

Fig. 1. Competition between two species of *Paramecium*. (a) *P. aurelia* alone; (b) *P. candidum* alone; (c) both species together.

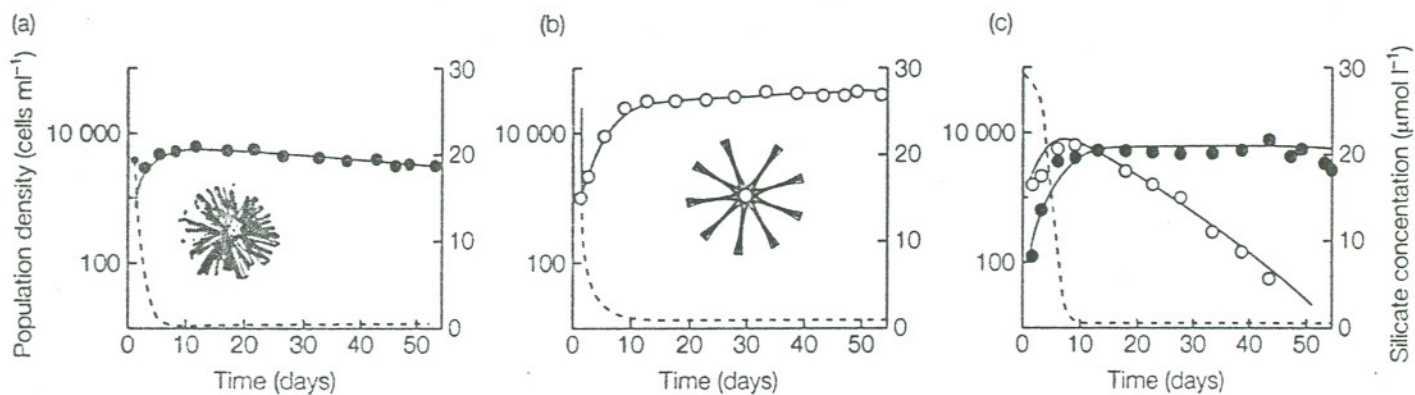
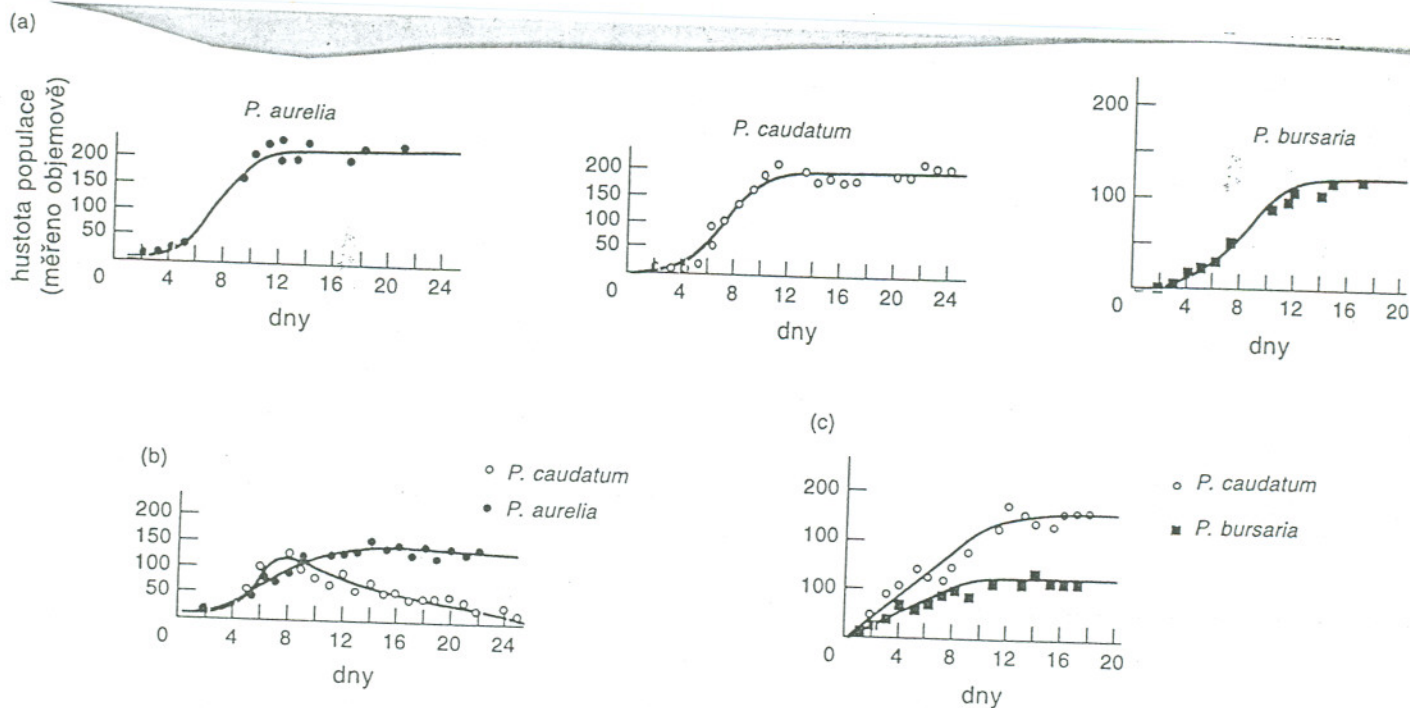
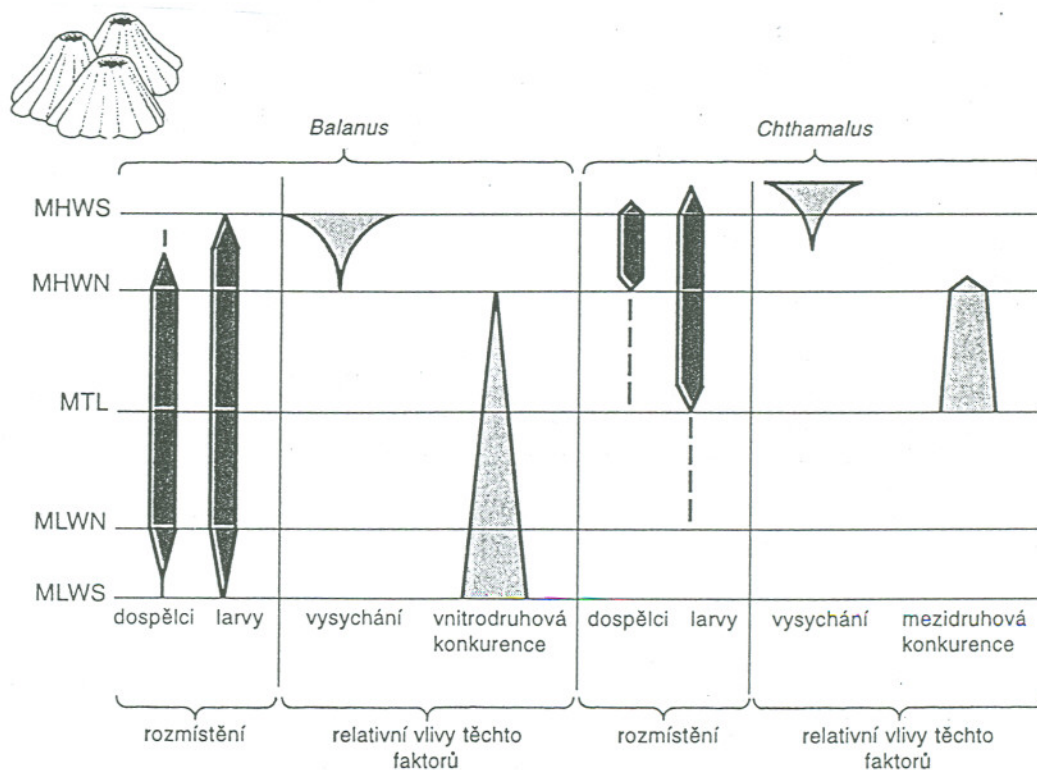


Fig. 2. Competition between diatom species. (a) *Synedra* alone; (b) *Asterionella* alone; (c) both species together. Dotted line, silicate concentration. Redrawn from Tilman et al., *Limnol. Oceanog.* **26**, 1020-1033, 1981.



