

INTERAKCIJE IZMEĐU POPULACIJA



INTERAKCIJE IZMEĐU POPULACIJA



- 1. Takmičenje (kompeticija)**
- 2. Iskorištavanje (predacija, herbivornost, parazitizam)**
- 3. Suradnja (mutualizam)**
- 4. Koevolucija**

INTERAKCIJE IZMEĐU POPULACIJA

1. TAKMIČENJE



KOMPETICIJA



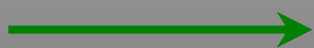
2. ISKORIŠTAVANJE



**PREDACIJA
HERBIVORNOST
PARAZITIZAM**



3. SURADNJA



MUTUALIZAM



TAKMIČENJE - KOMPETICIJA



Definicija kompeticije

- Kompeticija je svako korišćenje ili obrana resursa od strane jedne jedinke koje ima za rezultat smanjenje raspoložive količine resursa za druge organizme
- ili
- Kada dva ili više konzumenta koriste isti resurs, čija je količina uvjetovana stopom konzumacije, a količina resursa utječe na stope rasta i umiranja konzumenata, tada se može kazati da su oni u kompeticiji

U kompeticiji mogu biti jedinke iste ili različitih vrsta

- **Intraspecijska kompeticija**
 - Kompeticija između jedinki iste vrste
 - Intraspecijska kompeticija vodi k stabilnoj regulaciji veličine populacije (stope rasta i umiranja su ovisne o gustoći populacije)
- **Interspecijska kompeticija**
 - Kompeticija između jedinki koje pripadaju različitim vrstama
 - Interspecijska kompeticija može imati za rezultat nestanak jedne od populacija

