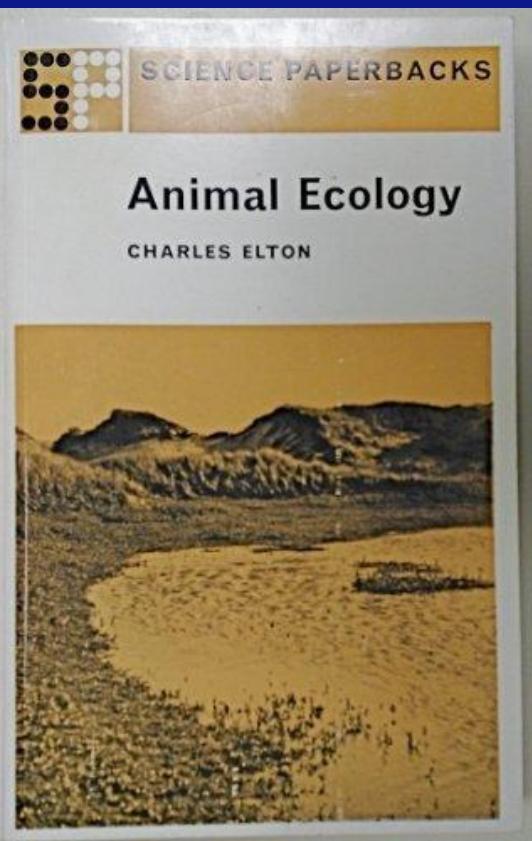


Конкурентные взаимоотношения

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

Экологическая ниша - модель Элтона

Чарльз Элтон

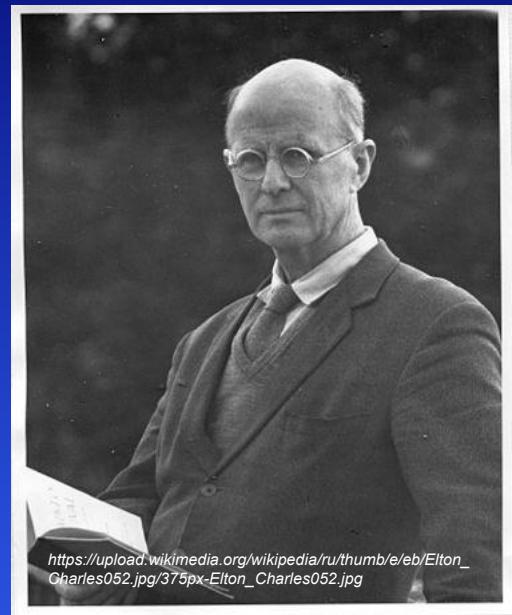


not merely what it looks like, and the term used is "** niche*." Animals have all manner of external factors acting upon them—chemical, physical, and biotic—and the "*niche*" of an animal means its place in the biotic environment, its relations to food and enemies. The ecologist should cultivate the 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.



https://upload.wikimedia.org/wikipedia/ru/thumb/e/eb/Elton_Charles052.jpg/375px-Elton_Charles052.jpg

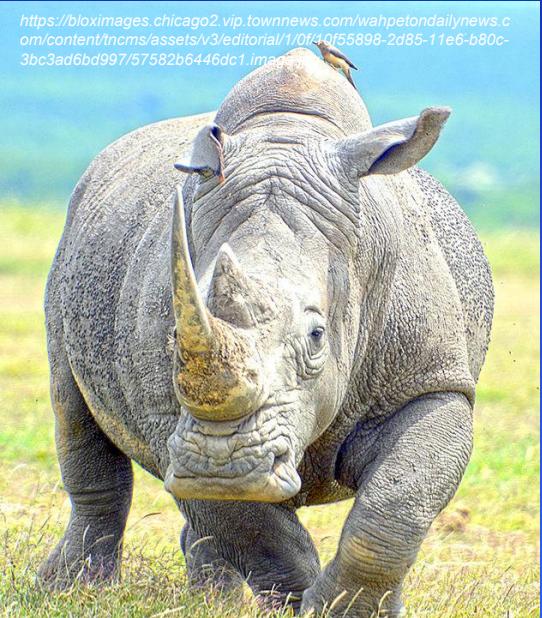
Элтоновские ниши

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

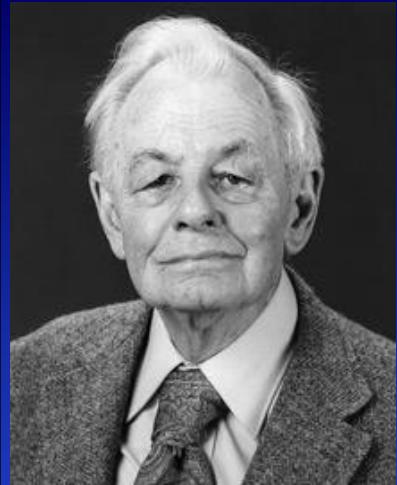


Элтоновские ниши

- Близкие виды могут занимать разные ниши в одном сообществе.



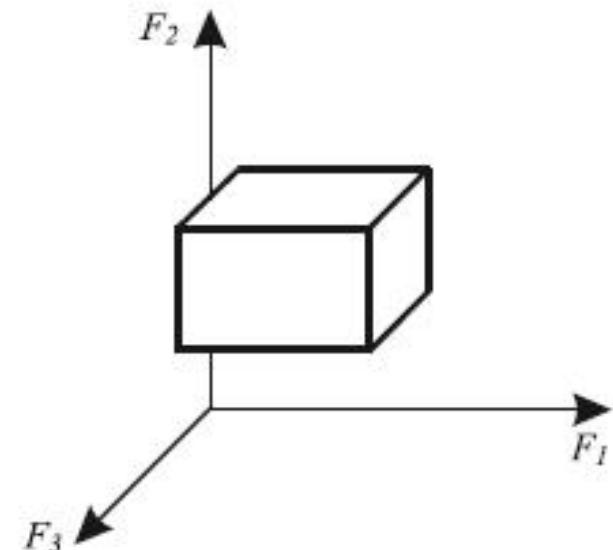
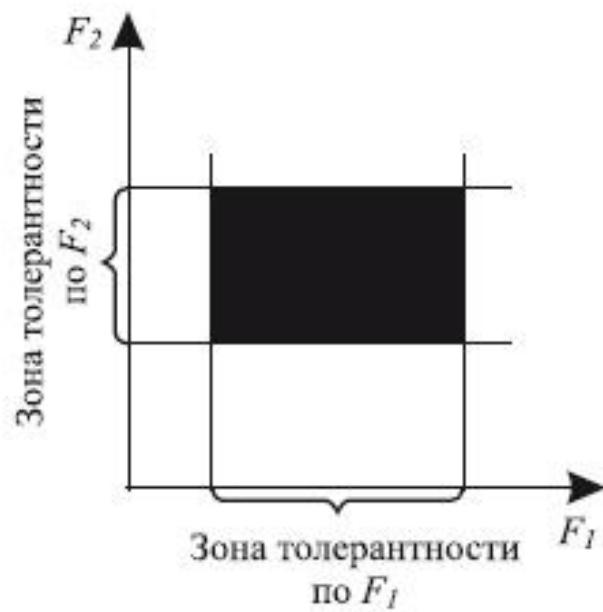
Экологическая ниша - модель Хатчинсона



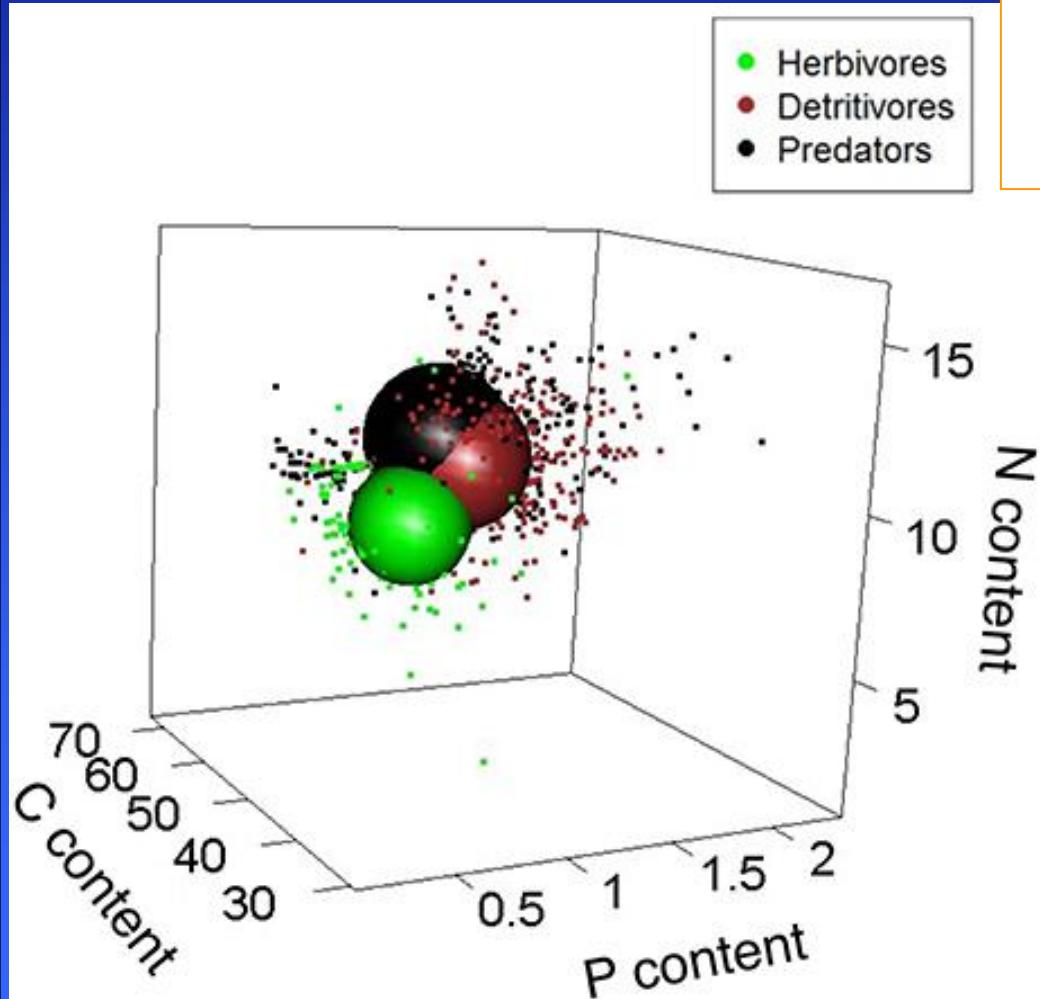
Экологическая ниша - фигура в гиперобъеме значений экологических факторов

Джордж Эвелин
Хатчинсон

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



Подходы к визуализации ниши по Хатчинсону



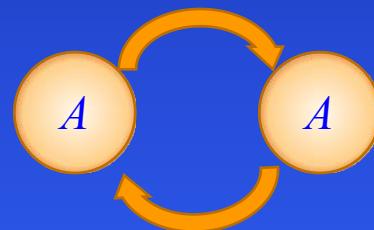
The Multidimensional Stoichiometric Niche

Angélica L. González^{1*}, Olivier Dézerald¹, Pablo A. Marquet^{2,3,4}, Gustavo Q. Romero⁵ and Diane S. Srivastava⁶

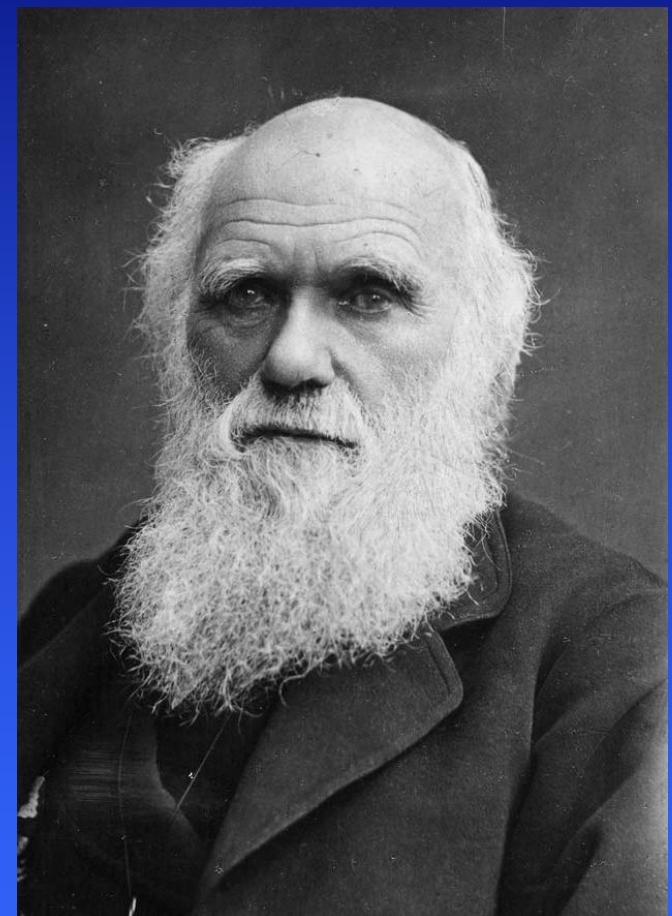
¹ Biology Department, Center for Computational and Integrative Biology, Rutgers University, Camden, NJ, United States,

² Departamento de Ecología, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile, ³ Institute of Ecology and Biodiversity, Santiago, Chile, ⁴ The Santa Fe Institute, Santa Fe, NM, United States, ⁵ Departamento de Biología Animal, Instituto de Biología, Universidad Estadual de Campinas, Campinas, Brazil, ⁶ Department of Zoology, Biodiversity Research Centre, University of British Columbia, Vancouver, BC, Canada

Внутривидовая конкуренция



Один из двигателей эволюции



Мальтузианское противоречие

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

За счет чего?

