

## ПИСЬМА

## Конкуренция и сосуществование в растительных сообществах: внутривидовая конкуренция сильнее межвидовой

Питер Б. Адлер,<sup>1</sup>\* Даниэль  
Смулл,<sup>1</sup> Карен Х. Бирд,<sup>1</sup> Райан  
Т. Чой,<sup>1</sup> Такер Фернисс,<sup>1</sup> Эндрю  
Кулматиски,<sup>1</sup> Джоан М.  
Майнерс,<sup>2</sup> Эндрю Т. Треденник<sup>1</sup>  
и  
Кари Э. Веблен<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Факультет ресурсов дикой природы  
и Центр экологии, Университет  
штата Юта, Логан, УТ 84322,  
США<sup>2</sup> Школа природных ресурсов и  
окружающей среды, Университет  
Флориды, Гейнсвилл, FL 32611,  
США

\*Корреспонденция: E-mail:  
[peter.adler@usu.edu](mailto:peter.adler@usu.edu)

## Аннотация

Теория предсказывает, что внутривидовая конкуренция должна быть сильнее межвидовой для любой пары стабильно сосуществующих видов, однако предыдущие обзоры литературы не нашли подтверждения этой закономерности. Мы проанализировали более 5400 публикаций и выявили 39 исследований, в которых количественно оценивались фено-логические внутривидовые и межвидовые взаимодействия в наземных растительных сообществах. Из 67 % пар видов, в которых внутривидовые и межвидовые эффекты были отрицательными (конкурентными), внутривидовая конкуренция была в среднем в четыре-пять раз сильнее межвидовой. В 93% оставшихся пар наблюдалась внутривидовая конкуренция и межвидовое содействие - ситуация, стабилизирующая сосуществование. Разница между внутривидовыми и межвидовыми эффектами была больше в наблюдениях, чем в экспериментах, в полевых, чем в оранжерейных исследованиях, и в исследованиях, в которых количественно оценивался рост популяции в течение всего жизненного цикла, а не отдельных компонентов приспособленности. Наши результаты свидетельствуют о том, что процессы, способствующие стабильному сосуществованию в локальных масштабах, являются общими и последовательными для сообществ наземных растений.

## Ключевые слова

Биоразнообразие, коэффициент конкуренции, леса, луга, Лотка-Вольтерра, мета-анализ.

*Ecology Letters* (2018)

## ВВЕДЕНИЕ

После почти столетия исследований (Lotka 1925; Volterra 1926; Gause 1932) вопросы о сосуществовании видов продолжают интересовать исследователей (например, Levine *et al.* 2017). Понимание сосуществования - это не только вечная интеллектуальная загадка, но и помощь в решении управленческих проблем, включая сохранение редких видов (DeCesare *et al.* 2010), борьбу с биологическими инвазиями (MacDougall *et al.* 2009) и прогнозирование последствий изменения климата (Chu *et al.* 2016). Основной постулат теории сосуществования, основанной на моделях парных взаимодействий между конкурентами, заключается в том, что внутривидовая зависимость плотности должна быть сильнее, чем межвидовая (Chesson 2000b). Фактически, общее различие ниш между парой видов может быть определено как отношение коэффициентов межвидовой и внутривидовой конкуренции (Chesson 2013). Когда межвидовая конкуренция слабее внутривидовой, каждый вид в сообществе ограничивает рост своей популяции больше, чем рост популяции своих конкурентов. В результате возникает отрицательная частотная зависимость: чем реже вид встречается в сообществе, тем больше увеличивается скорость роста его популяции, что позволяет ему противостоять конкурентному исключению. Многие механизмы сосуществования, такие как дифференцированная реакция на пространственные и

временные изменения окружающей среды (Chesson 1994, 2000a), разделение ресурсов (Tilman 1982) и видоспецифические природные условия (Janzen 1970; Connell 1971), приводят к различиям в нишах и отрицательной частотной зависимости (Adler *et al.* 2007). Если эти механизмы играют роль в поддержании разнообразия природных сообществ, мы должны наблюдать, что внутривидовая конкуренция сильнее, чем межвидовая (мы используем

"конкуренция" в широком смысле относится ко всем негативным взаимодействиям между растениями, независимо от лежащего в их основе механизма).

Экологи растений опубликовали тысячи работ о конкуренции, так что если разница в силе внутривидовой и межвидовой конкуренции настолько распространена, как предполагает классическая теория сосуществования, эмпирические доказательства должны быть легко найдены. Удивительно, но в обзорах, опубликованных в 1990-х годах, не было найдено доказательств предсказанной закономерности. Голдберг и Бартон (Goldberg & Barton, 1992) нашли дюжину экспериментальных исследований, в которых в той или иной мере сравнивалась внутривидовая и межвидовая конкуренция. В совокупности эти работы не выявили доказательств того, что внутривидовая конкуренция сильнее межвидовой. К аналогичному выводу пришел и мета-анализ Гуревича *и др.* (1992). Насколько нам известно, с тех пор этот вопрос не пересматривался, в результате чего мы имеем четкое теоретическое предсказание, которое эмпирические исследования не смогли убедительно подтвердить (Siepielski & McPeck 2010; Vel- lend 2016).

Одно из объяснений отсутствия эмпирических данных заключается в том, что сосуществование не стабилизируется на тонких пространственных и коротких временных масштабах, которые фиксируются в большинстве полевых исследований, а локальное биоразнообразие поддерживается процессами, действующими в более широких пространственных и временных масштабах (Chesson 1994, 2000a; Hart *et al.* 2017). Другая возможность заключается в том, что стабилизирующие механизмы сосуществования на самом деле не поддерживают разнообразие во многих природных сообществах. Возможно, сосуществование нестабильно, а высокое видовое богатство отражает близкую к нейтральной динамику, в которой вымирания уравниваются видообразованием (Bell 2000; Hubbell 2001). Однако многие исследования не подтвердили предположения и предсказания нейтральной теории (например, Clark & MacLachlan 2003; McGill 2003; Adler 2004), а те редкие исследования, которые количественно оценили силу сосуществования, показали, что

Ecology Letters, (2018)  
убедительные доказательства стабильности (Levine & HilleRisLambers 2009; Chu & Adler 2015; но см. Kraft *et al.* 2015). Возможно, сосуществование в сложных многовидовых сообществах стабилизируется не за счет парных взаимодействий, а за счет цепочек взаимодействия и взаимодействий более высокого порядка. Для оценки этой гипотезы имеется мало эмпирических данных (Levine *et al.* 2017).

Совсем другое объяснение указывает на проблемы в эмпирических исследованиях, а не в теоретических предсказаниях. Gold-berg & Barton (1992) и Gurevitch *et al.* (1992) нашли мало работ, сравнивающих внутривидовую и межвидовую конкуренцию. Если разница в этих формах конкуренции невелика, то ее было бы трудно обнаружить при ограниченном объеме выборки. Добавление более свежих работ, накопившихся за два десятилетия, прошедших с момента выхода обзора, могло бы помочь выявить закономерность. Проблема ограниченного размера выборки усугубляется тем, что во многих экспериментах по конкуренции не измеряются величины, необходимые для непосредственной проверки теоретического предсказания. Например, серии замен и аддитивные модели обнаруживают конкуренцию, но не определяют количественные эффекты конкуренции на душу населения, необходимые для сравнения силы внутривидовой и межвидовой зависимости плотности (Inouye 2001).

Мы провели количественный обзор литературы по конкуренции наземных растений, чтобы ответить на два исследовательских вопроса: (1) Есть ли свидетельства феноменологических исследований взаимодействия растений и растений, что внутривидовая конкуренция сильнее межвидовой, и если да, то насколько велика эта разница?

(2) Какие факторы влияют на вариации в относительной силе внутривидовой и межвидовой конкуренции? Например, наблюдения могут страдать от статистических артефактов, приводящих к завышенным оценкам силы внутривидовой конкуренции (Freckleton *et al.* 2006), в то время как краткосрочные экспериментальные исследования могут недооценивать внутривидовое ограничение из-за минимизации обратной связи между растением и почвой. Условия проведения исследований также могут быть важны: эксперименты в теплице могут предоставлять меньше возможностей для дифференциации ниш, чем полевые исследования, поскольку снижают гетерогенность среды и упрощают пищевые сети. Аналогичным образом, исследования, сосредоточенные только на одном компоненте приспособленности или одной жизненной стадии, могут ограничить возможности для проявления нишевых различий по сравнению с исследованиями темпов роста популяции на душу населения на протяжении всего жизненного цикла. Наконец, различия между внутривидовой и межвидовой конкуренцией могут варьировать в зависимости от типа растительности: конкуренция может быть сильнее в лесных сообществах с ограниченным освещением, чем на лугах, где виды конкурируют за многочисленные подземные ресурсы (Harpole *et al.* 2016). Доказательства таких различий позволили бы понять механизмы поддержания разнообразия в природных сообществах и определить план

будущих исследований сосуществования. doi: 10.1111/ele.13098

## МЕТОДЫ

### Поиск литературы

2 октября 2014 года мы провели следующий поиск по рецензируемой литературе в ISI Web of Science: (((("растение" ИЛИ "растения") и "сосуществование") ИЛИ ((("растение" ИЛИ "растения") И ("intra\*" И "inter\*" И "\*специфические") ИЛИ ("con\*" И "hetero\*" И "\*специфические")) И (("конкуренция\*" ИЛИ "эффект")) ИЛИ ((("растение" ИЛИ "растения") И "замена" И ("серия" ИЛИ "эксперимент")))). Мы исключили все типы документов, которые не являлись статьями, и, поскольку мы решили

В связи с тем, что основное внимание уделяется наземным растительным сообществам, мы исключили область исследований "Морская тематика (биология морской пресной воды, океанография, рыболовство)". В результате поиска было найдено 5433 записи.

