

Виды

Тип взаимодействия	А	В
Конкуренция	-	-
Аменсализм	0	-
Нейтрализм	0	0
Хищничество	+	-
Паразитизм	+	-
Мимикрия Бейтса		+ -
Растительнаяядность		+ -
Комменсализм	+	0
Протокооперация (факультативный мутуализм)		+ +
Мимикрия Мюллера		+ +
Мутуализм	+	+

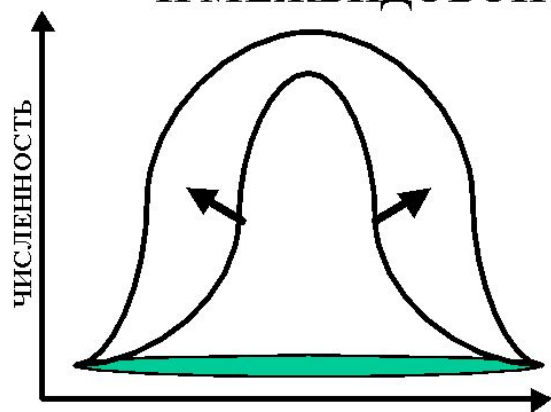
КОНКУРЕНЦИЯ В ПРИРОДЕ



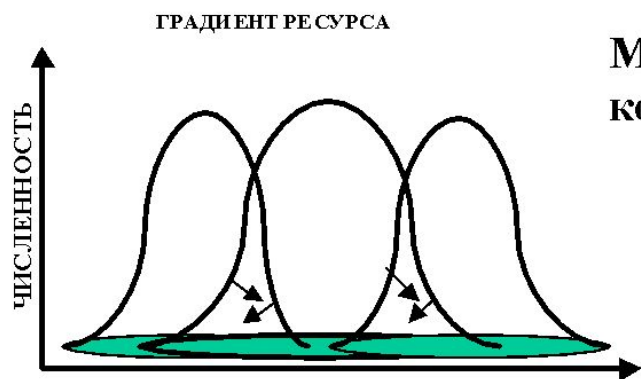
Два вида конкурируют, если и только тогда, когда их суммарная равновесная плотность населения меньше, чем сумма их плотностей в условиях полного насыщения среды потому, что каждый из них подавляет чистую скорость размножения другого (по крайней мере при некоторых комбинациях их плотностей населения)

M. Rosenzweig, 1981

ПОСЛЕДСТВИЯ ВНУТРИВИДОВОЙ И МЕЖВИДОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ



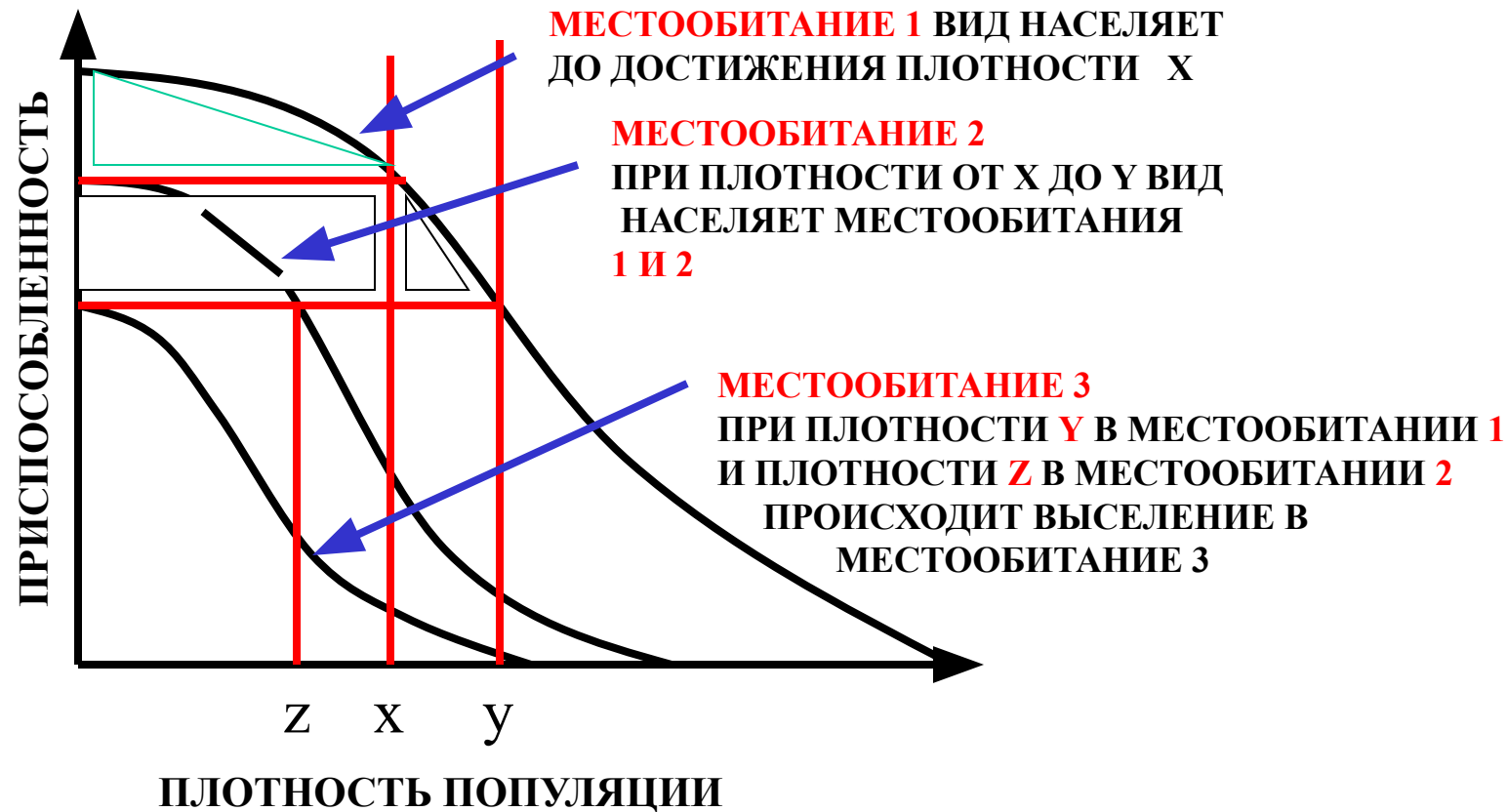
Внутривидовая
конкуренция



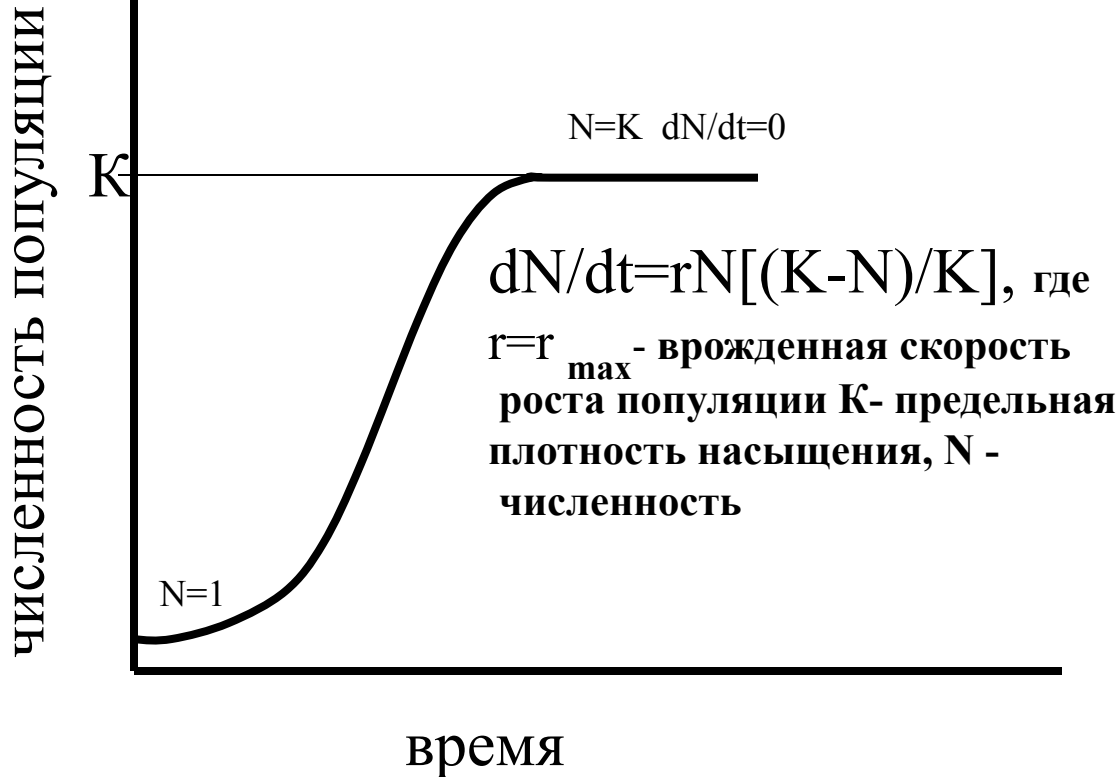
Межвидовая
конкуренция

Внутривидовая конкуренция и “выбор” местообитаний

ЗАВИСИМОСТЬ ПРИСПОСОБЛЕННОСТИ ОТ ПЛОТНОСТИ
ПОПУЛЯЦИИ В ТРЕХ ГИПОТЕТИЧЕСКИХ
МЕСТООБИТАНИЯХ (Ideal Free Distribution by Fretwell & Lucas, 1969)