Основное уравнение динамики численности

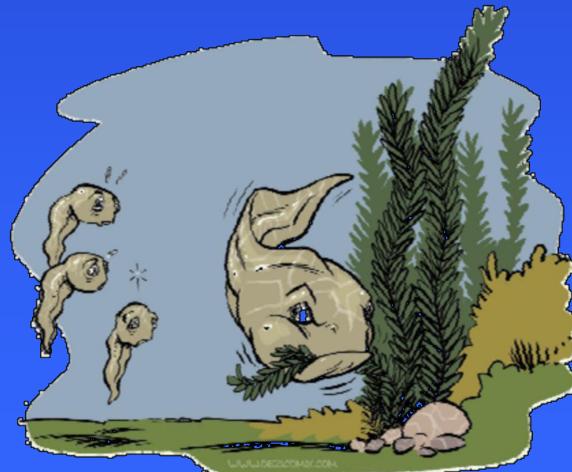
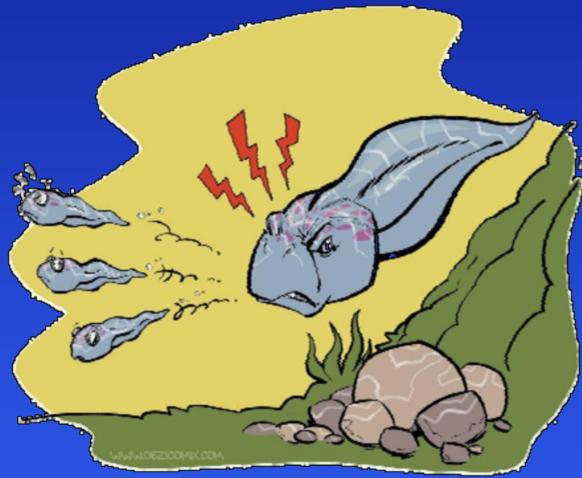
$$\Delta N = B - D + I - E$$

Ответ на мальтузианское противоречие

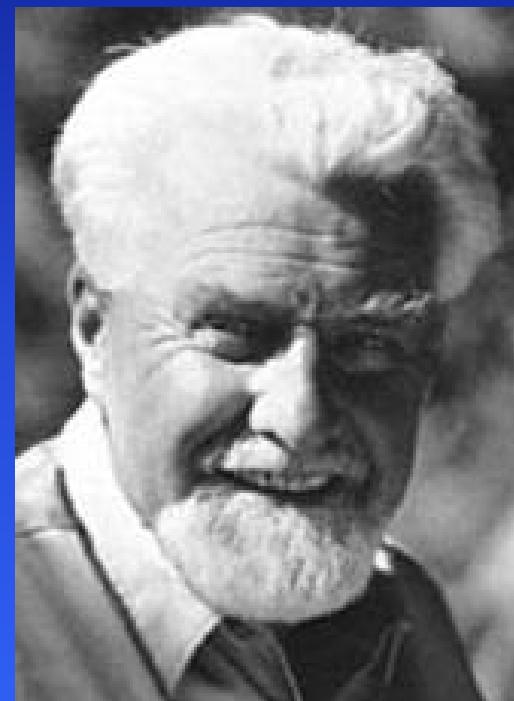
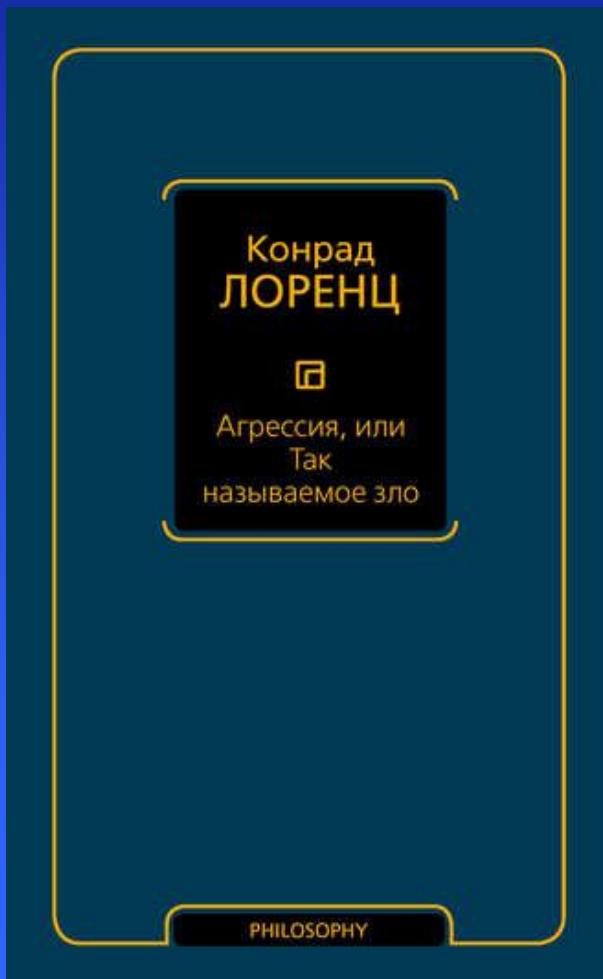
- Соотношение рождаемости и смертности должно находиться в зависимости от численности популяции: $r = F(N)$
- При повышении плотности либо уменьшается рождаемость, либо повышается смертность, либо увеличивается эмиграция.

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

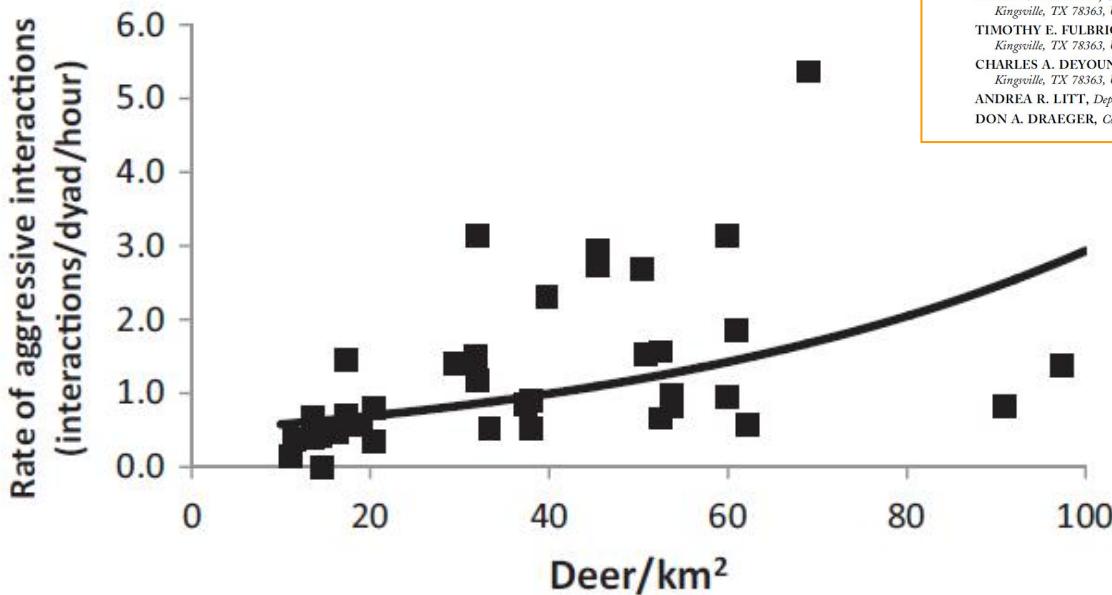


Figure 2. The effect of population density on the rate at which aggressive interactions (interactions/dyad-hr) occurred between white-tailed deer at concentrated food sites from 2008 to 2010 averaged across 2 sites in Dimmit County, Texas.

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



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



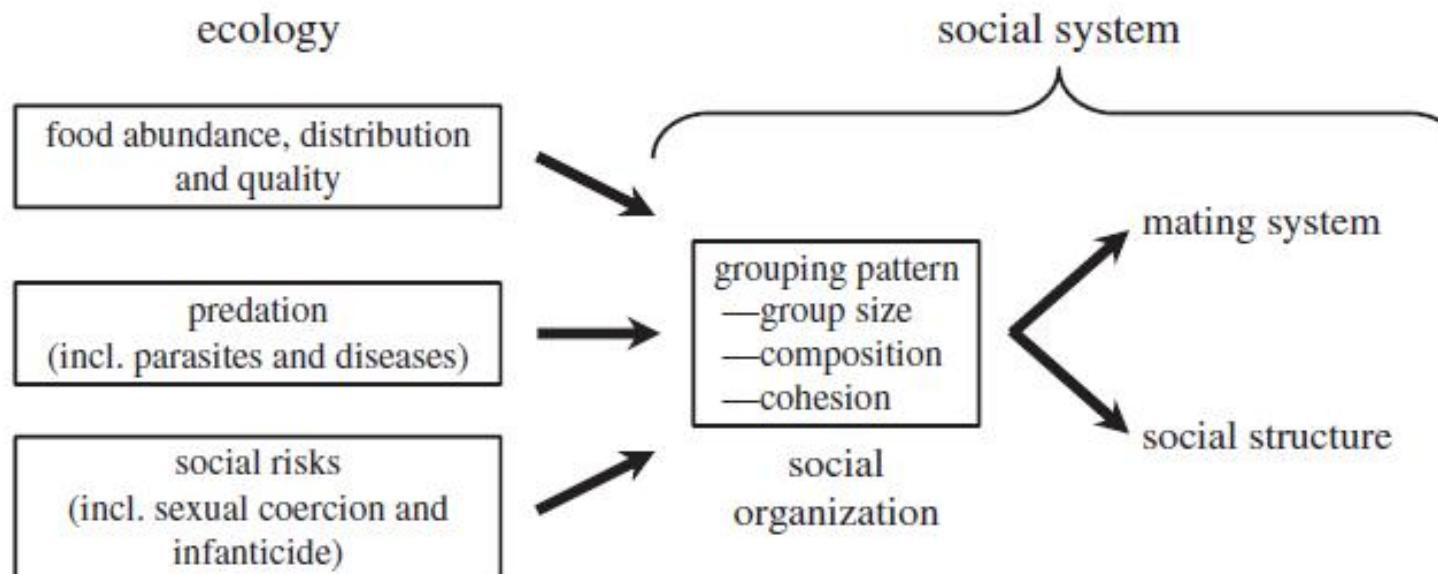
https://www.monkeyworlds.com/wp-content/uploads/group_of_monkey.jpg

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 ?

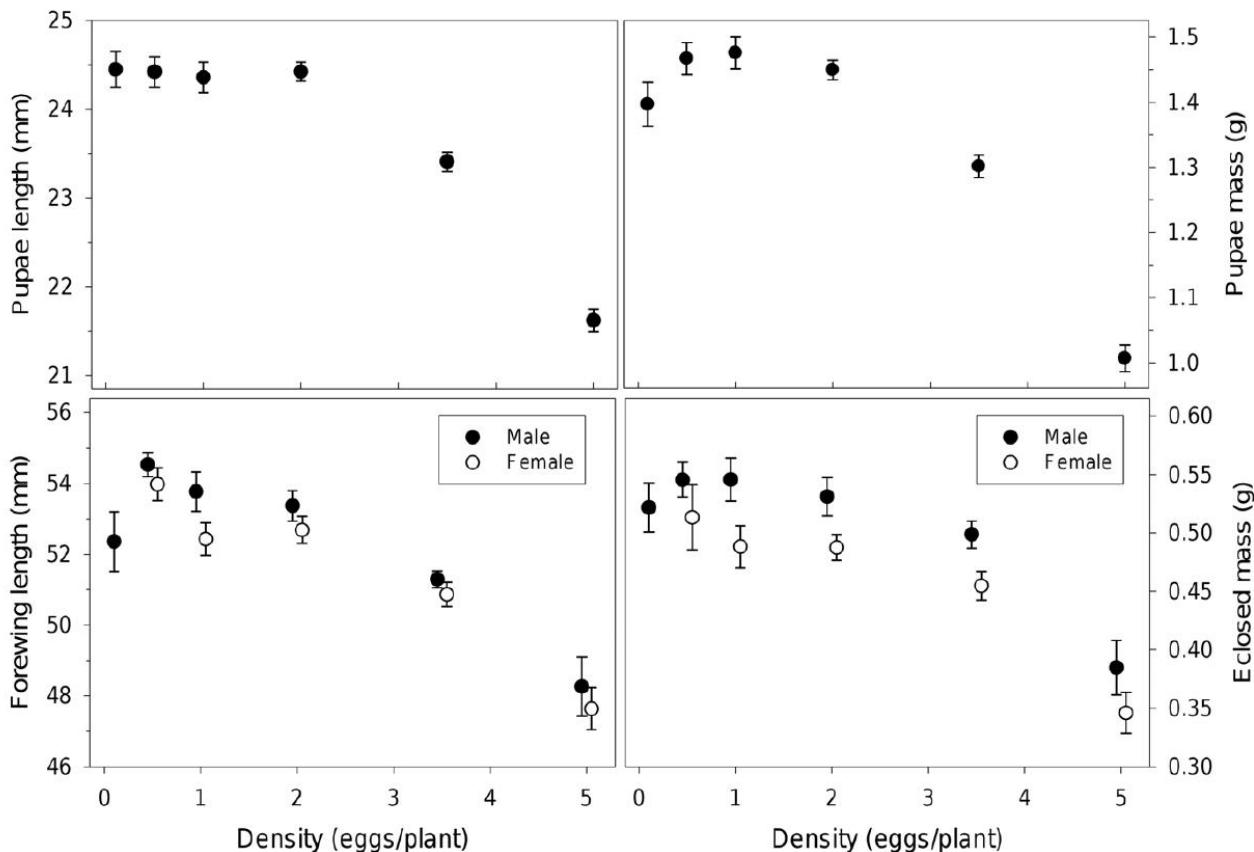
Бабочки: при повышенной плотности снижается вес особей