Мы проверили эти публикации, чтобы выявить те, в которых оценивались коэффициенты как межвидовой, так и внутривидовой конкуренции в растительных сообществах рельефа. Все исследования, отвечающие этим критериям, использовали регрессионный подход для оценки влияния конкурентов на производительность основного вида. Исследования различались по показателям эффективности (рост, выживаемость, плодовитость или рост популяции на душу населения), по методу описания обилия конкурентов (например, биомасса, плотность, покрытие) и по источнику вариации обилия конкурентов (естественная вариация в наблюдательных исследованиях, манипулируемая вариация в экспериментальных исследованиях). Мы приводим информацию об этих различных факторах в Таблице 1. Чтобы получить данные из каждого из этих исследований, мы сначала внимательно прочитали методы, чтобы убедиться, что авторы оценили и сообщили о внутривидовом и межвидовом эффектах на душу населения. Мы были вынуждены отбросить некоторые исследования, в которых авторы сообщали значения для оцененных конкурентных эффектов, но не сами коэффициенты. Мы также были вынуждены отбросить исследования, если не могли понять методы или модель, использованную для оценки коэффициентов конкуренции, настолько хорошо, чтобы быть уверенными в использовании этих оценок в сравнительном анализе. Исследования, которые мы в итоге использовали, перечислены в Таблице 1.

Для исследований, в которых четко измерялись и сообщались внутривидовые и межвидовые эффекты на душу населения, мы извлекли данные следующим образом. Каждая строка в таблице данных (доступна в zip-архиве данных и компьютерного кода на Dryad Digital Repository: <https://doi.org/10.5061/dryad.q5mg97b>) соответствует одной оценке подушевого эффекта одного вида на один целевой вид или одной группы видов, например, всех гетероспецификов, на один целевой вид. Помимо значения расчетных коэффициентов конкуренции и связанной с ними неопределенности, мы также вводили информацию об экспериментальном дизайне исследования, лабораторных и полевых условиях, изучаемом компоненте приспособленности и стадии жизни, а также типе растительности.

Как сравнить межвидовую и внутривидовую конкуренцию?

В результате поиска литературы мы получили набор данных, состоящий из пар коэффициентов внутривидовой и межвидовой конкуренции. Для некоторых пар видов у нас есть все четыре соответствующих коэффициента, но для других пар видов мы имеем только один внутривидовой и один межвидовой коэффициенты. Чтобы проанализировать этот разнородный набор данных, мы обратились к теории.

Модели конкуренции Лотки-Вольтерры послужили

мотивацией для большей части эмпирической работы по конкуренции, которую рассмотрели Голдберг и Бартон (Goldberg & Barton, 1992) и Гуревич и другие (Gurevitch *et al.*, 1992). Даже сегодня сложные модели, основанные на данных (Levine & HilleRisLambers 2009; Chu & Adler 2015), как правило, следуют феноменологическому подходу моделей Лотки-Вольтерры, а не механистическим моделям "потребитель-ресурс" (например, Dybzinski & Tilman 2007). Эти исследования характеризуют чистый результат взаимодействия растений и растений, не пытаясь провести различие между эксплуатацией, вмешательством и явной конкуренцией, а также между прямыми и косвенными эффектами. Здесь мы рассматриваем подход Лотки-Вольтерры, уделяя особое внимание тому, как измерять и сравнивать внутривидовую и межвидовую конкуренцию.

Классическая модель конкуренции двух видов Лотки-Вольтерры, хотя часто выражается с помощью термина несущей способности, также может быть записана с явным коэффициентом внутривидовой конкуренции:

Таблица 1 Характеристики 39 исследований, включенных в анализ. "Производительность" - мера индивидуальной или популяционной производительности, "Соседи" - метод, использованный для количественной оценки конкурентного давления, а "Дизайн" отличает наблюдательные исследования ("Obs.") от экспериментальных манипуляций ("Exp.") с конкурентным давлением. Значения в разделе "Набор данных" указывают количество наблюдений для каждого из четырех анализируемых нами наборов данных: **q** - перекрытие ниш, "Эффекты" - отношение межвидового эффекта к внутривидовому, "Реакция" - отношение межвидовой реакции к внутривидовой, а "Объединенные" относятся к исследованиям, в которых оценивались общие средние реакции на конспецификов и всех гетероспецификов.

Источник	Растительность	Производительность	Соседи	Дизайн	Набор данных			
					q	Эффекты	Ответ	Объединенный
Адлер <i>и др.</i> (2006)	Пастбище	Выживание	Обложка	Обс.	3	6	6	0
Адлер <i>и др.</i> (2010)	Степь	Выживание, рост, плодовитость	Обложка	Обс.	6	36	36	0
Varibault & Kobe (2011)	Лес	Рост	Базальный диаметр	Обс.	0	1	4	0
Нго Бьенг <i>и др.</i> (2013)	Лес	Рост	Базальная область	Обс.	0	1	1	0
Бойвин <i>и др.</i> (2010)	Лес	Рост	Базальный диаметр	Обс.	5	12	20	0
Колл и Нильсен (2005)	Лес	Рост	Плотность	Эксп.	0	2	2	0
Колле <i>и др.</i> (2014)	Лес	Рост	Плотность	Эксп.	3	7	7	0
Комита и Хаббелл (2009)	Лес	Выживание	*Плотность; Базальная площадь	Обс.	0	0	0	2
Кумс <i>и др.</i> (2002)	Дюна	Рост численности населения	Плотность	Обс.	1	6	6	0
Фаррер <i>и др.</i> (2010)	Пастбище	Рост	Плотность	Обс.	3	16	23	0
Форрестер <i>и др.</i> (2011)	Лес	Рост	Базальная область	Эксп.	0	0	6	0
Форрестер <i>и др.</i> (2013)	Лес	Рост	Базальная область	Обс.	0	1	1	0
Фрэнсис и Пайк (1996)	Степь	Рост	Плотность	Эксп.	1	2	2	0
Фреклтон <i>и др.</i> (2000)	Сельское хозяйство	Рост численности населения	Плотность	Эксп.	9	18	18	0
Газоль и Хулио Камареро (2012)	Степь	Рост	Обложка	Обс.	0	0	6	0
Гейзендорфер <i>и др.</i> (2011)	Пастбище	Рост численности населения	Биомасса	Эксп.	26	90	90	0
Годой и Левин (2014)	Пастбище	Рост численности населения	Плотность	Эксп.	0	0	9	0
Хартнетт <i>и др.</i> (1993)	Пастбище	Рост	Плотность	Эксп.	3	8	8	0
Ким <i>и др.</i> (2013)	Сельское хозяйство	Рост численности населения	Плотность	Эксп.	3	6	6	0
Кубота и Хара (1996)	Лес	Рост	Биомасса	Обс.	0	2	2	0
Lebrija-Trejos <i>et al.</i> (2013)	Лес	Выживание	Плотность	Обс.	0	0	0	2
Лин <i>и др.</i> (2012)	Лес	Выживание	*Плотность; Базальная площадь	Обс.	0	0	0	5
Марторелл и Фреклтон (2014)	Пастбище	Рост численности населения	Плотность	Обс.	10	58	46	0
Медина-Ролдан <i>и др.</i> (2012)	Пастбище	Рост	Плотность	Эксп.	2	4	4	0
Молони и Кьяриелло (1998)	Пастбище	Плодовитость	Плотность	Эксп.	6	12	12	0
Нанами <i>и др.</i> (2011)	Лес	Рост	Базальная область	Обс.	0	0	9	0
Осункойа <i>и др.</i> (2005)	Лес	Рост	Плотность	Эксп.	2	4	4	0
Рис <i>и др.</i> 1996	Пастбище	Рост численности населения	Плотность	Обс.	12	24	24	0
Sheley & Larson (1994)	Пастбище	Рост	Плотность	Эксп.	1	2	2	0
Sheley & Larson (1995)	Степь	Рост	Плотность	Эксп.	1	2	2	0
Sheley & James (2014)	Степь	Рост	Плотность	Эксп.	0	8	8	0
Сутер <i>и др.</i> (2007)	Пастбище	Рост	Биомасса	Эксп.	9	20	20	0
Туркингтон и Джоллифф (1996)	Сельское хозяйство	Рост	Плотность	Эксп.	0	4	4	0
Тернбулл <i>и др.</i> (2004)	Пастбище	Рост численности населения	Плотность	Обс.	21	42	42	0
Уриарте <i>и др.</i> (2004)	Лес	Рост	Базальная область	Обс.	0	0	60	0
Уриарте <i>и др.</i> (2005)	Лес	Выживание	Базальная область	Обс.	0	0	49	0
Васкес <i>и др.</i> (2008)	Степь	Рост	Плотность	Эксп.	0	3	3	0
Вебб <i>и др.</i> (2006)	Лес	Выживание	Плотность	Обс.	0	0	0	2
Зарнекке <i>и др.</i> (2013)	Дюна	Рост численности населения	Биомасса	Обс.	9	180	180	0
ИТОГИ					136	577	722	11

\*В этих исследованиях оценивалось влияние плотности рассады и площади основания взрослых растений на выживаемость рассады.

$$\frac{dN_1}{dt} = r N_1 (1 - a_{11} N_1 - a_{12} N_2) \quad (1)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r N_2 (1 - a_{21} N_1 - a_{22} N_2)$$

где  $N_i$  - плотность вида  $i$ , а  $r$  - собственная скорость роста. Коэффициенты  $a$  переводят увеличение плотности конспецифических и гетероспецифических особей в уменьшение роста популяции. Например,  $a_{12}$  представляет собой снижение роста популяции вида 1 на душу населения, вызванное каждой дополнительной особью вида 2.