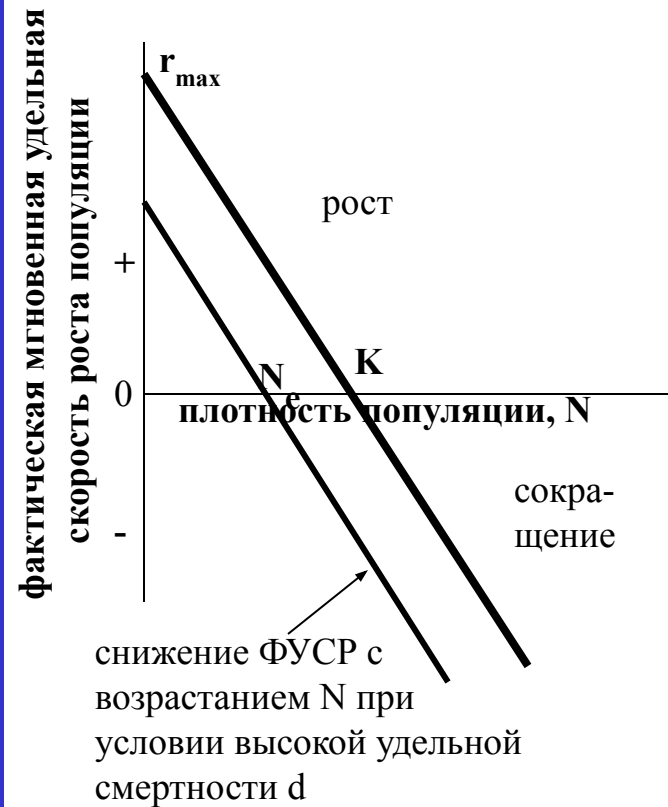


ЛОГИСТИЧЕСКАЯ КРИВАЯ ФЕРХЮЛЬСТА-ПИРЛА



Допущения:

1. Эквивалентность особей. Добавление любой особи при любой плотности уменьшает фактическую скорость роста на постоянную величину $=1/K$
2. r_{\max} и K - постоянные
3. При изменении фактической скорости увеличения (r_a) при изменении N не происходит временной задержки



$$dN/dt=rN-rN(N/K)=rN-rN^2/K,$$



зависимое от плотности
 уменьшение скорости
 роста популяции

$$dN/dt=rN(1-N/K)=rN$$

$$[(K-N)/K]$$

Уравнения конкуренции Лотки (A. Lotka, 1925) и Вольтерры (V. Volterra, 1926, 1931)

$$\begin{aligned}dN_1/dt &= r_1 N_1 [1 - N_1/K_1 - (\alpha_{21})N_2/K_1], & \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12}N_2}{K_1} \right), \\dN_2/dt &= r_2 N_2 [1 - N_2/K_2 - (\alpha_{12})N_1/K_2], & \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21}N_1}{K_2} \right),\end{aligned}$$

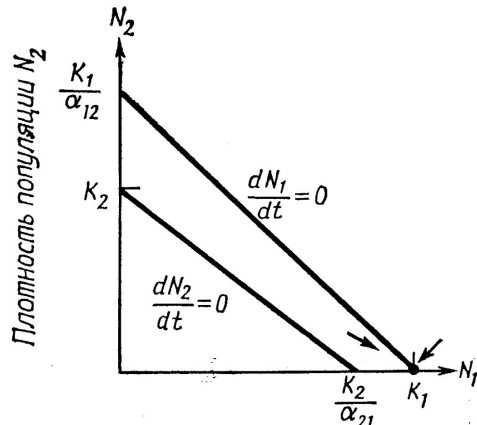
где r_1 и r_2 – мгновенная удельная скорость роста численности популяций видов 1 и 2; N_1 - численность популяции вида 1, N_2 – численность популяции вида 2, K_1 – емкость среды для вида 1, K_2 - емкость среды для вида 2, α_{21} – коэффициент конкуренции, оценивающий эффект вида 2 на вид 1, α_{12} – коэффициент конкуренции, оценивающий эффект вида 1 на вид 2

В условиях равновесия нулевая изоклина описывается линейными уравнениями

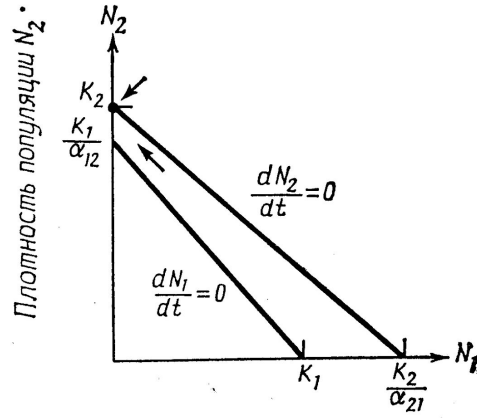
$$N_1 = K_1 - \alpha_{21}N_2$$

$$N_2 = K_2 - \alpha_{12}N_1$$

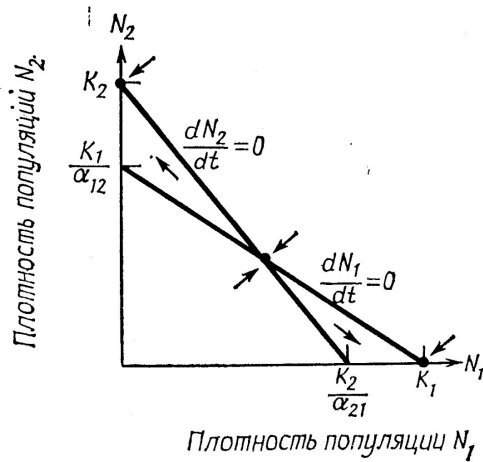
где N_1 и N_2 есть функции независимых переменных K_1 , N_2 . и K_2 , N_1 соответственно



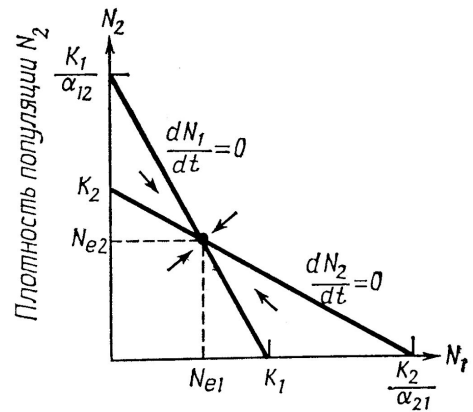
А Случай 1, побеждает вид 1



Б Случай 2, побеждает вид 2



В Случай 3, неустойчивое равновесие



Г Случай 4, устойчивое равновесие: сосуществование

- А. Доминирует вид 1.
- Б. Доминирует вид 2.
- В. Неустойчивое совместное равновесие
- Г. Устойчивое совместное равновесие

Уравнения конкуренции Лотки (Lotka, 1925) и Вольтерры (Volterra, 1926, 1931)

Допущение	Реальная ситуация в природе	
1. Максимальные скорости увеличения, коэффициенты конкуренции (α), предельные плотности насыщения (K)	неизменны в пространстве и во времени	изменяются в пространстве
2. Внутри- и межпопуляционные отношения линейных зависимостей	имеют форму	зачастую не линейны
3. Все особи вида 1, равно как и вида 2 вариабельность	идентичны	индивидуальная
4. Реакции на изменения плотности	мгновенны	наличие лаг-эффектов
5. Возможность разойтись гомогенна среда гетерогенна	отсутствует, т.е.	среда
6. Условие равновесие	выполняется, насыщение среды достигается	часто не наблюдается, среда далеко не всегда насыщена

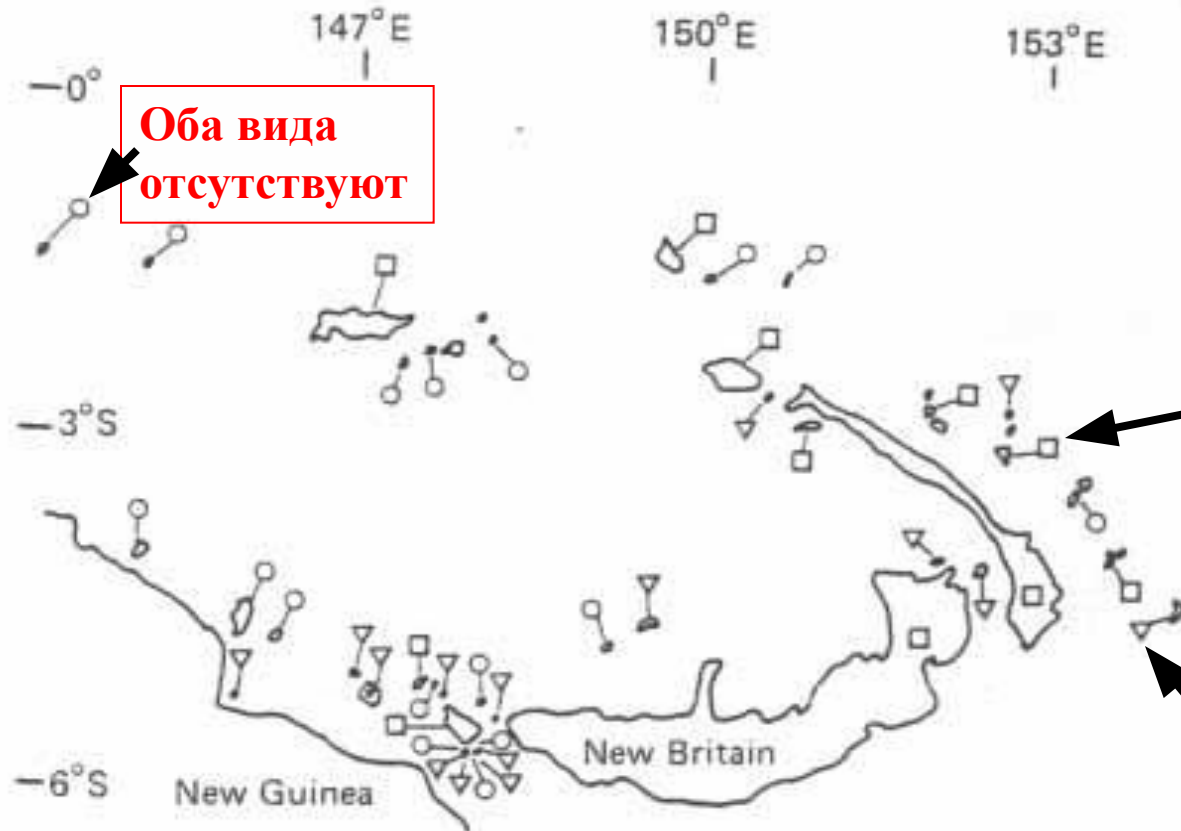
ДОКАЗАТЕЛЬСТВА СУЩЕСТВОВАНИЯ МЕЖВИДОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ В ПРИРОДЕ

- 1. БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ** (географическое
взаимоисключение видов на островах, совместное обитание в
богатых материковых местообитаниях и взаимодействие в
бедных островных)
- 2. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ** (экологические сдвиги в условиях
совместного обитания, изменения ширины экологической
ниши, “экологическое высвобождение”)
- 3. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ** (упорядоченность распределения
близких видов по размерам, смещение признаков)

Распространение мухоловок *Pachycephala* по островам архипелага Бисмарка Diamond, 1975



© 2009 Encyclopædia Britannica, Inc.