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

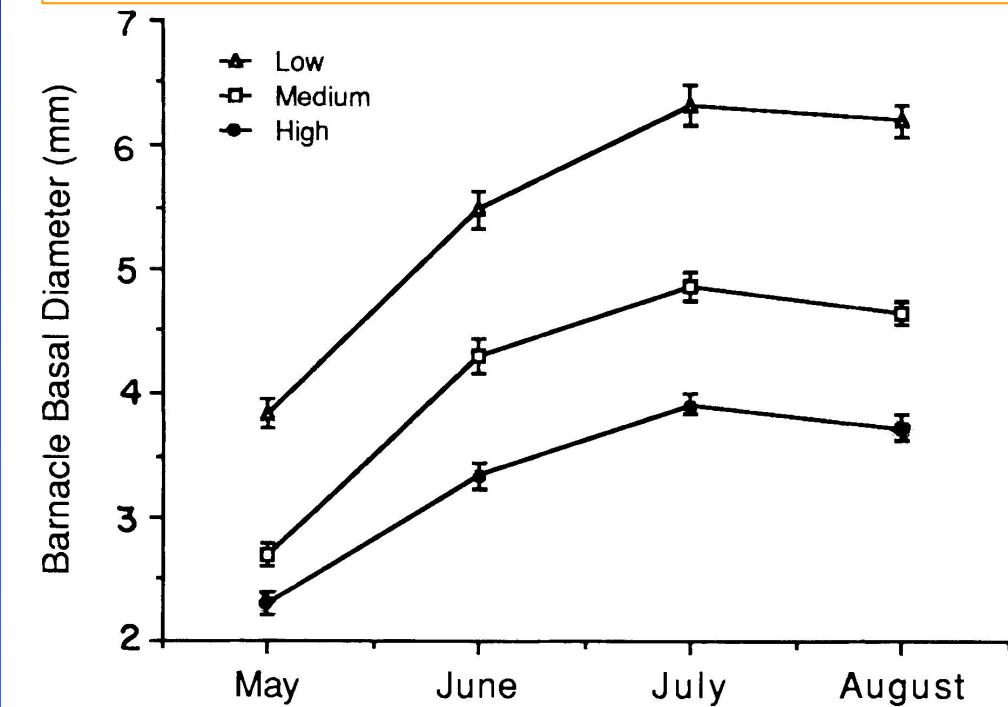
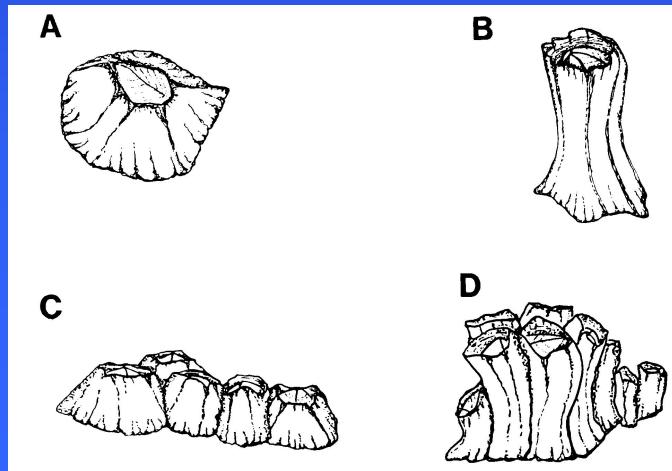
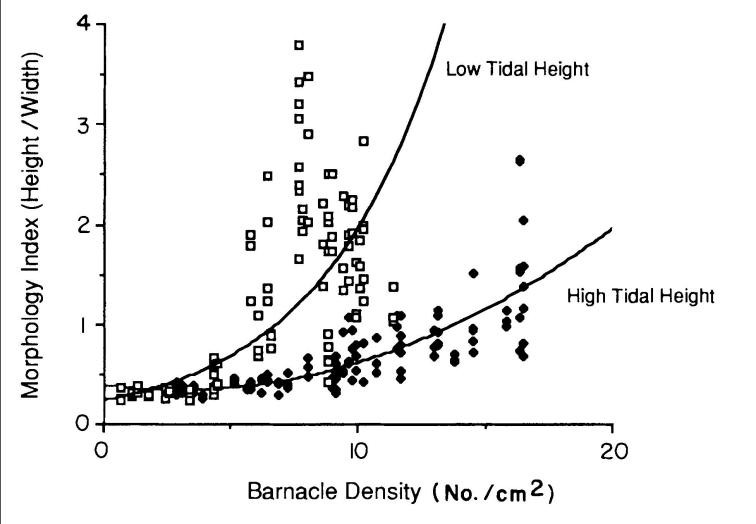
Semibalanus balanoides: интерференция в плотных поселениях

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

INTRASPECIFIC COMPETITION AND FACILITATION IN A NORTHERN ACORN BARNACLE POPULATION¹

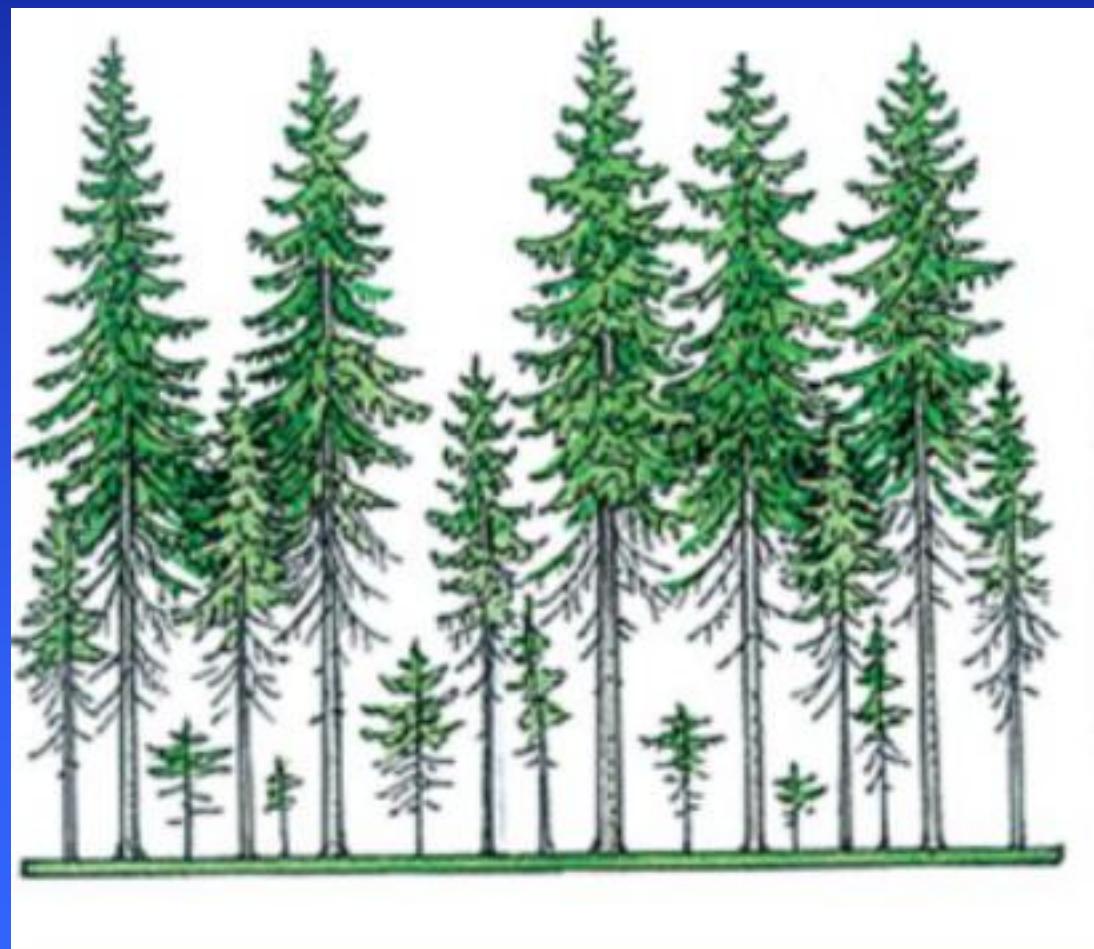
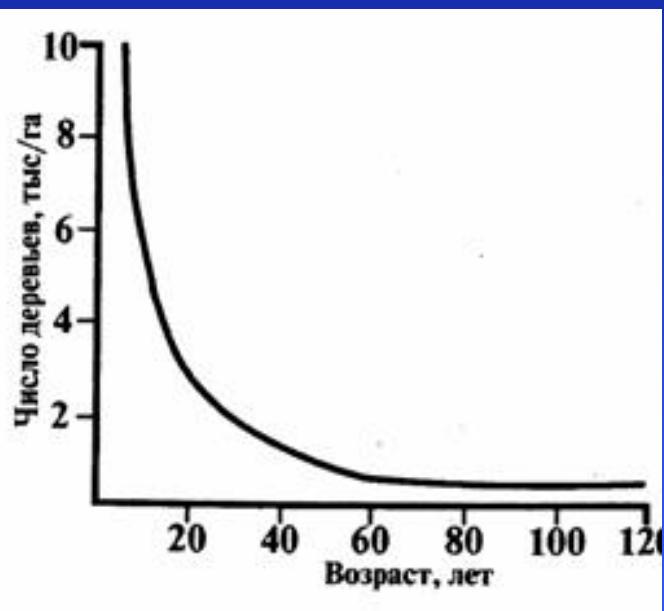
MARK D. BERTNESS

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



А как у растений?

Самоизреживание в плотных одновидовых посадках

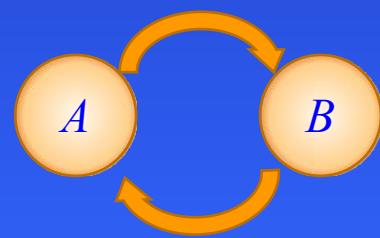


Аутотоксичность: аллелопатия против своих

Люцерна (*Medicago sativa*)



Межвидовая конкуренция



Лицензионная модель

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

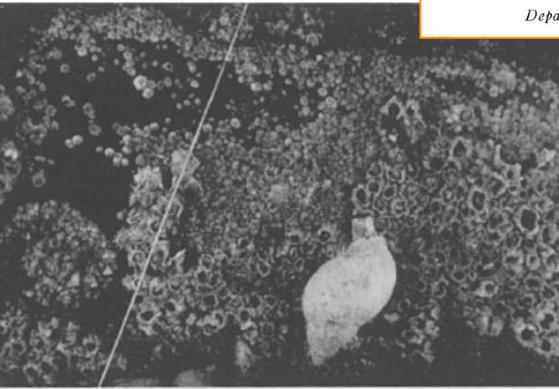
THE INFLUENCE OF INTERSPECIFIC COMPETITION AND OTHER
FACTORS ON THE DISTRIBUTION OF THE BARNACLE
CHTHAMALUS STELLATUS