вида 2, а  $a_{11}$  - внутривидовая зависимость плотности вида 1. Несущая способность для вида 1 в монокультуре равна  $1/a_{11}$ .

Когда мы знаем все четыре "а" для пары видов, мы можем считать...

рассчитать величину различий в межвидовом и внутривидовой конкуренции как

$$q = \frac{a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}}{a_{11}a_{22}} \quad (2)$$

где  $q$  - мера перекрытия ниш (Chesson 2013). В этой модели двух видов, когда оба показателя  $a_{21}$  и  $a_{12} < 1$ , сосуществование

a11

a22



будет стабильным. В более общем случае, особенно в более сложных феноменологических моделях с дополнительными условиями, влияющими на внутренние скорости роста и различия в приспособленности,  $q < 1$  не гарантирует стабильного сосуществования, но более низкие значения  $q$  все же представляют собой более сильные стабилизирующие эффекты. Критерии сосуществования также более сложны в многовидовых сообществах, но если внутривидовая конкуренция намного сильнее межвидовой конкуренции для всех пар видов, то стабильность сообщества становится более вероятной. Таким образом, для нашей цели  $q$  представляет собой "золотой стандарт" сравнения межвидовых и внутривидовых эффектов. Если нам не хватает одного из коэффициентов (во многих исследованиях не оцениваются все четыре) или если один из коэффициентов имеет противоположный знак (фасилитация), мы не сможем рассчитать  $q$ . Но у нас все еще могут быть данные для сравнения одного из межвидовых эффектов с одним из внутривидовых. Вопрос в том, имеет ли это значение. Какие коэффициенты мы объединим в пары? Когда мы начали эту работу мы обнаружили, что это будет иметь значение - что некоторые

изоны будут более значимыми, чем другие. Это предположение имеет смысл, если наша цель - определить, может ли данная пара видов сосуществовать, что можно определить, применив критерии инвазивности. Если вид 1 может вторгнуться в монокультуру вида 2, он может существовать бесконечно долго, и наоборот. Скорость роста популяции вида 1 при его вторжении в монокультуру видов 2 в равновесном состоянии,  $1/a_{22}$ , равна

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 - a_{11} N_1^2 - a_{12} N_1 N_2 \quad (3)$$

Если вид 2 оказывает на вид 1 более слабое воздействие на душу населения, чем он сам, то вид 1 может вторгнуться. Уместное сравнение - это сравнение влияния вида на себя с его влиянием на другой вид.

В альтернативном варианте пары  $i_1$  и  $i_2$  сравниваются как реакция вида 1 на внутривидовую и межвидовую конкуренцию. Однако такое сравнение не дает никаких выводов о способности обоих видов сохраняться. Возможно, вид 1 - это крупное растение, которое оказывает сильное воздействие на душу населения и достигает лишь низкой плотности, а вид 2 - маленькое и оказывает слабое воздействие на душу населения, но достигает высокой плотности. Мы можем представить себе следующие коэффициенты конкуренции:

$$a_{11} = 0,1, a_{21} = 0,08, a_{22} = 0,01, a_{12} = 0,02.$$

Сравнение  $i_1$  и  $i_2$  указывает на то, что вид 1 мало подвержен влиянию вида 2 (по сравнению с его влиянием на себя). Но более уместное сравнение  $a_{22}$  и  $i_2$  правильно указывает на то, что вид 1 не может вторгнуться в вид 2. Возможна и обратная ошибка - поиск недостоверных доказательств конкурентного исключения. Рассмотрим

Хотя различие между конкурентными эффектами и ответными реакциями очень важно для выводов о сосуществовании конкретной пары видов, это различие не имеет значения для нашей цели - оценить среднюю разницу между коэффициентами межвидовой и внутривидовой конкуренции для выборки, содержащей множество пар видов. Мы выяснили это, смоделировав коэффициенты конкуренции Лотки-Вольтерры для многих пар видов, рассчитав  $q$ , а затем сравнив способность одной пары конкурентных эффектов или конкурентных ответов оценить  $q$ . Мы взяли все коэффициенты внутривидовой конкуренции из равномерного распределения между 0,0001 и 0,01 и все коэффициенты межвидовой конкуренции из равномерного распределения между 0,00005 и 0,005. Наше моделирование (CompRegress\_simulation.r, включено в файлы, заархивированные в Dryad Digital Repository) показало, что:

- (1) среднее значение  $\log q$ ,  $\log a_{12}$  (эффект конкуренции  $\log a_{11}$ ), и  $\log a_{22}$  (коэффициент конкурентного отклика) сходятся по мере увеличения размера выборки, (2) дисперсия вокруг этого среднего велика.
- (3) для данной выборки видовых пар конкурентный эффект и коэффициенты реагирования могут давать смещенные оценки  $q$  (рис. S1), но направление смещения варьирует от выборки к выборке, что отражает влияние выбросов.

На основе этих результатов мы рассчитали и проанализировали все три метрики. Для каждой пары видов, для которых у нас было четыре конкурента коэффициентов и отсутствия фасилитации, мы рассчитали  $q$ . Для того чтобы чтобы представить более широкую выборку значений, собранных из литературы, мы также рассчитали эффект конкуренции и конкурентный эффект сценарий, в котором вид 1 мал и достигает высокой плотности, а вид 2 велик, что отражается в следующих коэффициентах конкуренции:

$$a_{11} = 0,01, a_{21} = 0,09, a_{22} = 0,1, a_{12} = 0,09.$$

Сравнение  $i_1$  и  $i_2$  указывает на то, что вид 2 оказывает огромное влияние на вид 1 по сравнению с влиянием вида 1 на самого себя. Но на самом деле вид 1 может вторгнуться в вид 2, потому что  $a_{22} > i_2$ .

коэффициенты реагирования. Эти три набора данных в значительной степени, но не полностью, перекрываются (табл. 1) и, таким образом, дают некоторую дополняющую информацию. Обратите внимание, что мы рассчитывали  $q$  и соотношение межвидовых и внутривидовых коэффициентов для каждой пары видов в рамках каждого исследования; мы никогда не рассчитывали соотношение коэффициентов, которые были оценены разными методами в разных исследованиях. Эти безразмерные показатели относительной силы межвидовой и внутривидовой конкуренции мы и сравнивали между исследованиями.

## Анализ

Прежде чем анализировать  $q$  и соотношение конкурентных эффектов и ответов, мы подсчитали количество наблюдений, представляющих различные экосистемы, дизайн исследований (наблюдение против эксперимента, поле против теплицы) и различные типы ответов (например, рост против выживания). Затем мы разделили наборы данных о конкурентных эффектах и реакциях на четыре качественно различных результата: (1) межвидовые и внутривидовые эффекты положительны (содействие); (2) межвидовой эффект положителен, а внутривидовой - отрицателен; (3) межвидовой эффект отрицателен, а внутривидовой - положителен; и (4) оба эффекта отрицательны (конкуренция).

Для четвертого, наиболее распространенного результата, при котором все эффекты отрицательны, мы оценили относительную разницу в силе межвидовой и внутривидовой конкуренции. В тех случаях, когда для пары видов были доступны все четыре коэффициента, коэффициент ответа равен  $\log(q)$ . Лог-преобразование нормализует асимметричное распределение  $q$ , которое не может принимать отрицательные значения, но может принимать большие положительные значения. Если  $\log q$  меньше 0, то межвидовая конкуренция слабее внутривидовой. Мы оценили среднее значение  $\log q$  с помощью линейной модели со смешанным эффектом. Простейшая модель оценивает  $\log q$  следующим образом



исследование включено в качестве случайного эффекта, чтобы признать, что наблюдения из одного и того же исследования не являются независимыми. Например, десять наблюдений, полученные в одном исследовании, окажут гораздо меньшее влияние на оценку общего среднего, чем десять наблюдений, полученные в десяти независимых исследованиях. Мы также исследовали более сложные модели, в которых на среднее значение  $\log q$  могли влиять фиксированные эффекты, включая экспериментальный дизайн (экспериментально управляемые или естественно наблюдаемые вариации плотности соседей), условия (теплица или поле), измеряемый компонент приспособленности (например, скорость роста популяции на душу населения или выживаемость, рост или плодовитость особей), изучаемая стадия жизни (ранняя или зрелая), а также тип растительности. Мы подгоняли модели с помощью пакета lme4 (Bates *et al.* 2015) в R 3.4.1 (R Development Core Team 2017) и оценивали статистическую значимость этих дополнительных факторов по сравнению с простейшей моделью с помощью тестов отношения правдоподобия.