Оба вида
отсутствуют

Золотой
свистун
P. pectoralis

Мангровый
свистун
P. melanura dahli

Fig. 3.6 Checkerboard distribution of *Pachycephala* flycatcher species in the Bismarck region. □ - *P. pectoralis*, ▽ - *P. melanura dahli*, ○ - neither (After Diamond [213].)

Географическое взаимоисключение видов

Пример. Распределение птиц по островам архипелага
Бисмарка

Некоторые “правила распространения” (Diamond, 1975)

1. Из числа возможных комбинаций в природе существуют лишь некоторые
2. Комбинации видов стабильные на больших островах могут быть нестабильными на малых о-вах бедных видами
3. На малых и бедных видами о-вах существующие комбинации препятствуют вселению видов, входящих в состав сообществ на крупных о-вах
4. Некоторые пары видов, формирующие нестабильные комбинации сами по себе могут быть составной частью более крупных комбинаций
5. Некоторые крупные комбинации, составленные из стабильных субкомбинаций сами нестабильны

Статистические затруднения (Connor, Simberloff, 1979; Diamond, Gilpin, 1982)

1. Малое число видов потенциально способных обитать совместно ограничивает комбинаторику при задании 0-гипотезы
2. Наличие отклонения от случайного не обязательно свидетельствует о межвидовой конкуренции
3. Статистически оцениваемое отклонение от случайного может быть слабым при явной межвидовой конкуренции
4. Наблюдаемые сочетания видов могут быть следствием конкуренции в прошлом. В настоящее время конкуренция отсутствует

РАСПРОСТРАНЕНИЕ КРУПНЫХ ВИДОВ *DIPodomys* В СЕВЕРНОЙ АМЕРИКЕ (Hall, 1981)

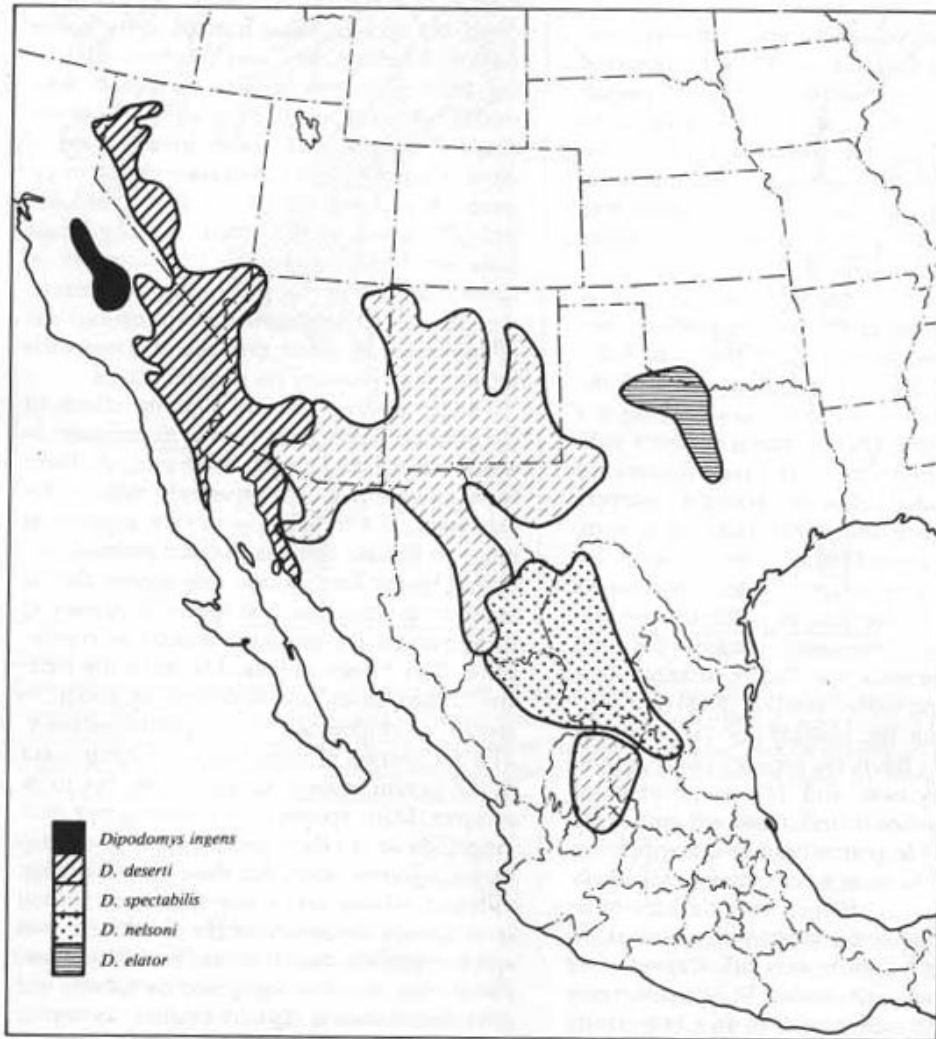
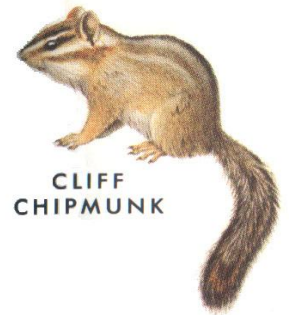


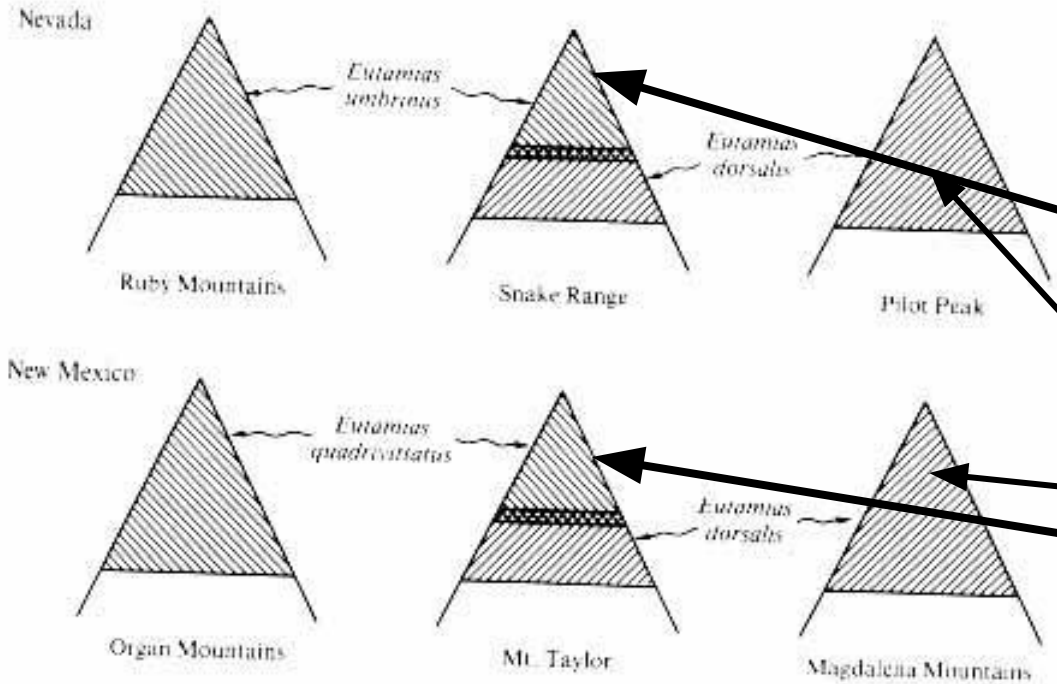
Figure 3.18
 Geographic ranges of five species of large kangaroo rats (*Dipodomys*) in southwestern North America. These forms are similar in size and ecology, and the fact that their ranges frequently come into contact but almost never overlap significantly suggests that they competitively exclude each other. (Redrawn from Hall, 1981.)



КОНКУРЕНТНОЕ ИСКЛЮЧЕНИЕ: бурундуки р. *Eutamias* в горах юго-запада США из Brown & Gibson, 1983



3 The limits of species distributions



Уинтаский б-к
Eutamias umbrinus
Скалистый б-к
E. dorsalis



E. dorsalis

Колорадский б-к
E. quadrivittatus

Figure 3.19

Diagrammatic representation of the elevational distribution of chipmunks (*Eutamias*) in the southwestern United States. On most mountains two species are present and their ranges overlap only slightly, but on several isolated ranges only one of the species occurs and then its range is expanded to include nearly all elevations and habitats usually occupied by both species. This is good circumstantial evidence for competitive exclusion, which in this case has been confirmed by direct ecological studies.