JOSEPH H. CONNELL

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



APRIL 16, 1954



JUNE 11, 1954



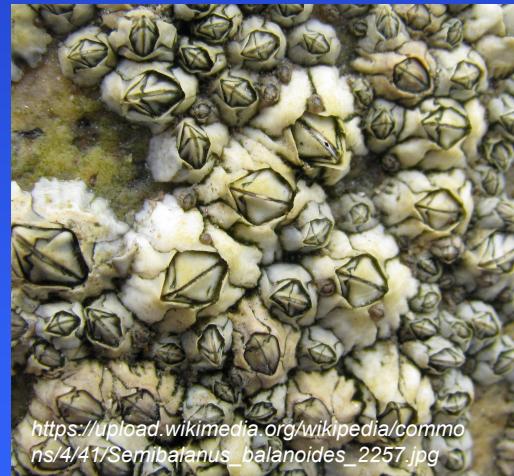
NOV. 3, 1954



MAY 13, 1955

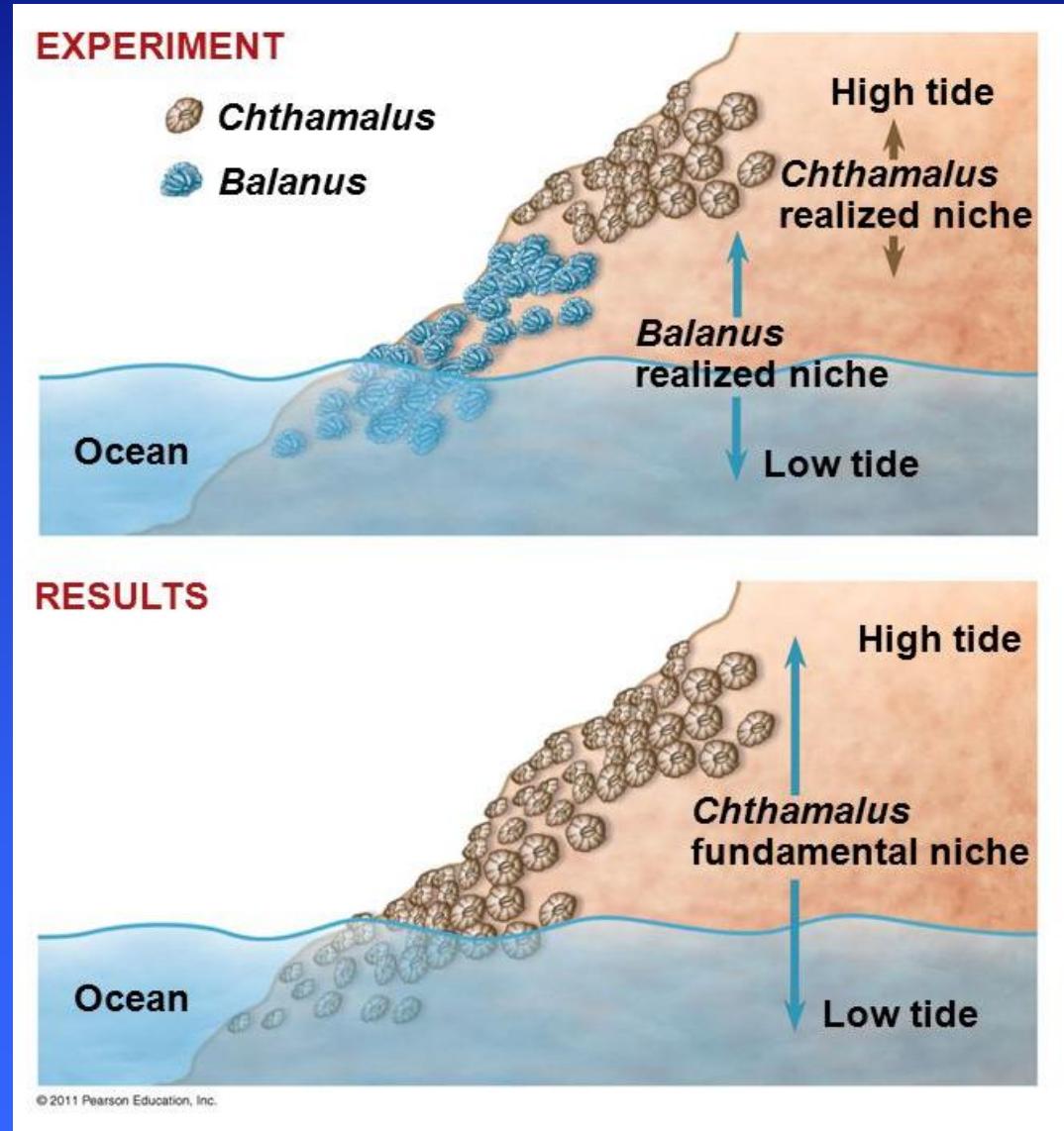


<http://www.roboastra.com/Crustacea1/images/hpde616.jpg>

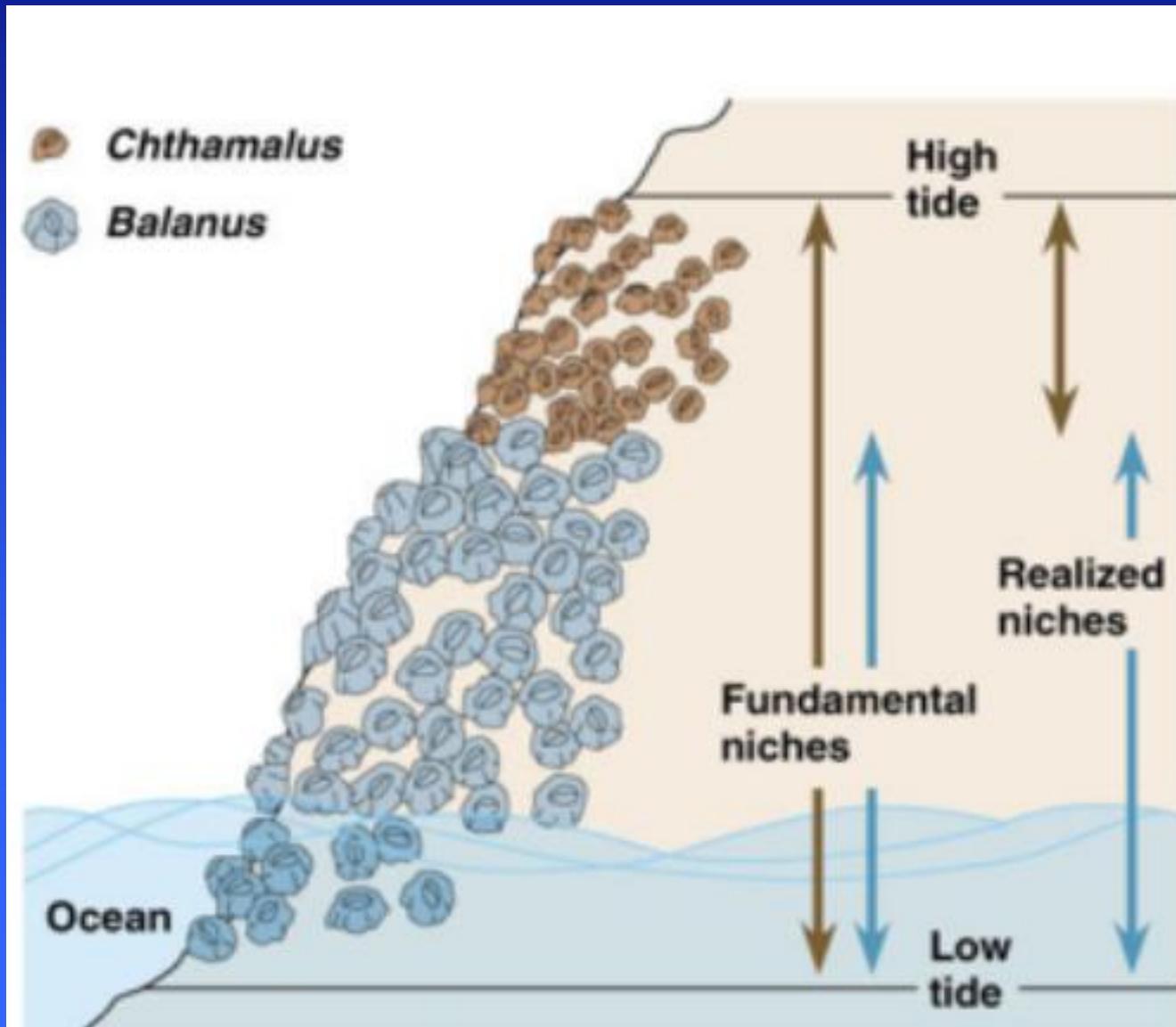


https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/4/41/Semibalanus_balanoides_2257.jpg

Balanus vs *Chthamalus*: Эксперименты Джозефа Коннелла



Balanus vs *Chthamalus*: Эксперименты Джозефа Коннелла



Бывают ли пустые экологические ниши?

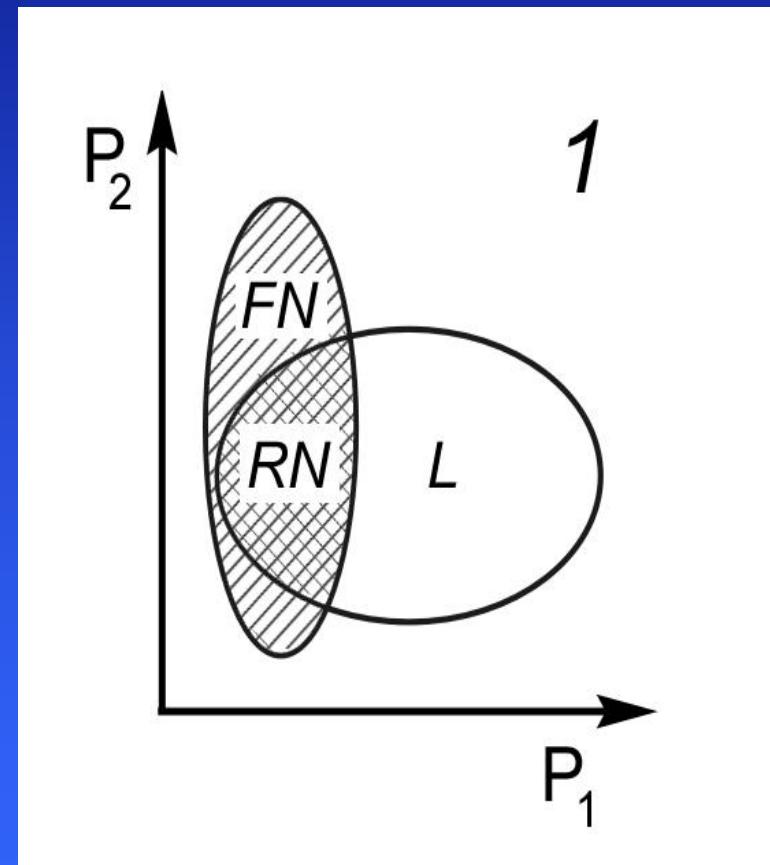
- Элтоновская ниша
- ДА
- Хатчинсоновская ниша
- НЕТ
- Как примирить две концепции?

Экологическая лицензия

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

Соотношение ниш и лицензий

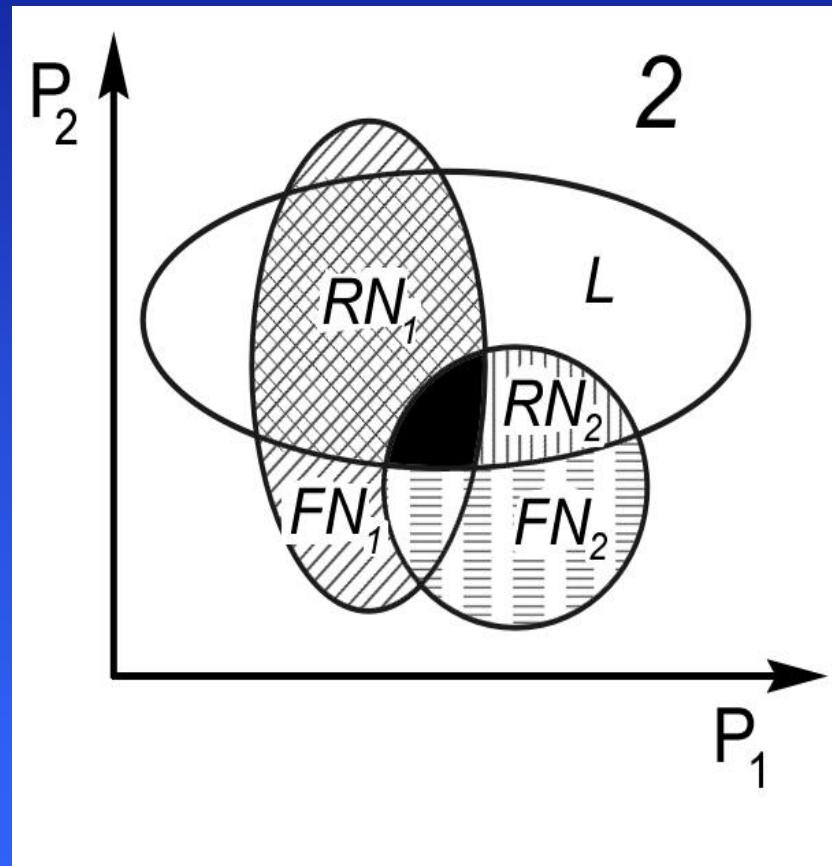
Одна популяция в
биотопе.



Бродский, 2006

Соотношение ниш и лицензий

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

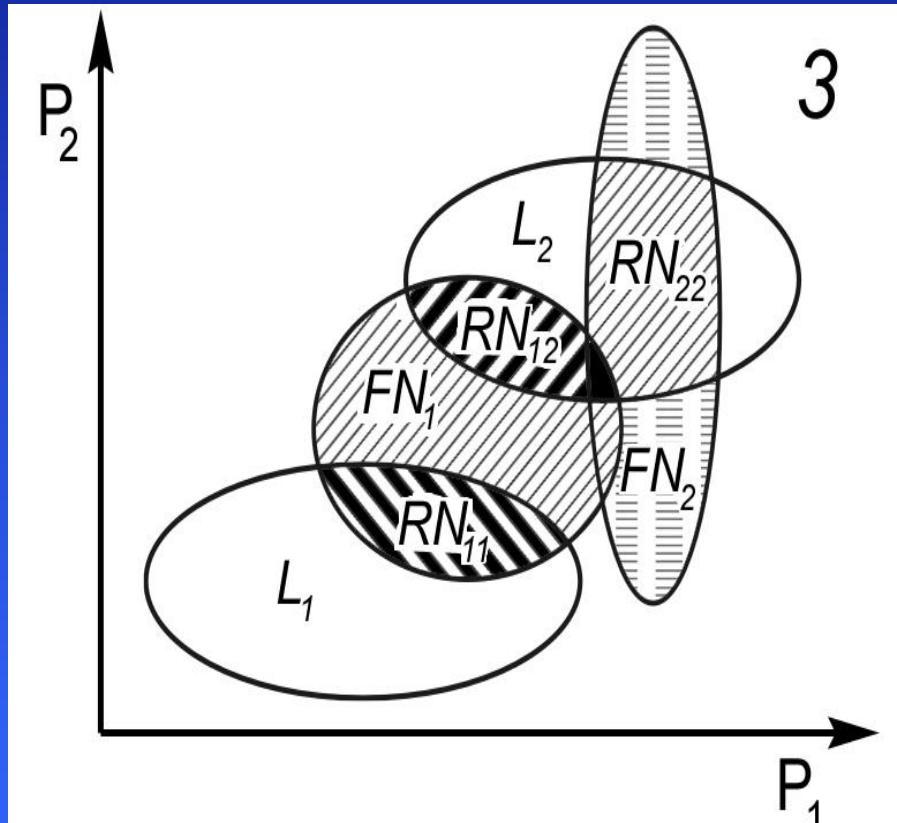


Бродский, 2006

Соотношение ниш и лицензий

В какой ситуации наблюдается такое?

Например, если Sp1 и Sp2 относятся к разным трофическим уровням. Один биотоп «выдает» несколько разных лицензий.



Бродский, 2006

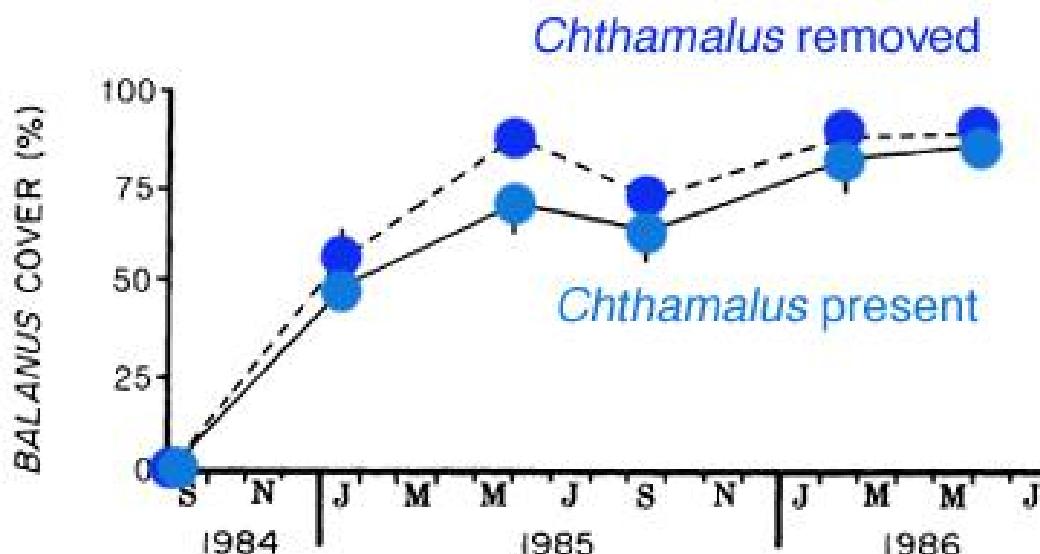
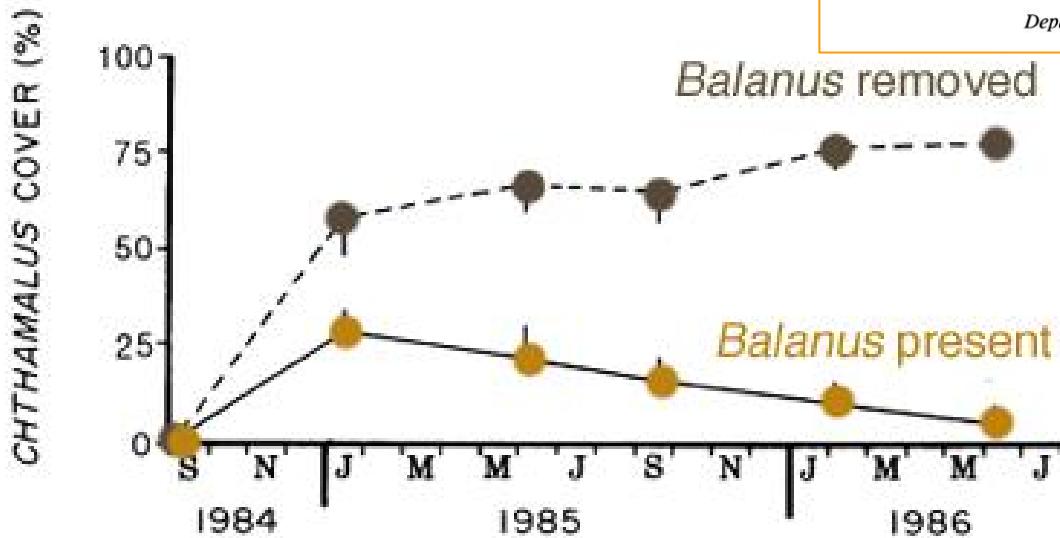
Balanus vs Chthamalus: Силы не равны

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



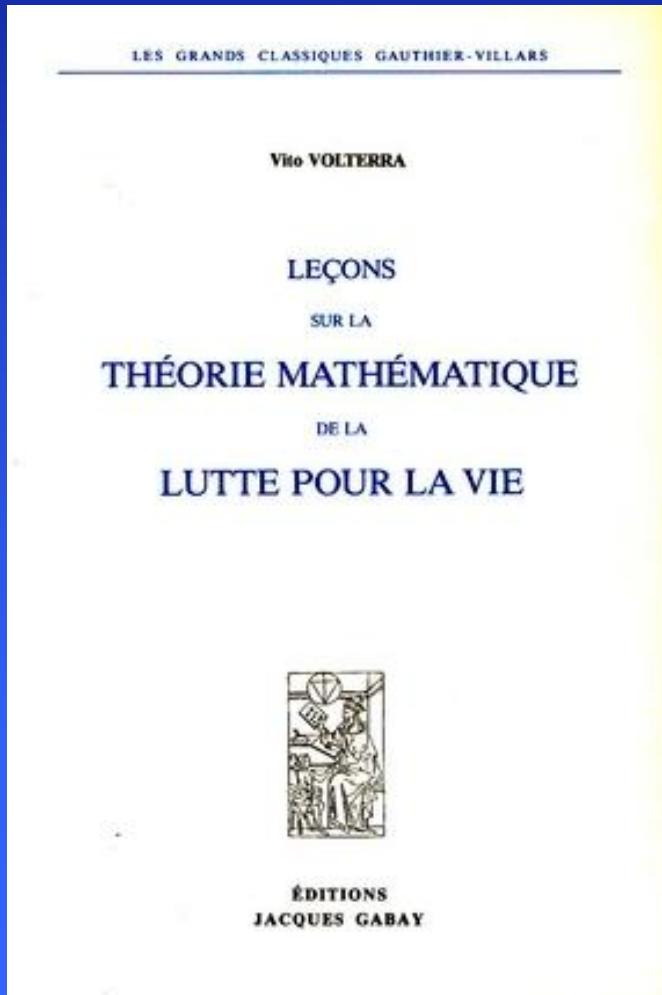
При удалении *Balanus* происходил рост обилия *Chthamalus*. В местах, где удаление *Balanus* не производилось обилие *Chthamalus* падало.

