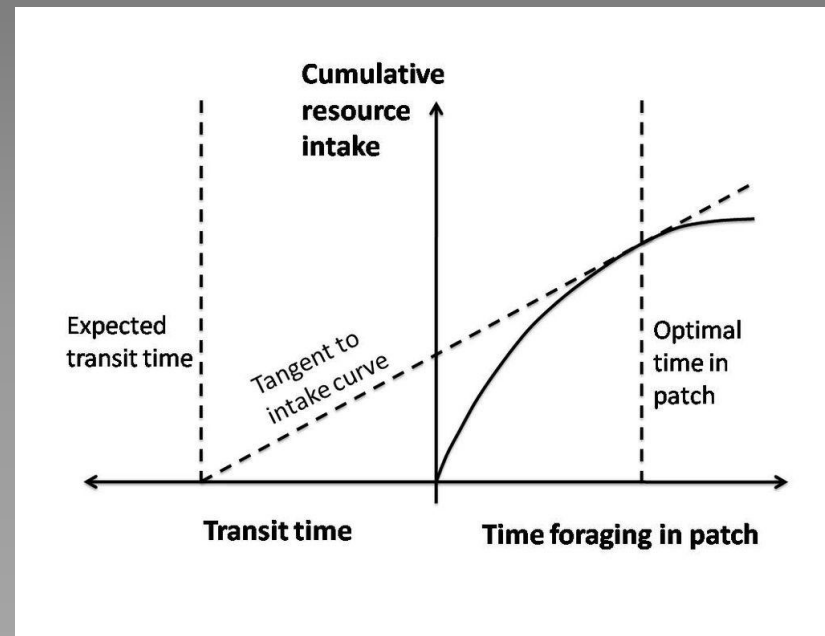
В какое пятно лучше переместиться?



Теорема о предельном значении (marginal value theorem)

Какая стратегия лучше если время ограничено?

- Собирать все яблоки с одного дерева.
- Перемещаться между всеми деревьями и брать по несколько яблок с каждого.
- Ответ: обе субоптимальны!
- Оптимальная стратегия: собирать яблоки с одного дерева, пока это не станет слишком трудоемко, потом переходить к следующей яблоне. Ближайшая яблоня должна находиться на оптимальном расстоянии.



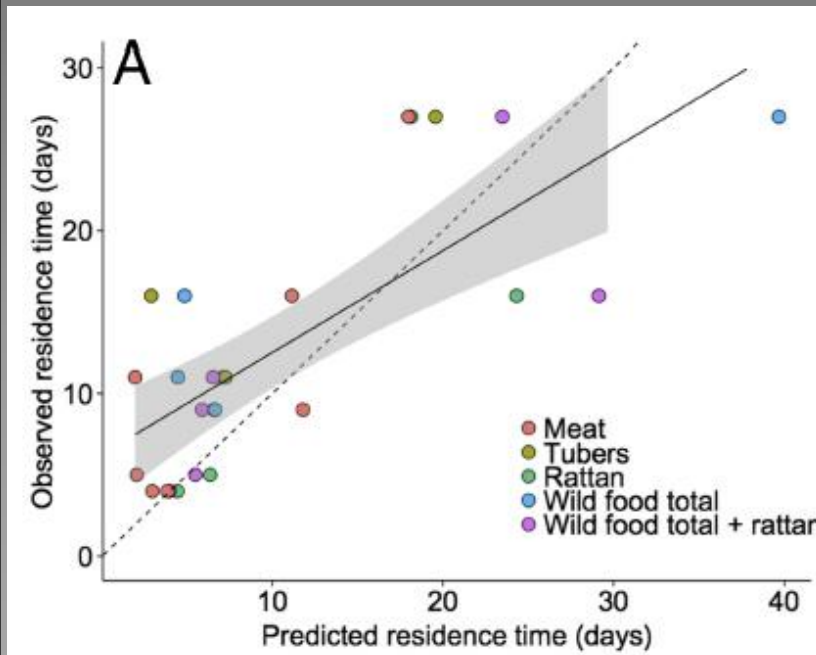
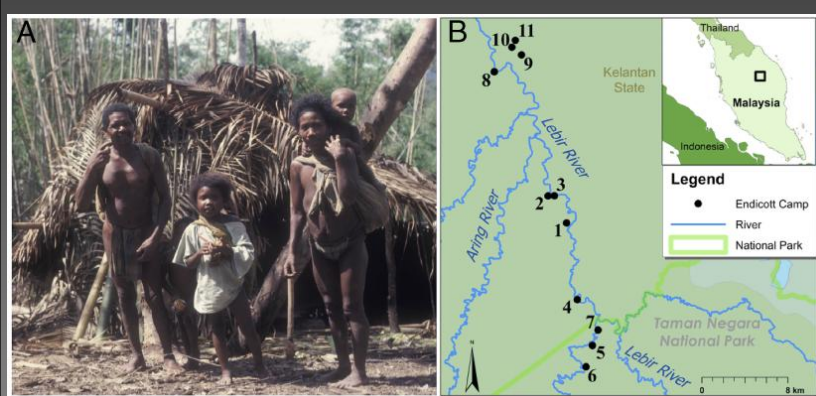
Hunter-gatherer residential mobility and the marginal value of rainforest patches

Vivek V. Venkataraman^{a,1}, Thomas S. Kraft^b, Nathaniel J. Dominy^c, and Kirk M. Endicott^c