Сурки *Marmota baibacina* и *M. sibirica* в горах Монгольского Алтая

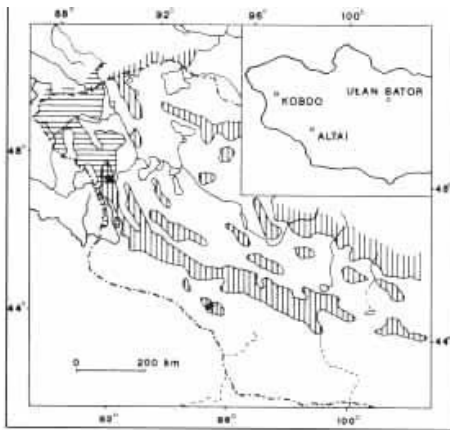


Fig. 1. Ranges of Siberian marmots (vertical lines) and of grey marmots (horizontal lines) in Mongolian Altai and Gobiian Altai according to Bibikov *et al.* (1987) with changes, and localities at which data were collected (asterisks).

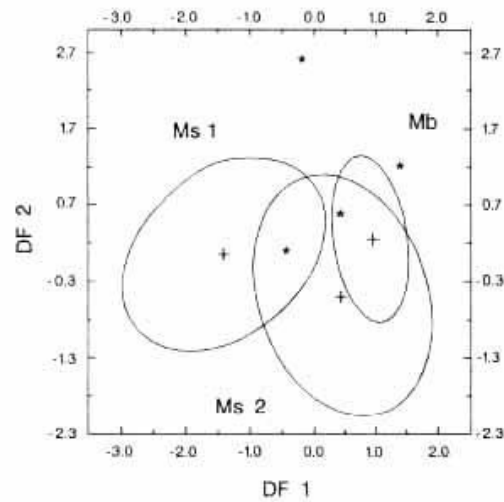


Fig. 2. Ninety percent confidence ellipses for the marmot species observations on first two of discriminant axes (DF1 and DF2): Ms1 – Siberian marmots from the zone of contact in Mongol Altai Nuruu; Ms2 – Siberian marmots from the allopatric population at Aj Bogd Uul; Mb – grey marmots from the zone of contact in Mongol Altai Nuruu. Crosses indicate niche centers, asterisks indicate position of each intermediate form between Siberian and grey marmots in the zone of their contact.

Комплементарность путей разделения ресурсов

Ящерицы рода *Anolis* (Shoener, 1968)

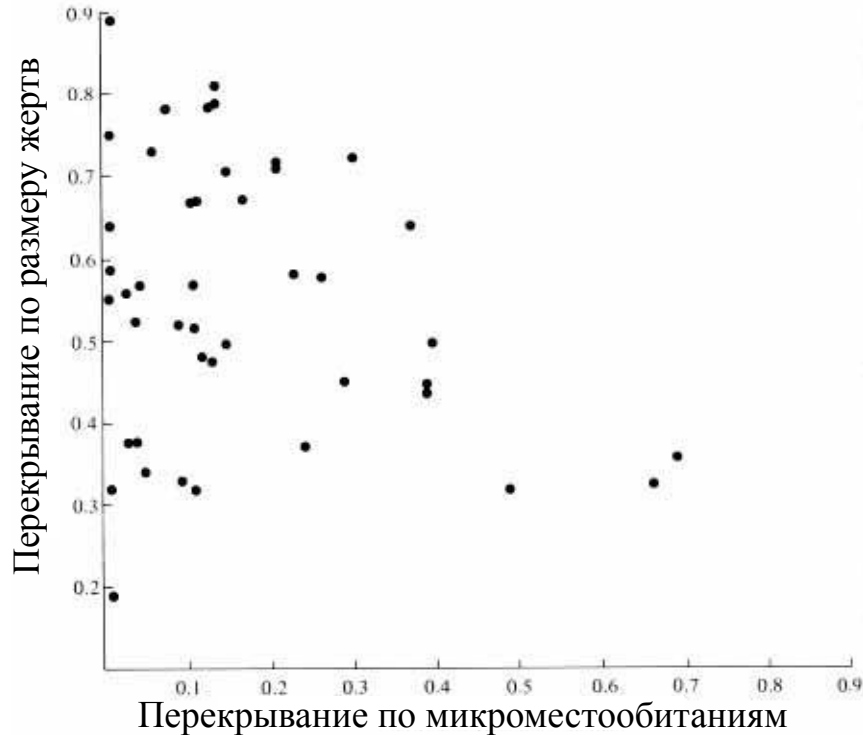
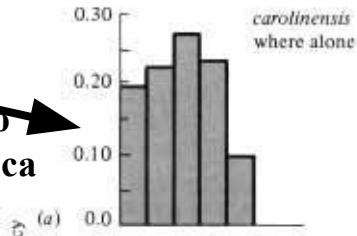


Figure 7.7. Overlap in prey size plotted against overlap in structural microhabitat among various species of *Anolis* lizards on the island of Bimini. Pairs with high dietary overlap tend to exploit different structural microhabitats; conversely, those with high spatial overlap have relatively little overlap in prey sizes eaten. [From Schoener (1968). Copyright by the Ecological Society of America.]

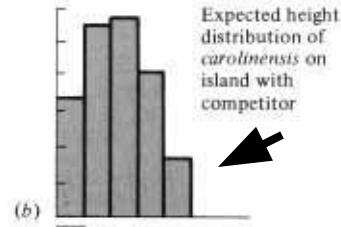
При высоких значениях
перекрывания
микроместообитаний
размеры жертв мало
перекрываются,
и наоборот.

Сдвиги структурных ниш у ящериц рода *Anolis* в присутствии другого вида (Shoener, 1975)

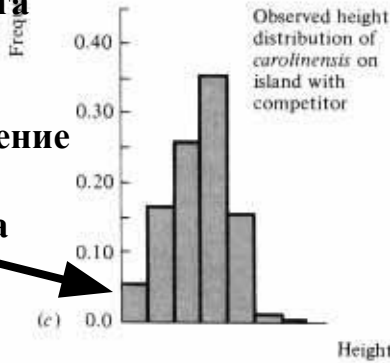
Распределение
Североамериканского
красногорлого анолиса
(*Anolis carolinensis*) в
отсутствии конкурента



Предполагаемое распределение
Anolis carolinensis на другом острове
в присутствии конкурента без сдвига
ниши



Наблюдаемое распределение
Anolis carolinensis в
присутствии конкурента



Конкурирующий вид
коричневый анолис (*Anolis sagrei*)

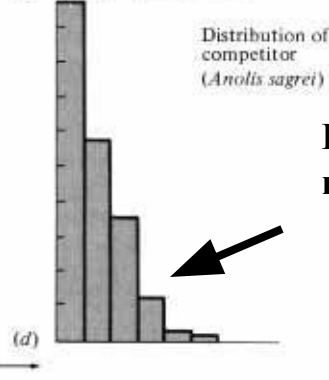


Figure 9.3 Observed and expected frequency distributions of perch heights of *Anolis* lizards. (a) Observed height distribution of *A. carolinensis* where it occurs on an island alone without competitors. (b) Expected distribution of perch heights of *A. carolinensis* on another island with different availabilities of various perch heights, assuming no niche shift. (c) Observed distribution of *A. carolinensis* on the second island with a competitor (compare with b). (d) Height distribution of the competing species, *A. sagrei*. [From Shoener (1975a).]



СМЕЩЕНИЕ ПРИЗНАКОВ = CHARACTER DISPLACEMENT

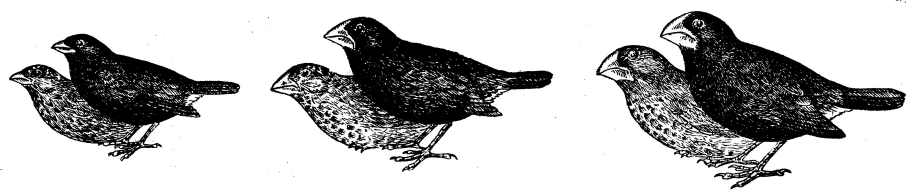
(W. L. Brown & E. O. Wilson, 1956)

Возникает при условии частичного перекрывания ареалов близкородственных видов и проявляется как разрыв непрерывной изменчивости признака.

Поведение, особенности экологии, морфологические признаки

МЕХАНИЗМЫ:

- 1. Конкуренция за ресурсы. Отбор в направлении к разделению экологических ниш**
- 2. Репродуктивная изоляция. Отбор на совершенствование прекопуляционных изолирующих механизмов (Reinforcement).**