Мы применили аналогичный подход к наборам данных по конкурентным эффектам и конкурентным реакциям. Здесь целью является определение среднего значения логарифмического соотношения межвидовой и внутривидовой конкуренции. И снова логарифмическое соотношение  $< 0$ , когда межвидовая конкуренция слабее внутривидовой. Простейшая модель оценивает среднее логарифмическое соотношение с учетом случайных эффектов исследования и вида внутри исследования. В нашем сравнении конкурентных эффектов мы основывали видовые случайные эффекты на видах, оказывающих конкурентные коэффициенты. Для сравнения конкурентных реакций мы основывали видовые случайные эффекты на целевых видах - получателях конкурентных эффектов. Как и при анализе  $q$ , мы использовали тесты на коэффициент подобия, чтобы сравнить простейшую модель с более сложными моделями, учитывающими дополнительные источники вариаций в наборах данных.

Эти модели не являются формальными мета-анализами, поскольку они не учитывают различия между исследованиями в неопределенности

расчетные коэффициенты конкуренции. Мы не смогли учесть неопределенность, поскольку информация об изменчивости оценок часто не сообщалась, и даже в тех случаях, когда она сообщалась, тип доступной информации в разных исследованиях был непоследовательным. Поэтому мы оцениваем все наблюдения одинаково, даже если некоторые оценки, несомненно, более точные, чем другие.

Кроме того, у нас было 11 наблюдений из четырех исследований, в которых оценивалась реакция на близкородственную и гетероспецифическую конкуренцию, объединенная для многих видов (табл. 1). Мы не рассчитывали соотношение межвидовых и внутривидовых реакций и не проводили статистический анализ этого небольшого набора данных, но для полноты картины мы обобщили полученные значения.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Для сравнения коэффициентов конкурентного эффекта мы получили 577 наблюдений из 29 исследований (табл. 1). Для сравнения коэффициентов конкурентной реакции мы получили 722 наблюдения из 35 исследований (табл. 1). Большинство наблюдений было получено в ходе исследований на естественных лугах, где рост популяции на душу населения измерялся в течение всего жизненного цикла (рис. 1, S2 и S3). Фасилитация встречалась гораздо реже, чем конкуренция, а в тех случаях, когда фасилитация наблюдалась, она обычно была связана с межвидовыми (26 % наблюдений), а не внутривидовыми (2 % наблюдений) взаимодействиями (табл. 2). Из девяти случаев в наборе данных по конкурентным эффектам, когда внутривидовой эффект был фасилитирующим, а межвидовой - конкурентным, что является рецептом для конкурентного исключения на основе приоритетных эффектов, все были проведены в теплице. В наборе данных по конкурентным реакциям было 13 таких случаев, 9 из которых были проведены в теплице. Внутривидовые и межвидовые условия были конкурентными в 67% сравнений эффектов (384/577 пар видов), а в



Рост населения

Плодовитость  
Выживание

ing  
A

Рисунок 1. Характеристика исследований, в которых было получено 136 наблюдений за перекрытием ниш, q. На рис. S2 и S3 представлена та же информация для наборов данных по конкурентным эффектам и ответам.

73% ответных сравнений (527/722 пары видов; табл. 2).

Для 136 наблюдений за перекрытием ниш,  $q$ , наша простейшая модель смешанных эффектов оценила среднее значение по логарифмической шкале в  $-1,57$  с 95% доверительным интервалом от  $-2,24$  до  $-0,86$  (табл. 3, рис. 2a). При переводе в арифметическую шкалу среднее значение  $q$  составило 0,21 (95% ДИ: 0,11, 0,42), что указывает на низкий уровень перекрытия ниш и сильное стабилизирующее влияние на сосуществование. Семьдесят семь процентов значений  $q$  были меньше 1. Наш анализ наборов данных по эффектам и ответам дал схожие результаты: средние коэффициенты межвидовой и внутривидовой конкуренции, преобразованные обратно из логарифмической шкалы, составили 0,25 для набора данных по эффектам и 0,27 для набора данных по ответам (табл. 3, рис. 2b и c).

Второй вопрос нашего исследования заключался в том, может ли учет различий между исследованиями объяснить дополнительные вариации в перекрытии ниш,  $q$  и соотношении конкурентных эффектов и реакций. Наиболее сильные статистические различия проявились в отношении дизайна исследований: наблюдательные исследования показали большие различия между межвидовой и внутривидовой конкуренцией, чем исследования, в которых манипулировали плотностью конкурентов (рис. 3a). Мы обнаружили незначительную поддержку моделей, учитывающих различия в условиях проведения исследований: значения  $q$  и логарифмического отношения были ниже в полевых экспериментах, чем в оранжерейных (рис. 3b). Мы также нашли незначительные доказательства того, что значения  $q$  и логарифмических соотношений в исследованиях, основанных на росте популяции, ниже, чем в исследованиях, основанных на отдельных компонентах приспособленности (рис. 3c). Аналогично, значения перекрытия ниш были незначительно ниже в исследованиях, объединяющих все стадии, чем в исследованиях, основанных на одной стадии (рис. 3d). Мы не нашли доказательств того, что учет различий между типами растительности улучшил модели (рис. 3e).

В четырех исследованиях были объединены оценки межвидовых и внутривидовых эффектов для разных видов (Таблица 1). Из 11 наблюдений, полученных в этих четырех исследованиях, объединенный внутривидовой эффект был положительным (способствующим) только в одном случае, а объединенный межвидовой эффект был положительным в шести случаях. Боксплот необработанных значений (рис. S4) показывает, что внутривидовые эффекты сильнее и негативнее.

## ДИСКУССИЯ

Есть ли доказательства того, что внутривидовая конкуренция сильнее межвидовой, и если да, то насколько велика разница?

Наш анализ дает очень убедительные доказательства того, что внутривидовая конкуренция сильнее межвидовой для большинства пар совместно обитающих видов, и что эта разница часто велика, что устраняет несоответствие между теорией и наблюдениями.

Таблица 2 Направление межвидовых и внутривидовых взаимодействий для наборов данных по ком- петентным эффектам и ответам. Значения представляют собой количество парных сравнений видов в каждой категории для набора данных (эффекты | ответы).

Таблица 3 Сводка моделей смешанных эффектов для оценки  $\log q$ , а также  $\log$  отношения конкурентных эффектов и ответов. "Source" - случайные эффекты, связанные с отдельными исследованиями. "Var" - дисперсия.

	$\log q$	Эффекты	Ответы
Перехват	-1.57	-1.40	-1.31
[95% C.I.]	[-2.24; -0.86]*	[-2.00; -0.75]*	[-1.79; -0.79]*
Num. obs.	136	384	527
Количество групп:	21	27	33
Источник			
Var: Источник	1.37	1.07	1.05
Var: Остаток	4.06	6.10	5.47
Количество групп:	-	86	200
Вид:Источник			
var: Вид:Источник	-	1.24	0.44

\*0 за пределами доверительного интервала.

отражены в обзорах 1990-х годов (Goldberg & Barton 1992; Gurevitch *et al.* 1992). Этот вывод подтверждается несколькими фактами. Во-первых, в 67 % случаев, когда и межвидовые, и внутривидовые эффекты были отрицательными, внутривидовая конкуренция была в среднем в 4-5 раз сильнее межвидовой. Во-вторых, примерно в 30% случаев, когда мы сравнивали конкурентные эффекты и реакции, внутривидовой эффект был отрицательным, а межвидовой - положительным, что должно способствовать сосуществованию. Наконец, случаи, когда и межвидовой, и внутривидовой эффекты были благоприятными (~1%), или когда внутривидовой эффект был благоприятным, а межвидовой - конкурентным (~1%), были редки. Последний случай,

	Межвидовая конкуренция	Межвидовое содействие
Внутривидовая	конкуренция384	527180
Внутривидовая	фасилитация9	134   1

который должен дестабилизировать сосуществование, встречался в основном в тепличных исследованиях. В целом, большинство эмпирических исследований свидетельствуют о наличии экологически значимых различий в межвидовой и внутривидовой конкуренции. Эти различия сами по себе не гарантируют сосуществования, поскольку необходимо учитывать и средние различия в приспособленности (Chesson 2000b), но они выполняют необходимое условие для стабильного сосуществования. Наш вывод о том, что внутривидовая конкуренция намного сильнее межвидовой, в значительной степени, но не полностью, согласуется с результатами недавних известных работ, которые не были включены в наш поиск. Нам известно одно недавнее исследование, которое может быть включено в наш количественный анализ перекрытия ниш,  $q$ . Godoy *et al.* (2014) оценили  $q$  для 97 пар калифорнийских однолетних видов на основе реакции производства семян на экспериментально навязанную вариацию плотности соседей (те же данные использовались в Kraft *et al.* 2015).

Среднее значение этих величин, рассчитанное по логарифмической шкале и преобразованное обратно, составляет 0,85, что значительно больше, чем наше общее среднее значение  $q$ , равное 0,21, а также среднее значение из экспериментальных исследований, равное 0,37. Однако включение этого исследования в наш первоначальный анализ лишь увеличило бы нашу общую оценку  $q$  до 0,24 и еще больше усилило бы контраст между наблюдательными и экспериментальными исследованиями.