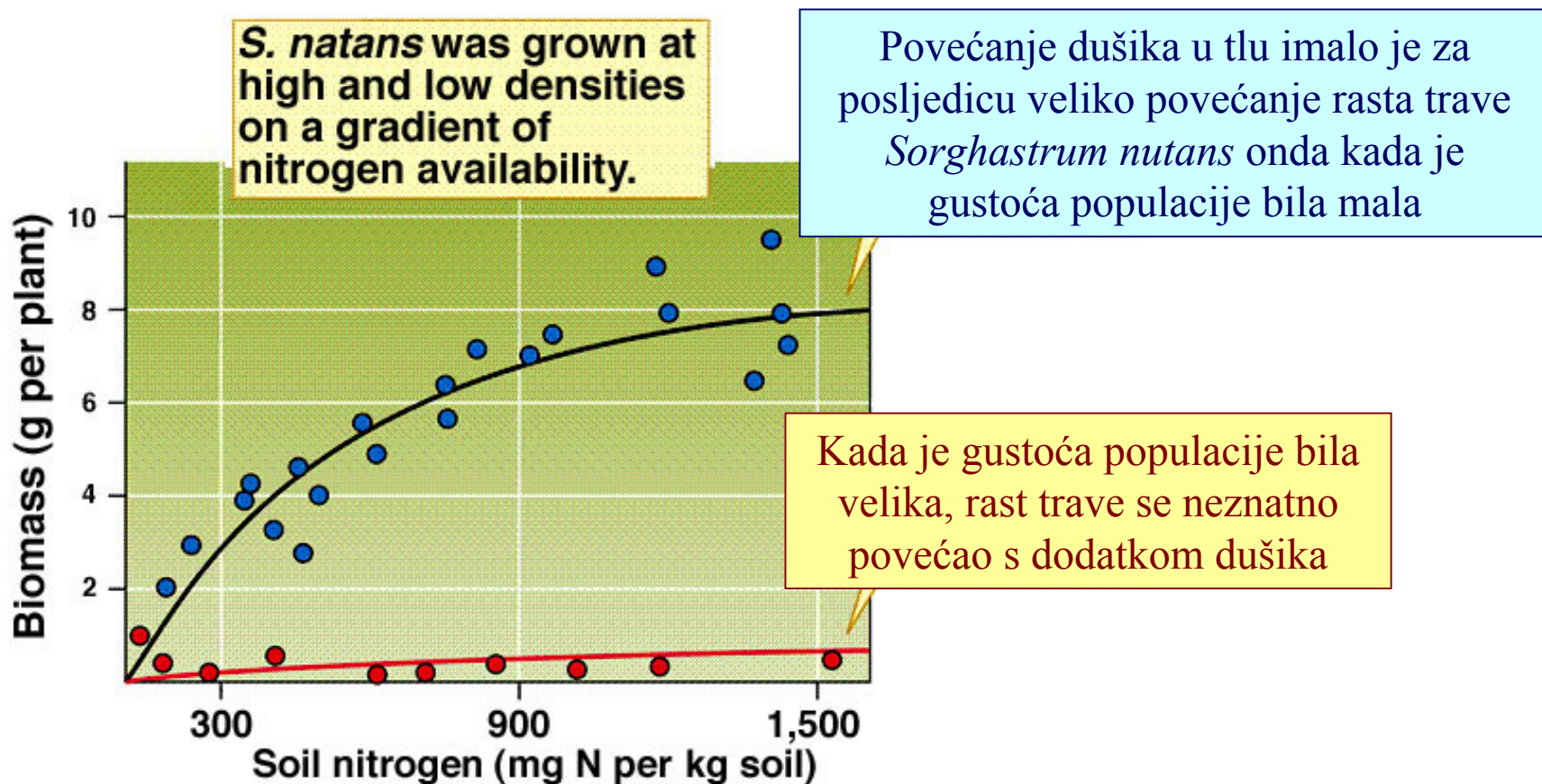
O interspecijskoj kompeticiji

- Interspecijska kompeticija može uzrokovati eliminaciju jedne od kompetitorskih populacija ili u najboljem slučaju može uzrokovati smanjenje nosivog kapaciteta okoliša kompetitorskih vrsta (Ricklefs, 1979)
- Interspecijska kompeticija se događa kada zajedničko prisustvo dviju ili više vrsta ima za posljedicu smanjenje stope rasta ili smanjenje ravnotežne veličine njihovih populacija (Emlen, 1973)

Još o interspecijskoj kompeticiji...

- Kompeticija se događa kada dvije ili više vrsta koriste zajedničke resurse čija je količina ograničena, ili ukoliko količina resursa i nije ograničena kompeticija se događa kada organizmi prilikom traženja resursa jedan drugome ipak nanose štetu
- Ova definicija uključuje tri bitne točke:
 - 1. Interakcije između dviju vrsta su **recipročne**, tj. rezultiraju smanjenjem preživljavanja, rasta ili fekunditeta kod obaju vrsta
 - 2. Resurs je **ograničavajući**. Čak i u slučaju kada se dvije vrste u potpunosti preklapaju u korištenju nekog resursa, do kompeticije neće doći ukoliko taj resurs nije ograničavajući za dane populacije
 - 3. Jačina kompeticije je **ovisna o gustoći** populacija

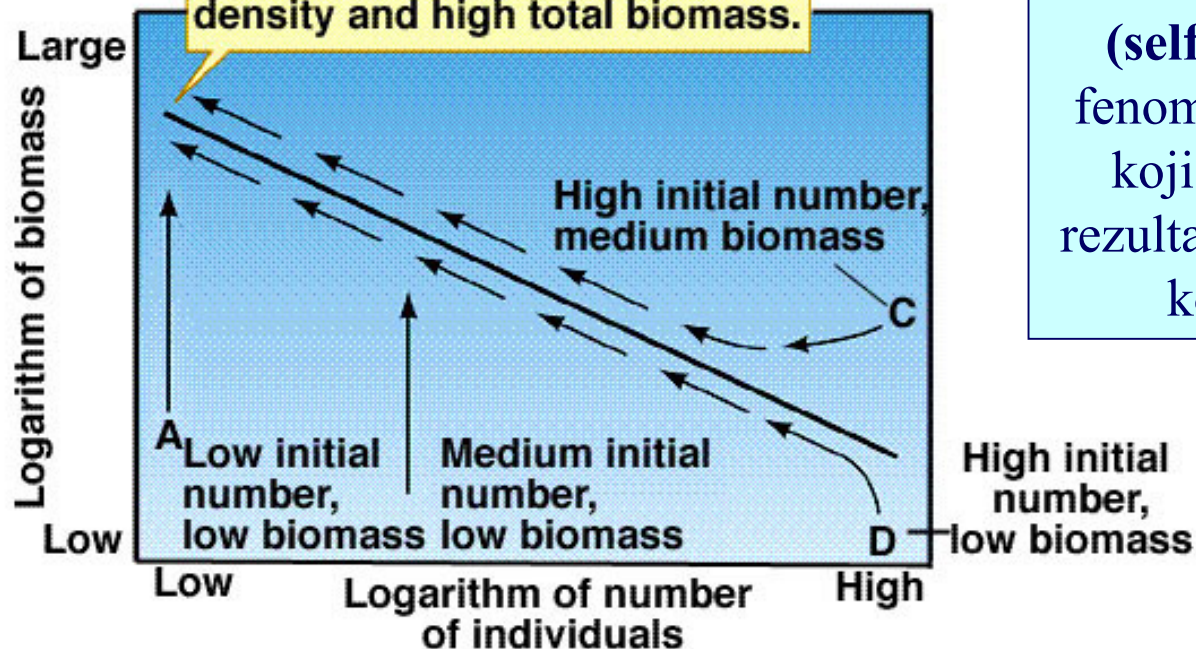
Kompeticiju je moguće dokazati u eksperimentalnim uvjetima