Смещение признаков

Дарвиновы вьюрки р. *Geospiza* на о-вах Галапагосского архипелага

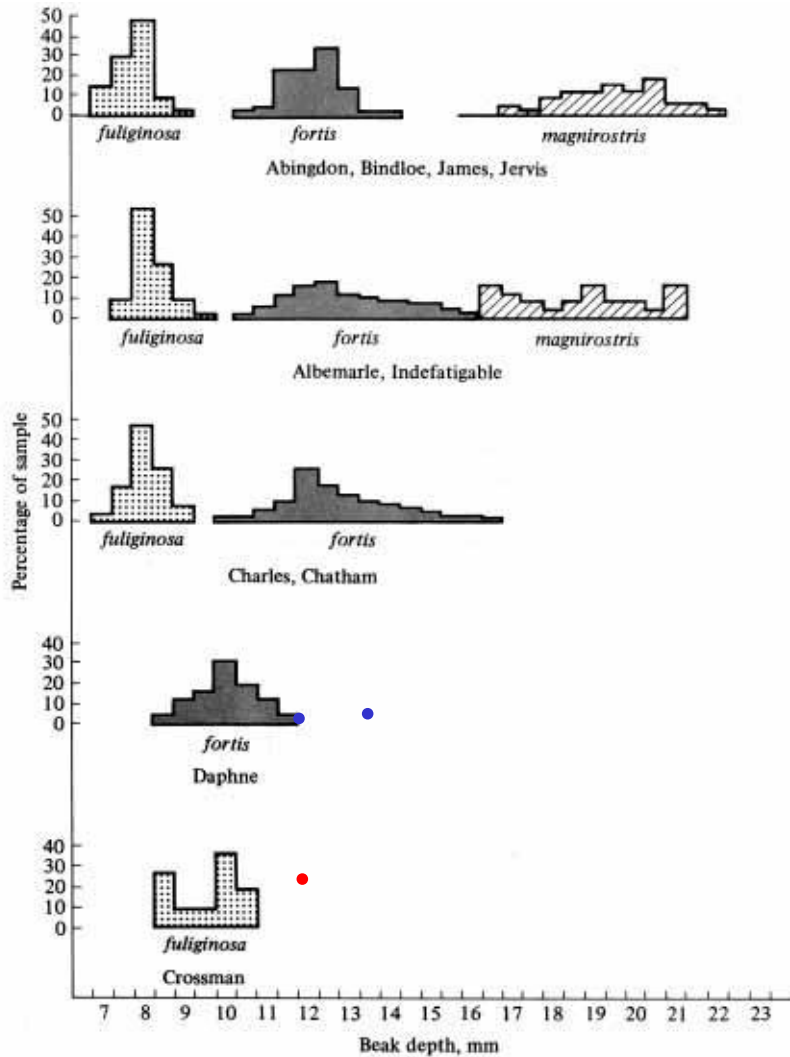


Figure 9.13 Histograms of the beak depths of several species of Darwin's finches, genus *Geospiza*, on different islands. In allopatry on the islets of Daphne and Crossman *G. fortis* and *G. fuliginosa* have beaks of very similar size, whereas in sympatry (upper three sets of histograms) their beak depths are entirely nonoverlapping. [From Lack (1947).]

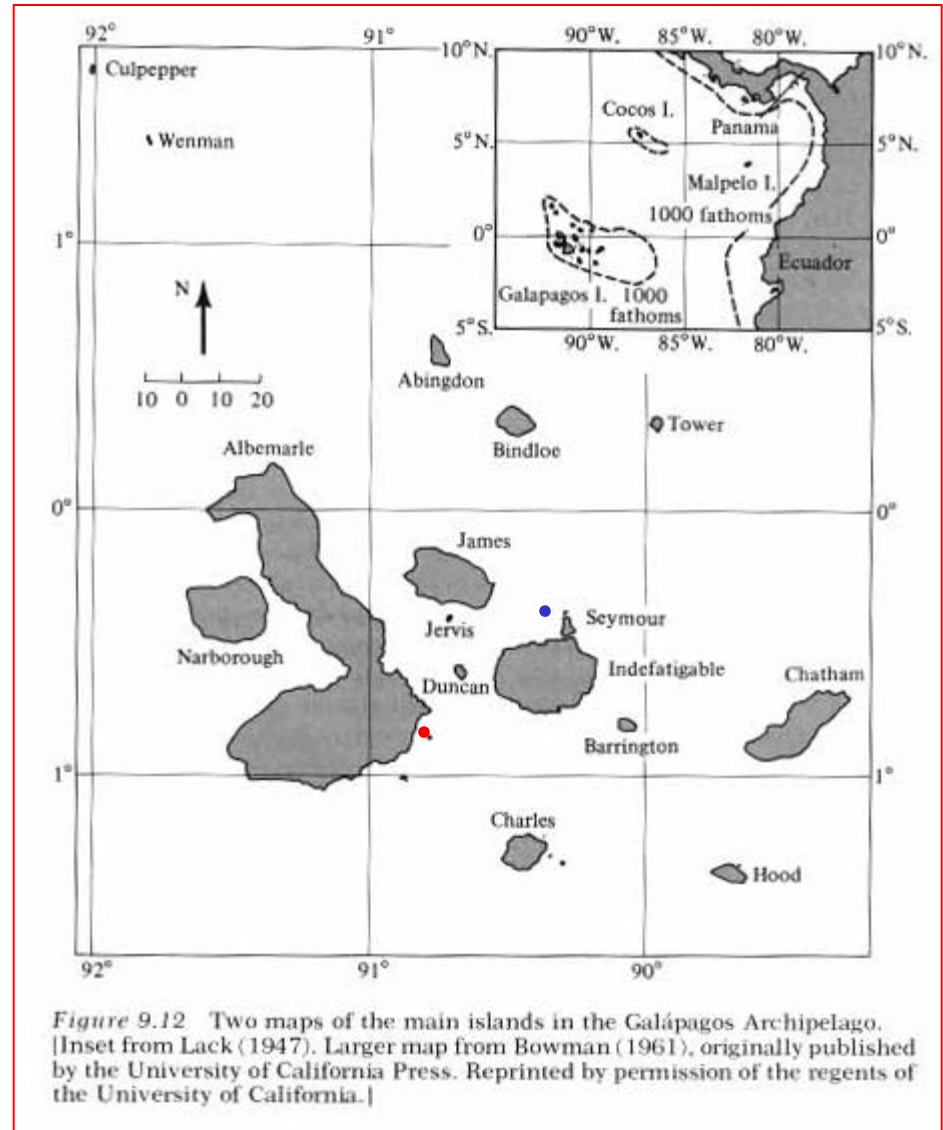
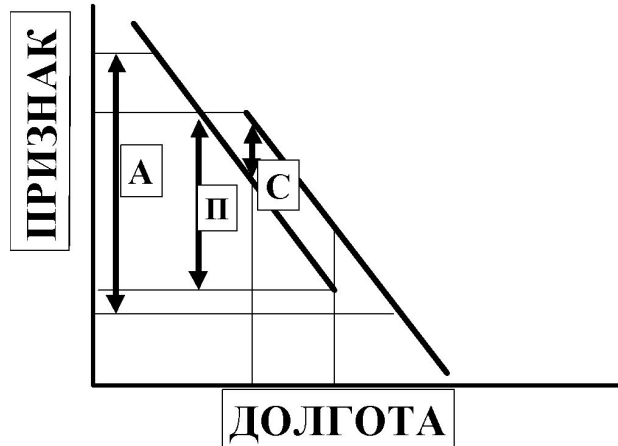
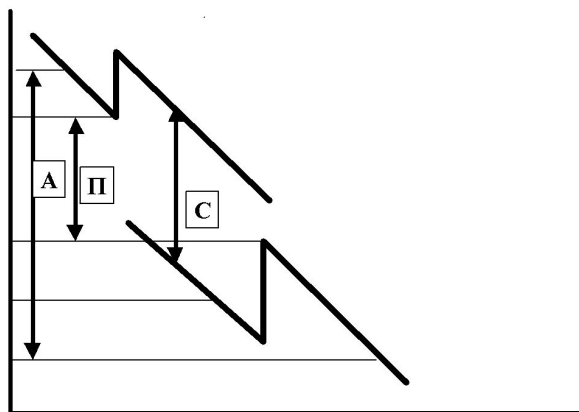
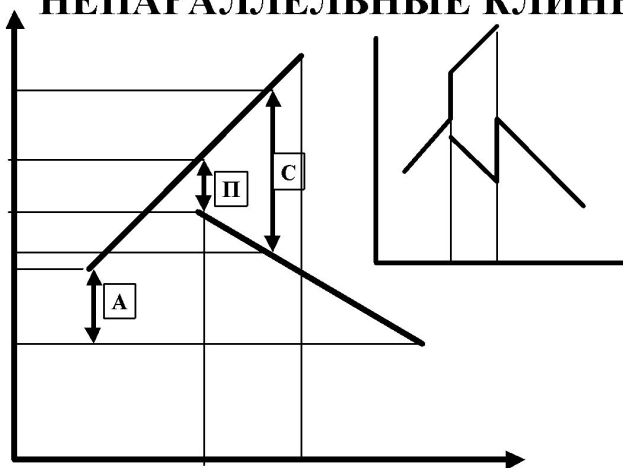


Figure 9.12 Two maps of the main islands in the Galápagos Archipelago. [Inset from Lack (1947). Larger map from Bowman (1961), originally published by the University of California Press. Reprinted by permission of the regents of the University of California.]