Три исследования подтвердили описанную нами закономерность для реакций на сородичей и гетероспецификов, объединенных по видам (рис. S4).

LaManna *et al.* (2017) изучали

В 24 лесах по всему миру были обнаружены саженцы.

Зависимость плотности конспецификов всегда была отрицательной и часто сильной (среднее значение по участкам: -1,65; стандартное отклонение: 1,29),

В то время как гетероспецифическая зависимость плотности была слабой и иногда положительной (среднее значение: -0,008, стандартное отклонение: 0,014).

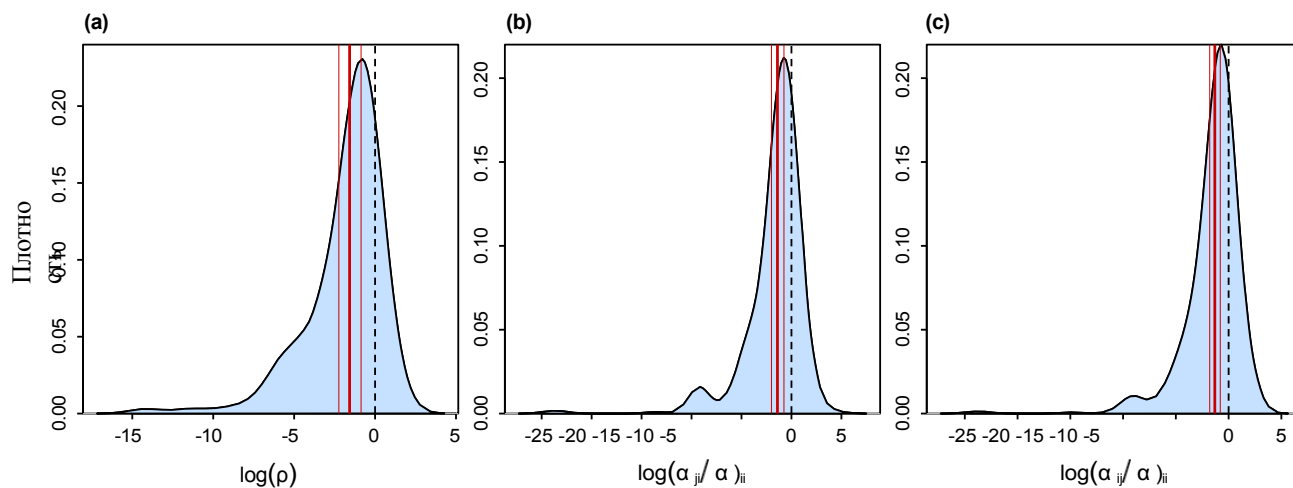


Рисунок 2 Распределение  $\log q$  (а) и  $\log$  отношения конкурентных эффектов (б) и ответов (с). Толстые красные линии показывают средние значения, рассчитанные по моделям смешанных эффектов (табл. 3), а тонкие красные линии ограничивают 95% доверительные интервалы вокруг этих оценок. Вертикальная пунктирная линия указывает на значение, при котором межвидовые и внутривидовые эффекты равны. Значения слева от пунктирной линии имеют место, когда межвидовые эффекты слабее внутривидовых.

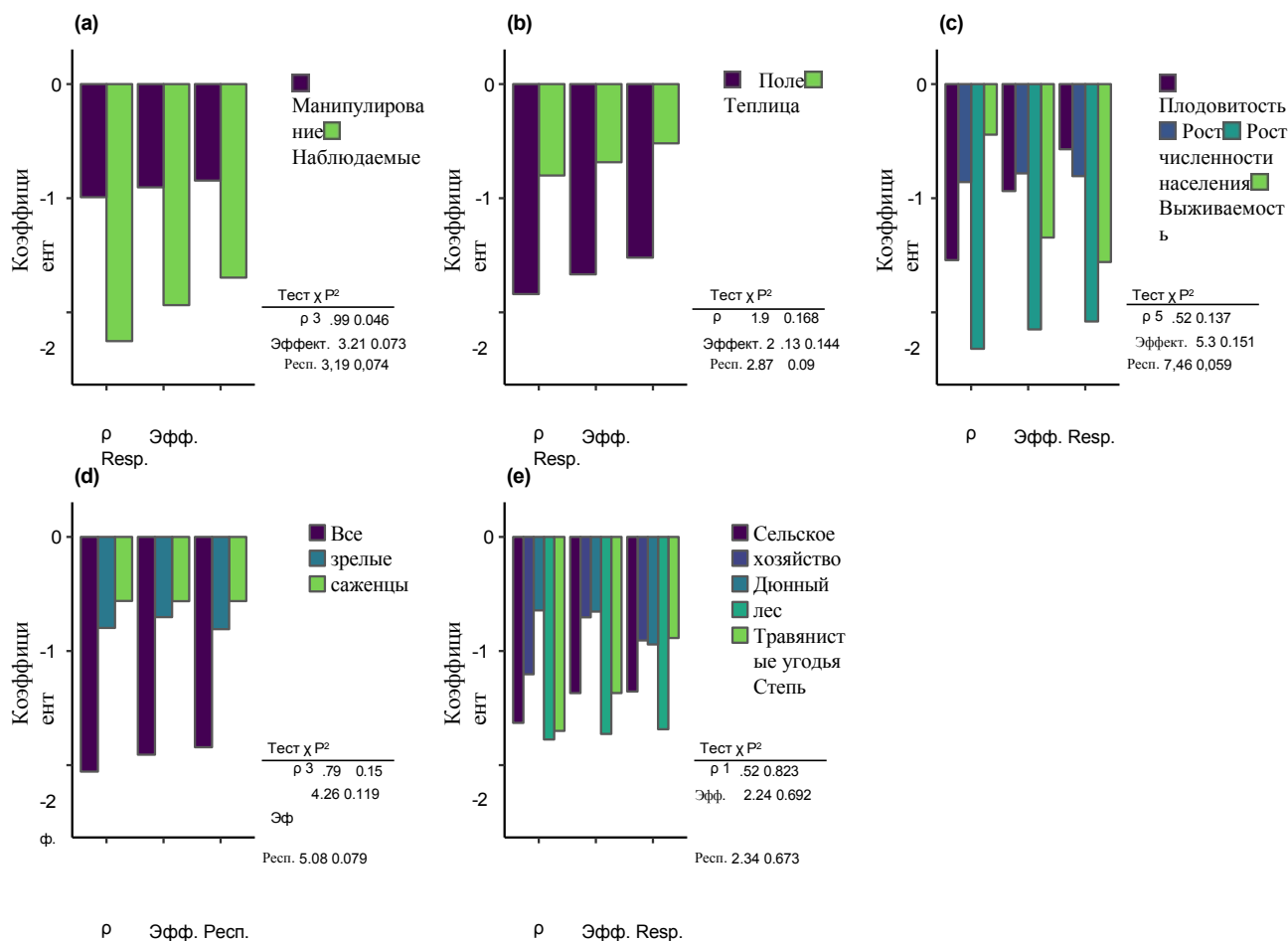


Рисунок 3 Тесты дополнительных факторов, влияющих на  $\log q$  и  $\log$  отношения конкурентных эффектов ("Eff.") и ответов ("Resp."). На каждой панели показано влияние различных наборов категориальных ковариат на ответы: (а) экспериментальный план, (б) условия исследования, (с) изучаемый компонент приспособленности, (д) изучаемая стадия жизни и (е) тип растительности. Столбики показывают коэффициенты фиксированного эффекта для каждого уровня ковариаты. Во вставных таблицах приведены результаты теста отношения правдоподобия, сравнивающего модель, учитывающую ковариаты, с более простой моделью, игнорирующей ковариаты.  $P < 0,05$  указывает на значительную поддержку более сложной модели.

Джонсон и др. (2012) провели аналогичный анализ рекрутирования саженцев в лесах США и получили очень похожие результаты. Кун-стлер и др. (2016) проанализировали влияние соседства

конкуренция на рост отдельных лесных деревьев в глобальном наборе данных и обнаружили, что внутривидовые эффекты были примерно в два раза сильнее, чем межвидовые, при объединении всех



видов, даже до учета влияния различий в функциональных признаках, которые приводят к дополнительному, незначительному сокращению перекрытия ниш.

Важной оговоркой является то, что наши результаты отражают в первую очередь взаимодействие между локально распространенными видами. Хотя большинство видов в сообществе являются локально редкими, их редкость затрудняет их изучение с помощью наблюдательных подходов, и мы подозреваем, что они также редко включаются в эксперименты по манипулированию конкуренцией. Возможно, что различия между внутривидовой и межвидовой конкуренцией могут быть меньше при взаимодействии обычных и редких видов. Однако Yenni *et al.* (2017) обнаружили, что локально редкие, устойчивые виды еще менее чувствительны к межвидовой конкуренции, чем обычные виды, что позволяет предположить, что закономерность, которую мы обнаружили в нашем обзоре, может не ограничиваться обычными видами.