Obrázek 7.2. Konkurence druhů *Paramecium*: (a) *P. aurelia*, *P. caudatum* a *P. bursaria* (pěstovány samostatně v kultivačním médiu) vytvořily populace. (b) Jsou-li pěstovány společně, *P. aurelia* vytěsňuje *P. caudatum*. (c) Když byly pěstovány společně, *P. caudatum* a *P. bursaria* koexistují, i když v nižší hustotě, než kdyby byly pěstovány odděleně. (Clapham, 1973. Údaje: Gause, 1934)



Obrázek 7.1. Distribuce dospělých jedinců a nově usazených larev svjonožců *Balanus balanoides* a *Chthamalus stellatus* v přílivovém pásmu: na diagramu jsou zachyceny vlivy vysychání a konkurence. Označení zón (vlevo): od MHWS (průměrná nejvyšší hladina vody, jaro) k MLWS (průměrná nejnižší hladina vody, jaro). (Connell, 1961)

# Matematická reprezentácia <sup>medzi</sup> vnútrodruhovej kompetície

## Logistický model vnútrodruhovej interakcie

### Lotka – Volterra model

- logistická krivka populačného rastu

pre druh 1

pre druh 2

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \cdot N_1 \left( \frac{K_1 - N_1}{K_1} \right)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \cdot N_2 \left( \frac{K_2 - N_2}{K_2} \right)$$

$N_1, N_2$  = populačná veľkosť druhu 1, 2

$t$  = čas

$r_1, r_2$  = okamžitá miera rastu populácie druhu 1, 2

$K_1, K_2$  = asymptotická denzita druhu 1, 2 (nosná kapacita)

Faktor konverzie = **koeficient konkurencie**

$\alpha$  - vyjadrenie druhu 2 v jednotkách druhu 1

$$N_1 = \alpha N_2$$

Rovnováha  $dN_1/dt = 0$

Druh 1 zastavuje rast  $N_1 + \alpha N_2 = K_1$

**Rovnica populačného rastu druhu 1 v podmienkach kompetície**

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \cdot N_1 \left( \frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right)$$

$\beta$  - vyjadrenie druhu 2 v jednotkách druhu 1

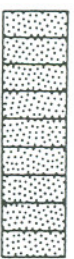
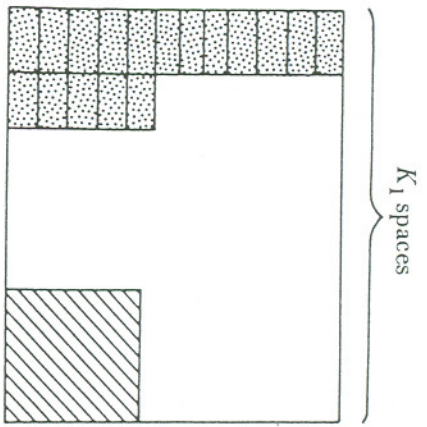
$$N_2 = \beta N_1$$

Rovnováha  $dN_2/dt = 0$

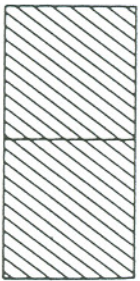
Druh 2 zastavuje rast  $N_2 + \beta N_1 = K_2$

**Rovnica populačného rastu druhu 2 v podmienkach kompetície**

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \cdot N_2 \left( \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \right)$$



Species 1  
individuals



Species 2  
individuals

**V prípade koexistencie** – žiaden z druhov nemá silný efekt na ďalší druh  
rovnováha

$$\frac{dN_1}{dt} = 0 = \frac{dN_2}{dt}$$



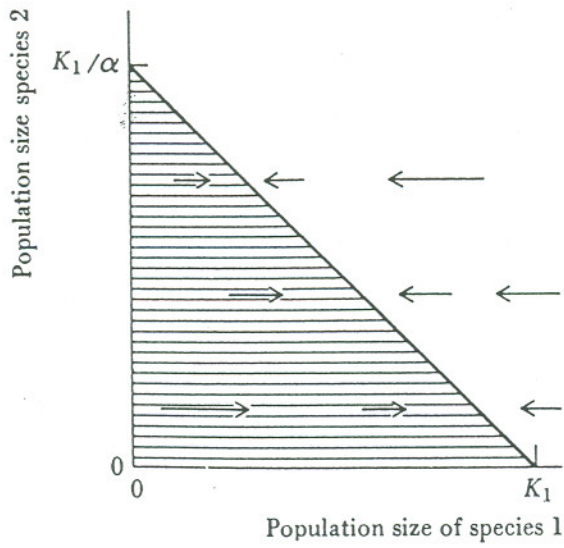


Figure 13.1 Changes in population size of species 1 when competing with species 2. Populations in the shaded area will increase in size and will come to equilibrium at some point on the diagonal line.

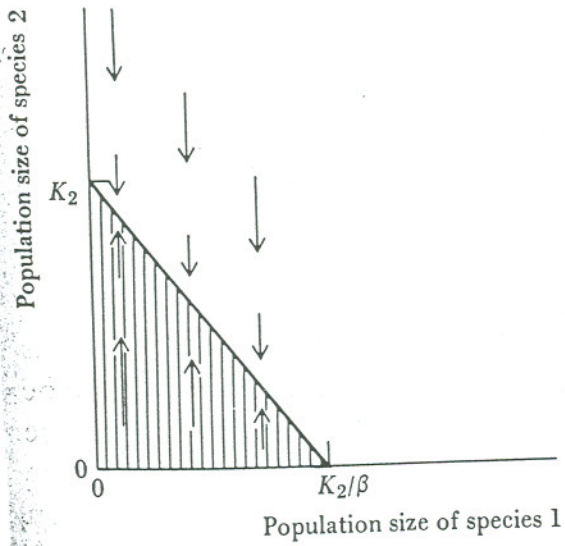


Figure 13.2 Changes in populations in size of species 2 when competing with species 1. Populations in the shaded area will increase in size and will come to equilibrium at some point on the diagonal line.

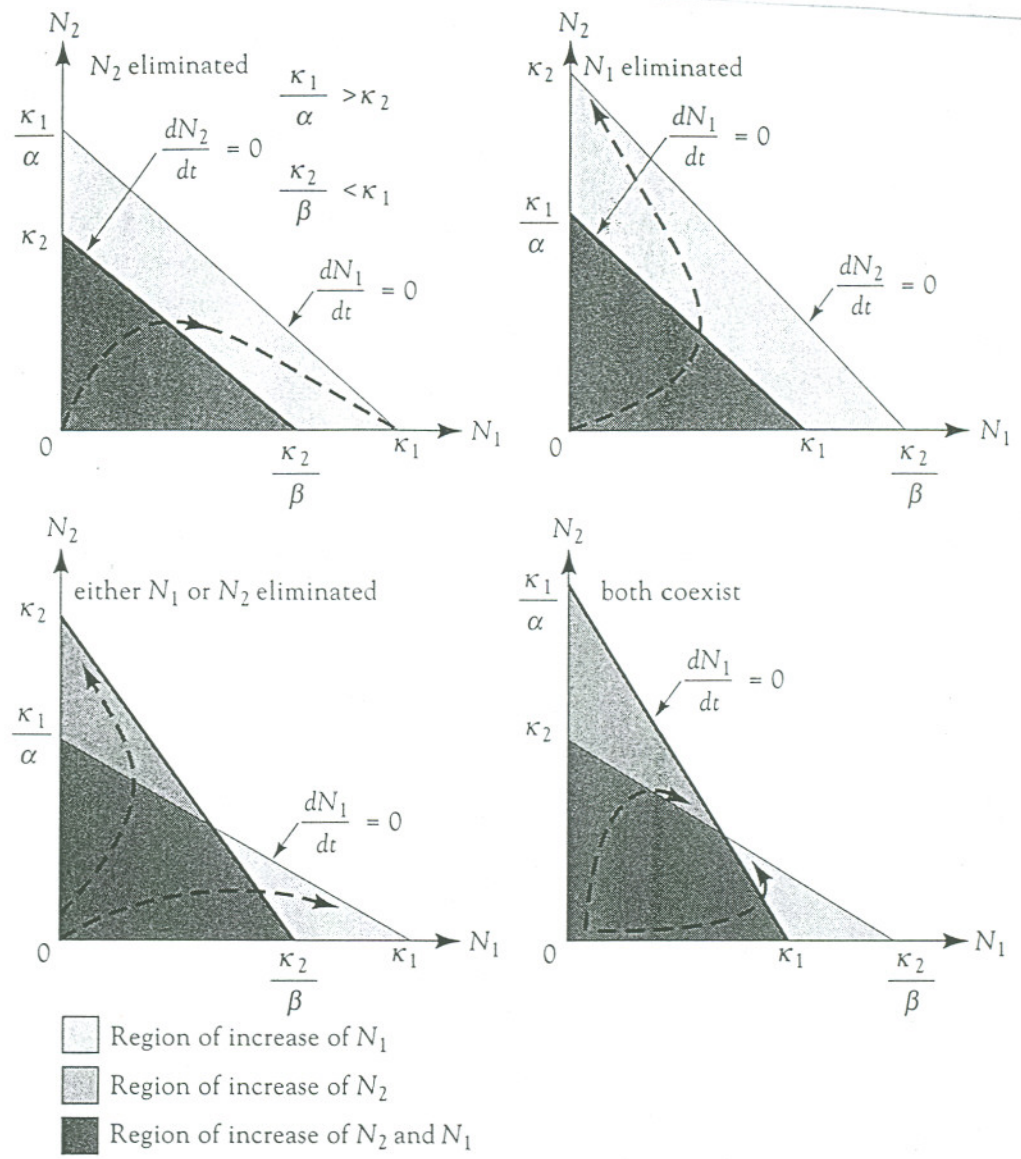


Figure 8.2 The four consequences of the Lotka-Volterra competition equations.