ПАРАЛЛЕЛЬНЫЕ КЛИНЫ



НЕПАРАЛЛЕЛЬНЫЕ КЛИНЫ

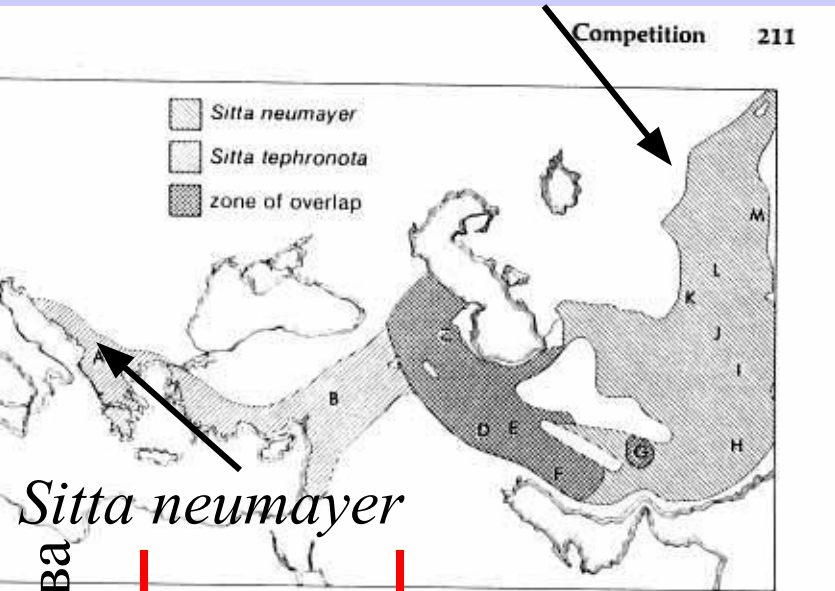


**Смещение признаков и
клинальная изменчивость**

МНИМОЕ СМЕЩЕНИЕ ПРИЗНАКОВ У СКАЛИСТЫХ ПОПОЛЗНЕЙ

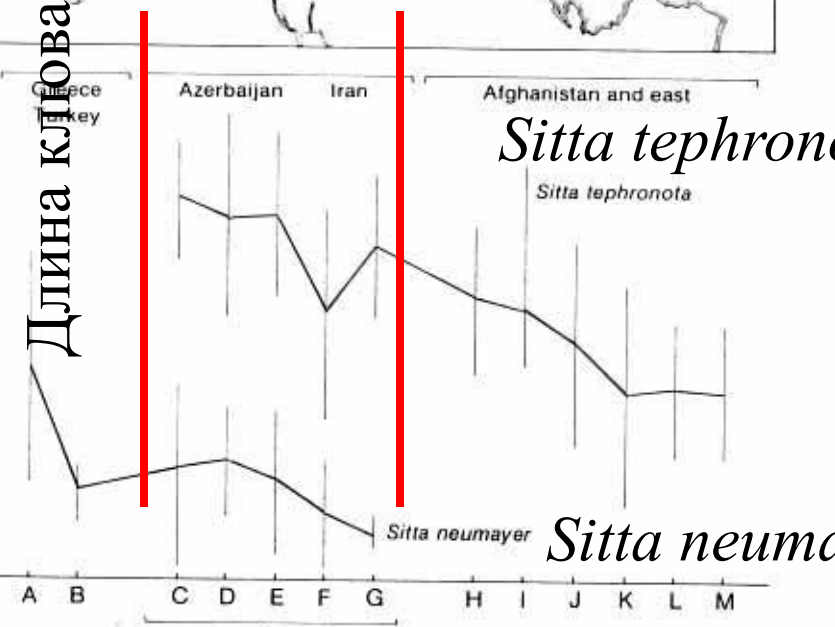
(Vaurie, 1950)

Sitta tephronota



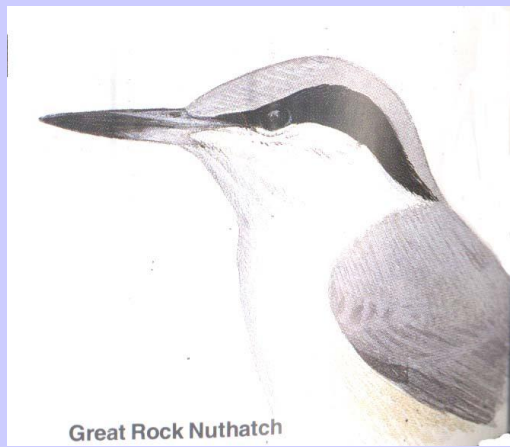
Sitta neumayer

Длина клюва



Sitta tephronota

Sitta neumayer



Great Rock Nuthatch

ИЗУЧЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ СОВМЕСТНО ОБИТАЮЩИХ ВИДОВ

- 1. Количественное определение интенсивности межвидовой конкуренции.**
- 2. Полевые эксперименты.**

Расчет показателей конкуренции в природе на основе учетов численности и характеристик среды, отражающих степень гетерогенности местообитания

1.

Статическая равновесная модель

Количественные описания из различных точек для равновесных популяций в гомогенной среде (местообитание) позволяют непосредственно оценивать K и α коэффициенты линейной регрессии (Callett and Pimm, 1979).

В условиях гетерогенной среды (разные местообитания) :

- 1) исключения той доли варибельности, которая определяется гетерогенностью среды → **пошаговый множественный регрессионный анализ**;
- 2) ответа на вопрос, приносит ли дополнительную информацию в регрессионную модель численность потенциального конкурента при условии исключения влияния среды.

Уравнение множественной регрессии имеет вид

$$N_1 = K_1 + b_1 Z_1 + b_2 Z_2 + \dots + b_i Z_i - \alpha_{21} N_2,$$

N_1 - численность популяции вида 1, N_2 - численность популяции вида 2, K_1 - емкость местообитания вида 1, $Z_1 \dots Z_i$ - значения переменных среды, $b_1 \dots b_i$ - значения коэффициентов регрессии и α_{21} - коэффициент конкуренции

Факторы среды, влияющие на пространственное распределение *M. tamariscinus*:

Факторы	Станд. коэф.	Коэф. регрессии	t(819)	p
Intercept	0.34	0.34+0.03	9.73	0.0000
Размер окон	-0.26+0.04	-0.09+0.01	-6.87	0.0000
Обилие осочки	-0.23+0.04	-0.10+0.01	-6.55	0.0000
Микрорельеф	0.10+0.04	0.12+0.04	2.71	0.0068
Покр. Tamarix	-0.06+0.03	-0.12+0.06	-2.05	0.0409
Обилие полыней	-0.06+0.03	-0.02+0.01	-1.68	0.0924

УРАВНЕНИЕ МНОЖЕСТВЕННОЙ РЕГРЕССИИ ДЛЯ ТАМАРИСКОВОЙ ПЕСЧАНКИ
 $R^2 = 0.115$ $F(5,819) = 21.46$, $P < 0.0000$

$$X = 0.34 - 0.09 \text{ РОК} - 0.10 \text{ООС} + 0.12 \text{МР} - 0.12 \text{ТМР}$$

Уравнение множественной регрессии для тамарисковой песчанки с учетом возможного влияния полуденной песчанки

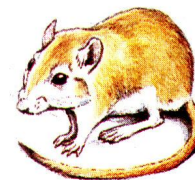
АЛГОРИТМ

1. Использованы данные 1997 г.
2. Отобраны точки, где встречался хотя бы один из двух видов
3. Проведен **Анализ главных компонент** факторов среды для выделения комплексных
4. Сохранены коэффициенты РС (PC scores) для каждой точки, где встречался хотя бы один вид
5. Добавлена численность *M. meridianus*
6. Численности стандартизированы
7. Проведен пошаговый регрессионный анализ

Зависимая переменная = независимые переменные

$$M.tamariscinus = -0.35M.meridianus^{**} - 0.21FACTOR4^{*} - 0.20FACTOR1(ns) + 0.18FACTOR3(ns)$$

[$R^2 = 0.22$ $F(3,67) = 6.20$, $p < 0.0009$]



Коэффициенты регрессии, отражающие возможное наличие конкурентных отношений между видами псаммофильного комплекса

		Независимые				
з		Mm	Mt	St	Mus	Ms
а	Mm	-	-0.36**	-0.43***	-0.19	-0.19*
в	Mt	-0.35**	-	-0.56***	-0.13	-0.13
и	St	-0.60***	-0.45***	-	-0.38*	-0.22*
с	Mus	-0.32*	- 0.13	-0.40*	-	-0.13
и	Ms	-0.21*	-0.15	-0.22*	-0.14	-
м						
ы						
е						

Приращение R^2 переменной потенциалов конкуренции после добавления в качестве независимой переменной потенциалов конкуренции

		Независимые				
з		Mm	Mt	St	Mus	Ms
а	Mm	-	0.11	0.15	0.03	0.03
в	Mt	0.11	-	0.17	0.02	0.02
и	St	0.18	0.17	-	0.11	0.04
с	Mus	0.02	0.01	0.12	-	0.02
и	Ms	0.03	0.02	0.04	0.02	-
м						
ы						
е						

2.

Динамическая модель

1) Подход основан на использовании временных рядов изменений численностей потенциально конкурирующих видов

2)

§) существование динамического равновесия не обязательно

Ёмкость местообитания не изменяется во времени

Оценивается изменение численности одного вида в ответ на изменение численности другого .

$$N_1(t+1) = N_1(t) \exp \{r[K_1 - N_1(t) - \alpha_{12}N_2(t)]/K_1\}$$

(Lotka-Volterra)

Или

$$\ln[N_1(t+1)/N_1(t)] = r[K_1 - N_1(t) - \alpha_{12}N_2(t)]/K_1$$

При постоянной ёмкости среды уравнение имеет вид множественной линейной регрессии:

$$z = a - bx - cy$$

где $z = \ln\{N_1(t+1)/N_1(t)\}$, $x = N_1(t)$, $y = N_2(t)$, $a = r$,
 $b = r/K_1$, $c = r\alpha_{12}/K_1$ (Seifert and Seifert, 1976).