Наши результаты и результаты недавних исследований убедительно доказывают, что различия в нишах играют важную роль в динамике сообществ в соседних пространственных масштабах. Следующий шаг - определить механизмы, вызывающие внутривидовое ограничение гораздо сильнее, чем межвидовое. Наш поиск литературы был сосредоточен на феноменологической конкуренции, поскольку относительно мало эмпирических исследований количественно оценили силу конкретных механизмов сосуществования. Однако темпы таких исследований ускоряются. Многие недавние исследования были посвящены видоспецифическим травоядным и патогенам в целом и эффектам Янцена-Коннелла в частности (Kulmatiski *et al.* 2008; Bever *et al.* 2010; Bagchi *et al.* 2014; Comita *et al.* 2014). Роль пространственных и временных вариаций окружающей среды в содействии сосуществованию также привлекает все больше внимания (Adler *et al.* 2006; Sears & Chesson 2007; Angert *et al.* 2009; Usinowicz *et al.* 2017). Более того, появляются новые инструменты для количественной оценки стабилизирующего влияния вариаций окружающей среды в пространстве и времени (Ellner *et al.* 2016; Hart *et al.* 2017). Работы по разделению ресурсов заслуживают равного отношения (например, Dybzinski & Tilman 2007). В течение следующего десятилетия мы, возможно, накопим достаточно примеров, чтобы количественно оценить и сравнить силу различных механизмов сосуществования в разных сообществах.

Какие факторы влияют на вариации относительной силы внутривидовой и межвидовой конкуренции?

Объединение наших количественных анализов  $q$  и конкурентных эффектов и наборов данных по ответам позволило получить некоторые доказательства того, что разница между межвидовой и внутривидовой конкуренцией в наблюдениях больше, чем в экспериментальных исследованиях. В соответствии с этой тенденцией недавний метаанализ показал более сильное влияние биоразнообразия на первичную продуктивность в природе, чем в экспериментах (Duffy *et al.* 2017). Одно из

объяснений этой разницы заключается в том, что эксперименты обычно проводятся в небольших пространственных и коротких временных масштабах, исключая механизмы сосуществования, которые работают только в присутствии более крупномасштабных вариаций окружающей среды. На проблему масштаба также ссылались Крафт *и др.* (2015), объясняя, почему их модели, основанные на годичных экспериментах, предсказывают конкурентное исключение для многих пар видов, которые, как оказалось, сосуществуют на их участке исследования. Краткосрочные экспериментальные манипуляции могут также препятствовать накоплению обратной связи между растениями и почвой, которая является вероятным источником внутривидовой конкуренции в зрелых сообществах (например, Mangan *et al.* 2010).

Второе объяснение связано с "призраком прошлой конкуренции" (Connell 1980). Наблюдательные исследования часто проводятся в зрелых, относительно ненарушенных сообществах, где, возможно, локальное конкурентное исключение уже в значительной степени проявилось. Экспериментальные манипуляции могут эффективно подтолкнуть эти сообщества к более ранней стадии формирования сообщества, когда пары видов, интенсивно конкурирующих между собой, оказываются в непосредственной близости друг от друга при плотности, которая не является стабильной в долгосрочной перспективе, что приводит к усилению межвидовой конкуренции (Kokkoris *et al.* 1999). Аналогичным образом, можно ожидать усиления межвидовых взаимодействий после колонизации новыми видами или при экологических пертурбациях, изменяющих конкурентные взаимодействия (Urban *et al.* 2012). Однако гипотеза о том, что мы с меньшей вероятностью будем наблюдать сильные межвидовые взаимодействия, когда сообщество близко к равновесию, не объясняет, почему в наблюдательных исследованиях мы все еще находим сильную внутривидовую конкуренцию. Возможно, локальное рассеивание подавляет тенденцию конкуренции генерировать чрезмерно дисперсные (регулярные) пространственные паттерны и вместо этого создает высокую локальную плотность конспецификов и более сильный сигнал о конкуренции.

Мы обнаружили гораздо более слабую статистическую поддержку других источников вариаций в относительной силе внутривидовой и межвидовой конкуренции. Разница между внутривидовой и межвидовой конкуренцией была больше в полевых условиях, чем в оранжерее, и больше в исследованиях роста популяции на протяжении всего жизненного цикла, чем в исследованиях отдельных компонентов приспособленности. Хотя статистическая поддержка большинства этих различий была незначительной, эти закономерности согласуются с нашей интуицией: возможности видов использовать различные ниши и избегать межвидовой конкуренции должны быть выше в полевых условиях, чем в теплице, и при интеграции на протяжении всего жизненного цикла. Аналогичным образом, мы не нашли доказательств того, что соотношение межвидовой и внутривидовой конкуренции варьирует между типами растительности, что дает нам уверенность в том, что ключевое условие, необходимое для стабильного парного сосуществования, скорее всего, распространено и сильно в локальных масштабах в наземных растительных сообществах по всему миру.

## ВЫВОДЫ

Наши результаты устраняют давнее несоответствие между теорией и данными. Мы обнаружили, что внутривидовая конкуренция часто намного сильнее межвидовой, что является важным условием для стабильного сосуществования на местном уровне. Второй важный вывод заключается в том, что только 39 из более чем 5400 работ по конкуренции растений, которые мы изучили, предоставили информацию, необходимую для сравнения

внутривидовых и межвидовых эффектов. Мы понимаем, что наш поиск литературы не охватил все релевантные исследования (например, Levine & HilleRisLambers 2009; Kunstler *et al.* 2016; мы решили не включать их, поскольку не хотели исказить нашу случайную выборку). Однако тот факт, что столь малая доля работ по "конкуренции" строго количественно оценивает силу внутривидовой и межвидовой конкуренции, отражает слабую связь между теоретическими и эмпирическими исследованиями в экологии. Мы надеемся, что будущие работы по конкуренции будут следовать эмпирическим подходам исследований, включенных в наш обзор, или даже более простым схемам (Hart *et al.* 2018), чтобы оценить эффекты конкуренции на душу населения, которые являются центральными для теории, в отличие от индексов конкуренции, полученных из серий замещения или

Аддитивные модели, которые не дают возможности сделать вывод о результатах конкуренции на уровне населения.

Наша работа также имеет значение для будущих исследований сосуществования. Эмпирические данные о том, что во многих растительных сообществах межвидовая конкуренция зачастую намного слабее внутривидовой, также свидетельствуют о том, что стабилизирующие механизмы сосуществования, действующие на уровне соседних сообществ, являются общими и последовательными. Понимание локальных закономерностей биоразнообразия потребует тщательного изучения силы этих стабилизирующих сил и механизмов, их порождающих.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим Саймона Харта и Джонатана Левина за комментарии, которые улучшили раннюю версию рукописи. РВА получил поддержку Национального научного фонда (DEB-1054040 и DEB-1655522). АТТ была поддержана стипендией Национального научного фонда для постдокторских исследований (DBI- 1400370). Это исследование было поддержано Сельскохозяйственной опытной станцией штата Юта, Университет штата Юта, и одобрено как журнальная статья № 9065.

## АВТОРСТВО

Все авторы разработали план исследования и собрали данные; РВА и АТ проанализировали данные; РВА составил рукопись, все авторы участвовали в редактировании.

## ЗАЯВЛЕНИЕ О ДОСТУПНОСТИ ДАННЫХ

Все данные и компьютерный код, использованные в этом исследовании, доступны для загрузки из цифрового репозитория Dryad (<https://doi.org/10.5061/dryad.q5mg97b>).

## ССЫЛКИ

- Адлер, П.Б. (2004). Нейтральные модели не воспроизводят наблюдаемые отношения между видами и площадью на лугах Канзаса. *Экология*, 85, 1265-1272.
- Адлер, П.Б., ХиллеРисЛамберс, Ж., Кириакидис, П.К., Гуань, К. и Левин, Дж.М. (2006). Изменчивость климата оказывает стабилизирующее влияние на сосуществование трав в прериях. *Proc. Natl Acad. Sci.*, 103, 12793-12798.
- Адлер, П.Б., ХиллеРисЛамберс, Дж. и Левин, Дж.М. (2007). Ниша для нейтралитета. *Ecol. Lett.*, 10, 95-104.
- Адлер, П.Б., Элленер, С.П. и Левин, Дж.М. (2010). Сосуществование многолетних растений: неловкость ниш. *Ecol. Lett.*, 13, 1019-1029.
- Ангерт, А.Л., Хаксман, Т.Е., Чессон, П. и Венабл, Д.Л. (2009). Функциональные компромиссы определяют сосуществование видов через эффект хранения. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 106, 11641-11645.
- Багчи, Р., Галер, Р.Э., Грипенберг, С., Гурр, С.Дж., Нараян, Л., Аддис, С.Е. *et al.* (2014). Патогены и насекомые-травоядные определяют разнообразие и состав растений тропических лесов. *Nature*, 506, 85-88.
- Baribault, T.W. & Kobe, R.K. (2011). Взаимодействие соседей усиливается с увеличением ресурсов почвы в северном лиственном лесу. *J. Ecol.*, 99, 1358-1372.

Бейтс, Д., Мачлер, М. и Уолкер, С. (2015). Подгонка линейных моделей со смешанными эффектами с помощью lme4. *J. Stat. Softw.*, 67, <http://dx.doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.

Белл, Г. (2000). Распределение изобилия в нейтральных сообществах. *Am. Nat.*, 155, 606-617.