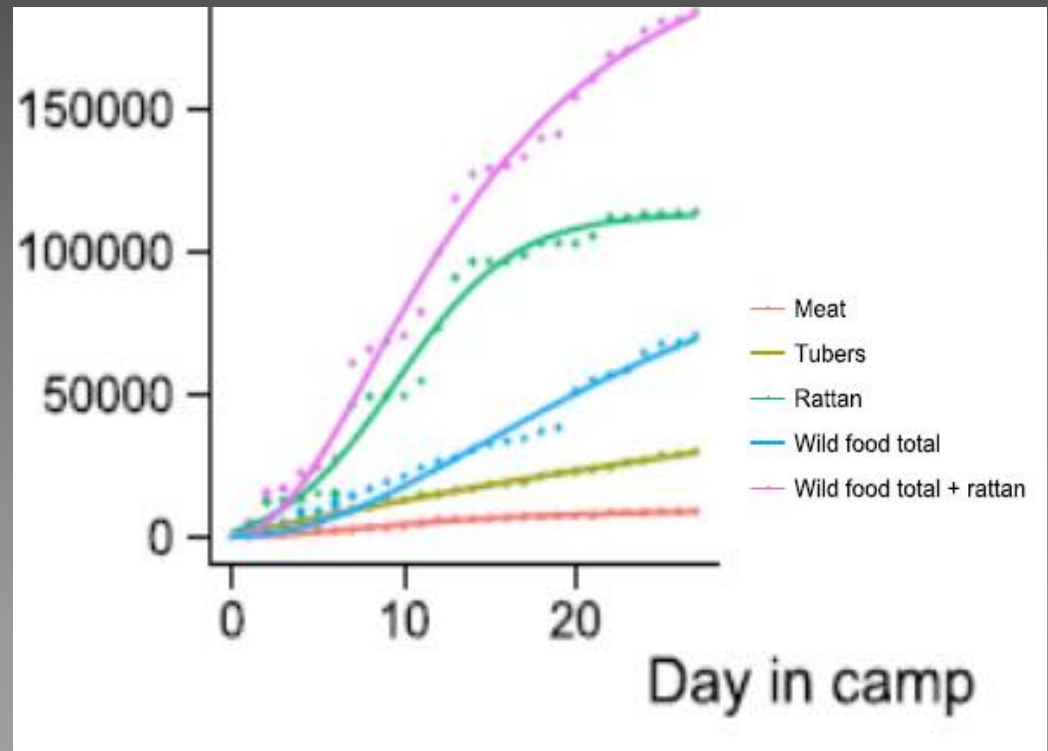
^aDepartment of Human Evolutionary Biology, Harvard University, Cambridge, MA 02138; ^bDepartment of Biological Sciences, Dartmouth College, Hanover, NH 03755; and ^cDepartment of Anthropology, Dartmouth College, Hanover, NH 03755

Edited by Robert L. Kelly, University of Wyoming, Laramie, WY, and accepted by Editorial Board Member James O'Connell January 17, 2017 (received for review November 9, 2016)

PNAS



Энергия, получаемая из пищи

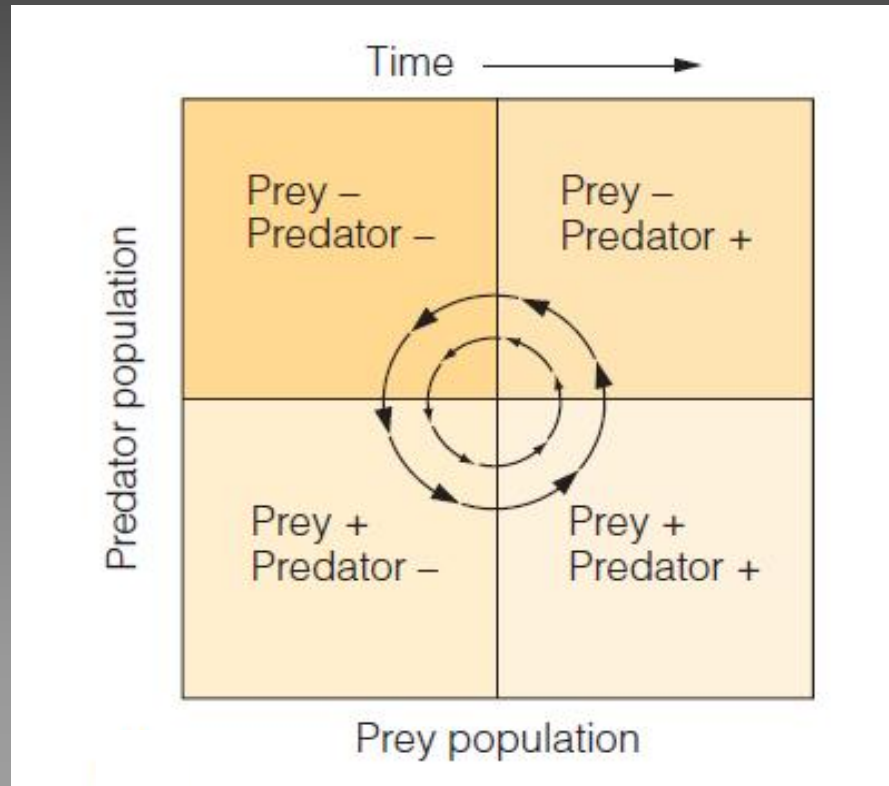


Режим стоянок и миграций в племени охотников-собирателей совпадает с предсказаниями модели.

Динамика популяции хищников и жертв

Популяционные параметры хищников и жертв взаимозависимы

Из общих соображений очевидно



Система уравнений Лотки-Вольтерра



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

Взаимная регуляция популяций

В двух уравнениях системы есть общий член:

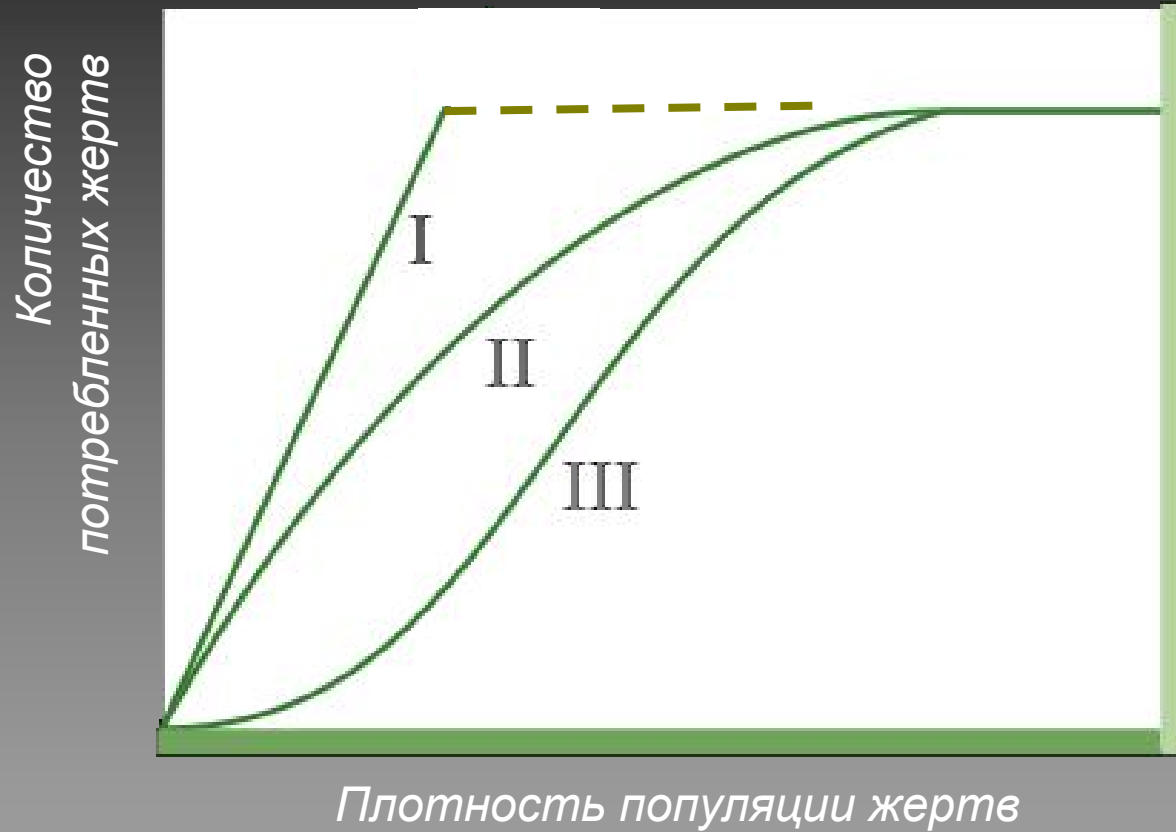
$$aNP$$

- Для жертвы ($-aNP$): Чем больше хищника тем больше снижение численности жертвы.
- Для хищника ($+aNP$): Чем больше жертвы, тем больше численность хищника (**численный ответ** популяции хищника). Но! есть и **функциональный ответ**.

Функциональный ответ популяции
хищника:

Как зависит потребляемость жертв от
их обилия?

Три типа функциональных ответов хищников на обилие жертв



NB! На самом деле типов функциональных ответов может быть значительно больше

Тип I

- Потребление жертв пропорционально их обилию: $(aP)N$
- При таком типе функционального ответа $h \ll s$. Хищник почти не тратит время на обработку добычи. Тогда бюджет времени хищника $T = s$.
- Если ввести величину «интенсивность поедания за единицу времени» (обозначим « c »), то за время T хищники потребят
$$N_{con} = cNs$$
- Потребление жертв перестает расти по мере увеличения плотности жертв, хищник не способен обрабатывать столько добычи.
- По мере увеличения численности жертв хищник потребляет только тех у кого E/h максимально.
- Примеры: моллюски-фильтраторы, усатые киты.

Тип II

- Если время обработки добычи (h) высоко, то бюджет времени хищника будет таким:

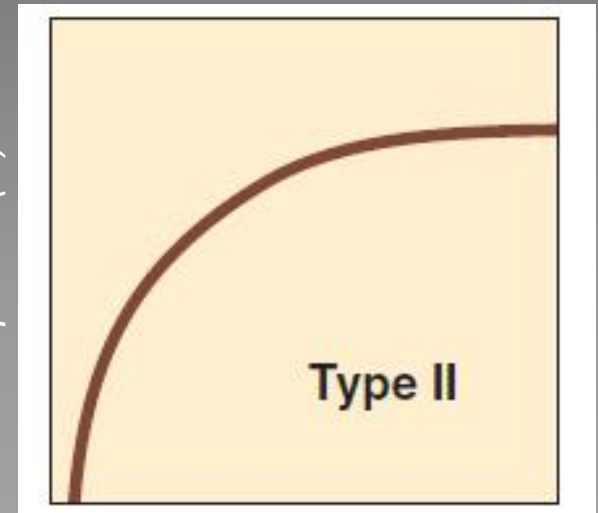
$$T = s + N_{con}h$$

$$s = T - N_{con}h$$

- Если $N_{con} = cNs$, то $s = N_{con} / (cN)$
- $N_{con} / (cN) = T - N_{con}h$
- $N_{con} / (cN) + N_{con}h = T$
- $N_{con} (1/(cN) + h) = T$
- $N_{con} (1 + hcN)/(cN) = T$
- $N_{con} = T (cN)/(1 + hcN)$

Если c, T, h -
константы, то

Численность популяции
жертвы (N)



Численность популяции
жертвы (N)

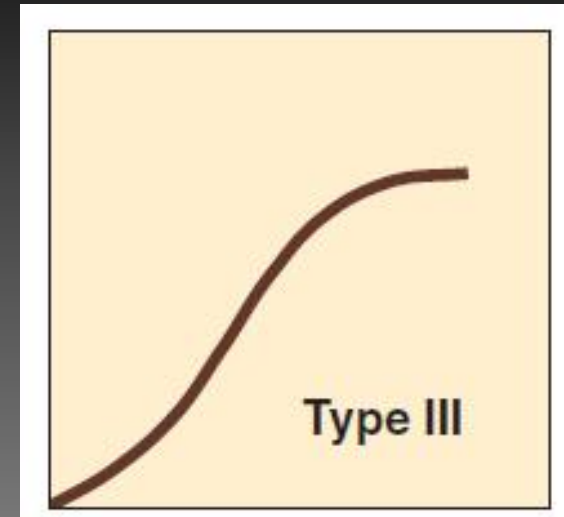
Тип II

- Этот тип характерен для «настоящих» хищников.
- Следствие: При очень высокой плотности популяции жертв, $s = 0$ и весь бюджет времени хищника направлен на обработку добычи h . В итоге, уровень смертности жертв сильно снижается по мере увеличения численности жертвы.
- Жертвам выгодно иметь высокую плотность. Многие виды жертв имитируют высокую плотность.