the combination of the two densities could move into this zone without any growth in numbers of species 2. If species 2 stays the same but species 1 grows in numbers, this will slide the point horizontally across the line (as in going from B to C), whereupon species 2 will have to begin to decline in numbers. In the clear zone above the line  $K_1/\alpha - K_1$ , species 1 as well as species 2 have to decline.

If other arrows are drawn on the graph, they will always end up in the same place. This is where  $N_1 = K_1$  and  $N_2 = 0$ . In other words, the extinction of species 2 is the invariable result.

Three other relationships are possible in a graph of this sort (as long as we use straight lines). The second case is the opposite of the one just examined and is shown in Figure 8-10. Here, because species 1 cannot increase past the mix of densities represented by the blue area, and species 2 can increase in this area and also in the gray area, species 2 is the invariable winner, and species 1 becomes extinct.

In the third and fourth cases, the lines cross. Figure 8-11 is the third case. Here there are three possible equilibria. One of these is unstable; this is the one in the middle of the graph in which the two species coexist. Any event that shifts densities into the triangles will lead to the extinction of one

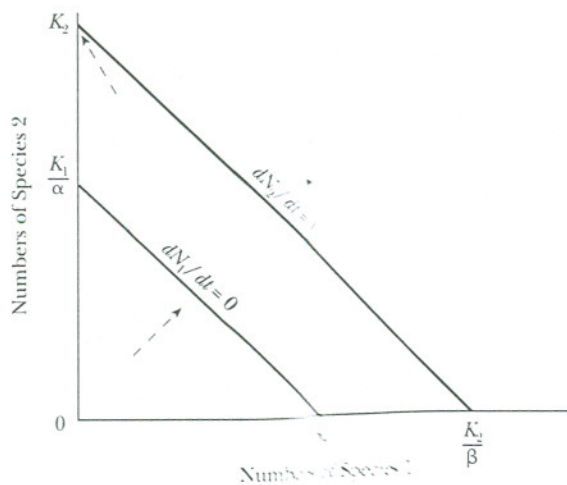


Figure 8-10

The opposite of Figure 8-9. Now the IFG line for species 2 lies outside that for species 1, the extinction of species 1 is the result.

species or the other. Which species wins and which becomes extinct, however, differs according to which triangle the mix of species enters. Consequently, if we begin with initial densities as in X, species 2 will win, but if we begin with initial densities as in Y, species 1 will win.

The fourth case, given in Figure 8-12, is the only one that predicts coexistence. Here each species, as it becomes abundant, loses the capacity to increase before the other does. The arrows converge on a point representing some number above zero for both species, and neither becomes extinct.

We can summarize these various outcomes as follows:

Species 1	Species 2	Situation	Outcome
$K_1 > \frac{K_2}{\beta}$	$K_2 < \frac{K_1}{\alpha}$	Species 1 inhibits the further increase of species 2 while it can still increase itself	Species 1 wins (species 2 becomes extinct) (Figure 8-9)
$K_1 < \frac{K_2}{\beta}$	$K_2 > \frac{K_1}{\alpha}$	Species 2 inhibits the further increase of species 1 while it can still increase itself	Species 2 wins (species 1 becomes extinct) (Figure 8-10)
$K_1 > \frac{K_2}{\beta}$	$K_2 > \frac{K_1}{\alpha}$	Each species, when abundant, inhibits the increase of the other species while still able to increase itself	One species or the other wins, depending on initial numbers (Figure 8-11)
$K_1 < \frac{K_2}{\beta}$	$K_2 < \frac{K_1}{\alpha}$	Each species, when abundant, inhibits its own further increase more than it inhibits the further increase of the other species	The two species coexist (Figure 8-12)

Although the outcome of interspecific competition (in this model) depends on the inhibitory ef-

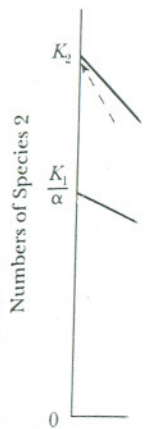


Figure 8-11

Here the two of one species darker trian

fect of each on the relative advantage but relative to species 1 and species 2. This indicates that K for the graph come is cl