Бевер, Дж.Д., Дики, И.А., Фацелли, Э., Фацелли, Дж.М., Клирономос, Дж. Укоренение теорий экологии растительных сообществ в микробных взаимодействиях. *Trends Ecol. Evol.*, 25, 468-478.

- Бойвен, Ф., Пакетт, А., Папайк, М.Ж., Тиффо, Н. и Мессье, К. (2010). Имеют ли значение положение и видовая принадлежность соседей в 8-15-летних послеуборочных мезических древостоях в бореальном смешанном лесу? *For. Ecol. Manag.*, 260, 1124-1131.
- Колл, Л.Дж. и Нильсен, Э.Т. (2005). Анализ взаимодействия между инвазивным райским деревом (*Ailanthus altissima*) и местной черной саранчой (*Robinia pseudoacacia*). *Plant Ecol.*, 176, 275-285.
- Чессон, П. (1994). Многовидовая конкуренция в изменчивой среде. *Теория. Popul. Biol.*, 45, 227-276.
- Чессон, П. (2000a). Общая теория конкурентного сосуществования в пространственно-изменяющихся средах. *Theor. Popul. Biol.*, 58, 211-237.
- Чессон, П. (2000b). Механизмы поддержания видового разнообразия. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 31, 343-366.
- Чессон, П. (2013). Конкуренция видов и хищничество. В книге "Экологические системы". Springer, New York, NY, pp. 223-256.
- Чу, К. и Адлер, П.Б. (2015). Большие различия в нишах возникают на стадии набора, чтобы стабилизировать сосуществование пастбищ. *Ecol. Monogr.*, 85, 373-392.
- Чу, К., Кляйнхесселинк, А.Р., Хавстад, К.М., Маккларан, М.П., Питерс, Д.П., Вермейр, Л.Т. и др. (2016). Прямые эффекты доминируют над реакцией на климатические возмущения в сообществах луговых растений. *Nat. Commun.*, 7, 11766.
- Кларк, Дж. С. и Маклахлан, Дж. С. (2003). Стабильность лесного биоразнообразия. *Nature*, 423, 635-638.
- Колле, К., Нингре, Ф., Барбейто, И., Арно, А. и Пибуль, А. (2014). Реакция роста деревьев и сосуществования видов на плотность и равномерность распределения видов в молодой лесопосадке с двумя конкурирующими видами. *Ann. Bot.*, 113, 711-719.
- Комита, Л.С. и Хаббелл, С.П. (2009). Местное соседство и устойчивость видов к затенению влияют на выживание в разнообразном банке саженцев. *Экология*, 90, 328-334.
- Комита, Л.С., Квинборо, С.А., Мерфи, С.Дж., Эк, Дж.Л., Сюй, К., Кришнада, М. и др. (2014). Проверка предсказаний гипотезы Янзена-Коннелла: мета-анализ экспериментальных данных о выживаемости семян и проростков в зависимости от расстояния и плотности. *J. Ecol.*, 102, 845-856.
- Коннелл, Дж. Х. (1971). О роли естественных врагов в предотвращении конкурентного исключения у некоторых морских животных и деревьев тропического леса. В книге "Динамика популяций". (ред. Den Boer, P.J., Gradwell, G.R.). PUDOC, Wageningen, pp. 298-312.
- Коннелл, Дж. Х. (1980). Разнообразие и коэволюция конкурентов, или призрак конкуренции прошлого. *Oikos*, 35, 131-138.
- Сомес, Д.А., Реез, М., Турбулл, Л. & Ратклифф, С. (2002). О механизмах сосуществования видов однолетних растений с использованием методов соседства и имитационных моделей. *Plant Ecol.*, 163, 23-38.
- Де Чезаре, Н.Дж., Хебблвайт, М., Робинсон, Х.С. и Мусиани, М. (2010). Вымирающие, по-видимому: роль очевидной конкуренции в сохранении вымирающих видов. *Anim. Conserv.*, 13, 353-362.
- Даффи, Дж.Э., Годвин, К.М. и Кардинале, Б.Дж. (2017). Эффекты биоразнообразия в дикой природе распространены и столь же сильны, как и ключевые факторы продуктивности. *Nature*, 549, 261-264.
- Дыбзински, Р. и Тилман, Д. (2007). Модели использования ресурсов предсказывают долгосрочные результаты конкуренции растений за питательные вещества и свет. *Am. Nat.*, 170, 305-318.
- Эллнер, С.П., Снайдер, Р.Е. и Адлер, П.Б. (2016). Как количественно оценить эффект временного хранения, используя моделирование вместо математики. *Ecol. Lett.*, 19, 1333-1342.
- Фаррер, Э.К., Голдберг, Д.Е. и Кинг, А.А. (2010). Временные задержки и баланс положительных и отрицательных взаимодействий в динамике луговых сообществ. *Am. Nat.*, 175, 160-173.
- Форрестер, Д.И., Ванклай, Дж.К. и Форрестер, Р.И. (2011). Баланс между содействием и конкуренцией в смесях эвкалипта и акации меняется по мере развития древостоя. *Oecologia*, 166, 265-272.

- Фрэнсис, М.Г. и Пайк, Д.А. (1996). Конкуренция проростков пырея гребчатого и овсяницы в условиях смешанной плотности. *J. Range Manag.*, 49, 432-438.
- Фреклтон, Р.П., Уоткинсон, А.Р., Даулинг, П.М. и Лейс, А.Р. (2000). Детерминанты обилия инвазивных однолетних сорняков: структура сообщества и неравновесная динамика. *Proc. Biol. Sci.*, 267, 1153-1161.
- Фреклтон, Р.П., Уоткинсон, А.Р., Грин, Р.Е. и Сазерленд, В.Дж. (2006). Ошибка переписи и обнаружение зависимости от плотности. *J. Anim. Ecol.*, 75, 837-851.
- Гаузе, Г.Ф. (1932). Экспериментальные исследования борьбы за существование: 1. Смешанные популяции двух видов дрожжей. *J. Exp. Biol.*, 9, 389-402.
- Газоль, А. и Хулио Камареро, Х. (2012). Производительность средиземноморских субкустарников в большей степени зависит от микроучастка, чем от региональных климатических условий. *J. Veg. Sci.*, 23, 1062-1070.
- Гейзендорфер, И.Р., Ван дер Верф, В., Бианки, Ф.Дж.Дж.А. и Шульте, Р.Р.О. (2011). Устойчивая динамическая переходность в модельной системе конкуренции Лотки-Вольтерры для луговых видов. *Ecol. Model.*, 222, 2817-2824.
- Годой, О. и Левин, Дж. М. (2014). Влияние фенологии на успех инвазии: выводы из сопряжения полевых экспериментов с теорией сосуществования. *Экология*, 95, 726-736.
- Годой, О., Крафт, Н.Дж.Б. и Левин, Дж.М. (2014). Филогенетическое родство и факторы, определяющие результаты конкуренции. *Ecol. Lett.*, 17, 836-844.
- Goldberg, D.E. & Barton, A.M. (1992). Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities - a review of field experiments with plants. *Am. Nat.*, 139, 771-801.
- Гуревич, Дж., Морроу, Л.Л., Уоллес, А. и Уолш, Дж.С. (1992). Мета-анализ конкуренции в полевых экспериментах. *Am. Nat.*, 140, 539-572.
- Харпол, У.С., Салливан, Л.Л., Линд, Е.М., Фирн, Ж., Адлер, П.Б., Борер, Е.Т. *et al.* (2016). Добавление нескольких ограничивающих ресурсов снижает разнообразие лугов. *Nature*, 537, 93-96.
- Харт, С.П., Усинович, Дж. и Левин, Дж.М. (2017). Пространственные масштабы сосуществования видов. *Nat. Ecol. Evol.*, 1, 1066.
- Харт, С.П., Фреклтон, Р.П. и Левин, Дж.М. (2018). Как количественно оценить конкурентоспособность. *J. Ecol.*, <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12954>.
- Хартнетт, Д.К., Хетрик, Б.А.Д., Уилсон, Г.В.Т. и Гибсон, Д.Дж. (1993). Влияние микоризы на внутри- и межвидовые соседские взаимодействия между совместно произрастающими травами прерий. *J. Ecol.*, 81, 787-795.
- Хаббелл, С.П. (2001). *Единая нейтральная теория биоразнообразия и биогеографии*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Иноуэ, Б.Д. (2001). Экспериментальные схемы с поверхностью отклика для изучения межвидовой конкуренции. *Экология*, 82, 2696-2706.
- Янзен, Д.Х. (1970). Травоядные и количество видов деревьев в тропических лесах. *Am. Nat.*, 104, 501-528.
- Джонсон, Д.Дж., Болье, В.Т., Бевер, Дж.Д. и Клей, К. (2012). Конкретная отрицательная зависимость плотности и разнообразие лесов. *Science*, 336, 904-907.
- Ким, Т.Н., Андервуд, Н. и Иноуэ, Б.Д. (2013). Насекомые-травоядные изменяют результаты конкуренции между растениями как через межвидовые, так и внутривидовые процессы. *Экология*, 94, 1753-1763.
- Kokkoris, G.D., Troumbis, A.Y. & Lawton, J.H. (1999). Паттерны силы взаимодействия видов в собранных сообществах с теоретической конкуренцией. *Ecol. Lett.*, 2, 70-74.
- Крафт, Н.Дж.Б., Годой, О. и Левин, Дж.М. (2015). Функциональные признаки растений и многомерная природа сосуществования видов. *Proc. Natl Acad. Sci.*, 112, 797-802.
- Kubota, Y. & Hara, T. (1996). Аллометрия и конкуренция между саженцами *Picea jezoensis* и *Abies sachalinensis* в суббореальном хвойном лесу, северная Япония. *Ann. Bot.*, 77, 529-538.
- Кулматиски, А., Бирд, К.Х., Стивенс, Дж.Р. и Кобболд, С.М. (2008). Обратная связь между растениями и почвой: мета-аналитический обзор. *Ecol. Lett.*, 11, 980-992.
- Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D.A., Hui, F., Kooyman, R.M., Лафлин, Д.К. *и др.* (2016). Функциональные признаки растений оказывают глобально согласованное влияние на конкуренцию. *Nature*, 529, 204-207.
- ЛаМанна, Дж.А., Манган, С.А., Алонсо, А., Бург, Н.А., Брокельман, В.Я., Буньявейчевин, С. *и др.* (2017). Разнообразие растений увеличивается с ростом силы отрицательной зависимости плотности в глобальном масштабе. *Science*, 356, 1389-1392.