Plant Self-Thinning

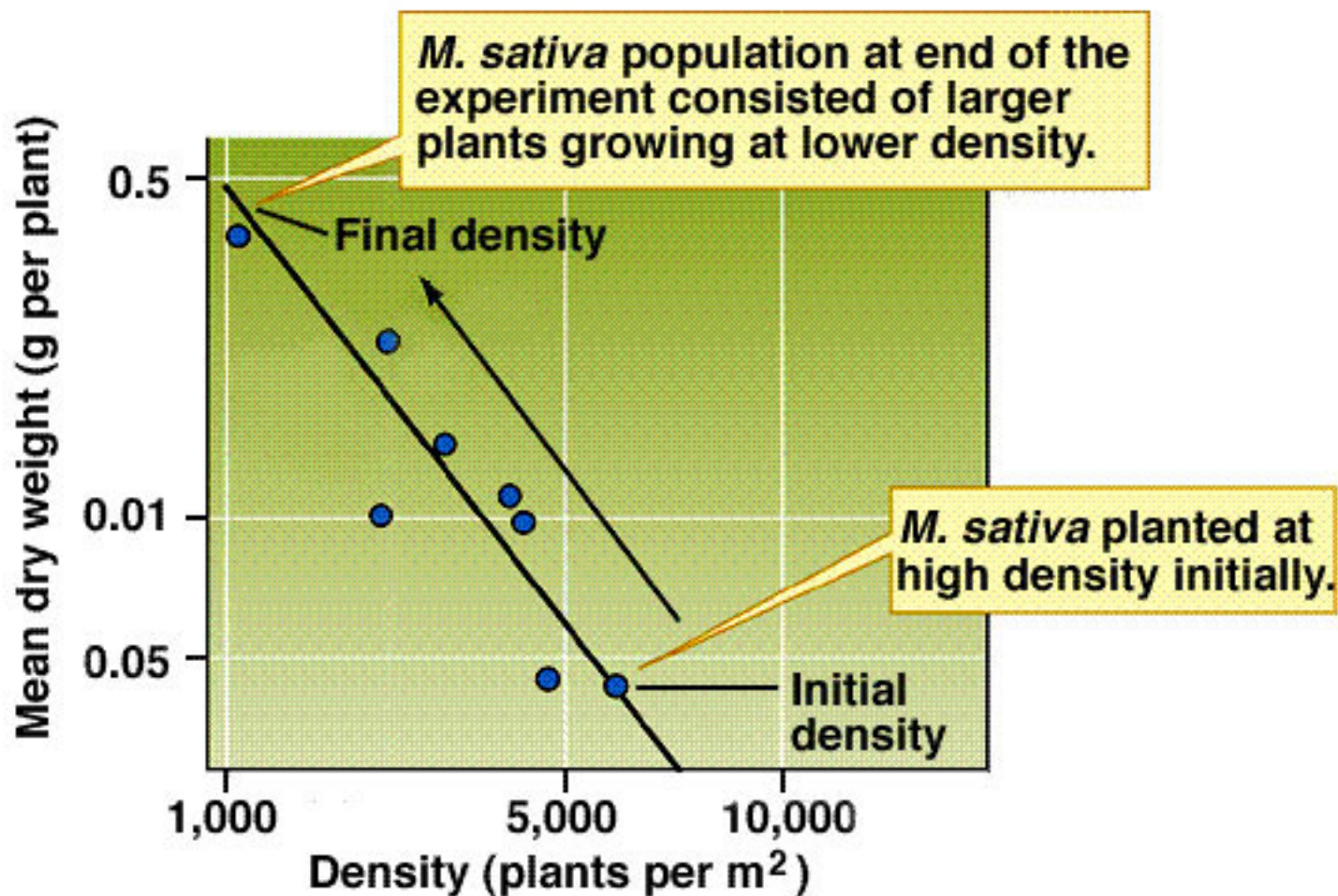
The self-thinning rule predicts that plants will decrease in population density (self-thin) as the total biomass of the population increases.