Adding S<sub>j</sub>

Mathema. readily be simply put the equation efficient a cies. For write for

$$\frac{dN}{dt}$$

where γ i cies 3 to three or

# KOMPETÍCIA *VERSUS* KOEXISTENCIA

## Princíp konkurenčného vylúčenia (competitive exclusion)

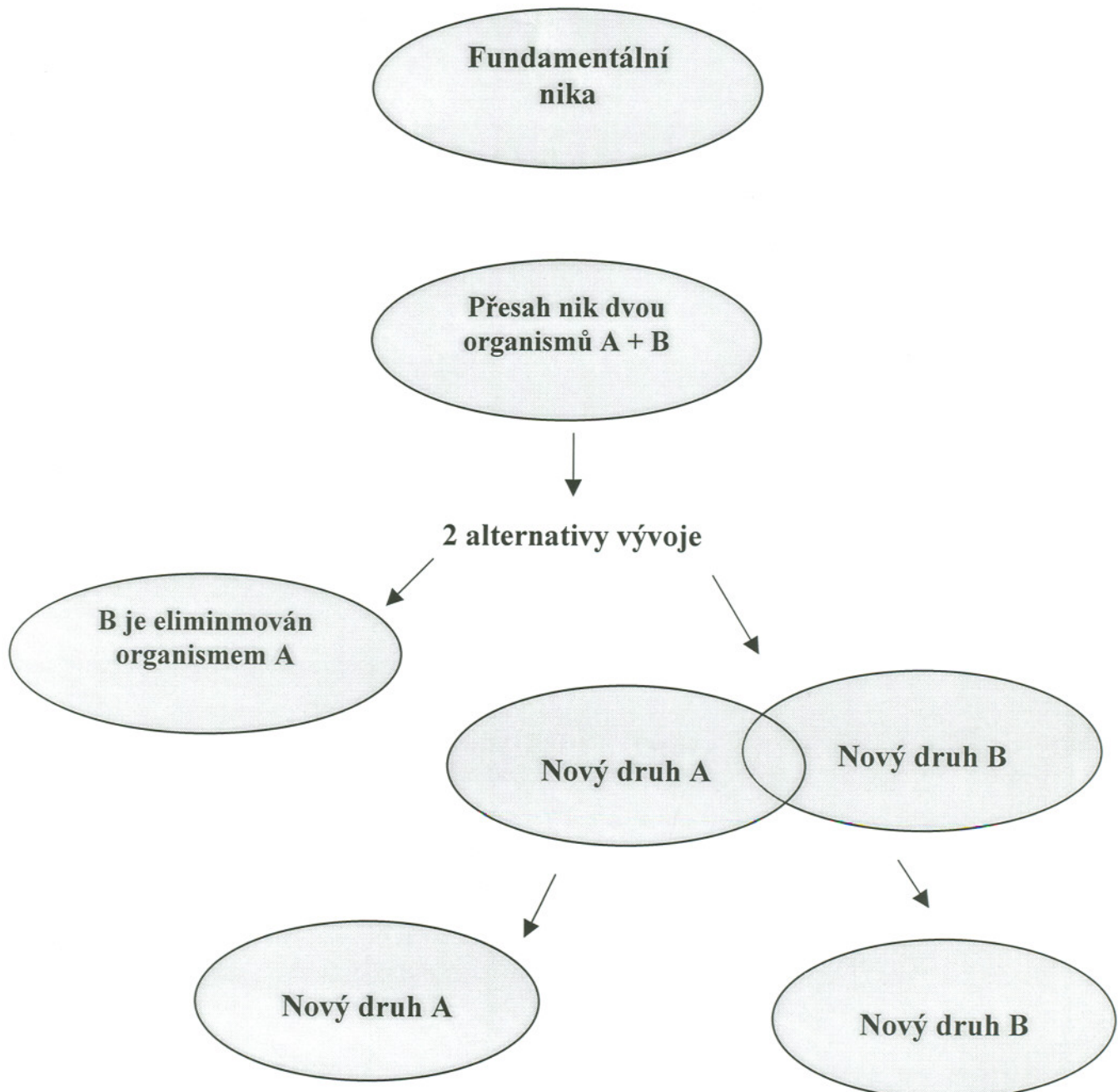
### = Gauseov princíp

- pokiaľ dva druhy, ktoré si konkurujú, existujú v stabilných podmienkach, potom je to umožnené diferenciaciou ich realizovaných ník.
  - pokiaľ k takejto diferenciacii nedôjde alebo je dopredu znemožnená povahou biotopu → jeden druh konkurenčne vylúči druhý druh.
- metodologický problém pri potvrdení a odmietnutí princípu
- diferenciacia ník a medzidruhovú kompetícia - usporiadanie a proces, ktoré spolu vždy nemusia súvisieť



# INTERAKCE

## Ekologická nika: Gausovo pravidlo



## **Heterogenita, kolonizácia a súťaženie o priestor**

- konkurencia býva často ovplyvnená heterogénnym, nestálym alebo nepredvídateľným prostredím (časopriestorové zmeny)
- heterogenita prostredia upevňuje koexistenciu bez toho, že by došlo k diferenciacii ník

-

### **Kolonizácia neosídleného priestoru**

- slabší konkurent je lepším kolonizátorom
- prospech druhu, ktorý kolonizuje priestor ako prvý

### **Premenlivosť prostredia**

- Hutchinson (1961) - paradox planktonu
- opakované zmeny rovnováhy medzi konkurenčnými druhmi
- napomáha koexistencii

### **Dočasné biotopy s premenlivou dĺžkou trvania**

- koexistencia dvoch druhov: nadradeného a podriadeného konkurenta

## Zdánlivá konkurencia (apparent competition)

- Holt (1977, 1984)

- forma zdánlivej konkurencie je **súťaženie o priestor bez nepriateľov (enemy-free space)** (Jeffries and Lawton, 1984, 1985)

- dva druhy koristi napadnuté nepriateľom = dva druhy, ktoré súťažia o zdroj

**Holtov model** (1977) -podmienka koexistencie druhu koristi 1 s druhom 2 je:

$$r_1 > a_1 \cdot N_{\text{predator}}$$

$r_1$  - rastová rýchlosť druhu koristi 1

$N_{\text{predator}}$  - rovноваžná hustota predátora v neprítomnosti druhu koristi 1

$a_1$  - predačná rýchlosť koristiníka voči druhu koristi 1

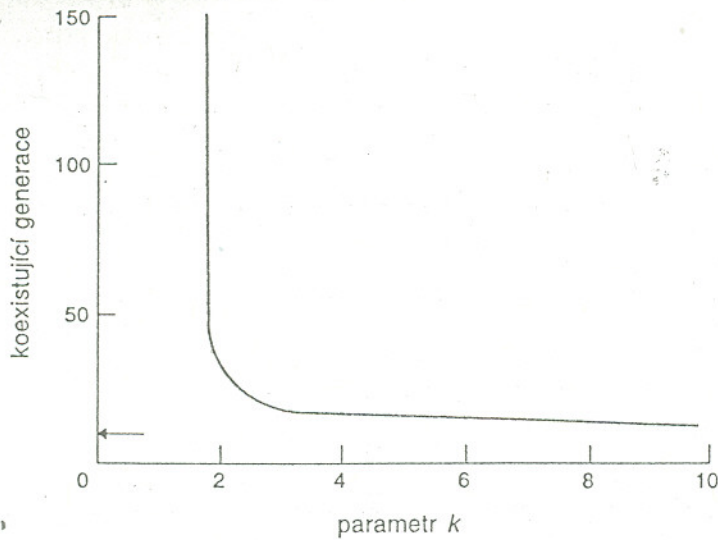
Koexistencia bude posilnená znížením hodnoty  $a_1$  tj. obmedzením útokom so strany predátora, ktorý tiež napadá druh koristi 2.

Koexistencia bude dosiahnutá odlíšením niky.

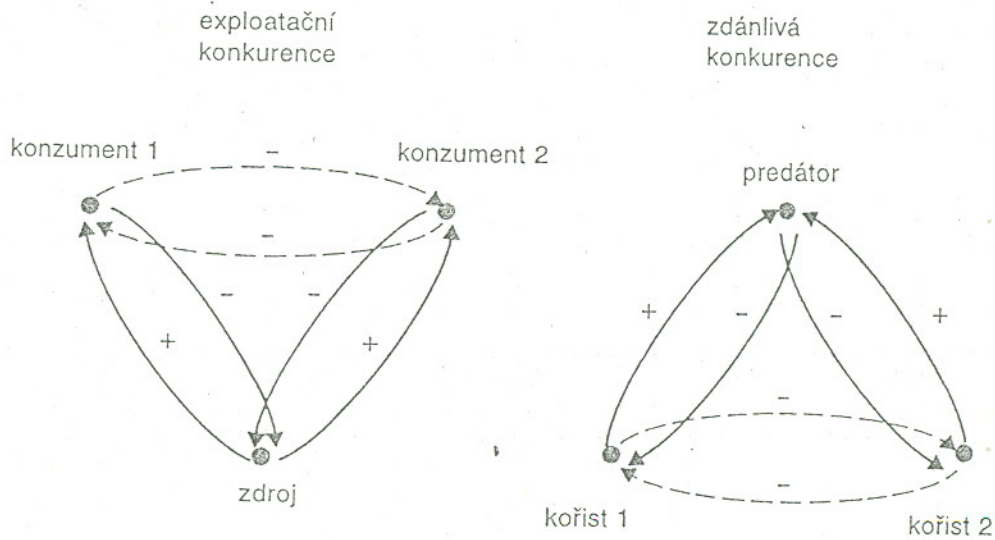


## Zhlukovité rozmiesnenie (agregácia)

- **model koexistencie** nadriadeného a podriadeného konkurenta na rôznorodom zdroji (Atkinson and Shorrocks, 1981, Shorrocks and Rosewell, 1987)
- silnejší druh, ktorý je agregovaný pôsobí negatívne sám na seba a necháva tak priestor pre menej schopný druh
- stálosť koexistencie rástla so stupňom vnútrodruhovej agregácie, pri vysokej úrovni agregácie bolo koexistencia stála
- pozitívny vzťah medzi druhmi tj. tendencia medzidruhovej agregácie koexistenciu sťažovala



Obrázek 7.10. Když si dva druhy konkurují v přístupu ke zdroji, který má nerovnoměrný výskyt a je pomíjivý, počet generací koexistence roste se stupněm nahloučení konkurentů, jak ukazuje parametr  $k$  „negativně binomické“ distribuce. Hodnotám vyšším než 5 odpovídá náhodné rozmístění; hodnoty pod 5 odpovídají postupně více nahloučenému rozmístění. Na spojitě rozděleném zdroji by jeden druh vyloučil druhý v průběhu přibližně 10 generací (naznačeno šipkou). (Atkinson & Shorrocks, 1981)



Obrázek 7.11. Pokud jde o znaménka + a -, pak interakce dvou druhů kořisti napadené společným predátorem („zdánlivá konkurence“) je nerozlišitelná od interakce dvou druhů, které konzumují stejný zdroj (exploatační konkurence). Plné čáry označují přímé interakce, čáry přerušované interakce nepřímé. (Holt, 1984)

# Aggregation model of coexistence

## Intraspecific aggregation

$$J_1 = \frac{\sum_{i=1}^p \frac{n_{1i}(n_{1i}-1)}{m_1} - m_1}{m_1} = \frac{V_1 - 1}{m_1}$$

## Interspecific aggregation

$$C_{12} = \frac{\sum_{i=1}^p \frac{n_{1i}n_{2i}}{m_1^P} - m_2}{m_2} = \frac{Cov_{12}}{m_1 m_2}$$

## Species coexistence

$$A_{12} = \frac{(J_1 + 1)(J_2 + 1)}{(C_{12} + 1)^2}$$

$n_{1i}$ : number of species 1 in patch i  
 $m_1$ : mean number of species 1 per patch  
 $V_1$ : variance in number of species 1

$n_{1i}, n_{2i}$ : number of species 1, species 2 in patch i  
 $m_1, m_2$ : mean number of species 1, species 2 per patch  
P: number of patch  
Cov: Covariance between a pair of species

## Rozdiel'nosť ník: konkurencia?

**Bežná konkurencia** - druhy si konkurujú → výskyt je vymedzený do úzkych ník, sú schopné niky rozširovať v podmienkach absencie konkurenta.