Алгоритм

1. Зависимая переменная – изменение численности от весны к осени на площадках 0.25 га
2. Независимые переменные – численность весной, численность осенью на тех же площадках
3. Множественный регрессионный анализ

РОСТ ДВУХ ВИДОВ *PARAMECIUM* В ОДНОВИДОВЫХ (А) И СМЕШАННЫХ (Б) КУЛЬТУРАХ (Г.Ф. ГАУЗЕ, 1934)

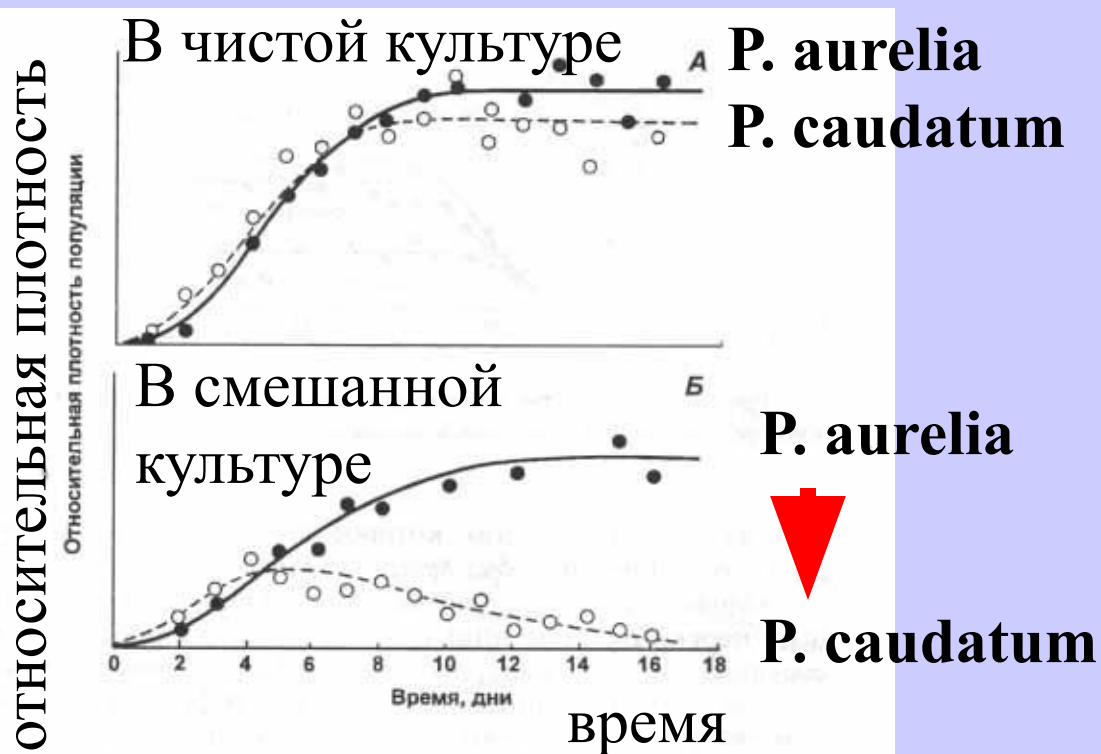


Рис. 228. Рост популяций двух видов *Paramecium* в одновидовых (А) и смешанных (Б) культурах. По Gause (1934).

Черные кружки — *P. aurelia*, белые кружки — *P. caudatum*. При выращивании по отдельности оба вида процветают, но в смешанной культуре *P. caudatum* не может выжить и умирает.

Полевой эксперимент с удалением крупных семяядных грызунов с огороженных полупроницаемой изгородью площадок (из Brown et al., 1986)

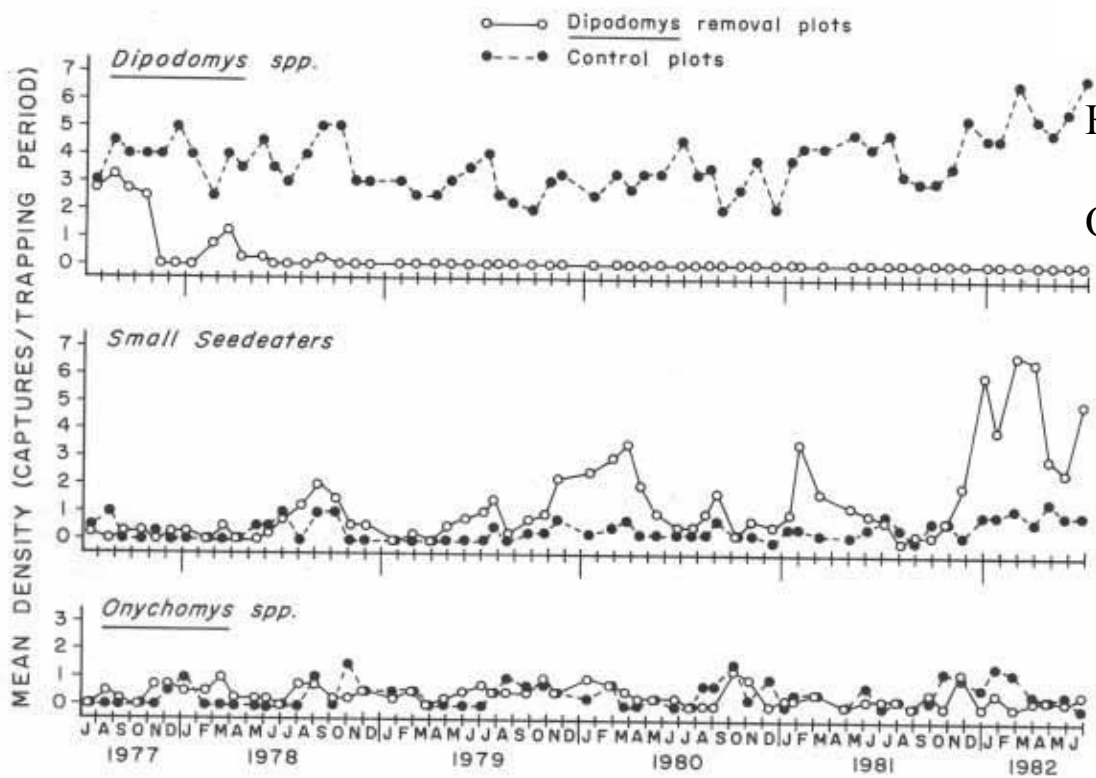
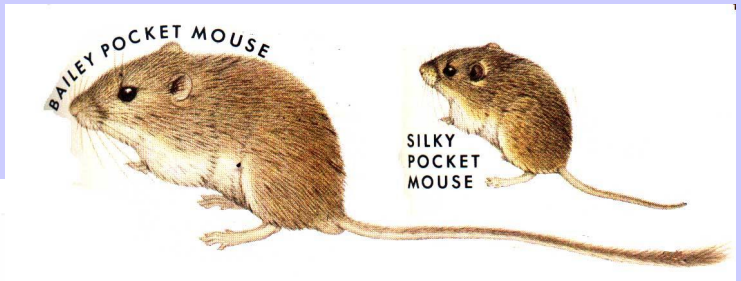
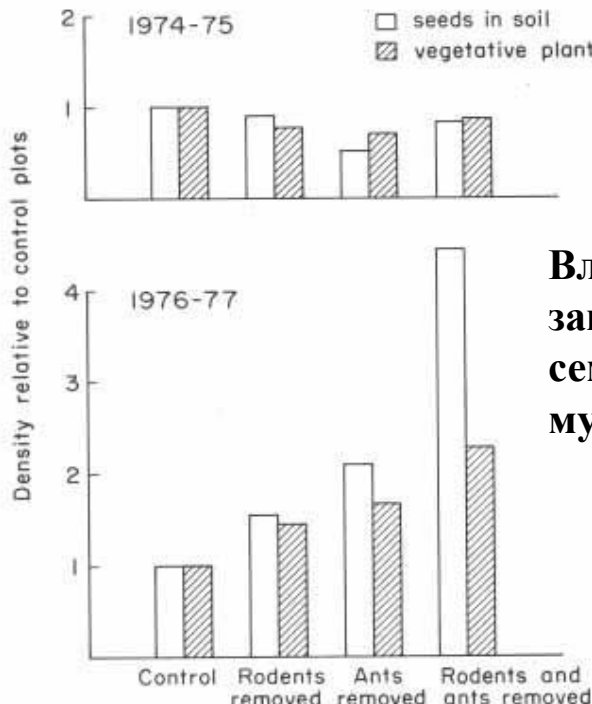


Fig. 3.1 Changes in the densities of three groups of rodents at the Chihuahuan Desert site on four experimental plots where all three *Dipodomys* species were removed beginning in October 1977 (solid lines) compared to the densities on four control plots (dashed lines). (Above) Effectiveness of removal of *Dipodomys*. (Middle) Compensatory increase in total densities of five species of small granivorous rodents. (Below) Lack of effect of *Dipodomys* on the combined densities of two species of insectivorous *Onychomys* species. (From Brown and Munger in press.)

Контроль
Опыт

Удаление кенгуровых крыс ведет к увеличению плотности мешотчатых прыгунов (*Chaetodipus*, *Perognatus*), но не влияет на численность насекомоядных кузнечиковых хомячков (*Onychomys*)





Влияние на растительность и запасы семян в почве удаления семеноядных а) грызунов, б) муравьев и в) тех и других

Fig. 3.3 Effects of experimental exclusion of rodents and ants on the densities of seeds in the soil and of vegetative annual plants at the Sonoran Desert site. In 1974-1975, approximately one year after initiation of the granivore removals, there were no significant differences among any of the treatments. Two years later there were significantly more seeds and plants on plots where rodents or ants or both had been removed.

tween experimental and control plots (upper half

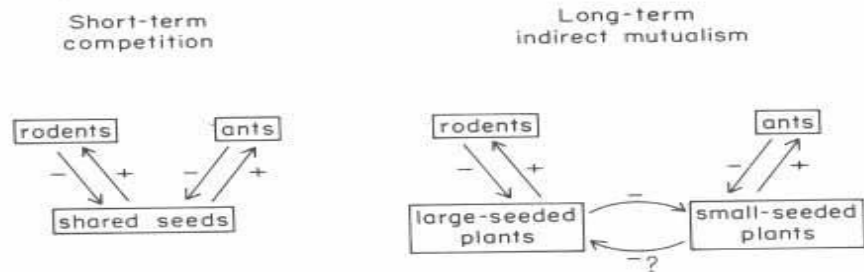


Fig. 3.7 Resource-mediated interactions between granivorous rodents and ants. In the short term the two taxa compete if they overlap in their feeding on limited seeds, but in the longer term the two taxa can have indirect mutualistic effects on each other if they feed differentially on different plant species that also compete with each other.