Populations A, B, C, and D all converge on a state of low density and high total biomass.



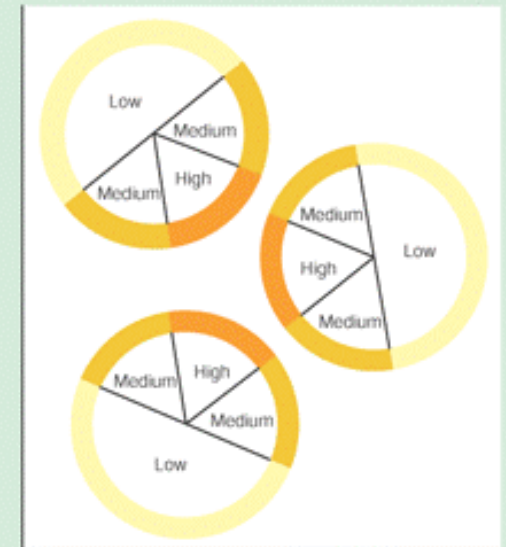
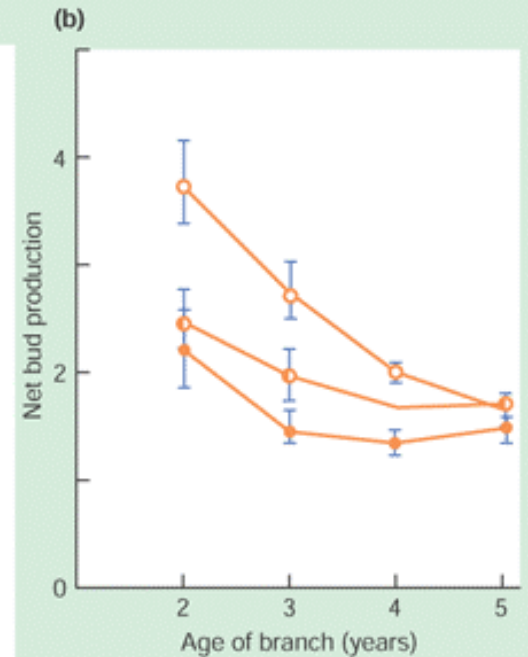
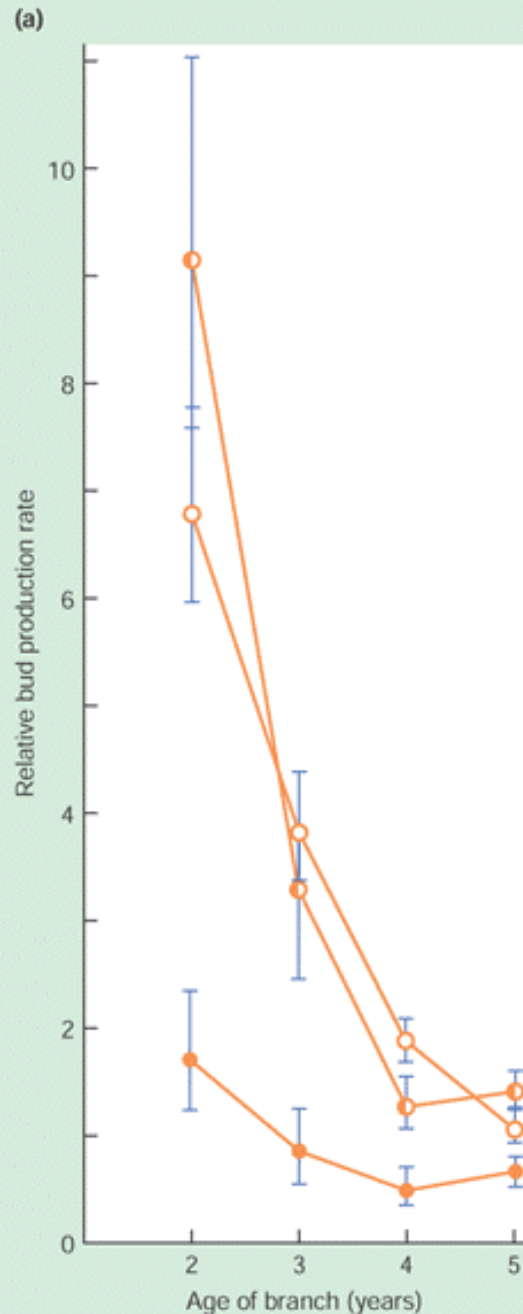
Samoprorjeđivanje (self-thinning) je fenomen kod biljaka koji se javlja kao rezultat intraspecijske kompeticije