**Evolučné potlačenie konkurencie** (Connell, 1980) (**the ghost of competition past**) = príznaky minulej kompetície - rozlíšenie ník je výsledkom evolučného obchádzania minulej konkurencie.

**Evolúcia** - druhy si nekonkurujú si a nekonkurovali si v minulosti.

„**Mating rendez-vous**“ – zvyšovanie intrašpecifických kontaktov a tým zvyšovanie možností stretávania partnerov → uľahčenie reprodukcie

**Špecializácia niky** – rozdiel'nosť ník je výsledkom špecializácie (druhy kolonizujúce rovnaké habitaty musia mať podobné orgány, ktoré im umožnia využívanie rovnakých zdrojov).



## Experimentálne dôkazy medzidruhovej konkurencie

- **substitučné** (nahradzovacie) pokusy - udržiava sa celková hustota na stálej úrovni, ale pomer zastúpenia oboch druhov kolísava,
- **aditívne** (prídavné) pokusy - jeden druh v stálej hustote, druhý v rôznych hustotách

## Prírodné pokusy

- druhy sa vyskytujú spoločne - **sympatria**, samostatne - **allopatria**.

## Konkurenčné uvoľnenie

- zväčšenie niky v neprítomnosti konkurenta

## Kompetícia ako faktor geografickej izolácie a izolácia habitatu

(competitive displacement) – neschopnosť druhu invadovať do geografického regiónu alebo habitatu v dôsledku prítomnosti kompetítora. V prípade sympatrických druhov.

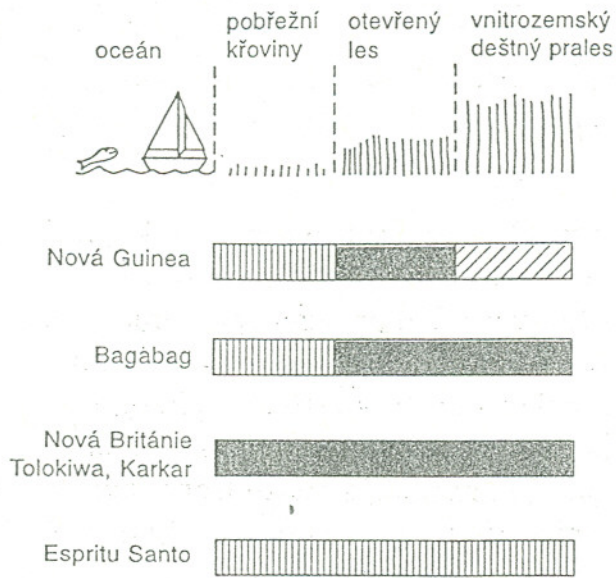
Difúzna kompetícia v koncepte kombinovaných kompetitívnych efektov niekoľkých druhov (MacArthur, 1972).

## Posun znakov (character displacement)

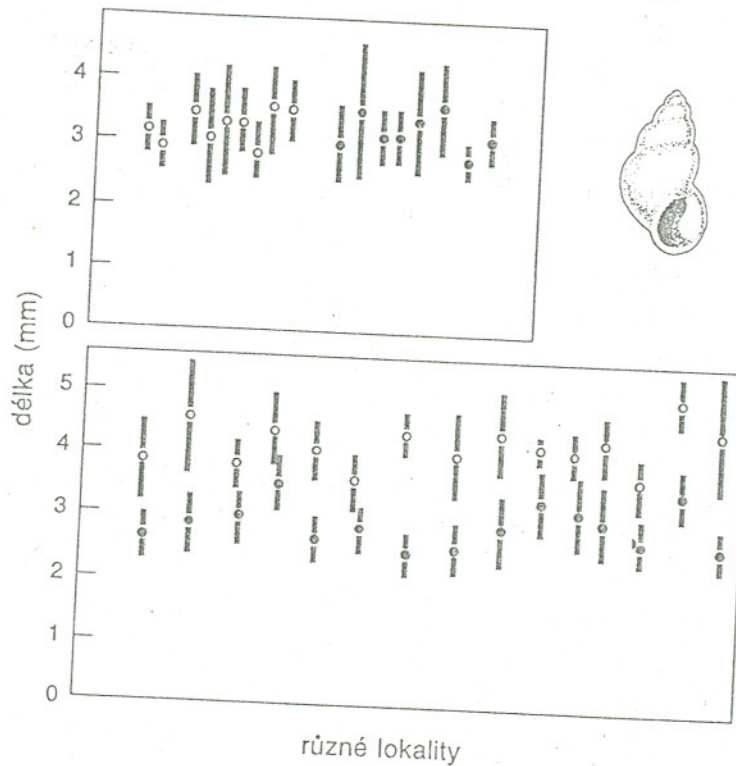
- mení sa nielen realizovaná nika druhu, ale aj jeho **morfológia**



rozsah biotopů zemních holubů



Obrázek 7.15. Uvolnění konkurence. Biotopy obydlené třemi druhy zemních holubů na různých ostrovech v oblasti Nové Guineje: *Chalcophaps indica* (svislé čáry), *Chalcophaps stephani* (plně barevné), *Gallicolumba rufigula* (šikmé čáry). (Diamond, 1975)



Obrázek 7.18 Posun znaku: průměrná délka (a směrodatná odchylka) bahenek *Hydrobia ulvae* (prázdné kroužky) a *H. ventrosa* (plné kroužky) na různých místech. Pokud žije každý druh sám (nahore), jsou si velikostně podobné; žijí-li však společně (dole), jejich velikosti se liší. (Feuchel, 1975)

## **Koexistencia pri diferenciacii ník**

MacArthur and Levins (1967), May (1973)

- existuje minimálna miera odlišenia niky, ktorá musí byť prekročená, aby sa dosiahlo stabilnej koexistencie? je podobnosť koexistujúcich druhov obmedzená?
- aký veľký presah ník je zlučiteľný s koexistenciou?

### **Podstata diferenciacie ník**

- rozdielne využívanie zdrojov
- rozdelenie zdrojov v priestore a čase
  - diferenciacia ník na základe podmienok

### **Tilmanov model diferencovaného využívania zdroja**

Tilman (1982, 1986) berie do úvahy dynamiku zdroja aj dynamiku druhov, ktoré o tento zdroj súťažia.

- izoklína nulového čistého rastu = zero net growth isocline (ZNGI)
- bod prísunu (množstvo zdrojov)

### **Podmienky koexistencie:**

- (1) bod prísunu (množstvo zdrojov) musí byť také, aby jeden druh bol obmedzený jedným zdrojom a druhý druhým
- (2) každý druh musí spotrebovať viac z toho zdroja, ktorý ho viac obmedzuje jeho vlastný rast.