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

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

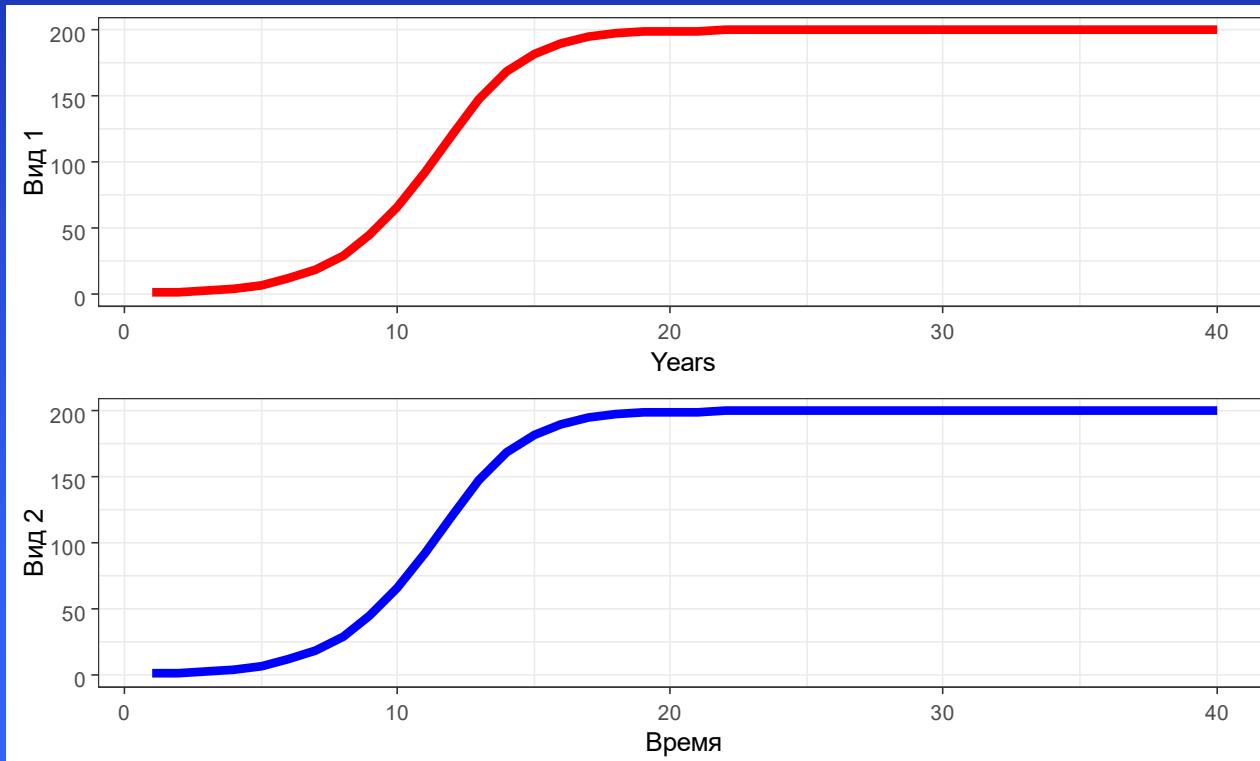
$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2}$$

- r_1, r_2 - малтузианские 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

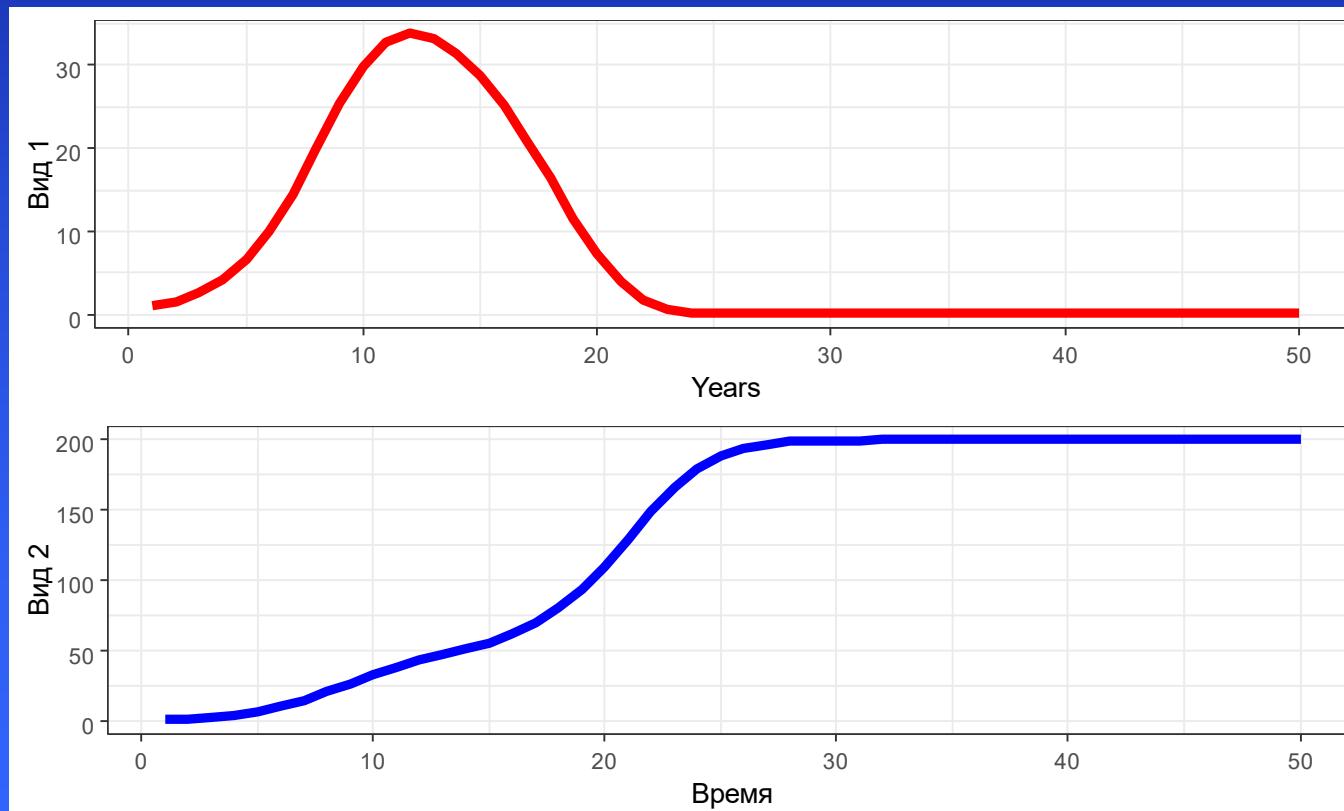
Предсказания модели при разных параметрах

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

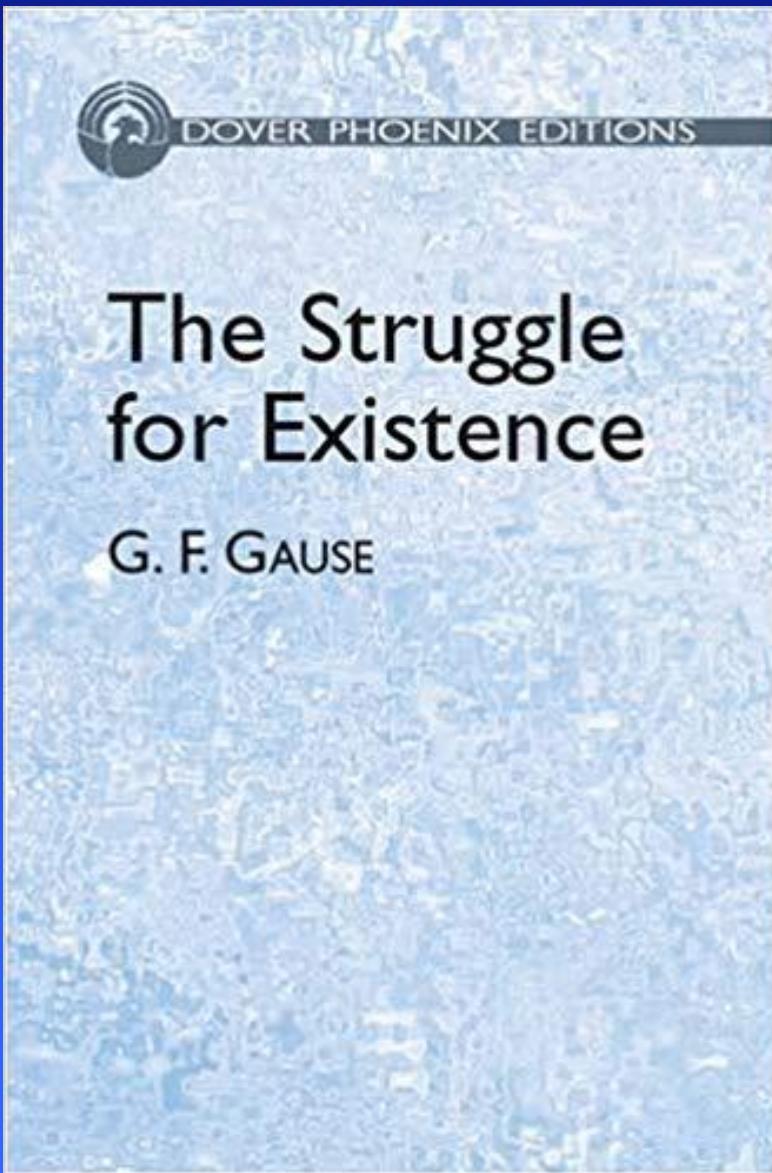


Предсказания модели при разных параметрах

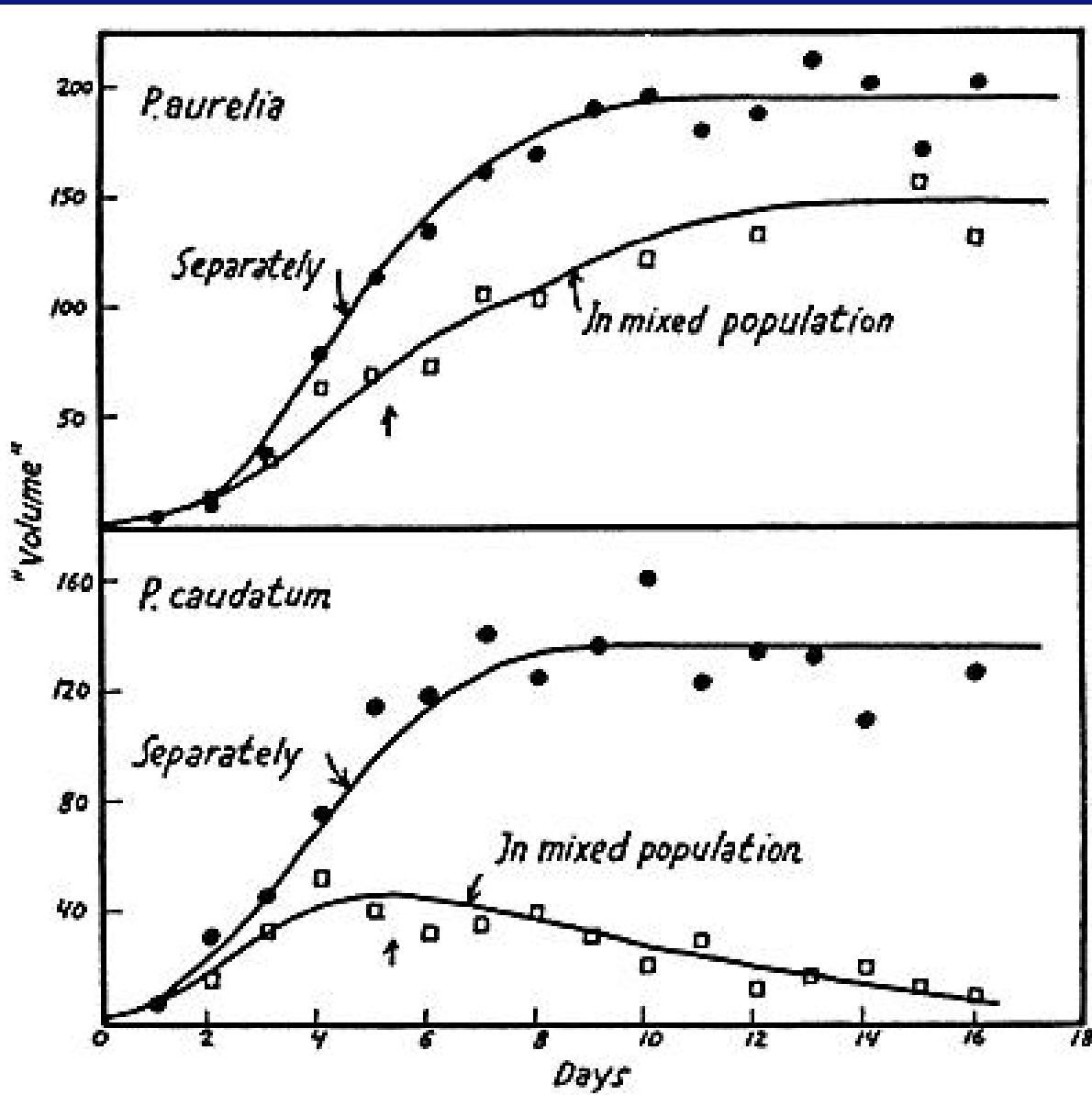
- $\alpha > 0, \beta > 0$
- Но $\alpha > \beta$
- Виды конкурируют, один вид вытесняет другой