Kako nasad biljke *Medicago sativa* raste, mortalitet se povećava i prorjeđuje nasad, dok preživjele jedinice dostižu veće dimenzije. Opisani proces izravna je posljedica intraspecijske kompeticije

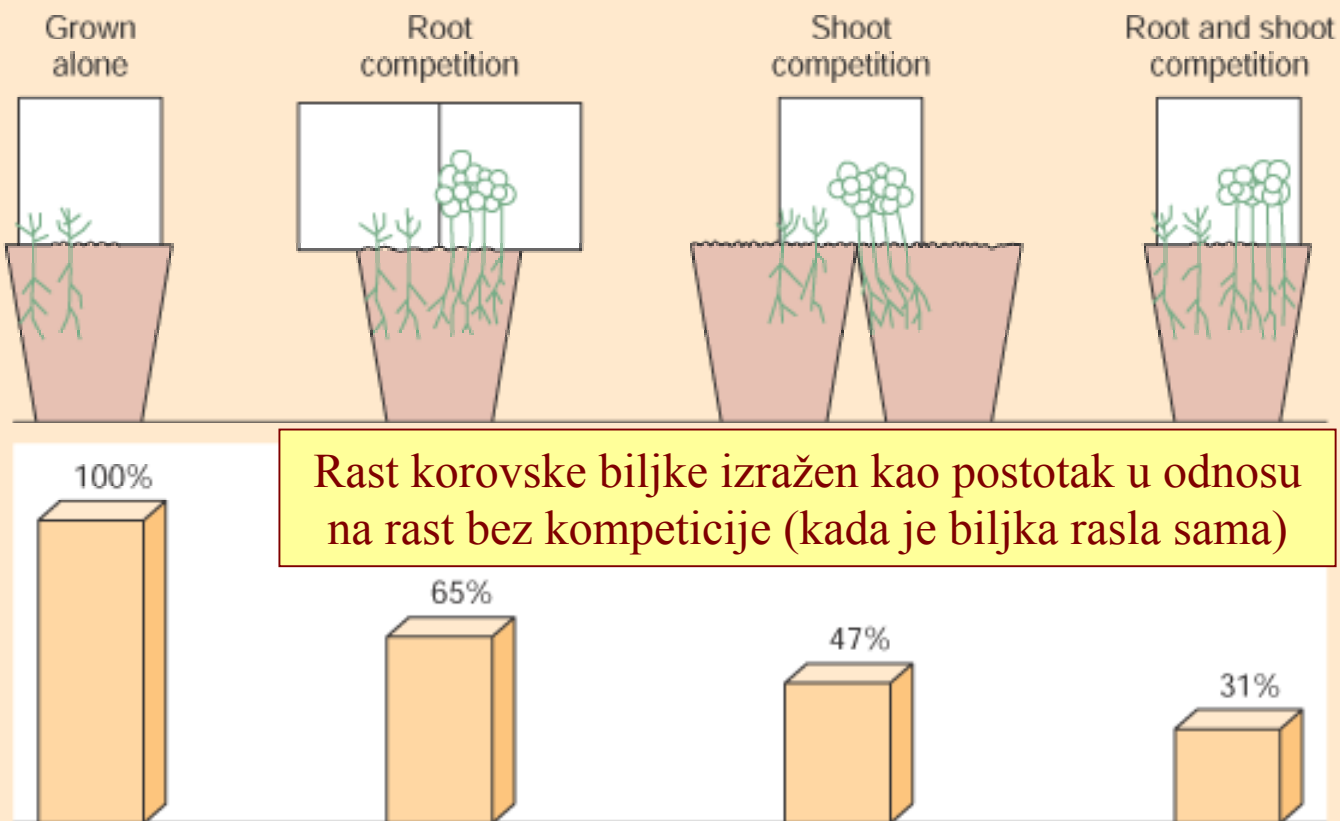


Stopa proizvodnje novih grana kod breze bila je obrnuto