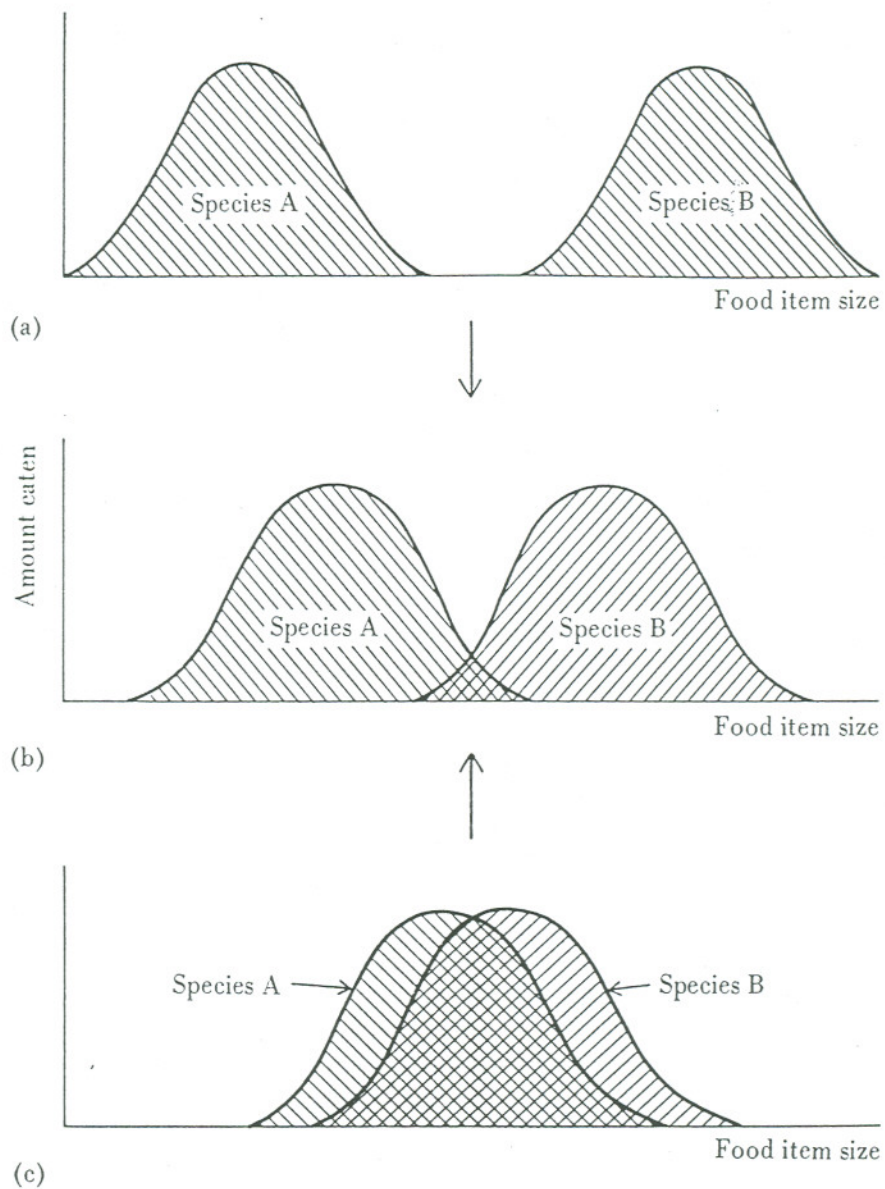
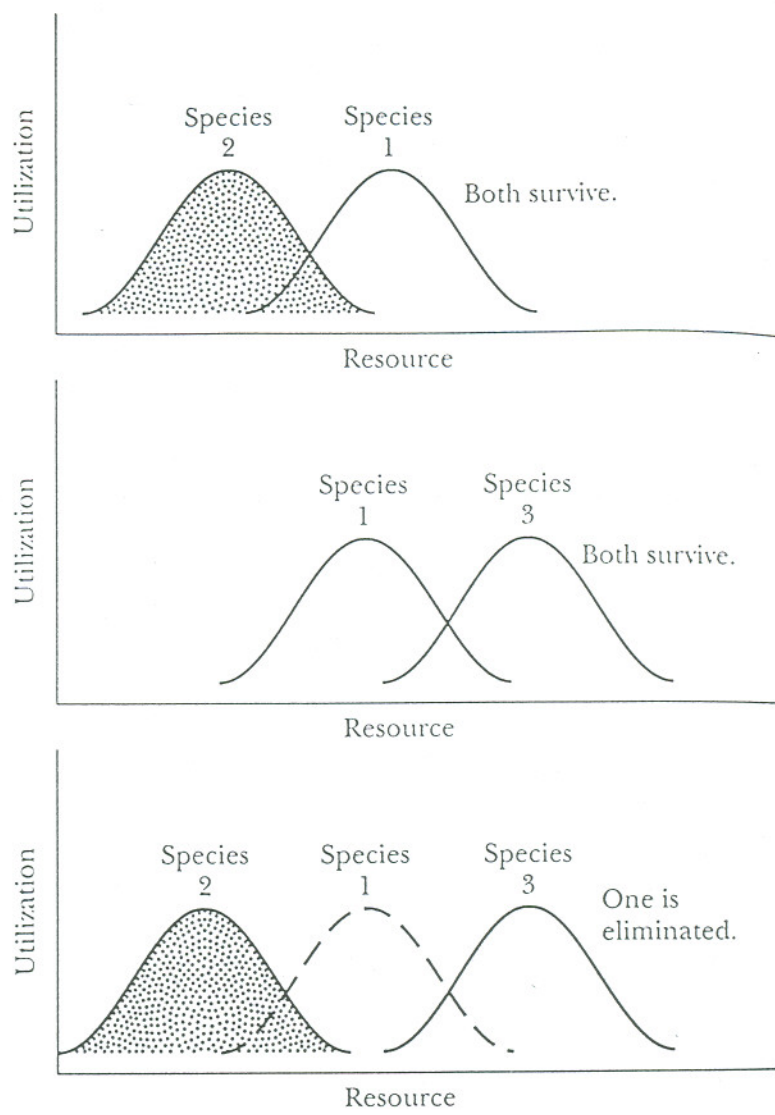


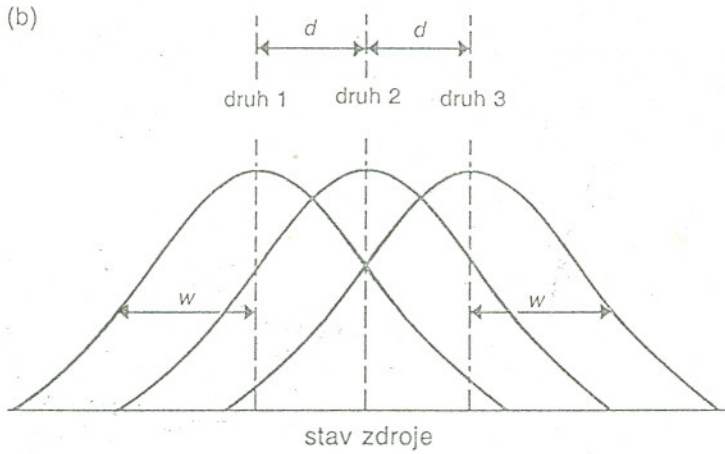
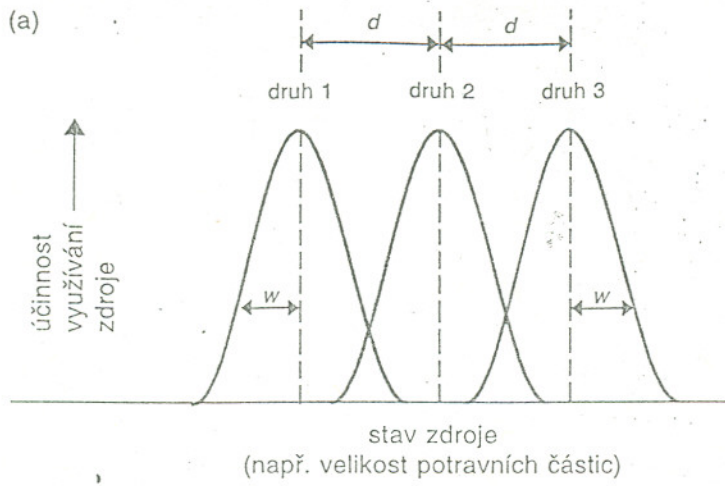
Figure 13.20 Hypothetical resource-utilization curves for two species. Food size is the resource for which competition may occur in this hypothetical situation. Arrows indicate direction of evolutionary pressures toward case (b).



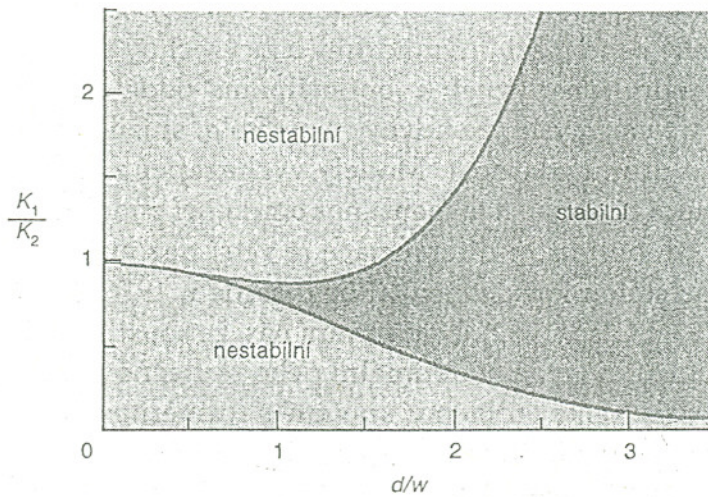
**Figure 8-14**

Coexistence with two competing species may be impossible (here, for species 1), depending on the patterns of resource usage.