Тип III

- Если численность жертвы очень низка, то хищник почти ее не потребляет, он переключается на другие виды жертв (может даже с меньшим E/h).
- Более характерно для хищных позвоночных.
- Часто возникает в результате наличия у хищника «образа любимой жертвы». Хищник-рутинер ориентирован на какой-то определенный вид жертвы. Необычный вид жертвы, пока не стал очень обильным, находится в большей безопасности, чем излюбленная пища.

Численность популяции
жертвы (N)



Численность популяции
жертвы (N)

От типа функционального
ответа хищника зависит связь
его популяции с популяцией
жертвы

Система уравнений Лотки-Вольтерра

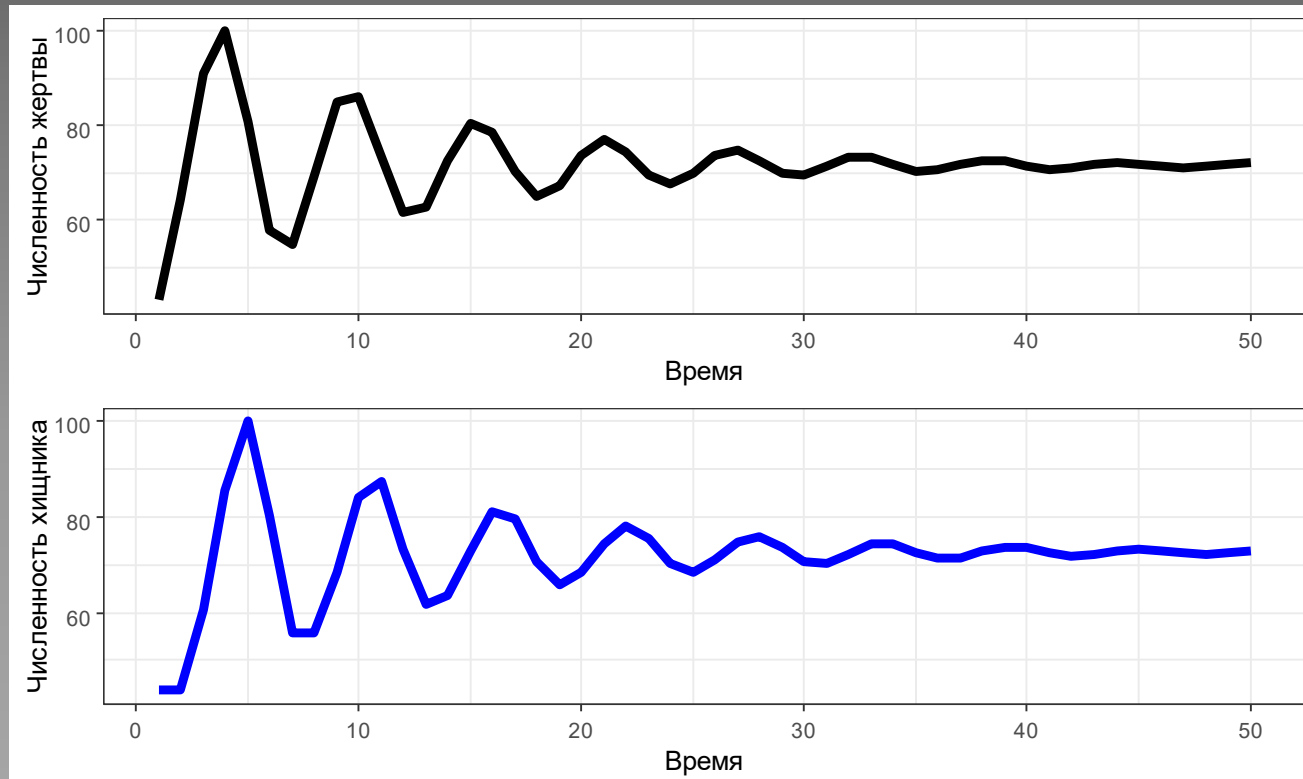
$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - aNP \\ \frac{dP}{dt} = faNP - qP \end{cases}$$

Здесь и находится функциональный ответ хищника

- В основе модели Лотки-Вольтерра лежит функциональный ответ I типа, то есть потребление жертвы пропорционально ее обилию.
- Есть еще много других типов моделей!