proporcionalna s gustoćom stabala (u gustim nasadima stabla su međusobno zasjenjivala grane svojih susjeda pa je proizvodnja i preživljavanje novih izbojaka grana bila smanjena)

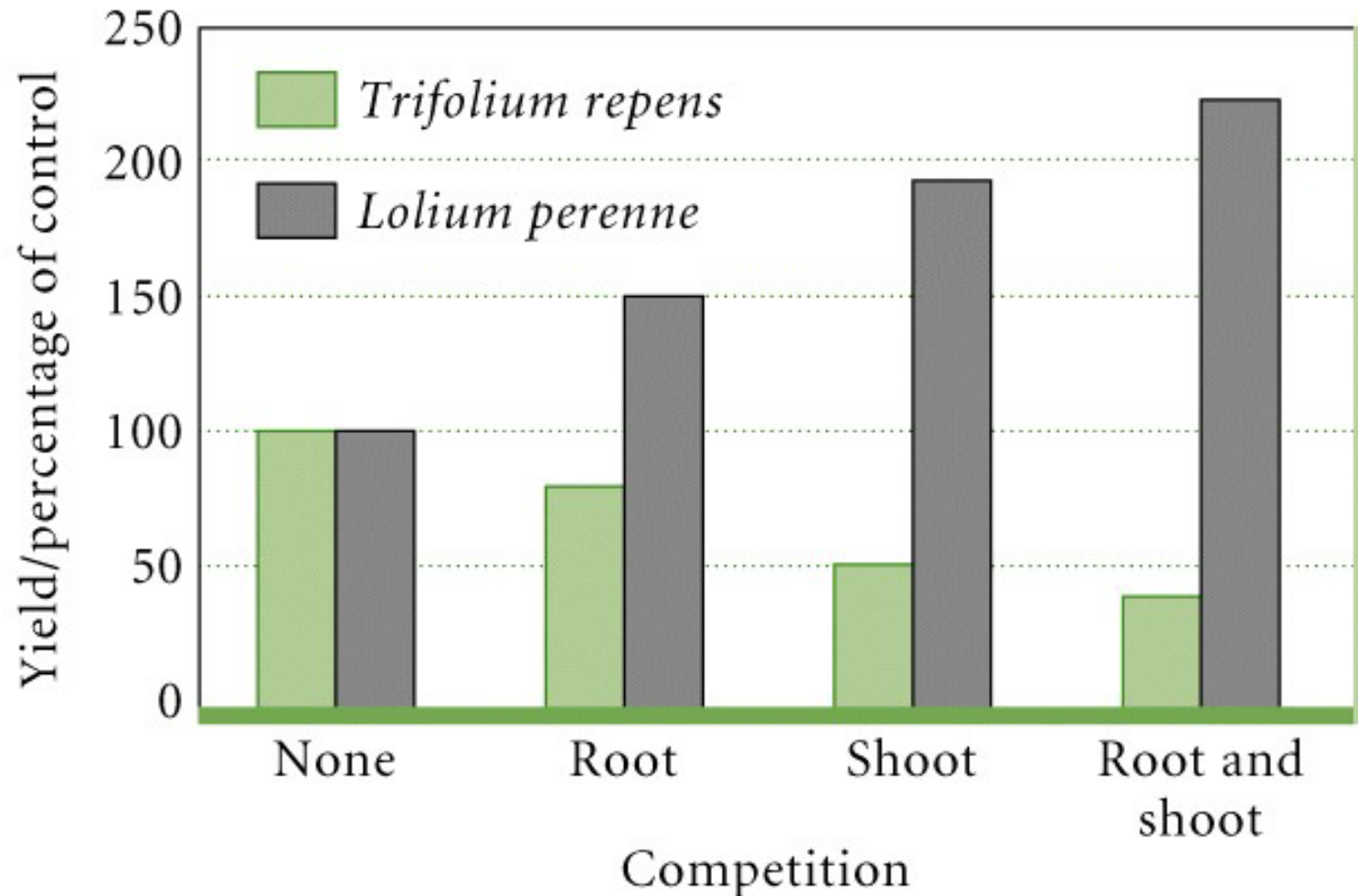
- a) Bruto proizvodnja izbojaka
- b) Neto proizvodnja izbojaka
- c) Intezitet kompeticije