- Лебрия-Трехос, Э., Райт, С.Дж., Эрнандес, А. и Райх, П.Б. (2013). Имеет ли значение родство? Филогенетическая зависимость выживания семян от плотности в тропическом лесу. *Экология*, 95, 940-951.
- Levine, J.M. & HilleRisLambers, J. (2009). Важность ниш для поддержания видового разнообразия. *Nature*, 461, 254-257.
- Levine, J.M., Bascompte, J., Adler, P.B. & Allesina, S. (2017). За пределами парных механизмов сосуществования видов в сложных сообществах. *Nature*, 546, 56-64.
- Линь, Л., Комита, Л.С., Чжэн, З. и Цао, М. (2012). Сезонная дифференциация в зависимости от плотности выживания саженцев в тропическом дождевом лесу. *J. Ecol.*, 100, 905-914.
- Лотка, А.Я. (1925). *Элементы физической биологии*. Уильямс и Уилкинс, Балтимор.
- Макдугалл, А.С., Гилберт, Б. и Левин, Дж.М. (2009). Вторжения растений и ниши. *J. Ecol.*, 97, 609-615.
- Манган, С.А., Шнитцер, С.А., Херре, Е.А., Мак, К.М.Л., Валенсия, М.К., Санчес, Е.И. и др. (2010). Отрицательная обратная связь между растениями и почвой предсказывает относительное обилие видов деревьев в тропическом лесу. *Nature*, 466, 752-755.
- Марторелл, К. и Фреклтон, Р.П. (2014). Проверка роли конкуренции, фацилитации и стохастичности на структуру сообщества в богатом видами сообществе. *J. Ecol.*, 102, 74-85.
- Макгилл, Б.Дж. (2003). Проверка единой нейтральной теории биоразнообразия. *Nature*, 422, 881-885.
- Medina-Roldán, E., Paz-Ferreiro, J. & Bardgett, R.D. (2012). Вызванное выпасом влияние на свойства почвы изменяет конкурентные взаимодействия растений на полуестественных горных лугах. *Oecologia*, 170, 159-169.
- Молони, К.А. и Чиариелло, Н. (1998). Функции плотности урожая как предикторы структуры сообществ на серпантинных однолетних пастбищах. *J. Ecol.*, 86, 749-764.
- Nanami, S., Kawaguchi, H. & Yamakura, T. (2011). Формирование пространственной структуры и относительная важность внутривидовой и межвидовой конкуренции у кодоминантных видов деревьев, *Podocarpus nagi* и *Neolitsea aciculata*. *Ecol. Res.*, 26, 37-46.
- Нго Биенг, М.А., Перо, Т., де Колиньи, Ф. и Горо, Ф. (2013). Пространственная структура деревьев влияет на продуктивность видов в зрелом дубово-сосновом смешанном лесу. *Eur. J. For. Res.*, 132, 841-850.
- Осункоя, О.О., Отман, Ф.Е. и Кахар, Р.С. (2005). Рост и конкуренция между саженцами инвазивного плантационного дерева, *Acacia mangium*, и саженцами местного вида вересковых лесов Борнео, *Melastoma beccarianum*. *Ecol. Res.*, 20, 205-214.
- R Development Core Team. (2017). *R: язык и среда для статистических вычислений*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Rees, M., Grubb, P.J. & Kelly, D. (1996). Количественная оценка влияния конкуренции и пространственной гетерогенности на структуру и динамику четырехвидовой гильдии зимних однолетников. *Am. Nat.*, 147, 1-32.
- Сирс, А.Л.В. и Чессон, П. (2007). Новые методы количественной оценки эффекта пространственного хранения: иллюстрация на примере пустынных однолетников. *Экология*, 88, 2240-2247.
- Sheley, R.L. & James, J.J. (2014). Одновременное внутривидовое содействие и межвидовая конкуренция между местными и однолетними травами. *J. Arid Environ.*, 104, 80-87.
- Шели, Р. и Ларсон, Л. (1994). Сравнительный рост и интерференция между проростками жужелицы и желтого чертополоха. *J. Range Manag.*, 47, 470-474.
- Sheley, R.L. & Larson, L.L. (1995). Взаимодействие между жужелицей и желтой звездчаткой на 3 глубинах почвы. *J. Range Manag.*, 48, 392-397.
- Siepielski, A.M. & McPeck, M.A. (2010). О доказательствах сосуществования видов: критика программы сосуществования. *Экология*, 91, 3153-3164.
- Suter, M., Ramseier, D., Guesewell, S. & Connolly, J. (2007). Модели конвергенции и взаимодействие нескольких видов в разработанной растительной смеси из пяти видов. *Oecologia*, 151, 499-511.
- Тилман, Д. (1982). *Конкуренция за ресурсы и структура сообщества*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Turkington, R. & Jolliffe, P.A. (1996). Интерференция в смесях *Trifolium repens* и *Lolium perenne*: краткосрочные и долгосрочные отношения. *J. Ecol.*, 84, 563-571.



- Turnbull, L.A., Coomes, D., Hector, A. & Rees, M. (2004). Масса семян и компромисс между конкуренцией и колонизацией: конкурентные взаимодействия и пространственные паттерны в гильдии однолетних растений. *J. Ecol.*, 92, 97-109.
- Урбан, М.К., Тьюксбери, Дж.Дж. и Шелдон, К.С. (2012). На пути столкновения: конкуренция и различия в рассеивании создают неаналоговые сообщества и вызывают вымирания при изменении климата. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 279, 2072-2080.
- Уриарте, М., Кондит, Р., Кэнхем, К.Д. и Хаббелл, С.П. (2004). Пространственно явная модель роста саженцев в тропическом лесу: имеет ли значение идентичность соседей? *J. Ecol.*, 92, 348-360.
- Уриарте, М., Хаббелл, С.П., Джон, Р., Кондит, Р. и Канэм, К.Д. (2005). Влияние соседства на рост и выживание саженцев в неотропическом лесу и гипотеза экологической эквивалентности. В книге *Biotic Interactions in the Tropics: Their Role in the Maintenance of Species Diversity*. (ред. Burslem, D.F.R.P., Pinard, M.A., Hartley, S.E.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, pp. 89-106.
- Usinowicz, J., Chang-Yang, C.-H., Chen, Y.-Y., Clark, J.S., Fletcher, C., Garwood, N.C. et al. (2017). Механизмы временного сосуществования способствуют широтному градиенту разнообразия лесов. *Nature*, 550, 105-108.
- Васкес, Э., Шели, Р. и Свейкар, Т. (2008). Азот повышает конкурентные способности жужелицы (*Bromus tectorum*) по отношению к местным травам. *Invasive Plant Sci. Manag.*, 1, 287-295.
- Велленд, М. (2016). *Теория экологических сообществ*. Princeton University Press, Princeton, United States.
- Вольтерра, В. (1926). Колебания численности вида, рассмотренные математически. *Природа*, 118, 558-560.
- Вебб, К.О., Гилберт, Г.С. и Донохью, М.Дж. (2006). Зависимость смертности, структуры размеров и болезней семян от флоразнообразия в тропическом лесу Борнея. *Экология*, 87, S123-131.
- Йенни, Г., Адлер, П.Б. и Эрнест, С.К.М. (2017). Испытывают ли устойчивые редкие виды более сильную отрицательную частотную зависимость, чем обычные виды? *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 26, 513-523.
- Зарнецке, П.Л., Гухье, Т.К., Хакер, С.Д., Сиблум, Е.В. и Бокил, В.А. (2013). Косвенные эффекты и фасилитация между местными и неместными видами способствуют успеху инвазии вдоль градиента экологического стресса. *J. Ecol.*, 101, 905-915.

## ВСПОМОГАТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Дополнительную вспомогательную информацию можно найти в разделе "Вспомогательная информация" в конце статьи.

Редактор, Лиза Комита

Рукопись получена 30 января 2018 г.

Первое решение принято 11 марта 2018 года

Рукопись принята 16 мая 2018 г.