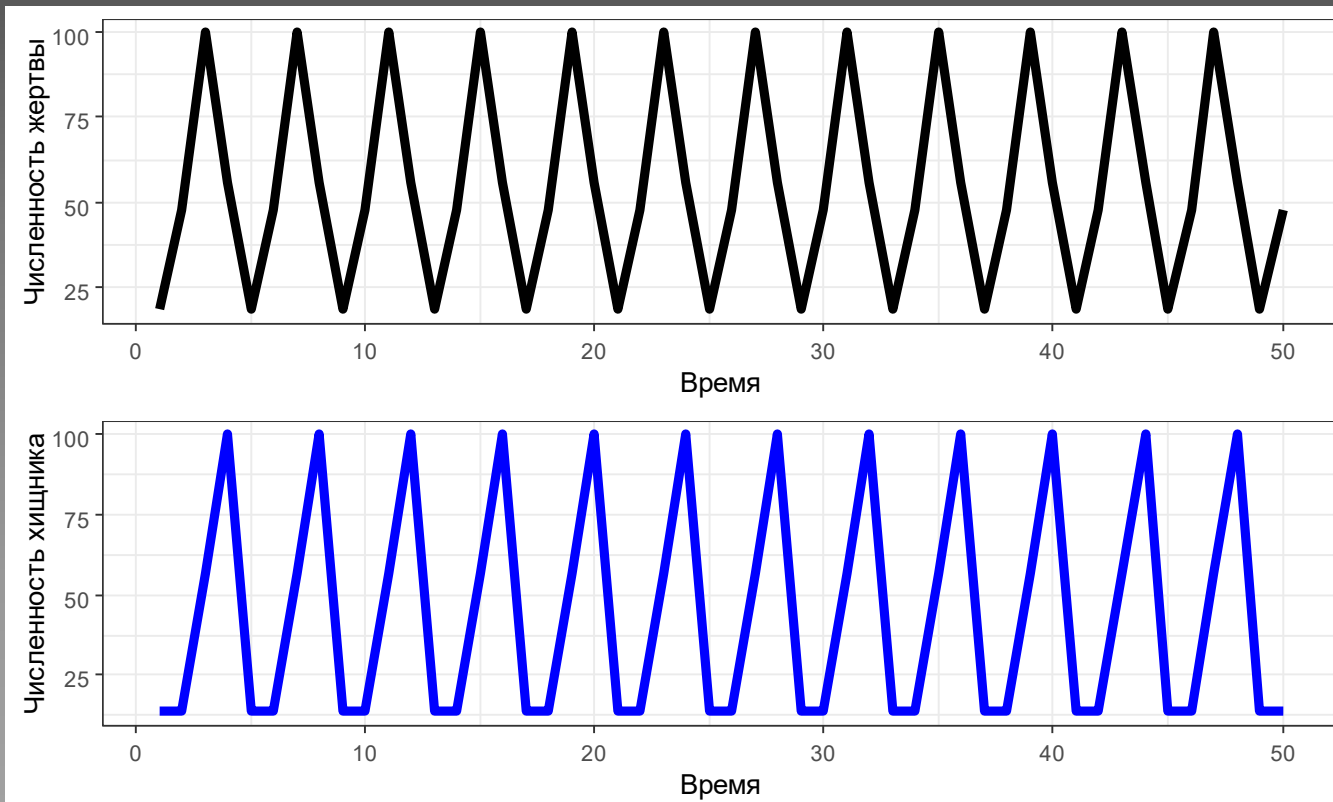
Предсказания модели Лотки-Вольтерра

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



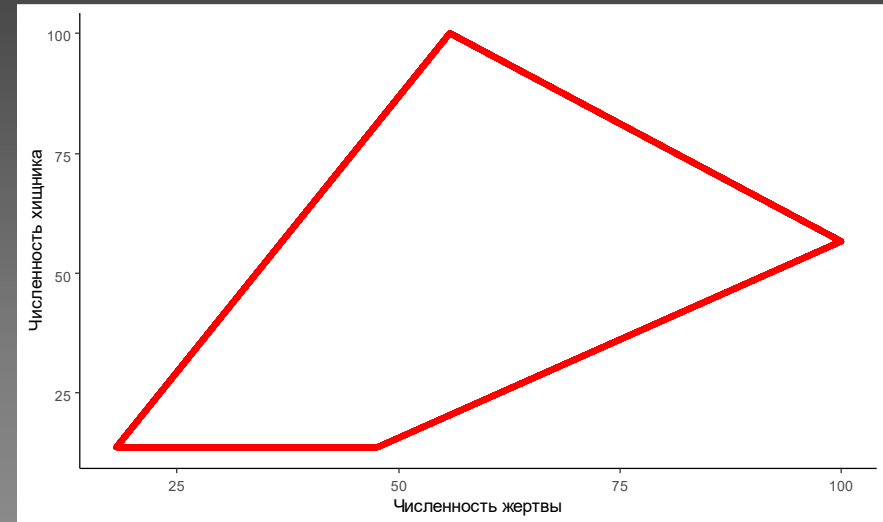
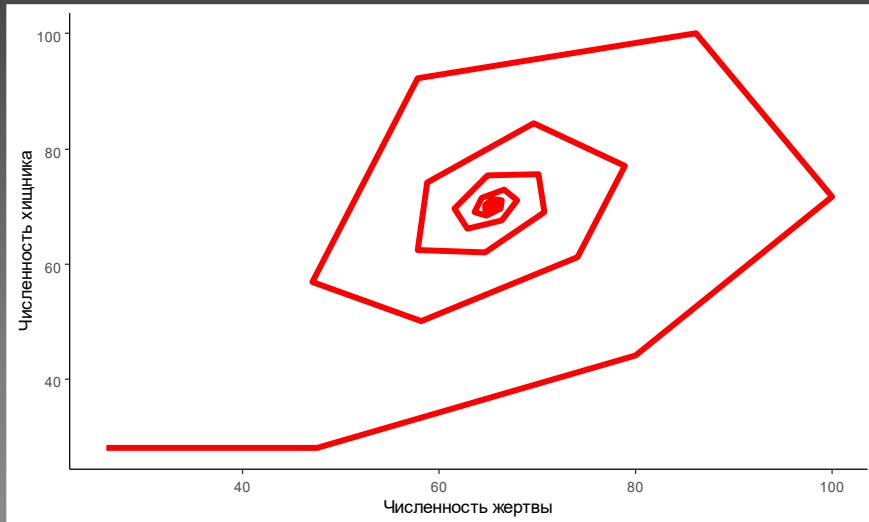
Предсказания модели Лотки-Вольтерра

- При некоторых сочетаниях параметров должны наблюдаться регулярные циклы



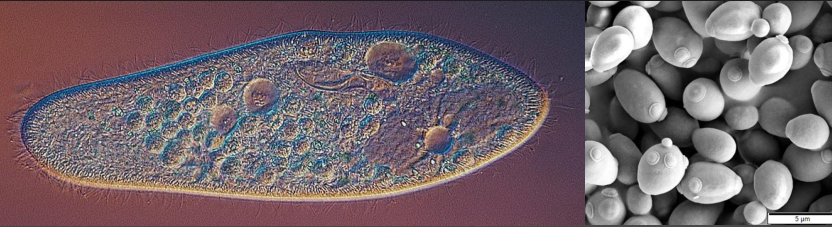
Предсказания модели Лотки-Вольтерра

Фазовые портреты



А как в природе?