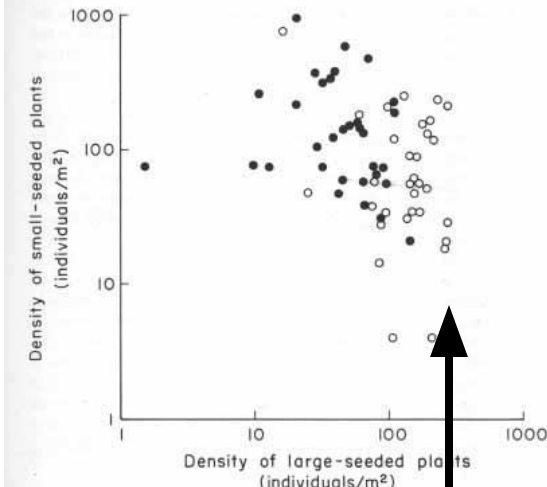


Fig. 3.5 Reciprocal density relationships between large- and small-seeded annual plants on rodent removal (unshaded circles) and control plots (shaded circles) at the Sonoran Desert site. When rodents were removed, large-seeded plants increased greatly in density; this was accompanied by a decrease in the density of small-seeded species as a result of competition.

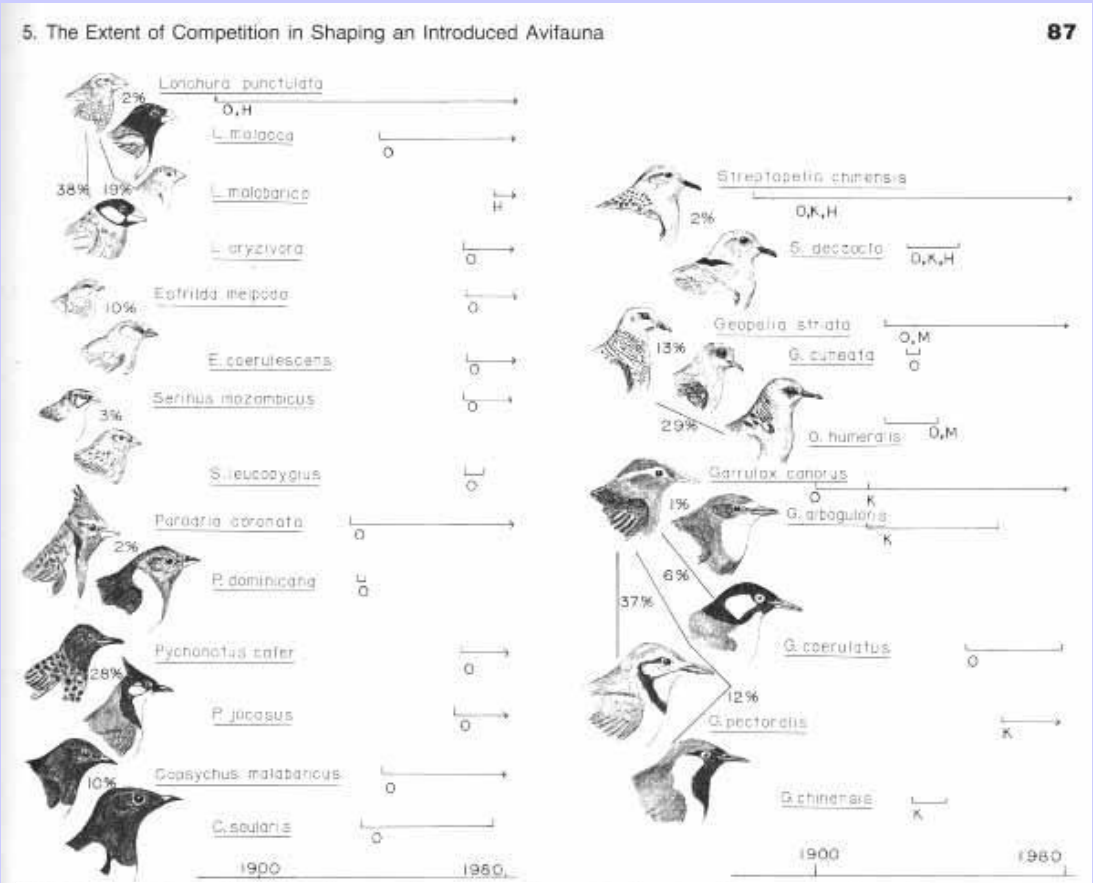
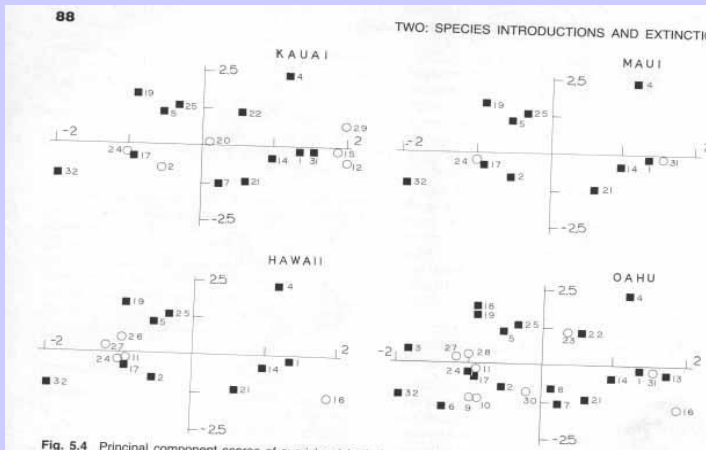
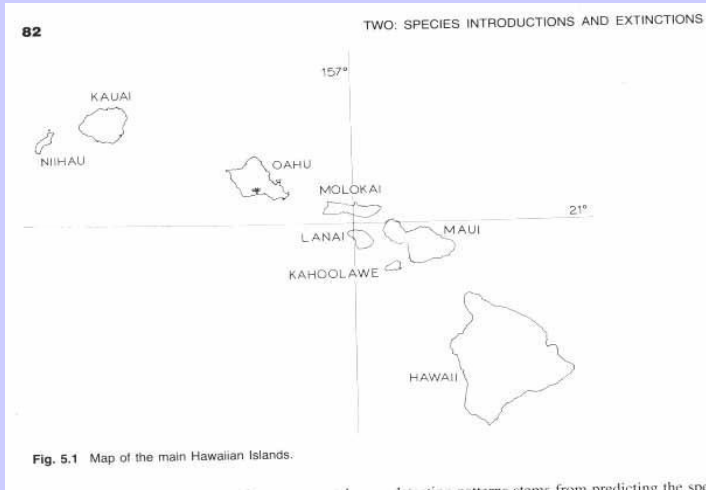
Удаление семеноядных грызунов (°) ведет к увеличению обилия крупноплодных растений, что в свою очередь ведет к конкурентному вытеснению мелкоплодных видов

Опосредованные ресурсами взаимоотношения семеноядных грызунов и муравьев. Представители обоих таксонов в условиях ограниченного обилия семян конкурируют друг с другом. Однако в длительной

перспективе их взаимоотношения выглядят мутуалистическими, если они предпочитают разные виды конкурирующих между собой растений

“Natural trajectory experiments”

Гавайские острова и интродукция видов (из Moulton & Pimm, 1986)



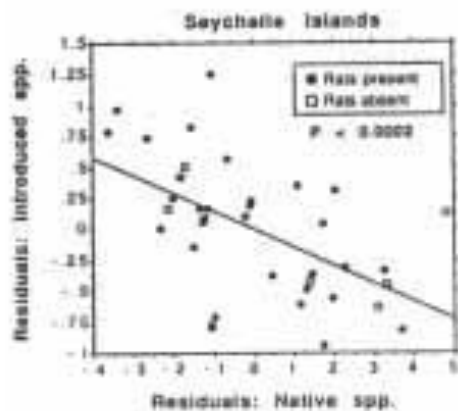
Морфологическое сходство близкородственных пар видов и их выживание на различных островах Гавайского архипелага. В процентах дано относительное различие по длине клювов. *Garrulax canorus* был завезен на Оаху в 1910 г., на Кауаи около 1920 г. и до сих пор существует на этих о-вах. Однако, близкий вид *G. albogularis*, отличающийся по длине клюва всего на 1%, был завезен на Кауаи в 1920 г и исчез с острова в 1960

Положение в координатах осей главных компонент выживших (черные квадраты) и вымерших (светлые квадраты) видов воробьиных птиц основных островов архипелага

Природные сообщества пресмыкающихся на островах и интродукция видов (из Case & Volger, 1991)

Число наземных видов рептилий на различных островах : Фиджи, Самоа, Гавайи, о-ва Кука, Сообщества

Island ¹	No. introduced reptile spp. ²	No. native reptile spp.	Mongoose:	Area (km ²)	Maximum elevation (m)
Ovalau	8	7	0	103	626
Vanu Levu	8	5	1	5535	1032
Viti Levu	11	8	1	10387	1341
Katavu	7	6	0	400	851
Taveuni	10	7	0	440	1241
Rotuma	7	4	0	45	300
Tahiti	10	0	0	1042	2241
Moorea	7	0	0	132	1207
Kauai	9	0	0 ³	1421	1598
Oahu	13	0	1	1535	1500
Hawaii	11	0	1	10456	4206
Molokai	6	0	1	676	1515
Maui	11	0	1	1886	3056
Upolu	8	5	0	1554	1100
Tutuila	8	2	0	137	653
Rarotonga	7	1	0	67	652
Atiu	7	0	0	27	90



¹ The set of islands examined is limited to those where we have verified or added to lizard records by personal field surveys. A table listing the species present on each of these islands is available upon request from T. J. Case.
² Reptiles are considered introduced based on historical records, or for aboriginal introductions, the criteria listed in the notes to Appendix 2. Notice that a particular species may be exotic in many locations but self-introduced only recently to others, giving the appearance of being introduced. We therefore would not be surprised if some of our 'introductions' prove later to be natives. Much more palaeontological work is needed in the Pacific to distinguish these cases.
³ The mongoose has entered Kauai very recently.

Частные корреляции между богатством фауны интродуцированных видов и аборигенных видов на Сейшельских о-вах. Оси отражают изменение остаточной дисперсии после снятия эффекта логарифма площади острова

После снятия эффекта влияния размера острова частная корреляция богатства островных сообществ аборигенных и интродуцированных видов значимо отрицательна ($p < 0,0002$)