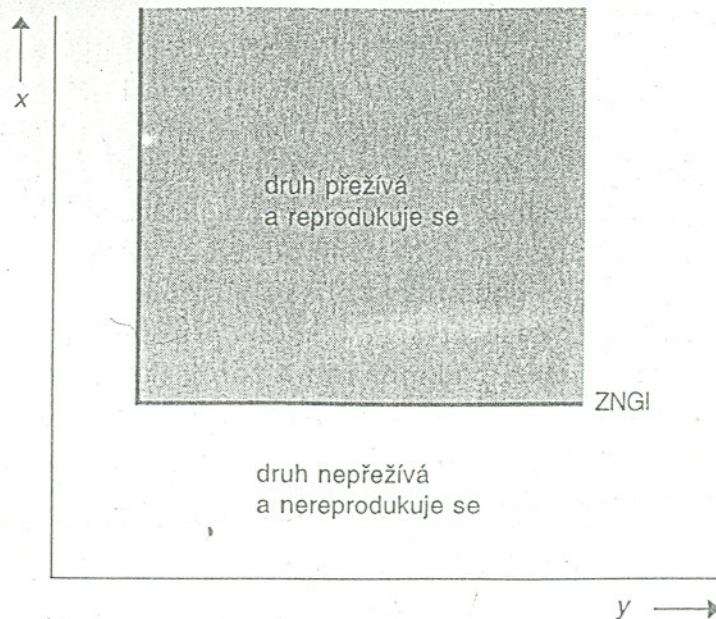


Obrázek 7.19. Křivky využívání zdroje tří druhů koexistujících v rozsahu dostupnosti jednorozměrného zdroje:  $d$  je vzdálenost mezi vrcholy sousedních křivek,  $w$  je směrodatná odchylka křivek. (a) Úzké niky s malým přesahem ( $d > w$ ), tj. relativně malá mezidruhová konkurence. (b) Širší niky s větším přesahem ( $d < w$ ), tj. poměrně intenzivní mezidruhová konkurence.

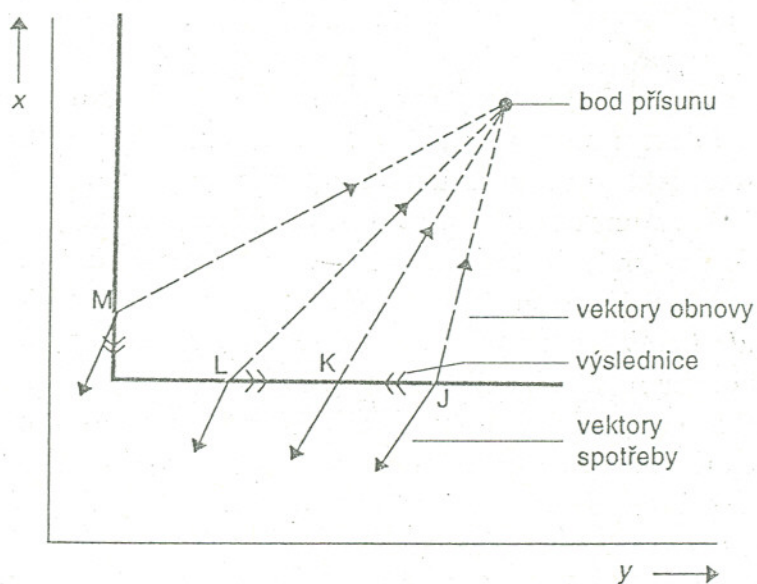


Obrázek 7.20. Rozsah příznivých biotopů (naznačených nosnou kapacitou prostředí  $K_1$  a  $K_2$ , kde  $K_1 = K_3$ ), které umožňují koexistenci tří druhů ve vyváženém společenstvu s různou mírou překrývání nik ( $d/w$ ). (May, 1973)

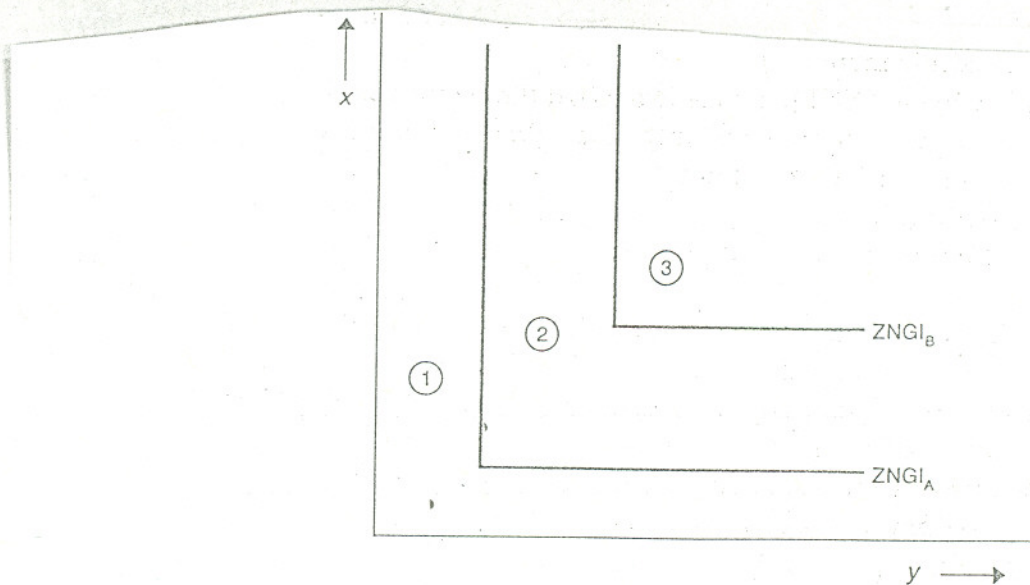




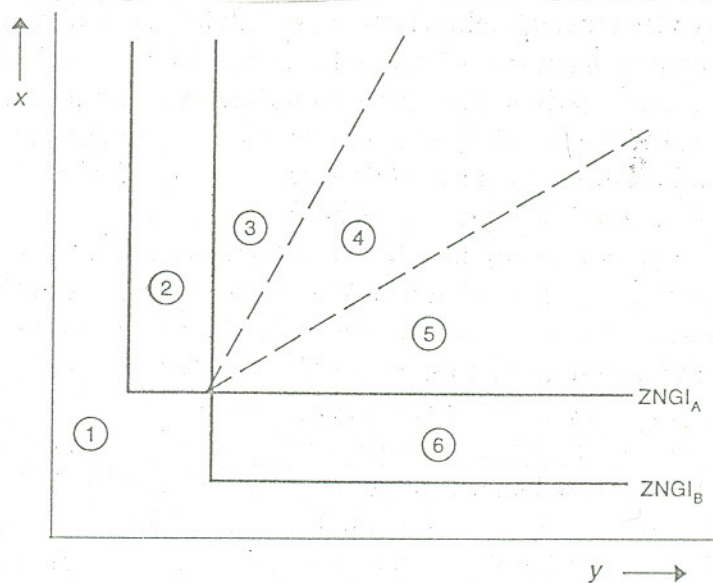
Obrázek 7.21. Izoklina nulového čistého růstu (zero net growth isocline, ZNGI) druhu, který může být omezen dvěma zdroji (X a Y), odděluje kombinace zdrojů, při nichž může druh přežít a reprodukovat se, od kombinací, kdy to činit nemůže. V tomto případě je ZNGI pravouhlá, protože X a Y jsou základními zdroji (viz 3.6).



Obrázek 7.22. Rovnováha mezi spotřebou a obnovou zdroje. Bod K je jediným bodem na ZNGI (nulový čistý růst populace), kdy se nemění koncentrace zdroje (spotřeba a obnova jsou stejné a působí proti sobě). Podrobněji viz text.