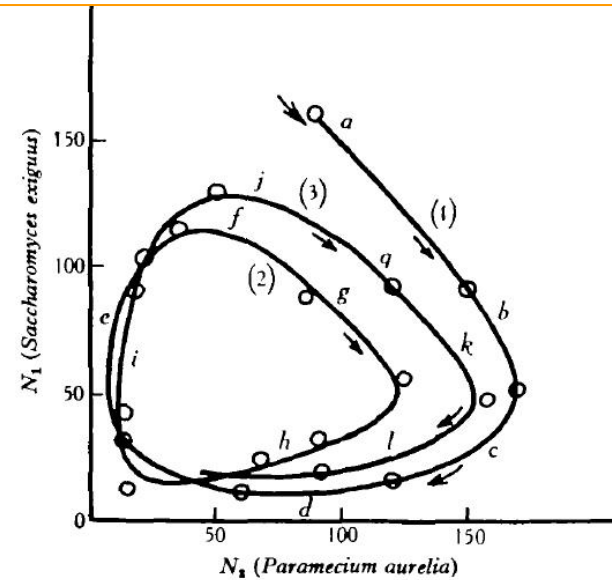
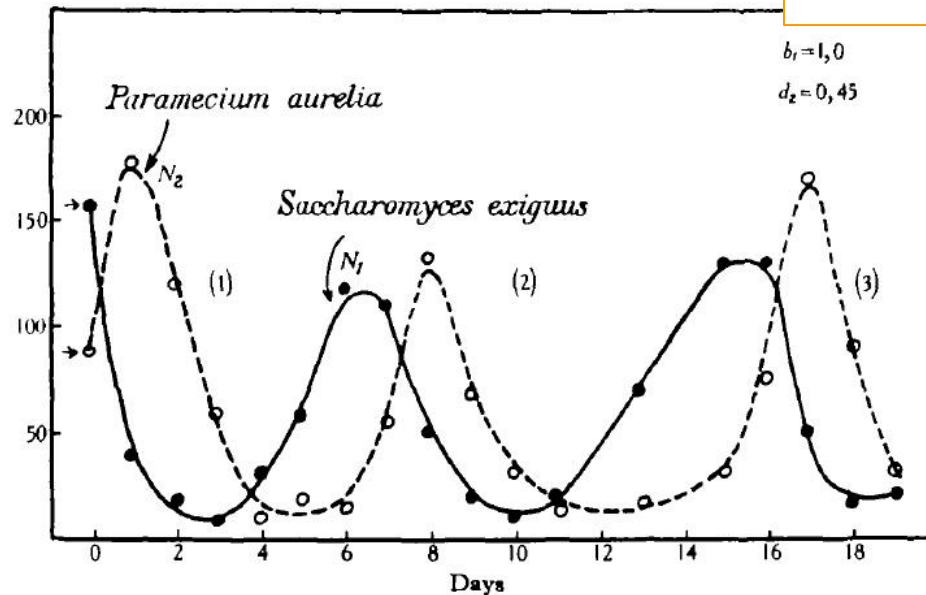
Опыты Г. Ф. Гаузе (1934)



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

BY G. F. GAUSE.

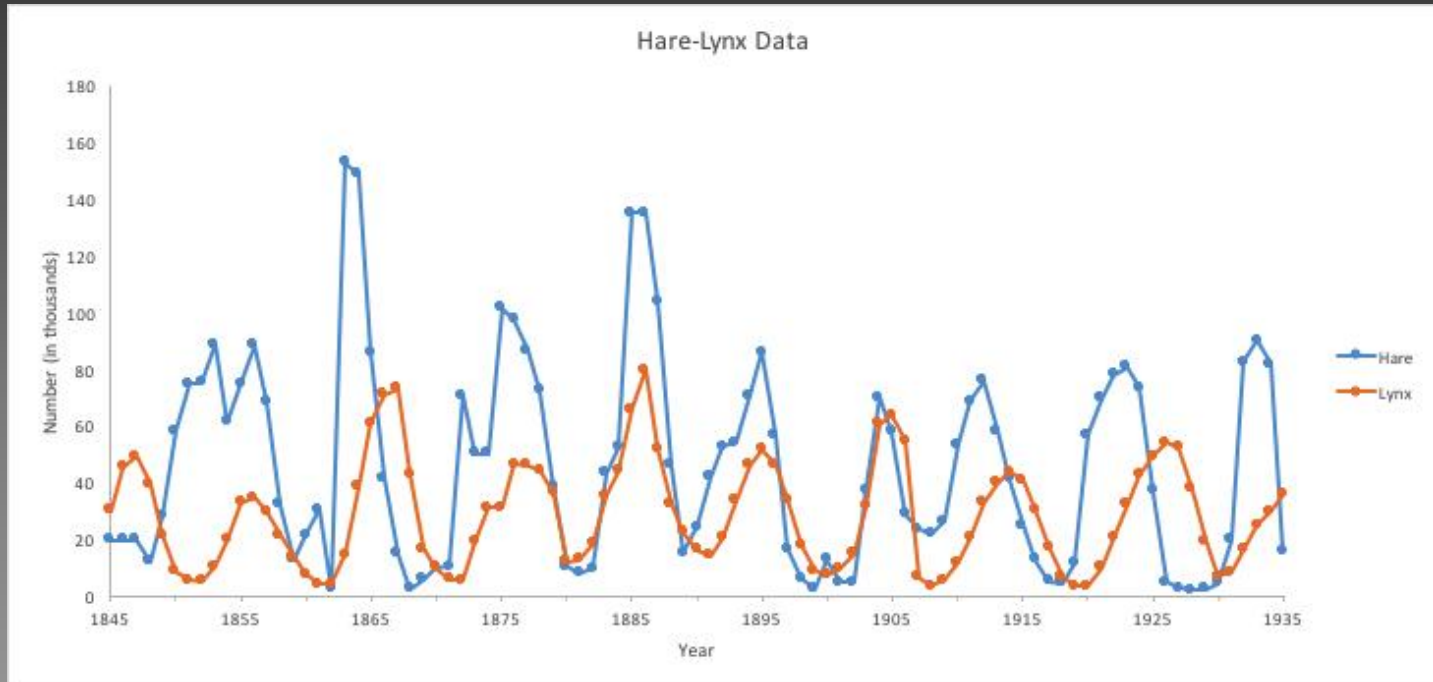
(Zoological Institute, Moscow University.)