Эксперименты Г. Ф. Гаузе



Paramecium caudatum VS *P.aurelia*



<https://www.flinnsci.com/globalassets/flinn-scientific/all-product-images-rgb-jpegs/lm1072etc2.jpg?v=4dd2fdb3d8f44c96a4b213e14347d912>



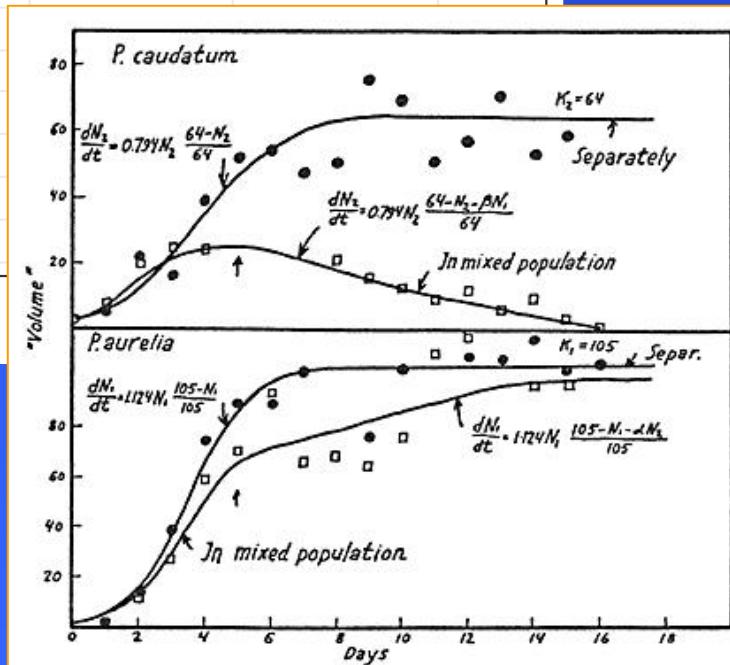
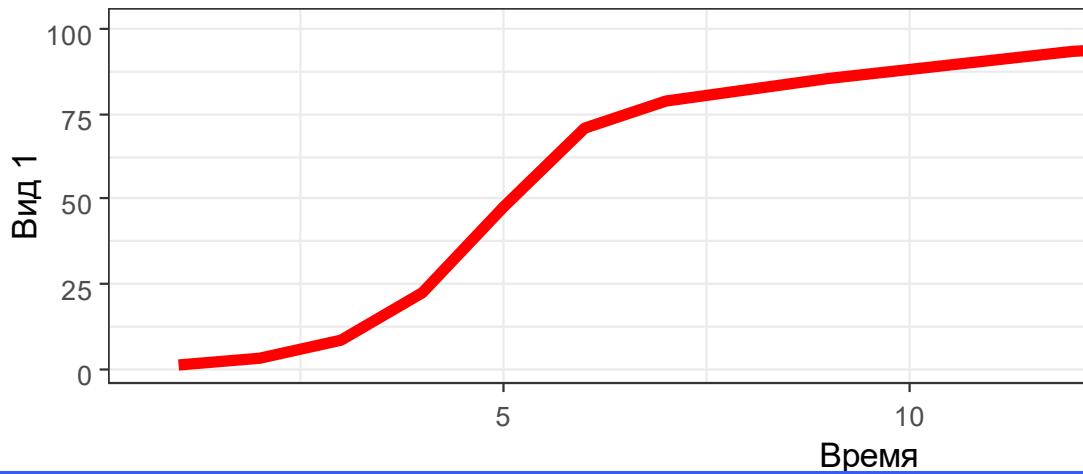
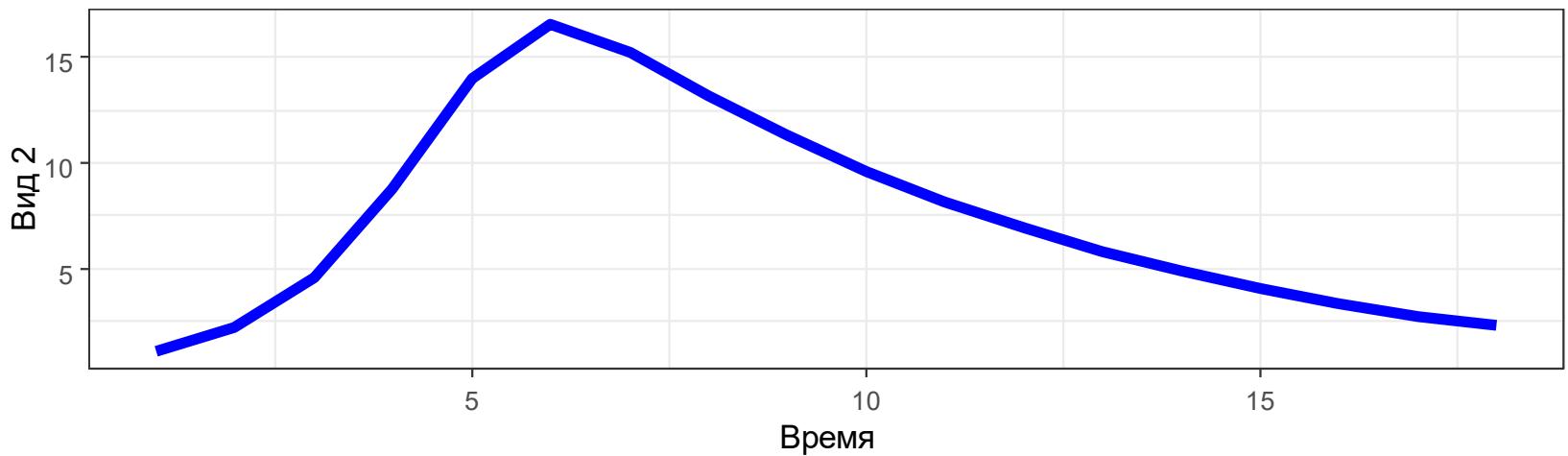
fine art
america

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

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 $\alpha/\beta = 0.61$

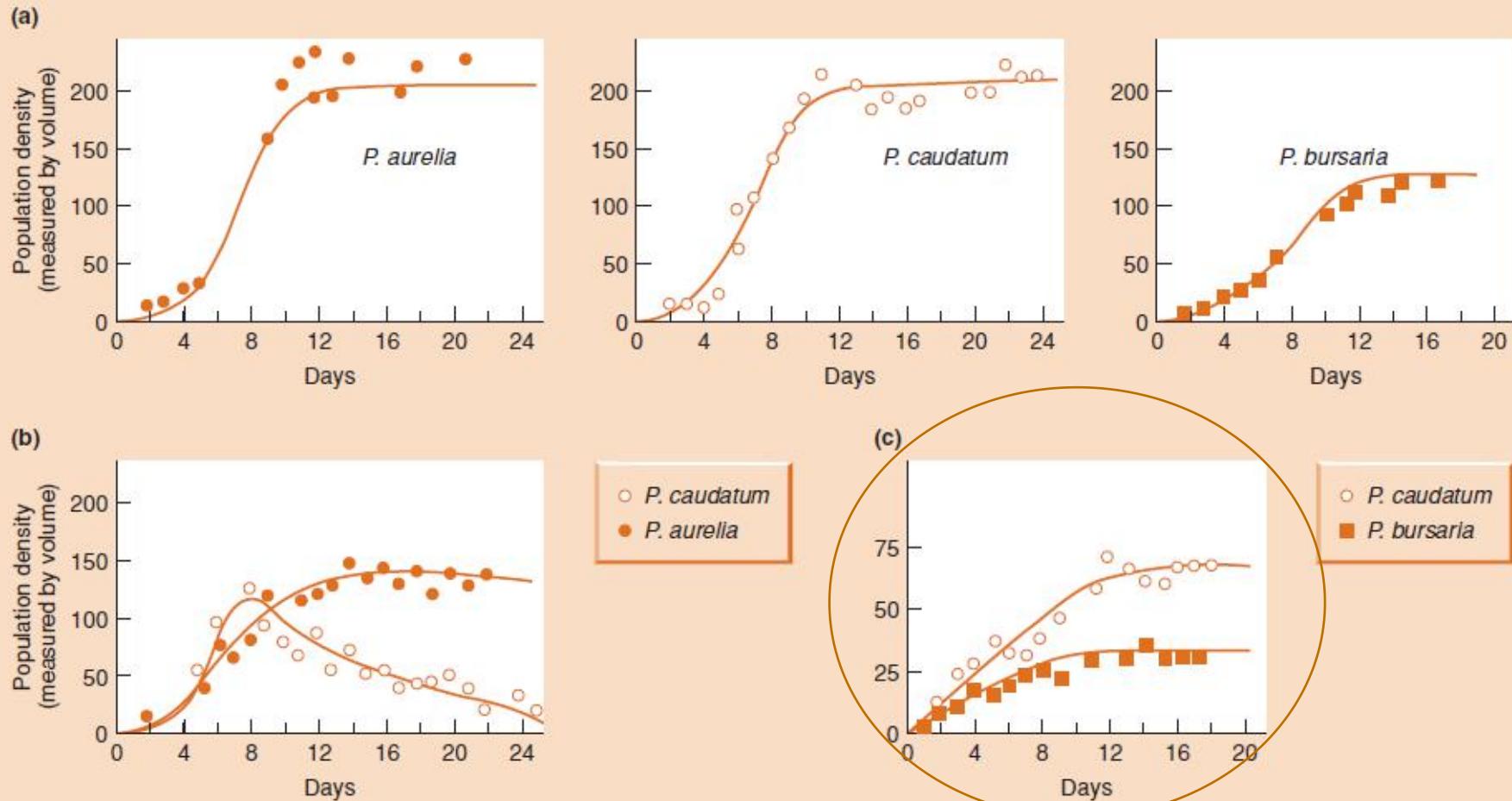
Модель и реальные данные



Принцип конкурентного исключения (принцип Гаузе)

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

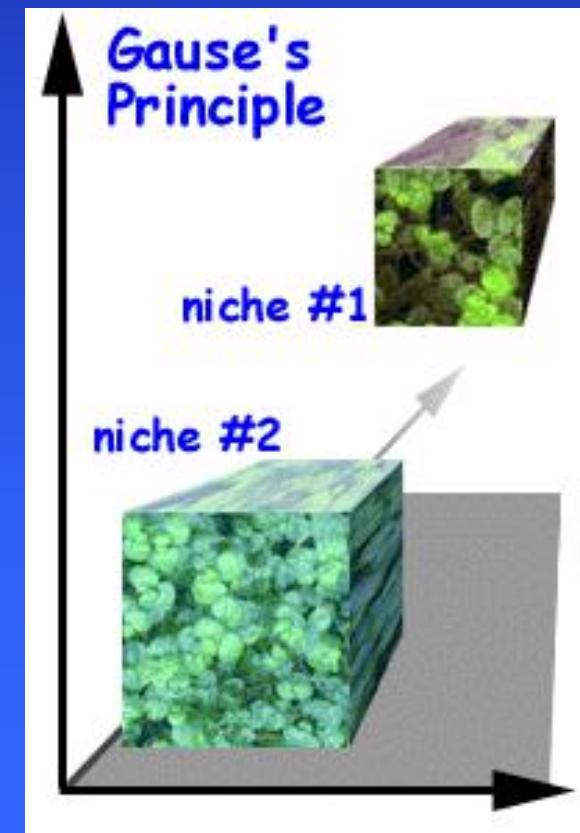
Не все так просто...



Конкурирующие виды могут
существовать одновременно?

Дополним формулировку принципа Гаузе

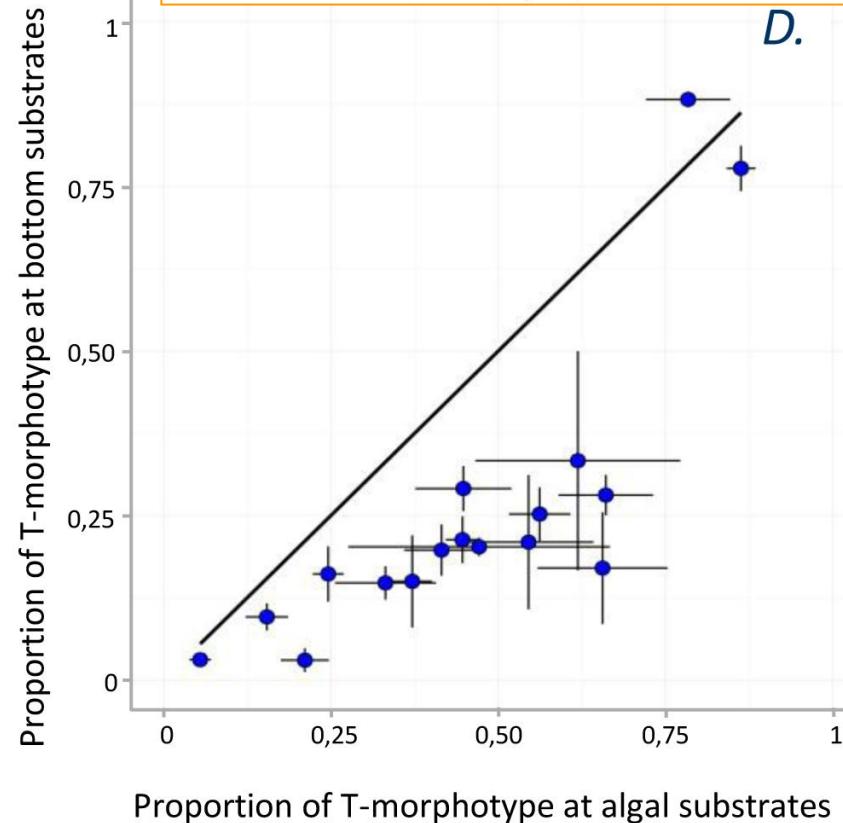
- Два вида не могут занимать одну экологическую нишу.
- Следствие: *Если в стабильной среде существуют два конкурирующих вида, это происходит в результате дифференциации ниш. Если такой дифференциации нет, один из видов обречен на исключение из биотопа.*