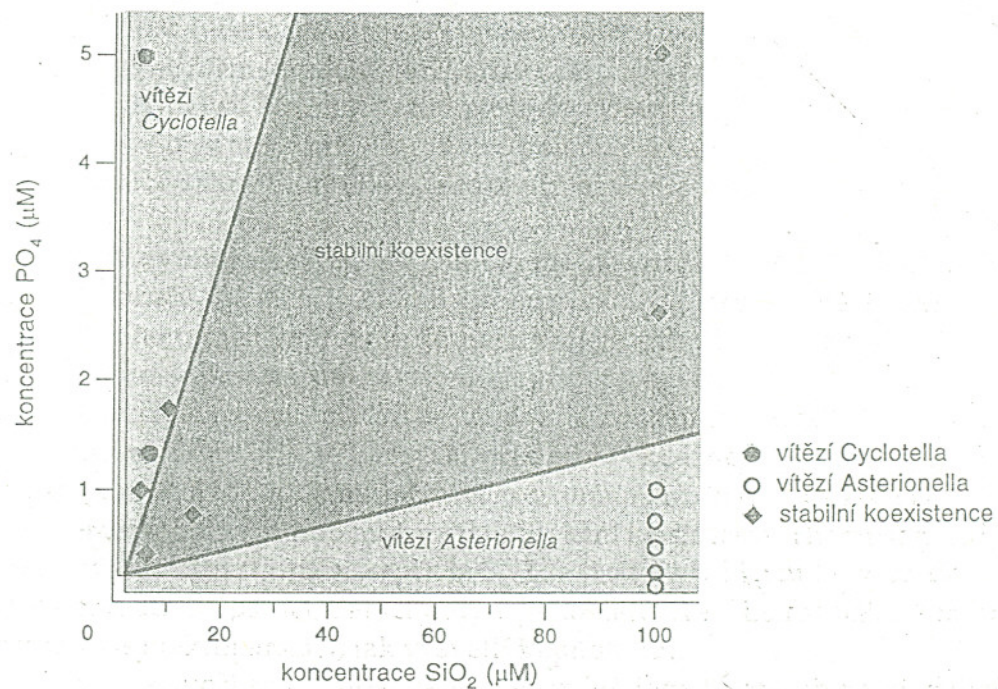


Obrázek 7.23. Konkurenční vytěsnění: ZNGI druhu A leží blíže k osám zdrojů než ZNGI druhu B. Je-li bod přísunu zdrojů v oblasti 1, nepřežije ani jeden druh. Je-li ovšem v oblasti 2 nebo 3, druh A snižuje koncentraci zdrojů až k bodu na své vlastní ZNGI (kde druh B nemůže přežít, ani se nemůže rozmnožovat): druh A vytěsňuje druh B.



Obrázek 7.24. Potenciální koexistence dvou konkurentů omezených dvěma základními zdroji. ZNGI druhů A a B se překrývají a vytvářejí tak šest zájmových oblastí. Jsou-li zásoby zdrojů v oblasti 1, nemůže existovat ani jeden z obou druhů; jsou-li zásoby v oblasti 2 a 3, druh A vytěsňuje druh B; jsou-li však zásoby v oblasti 5 a 6, vytěsňuje druh B druh A. V oblasti 4 (mezi dvěma přerušovanými čarami) leží body, kde zásoba vyhovuje oběma druhům a ty mohou koexistovat. Blíže viz text.





Obrázek 7.25. Pozorované ZNGI a vektory spotřeby u dvou druhů rozsivek, *Asterionella formosa* a *Cyclotella meneghiniana*, byly využity k odhadu výsledku jejich vzájemné soutěže o křemičitan a fosforečnan. Tyto odhadované výsledky byly později testovány v řadě pokusů, jejichž výsledky jsou označeny symboly vysvětlenými v legendě k obrázku. Většina pokusů potvrdila předpověď, s výjimkou dvou případů, které se zobrazily těsně při rozhraní oblasti. (Tilman, 1977, 1982)

## Koexistencia *versus* reprodukčné bariéry

V prípade nízkych populačných hustôt koexistencia druhov v podobných (blízko situovaných nikách)

- rovnaká morfológia orgánov k získavaniu potravy - adaptácia
- **posilnenie reprodukčných bariér – prezygotická izolácia**

(Bultin, 1989) = **posun reprodukčných znakov**

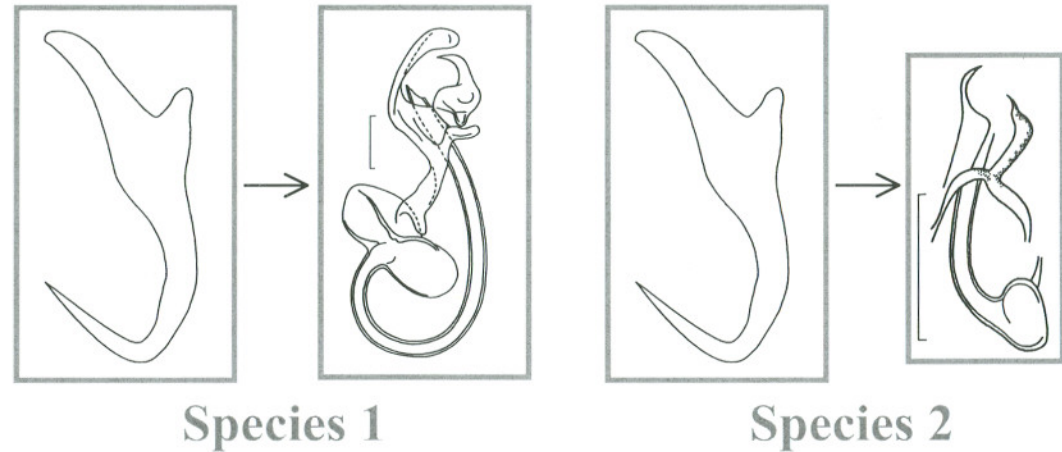
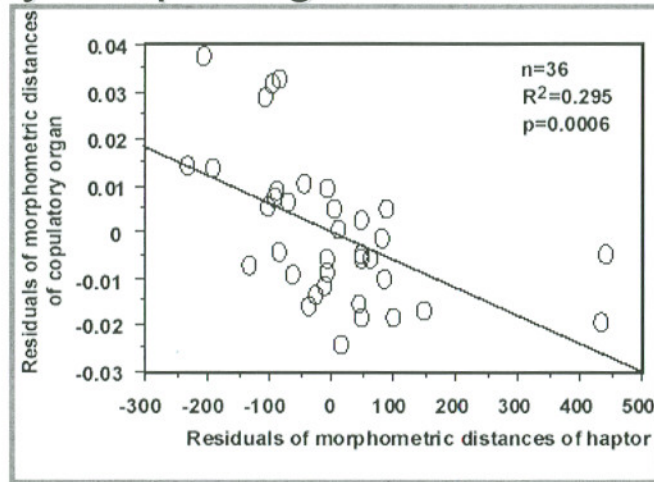
→ uľahčenie koexistencie

→ rozdielne tvar a veľkosť kopulačných aparátov → divergencia

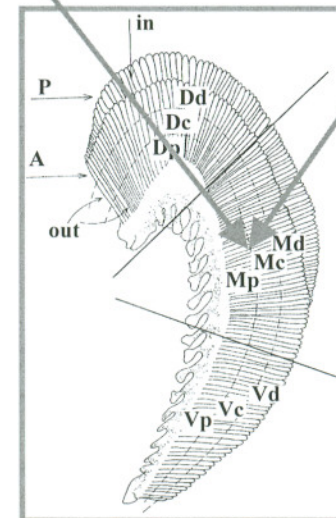
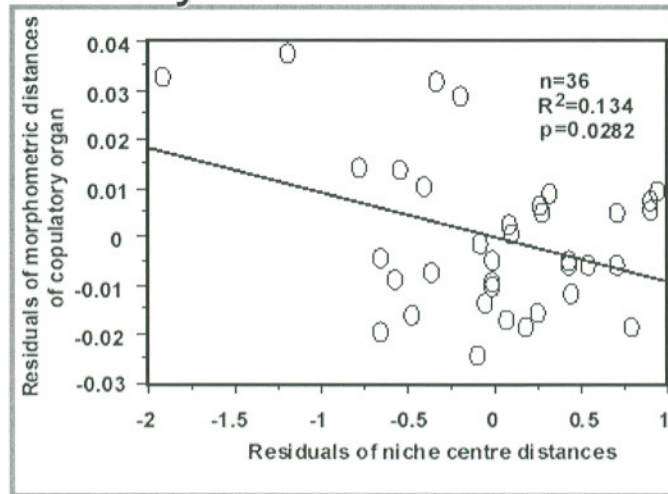
k rozpoznaníu partnerov

# Reproductive isolation of congeneric species

By morphological differences



By niche distances





→ Veľkosť niky a prekryvanie ník

→ Levin's niche size

$$B = \frac{1}{\sum (p_j^2)}$$

→ Renkonen niche overlap

$$RI = 1 - \frac{\sum |p_{ia} - p_{ja}|}{2}$$