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

Знаменитые данные компании Гудзонова залива

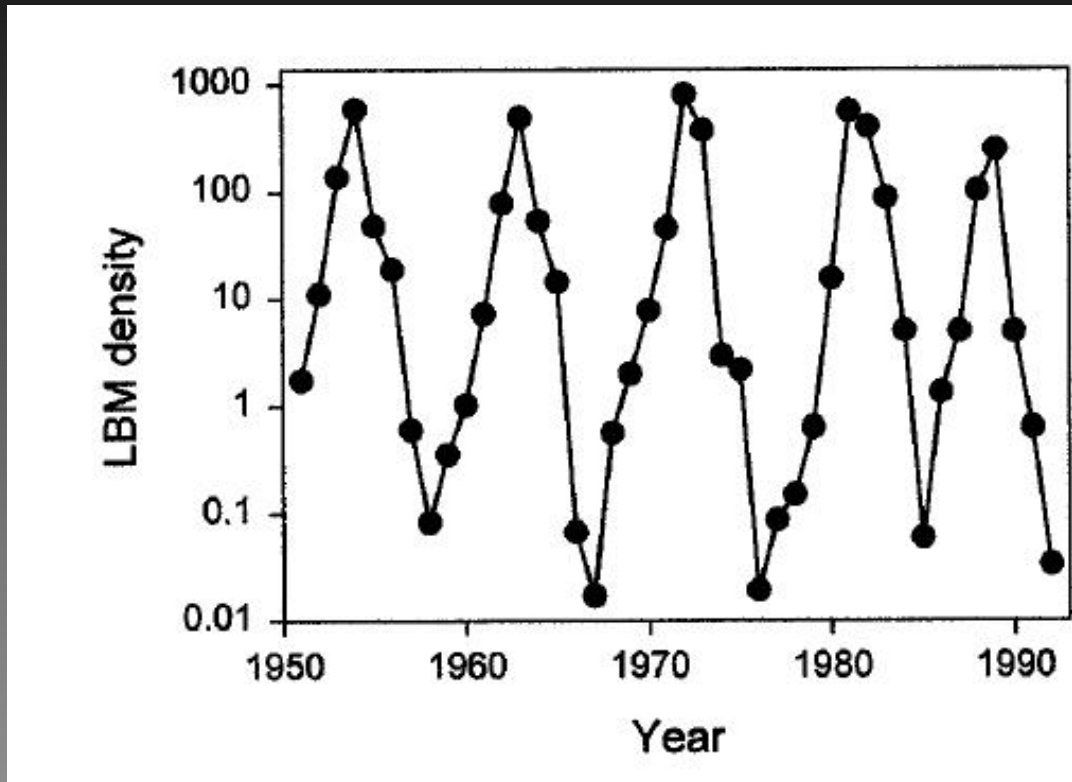
- Динамика добычи зайцев и рысей.
- Но.... не все так просто



- 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....