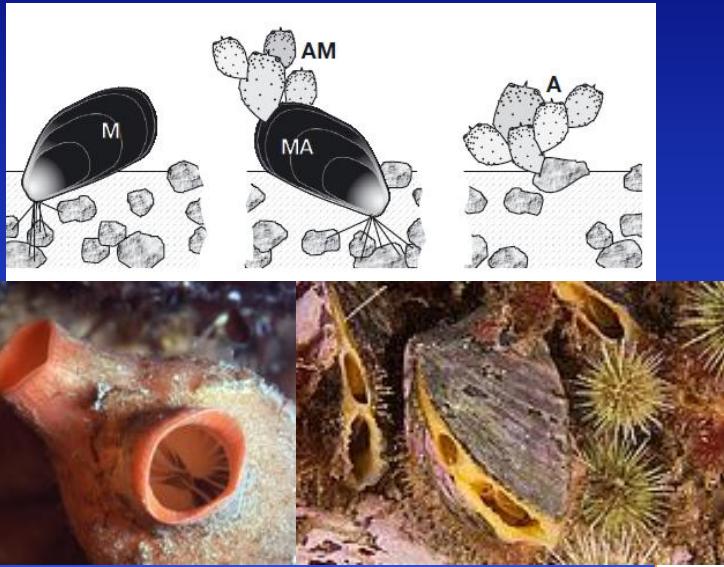
Экологическая диверсификация

Расхождение ниш в пространстве: виды расходятся по разным стациям

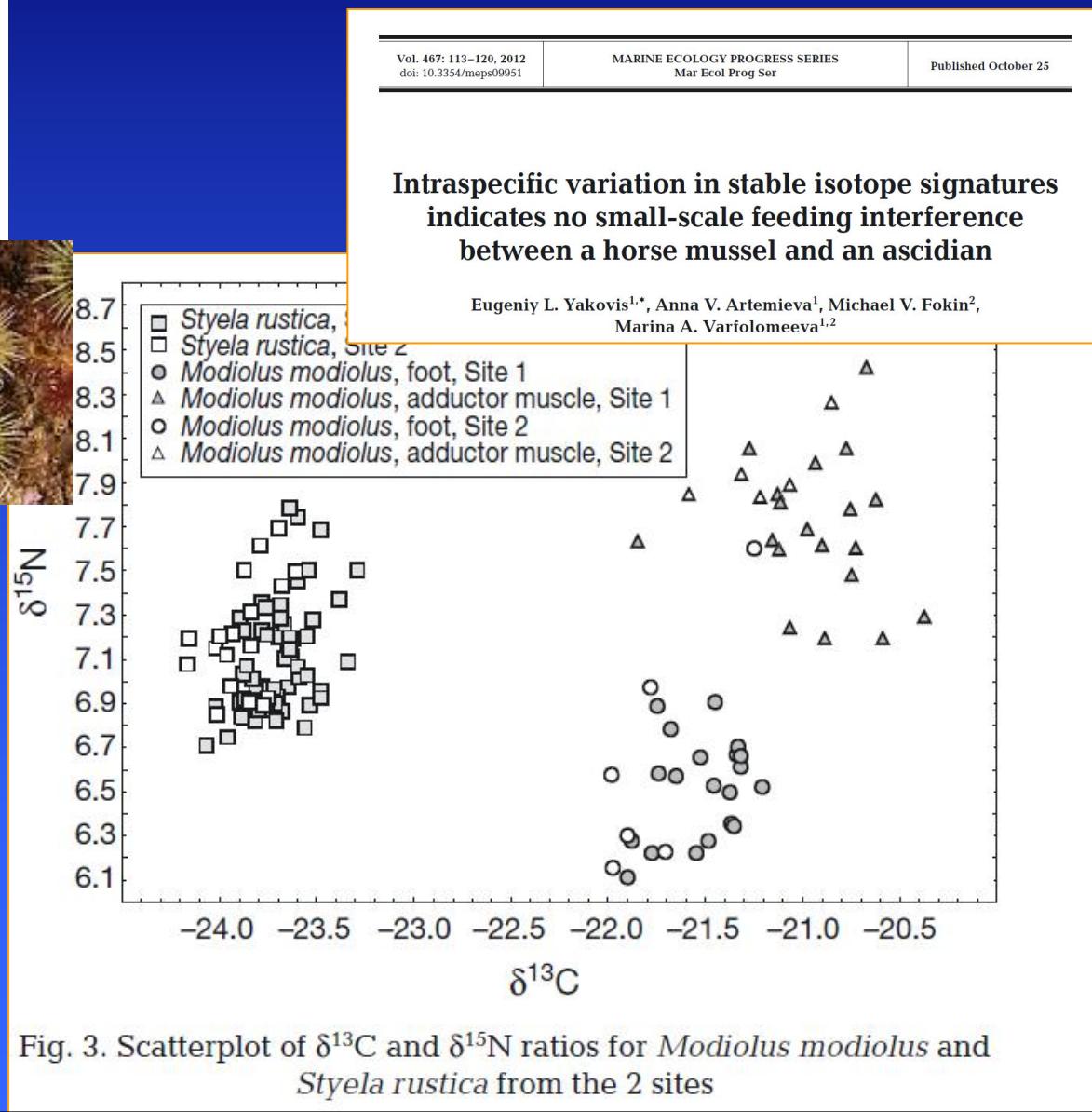
Два очень близких вида мидий обитают совместно, но один вид тяготеет к фукоидам, а другой к донным субстратам.



Расхождение ниш по рациону питания: однотипное питание может быть разным



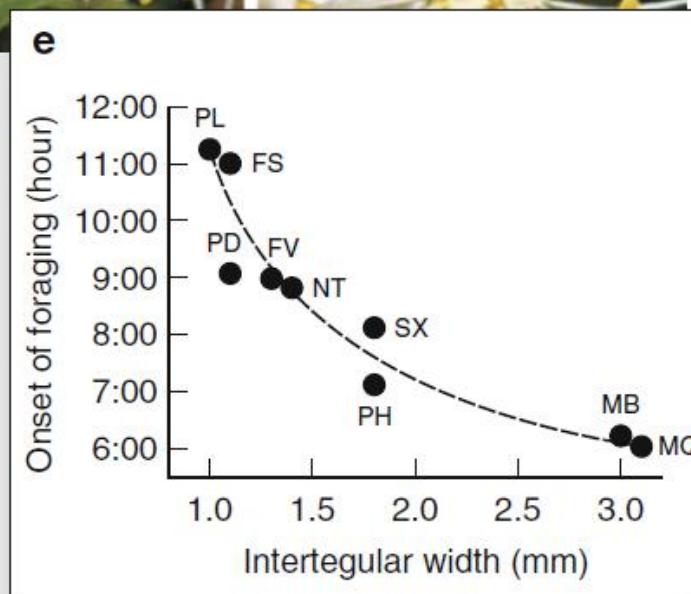
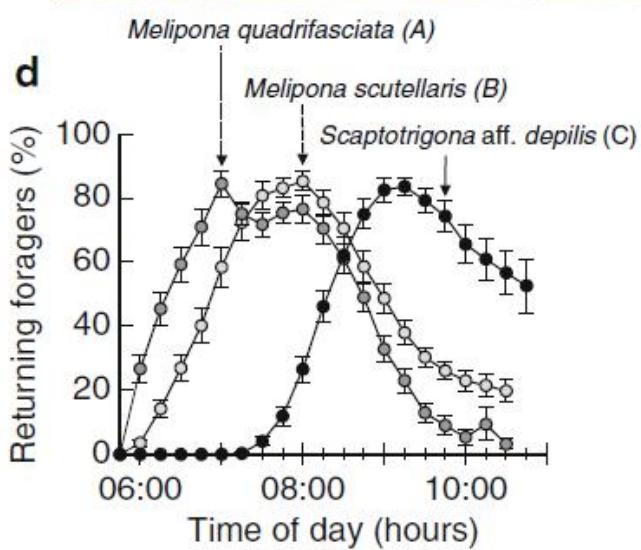
Асцидии и модиолусы
питаются одинаковым
способом, но усваивают
разную пищу.



Расхождение ниш по времени использования ресурса

Chapter 13 On the Diversity of Foraging-Related Traits in Stingless Bees

Michael Hrncir and Camila Maia-Silva



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

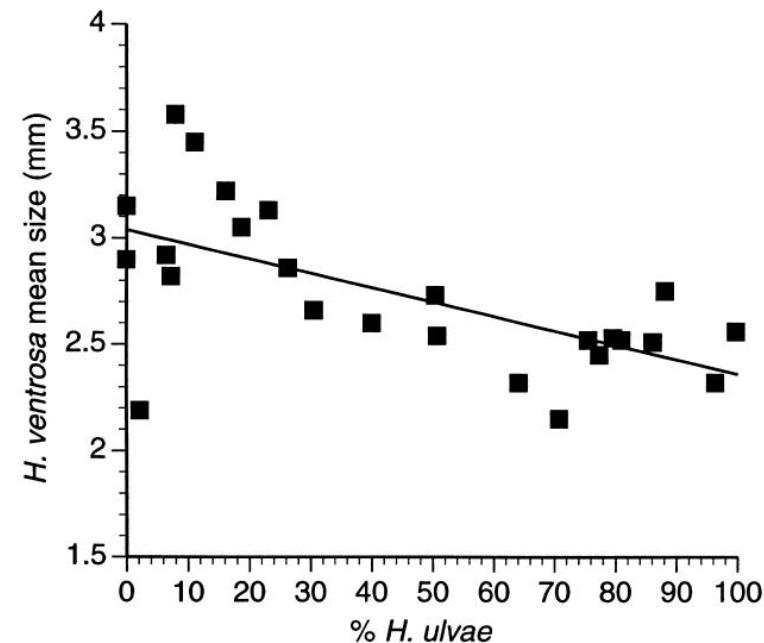
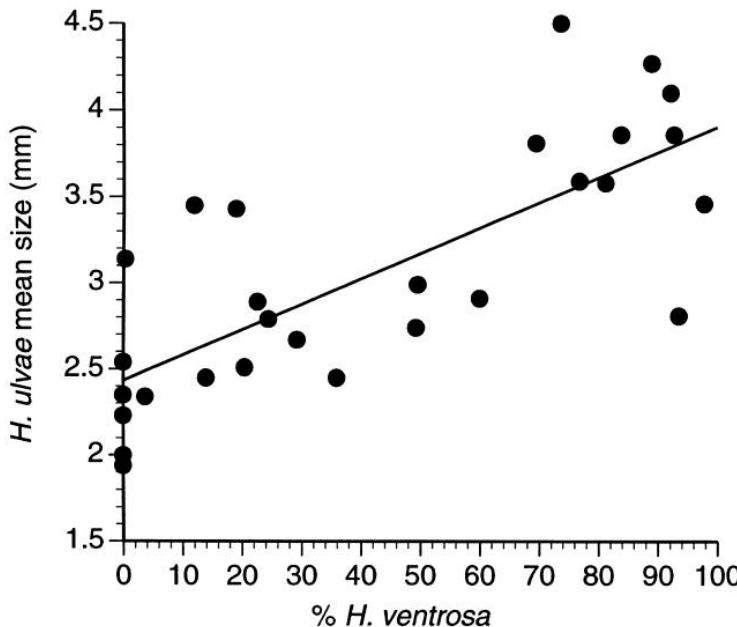
Pot-Honey
A legacy of stingless bees

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



Смещение этологических признаков при экологической диверсификации

PNAS

Character displacement of song and morphology in African tinkerbirds

Alexander N. G. Kirsche^{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 Schlüter, 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 *Poecilotriccus* tinkerbirds. Mor

A



P. bilineatus

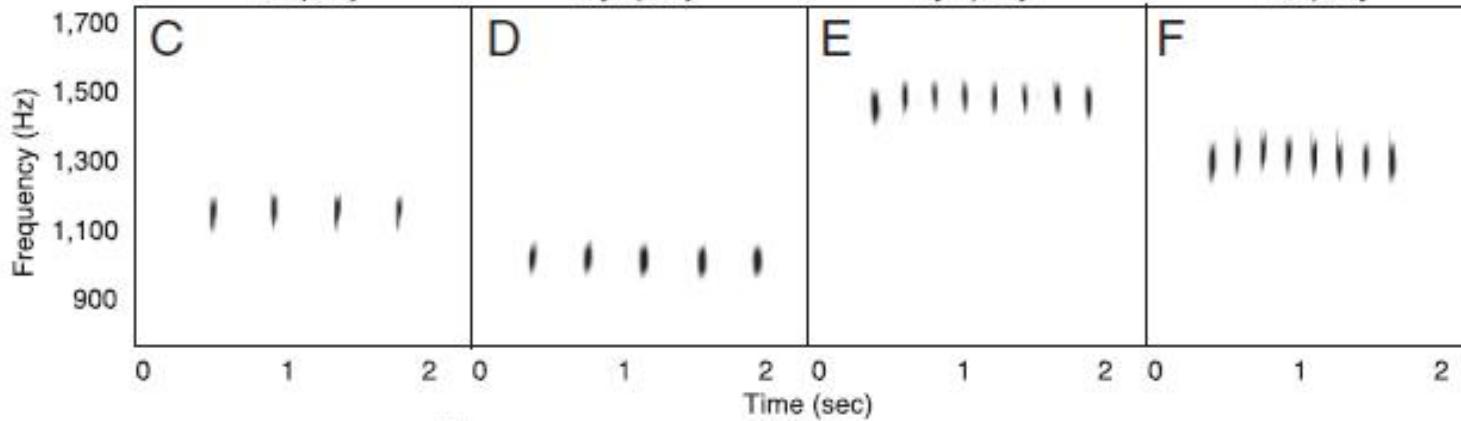
Allopatry

B



P. subsulphureus

Allopatry



Смещение этологических признаков при экологической диверсификации

PNAS

Character displacement of song and morphology in African tinkerbirds

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

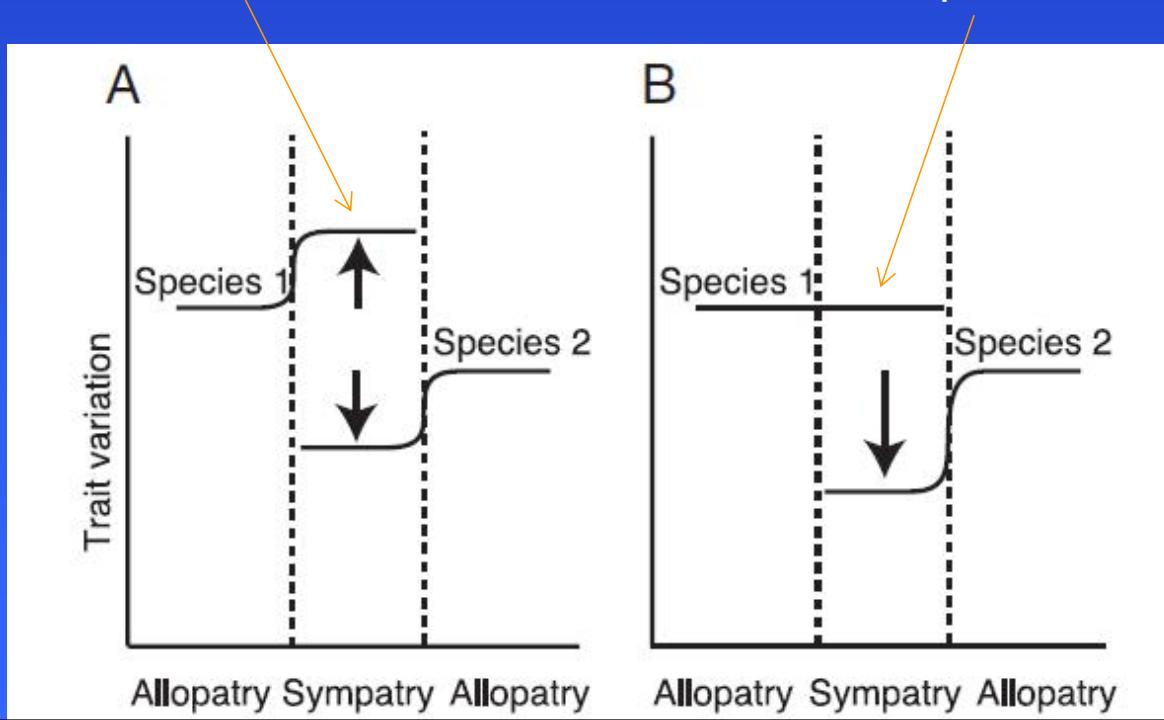
^aDepartment of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, Los Angeles, 621 Charles E. Young Drive South, Los Angeles, CA 90095; and
^bCenter for Tropical Research, Institute of the Environment, University of California, Los Angeles, 619 Charles E. Young Drive East, Los Angeles, CA 90095

Edited by Dolph Schlüter, 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 *Poocetes* tinkerbirds. Mor...