Всегда надо рассматривать
конкурирующие гипотезы

Динамика лесных вредителей

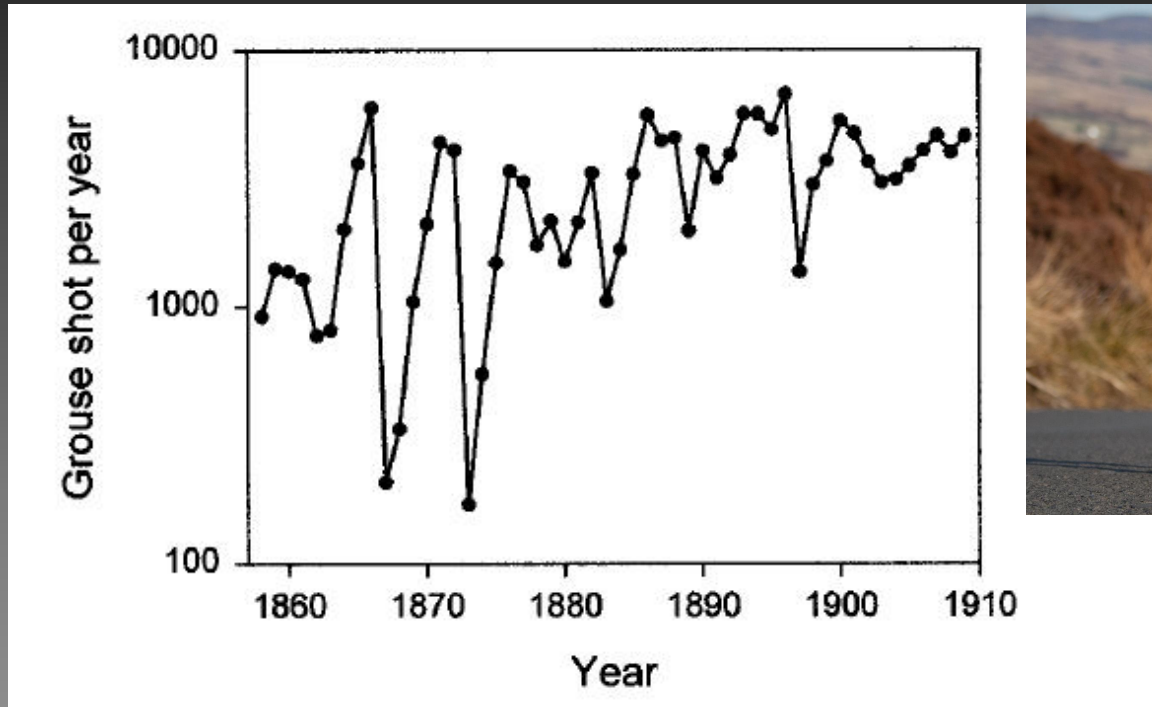


- Явно динамика второго порядка - есть какие-то взаимоотношения.
- Гипотеза материнского эффекта
- Гипотеза качества пищи (ответная реакция лиственницы)
- Паразитоидная гипотеза

Логика поиска механизма динамики

1. Временной ряд, отражающий изменения численности
2. Гипотезы о механизмах изменений
3. Построение «болванок» моделей
4. Оценка параметров моделей на основе реальных данных (временной ряд, эксперименты, наблюдения)
5. Подстановка параметров в модели
6. Оценка соответствия реальных данных и предсказанных моделей
7. Сравнение предсказаний от моделей, построенных для разных гипотез.
8. Выбор модели, наиболее согласующейся с данными

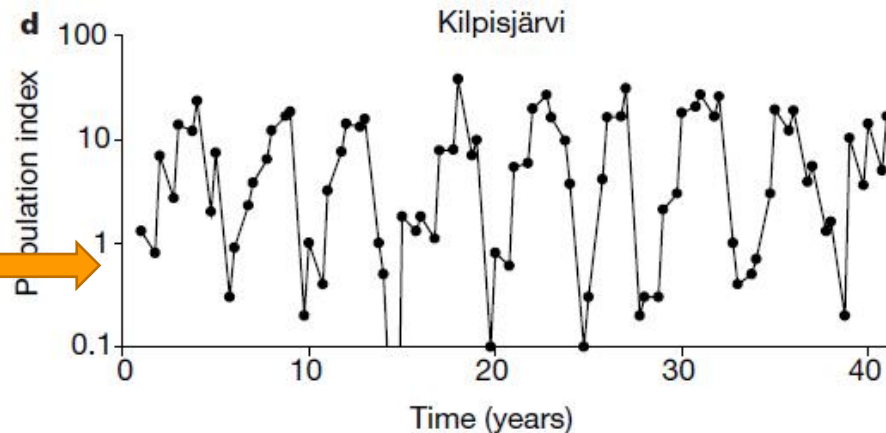
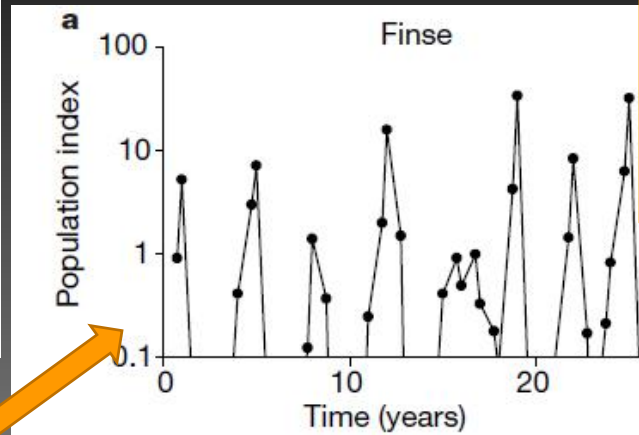
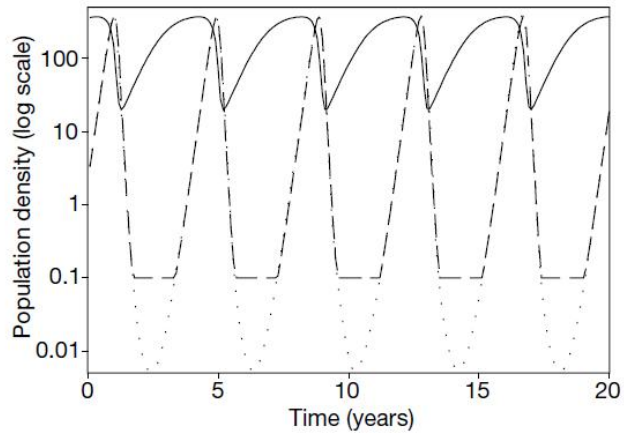
Данные по отстрелу куропаток при спортивной охоте в Англии



- Не все, что демонстрирует колебания может быть следствием отношений между видами.
- У куропаток естественных врагов очень мало.
- Гипотеза внутривидовой конкуренции.
- Паразитарная гипотеза.

При анализе временных рядов
мелочей не бывает

Лемминги сложнее, чем кажется....



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).

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.

Что почитать

- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). Ecology: from individuals to ecosystems. **Chapter 9**.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяції и сообщества. Т.1. М.: Мир. 1989. Глава 8, 9.
- Бродский А. К. Общая экология: учебник для высших заведений. - 2-е изд. - М. издательский центр «Академия». - 2007. - 256 с. Глава 6, 8.
- Turchin, Peter. Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis. Vol. 35. Princeton university press, 2003.

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)
- Переключение пищевого предпочтения
- Пищевое предпочтение
- Полифаги
- Ранжированная диета
- Саркофагия
- Сбалансированная диета
- Теорема о предельном значении
- Теория оптимального фуражирования
- Фазовый портрет
- Функциональный ответ хищников
- Хищники
- Хищники-генералисты
- Хищники-специалисты