Оба вида
многочисленны в
одном биотопе

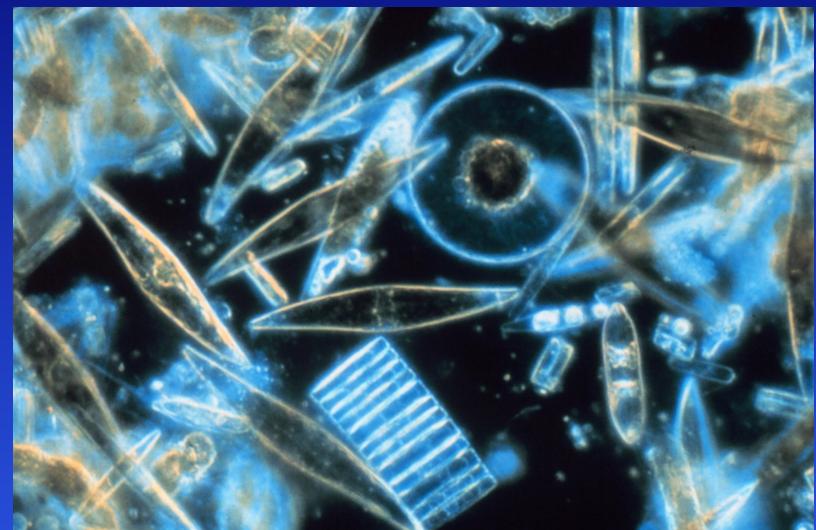
Вид 1
многочисленный,
а вид 2 редкий



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.



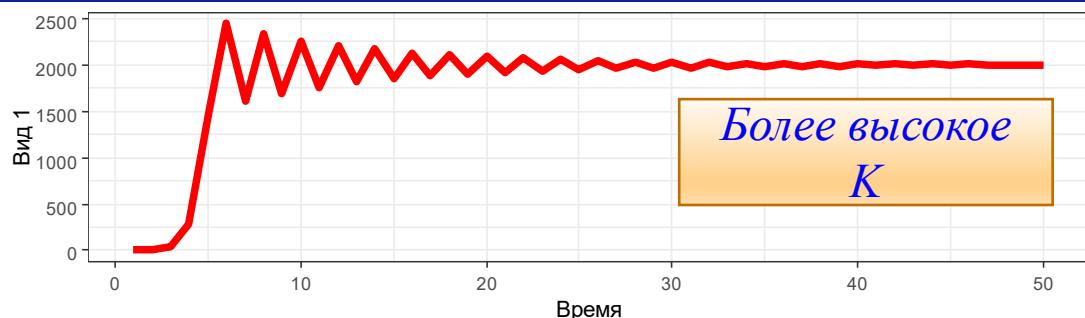
Если в стабильной среде существуют два конкурирующих вида, это происходит в результате дифференциации ниш. Если такой дифференциации нет, один из видов обречен на вымирание.

Возможные объяснения

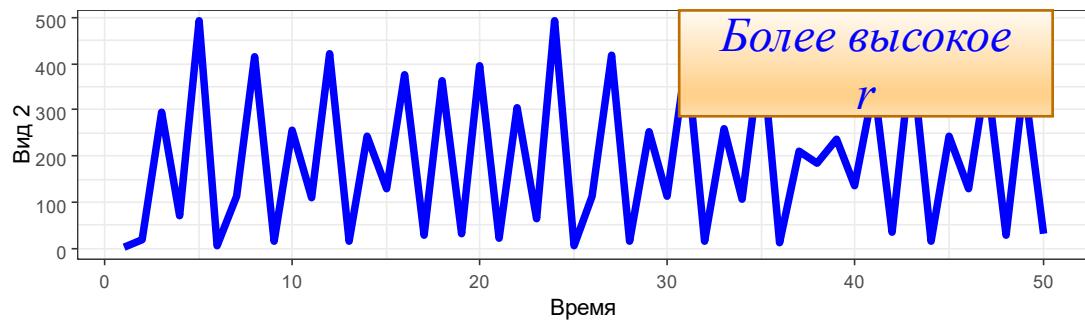
- Неоднородность среды.
- Скопления организмов могут иметь масштабы, меньшие чем размер проб.
- Селективное выедание потребителями определенных видов или размерных групп.
- Постоянно изменяющиеся условия, нестабильность вследствие нарушений.

Результаты конкуренции не
всегда предсказуемы

Не всегда более сильный конкурент может вытеснить более слабого



Более высокое
 K



Более высокое
 r

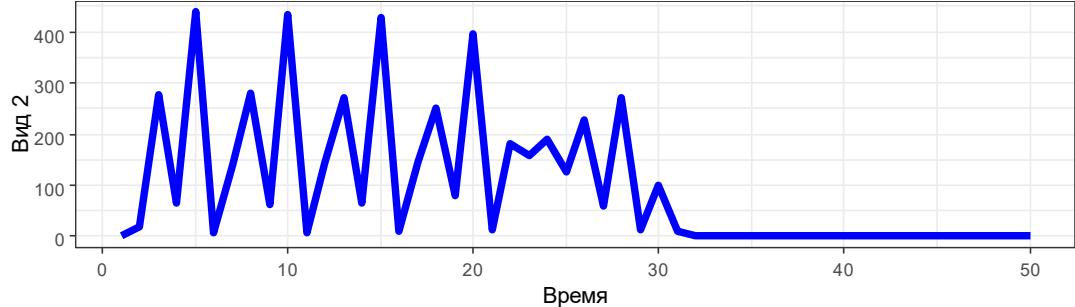
Если живут в разных
местообитаниях и не
взаимодействуют

$$r_1 < r_2 \\ K_1 > K_2$$

Если живут в одном
местообитании

$$\alpha > \beta$$

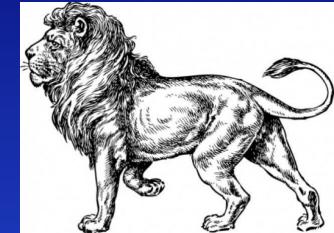
Вид 2 - более сильный
конкурент, но с нестабильной
численностью популяции



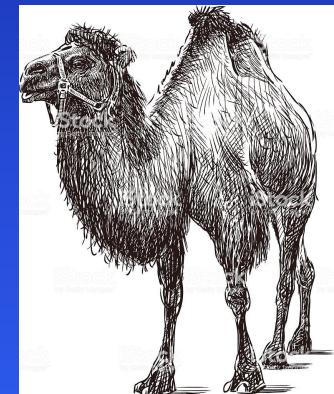
Конкуренция и стратегии видов

Стратегии видов по Л. Г. Раменскому

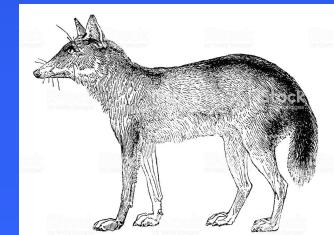
- **Виоленты** «энергично развивааясь, они захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов среды».



- **Патиенты** «в борьбе за существование... берут не энергией жизнедеятельности и роста, а своей выносливостью к крайне суровым условиям, постоянным или временными».

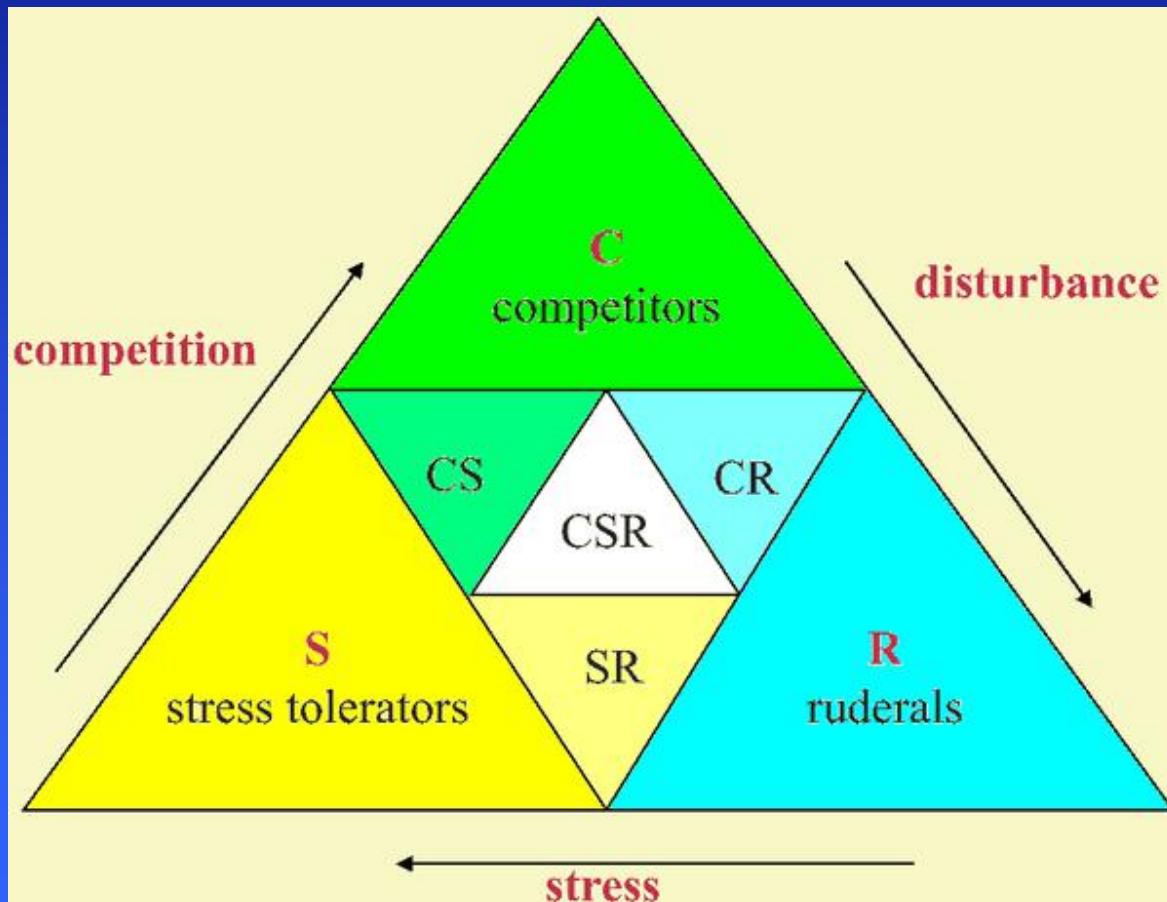


- **Эксплеренты**: «имеют очень низкую конкурентную мощность, но зато они способны очень быстро захватывать освобождающиеся территории, выполняя промежутки между сильными растениями, так же легко они вытесняются последними».



Стратегии по Грайму

≈Виоленты



≈Патиенты

≈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.

Черты организмов, придерживающихся разных стратегий

Параметры популяции, направления действия отбора	<i>r</i> -отбор	<i>K</i> -отбор
Размеры особей	Мелкие	Крупные
Продолжительность жизни	Короткая, обычно менее года	Долгая, обычно более года
Смертность	Обычно катастрофическая, ненаправленная, <u>не зависящая от плотности</u>	Более направленная, <u>зависящая от плотности</u>
Кривая выживания	Обычно третьего типа	Обычно первого и второго типов
Размер популяций	Изменчивый во времени, не равновесный, <u>ниже предельной емкости среды</u> ; экологический вакуум; ежегодное заселение	Более постоянный во времени, равновесный, <u>близкий к предельной емкости среды</u> ; повторные заселения не являются необходимыми
Конкуренция	Изменчивая, часто слабая	Обычно острая
Отбор благоприятствует	Быстрому развитию, высокой скорости увеличения популяции, раннему размножению, единственному в течение жизни акту размножения, большому числу мелких потомков	Более медленному развитию, большой конкурентоспособности, более позднему размножению, повторяющимся в течение жизни актам размножения, меньшему числу более крупных потомков

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, популяции и сообщества. 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 гlosсарий

- Внутривидовая конкуренция
- Межвидовая конкуренция
- Экологическая ниша по Элтону
- Экологическая ниша по Хатчинсону
- Интерференция
- Эксплуатационная конкуренция
- Агрессия
- Территориальное поведение
- Иерархия доминирования
- Самоизреживание
- Аутотоксичность
- Фундаментальная ниша
- Реализованная ниша
- Экологическая лицензия
- Модель Вольтера
- Принцип Гаузе
- Экологическая диверсификация
- Парадокс планктона
- r-стратегия
- K-стратегия
- Виоленты
- Патиенты
- Эксплеренты
- Конкуренты
- Стресс-толеранты
- Рудералы