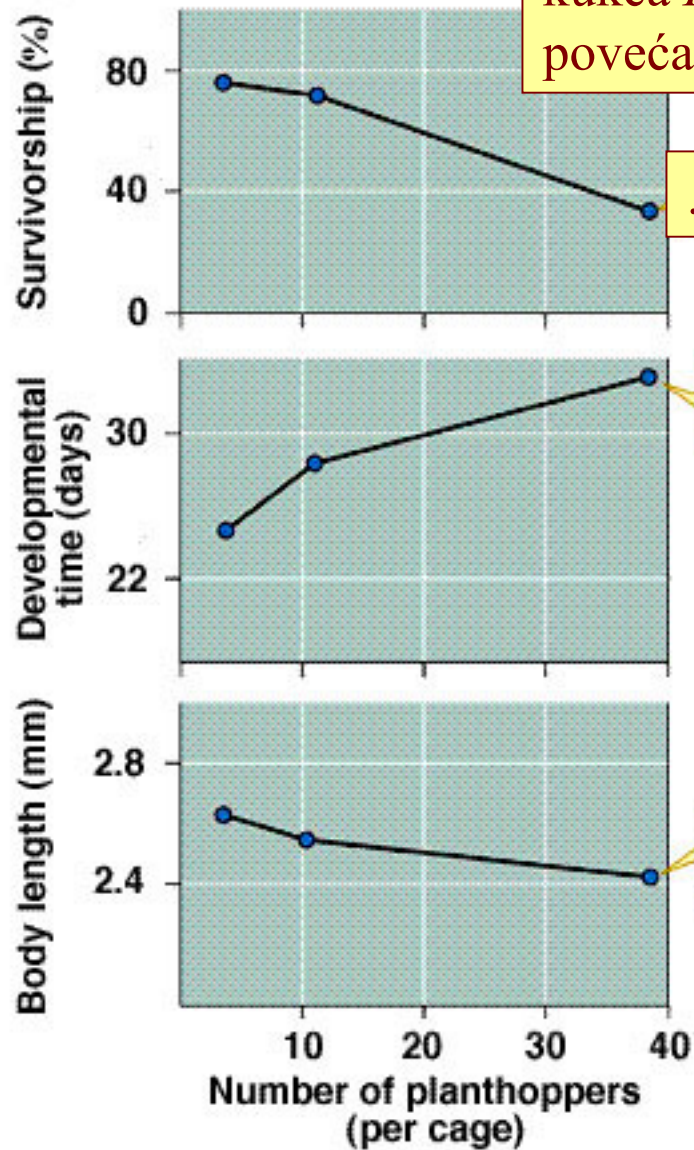


Kompeticija korjenja i izdanaka između djeteline *Trifolium subterraneum* i korovske biljke *Chondrilla juncea*



Kompeticija korjenja i izdanaka između djeteline *Trifolium repens* i ljuļa *Lolium perenne*



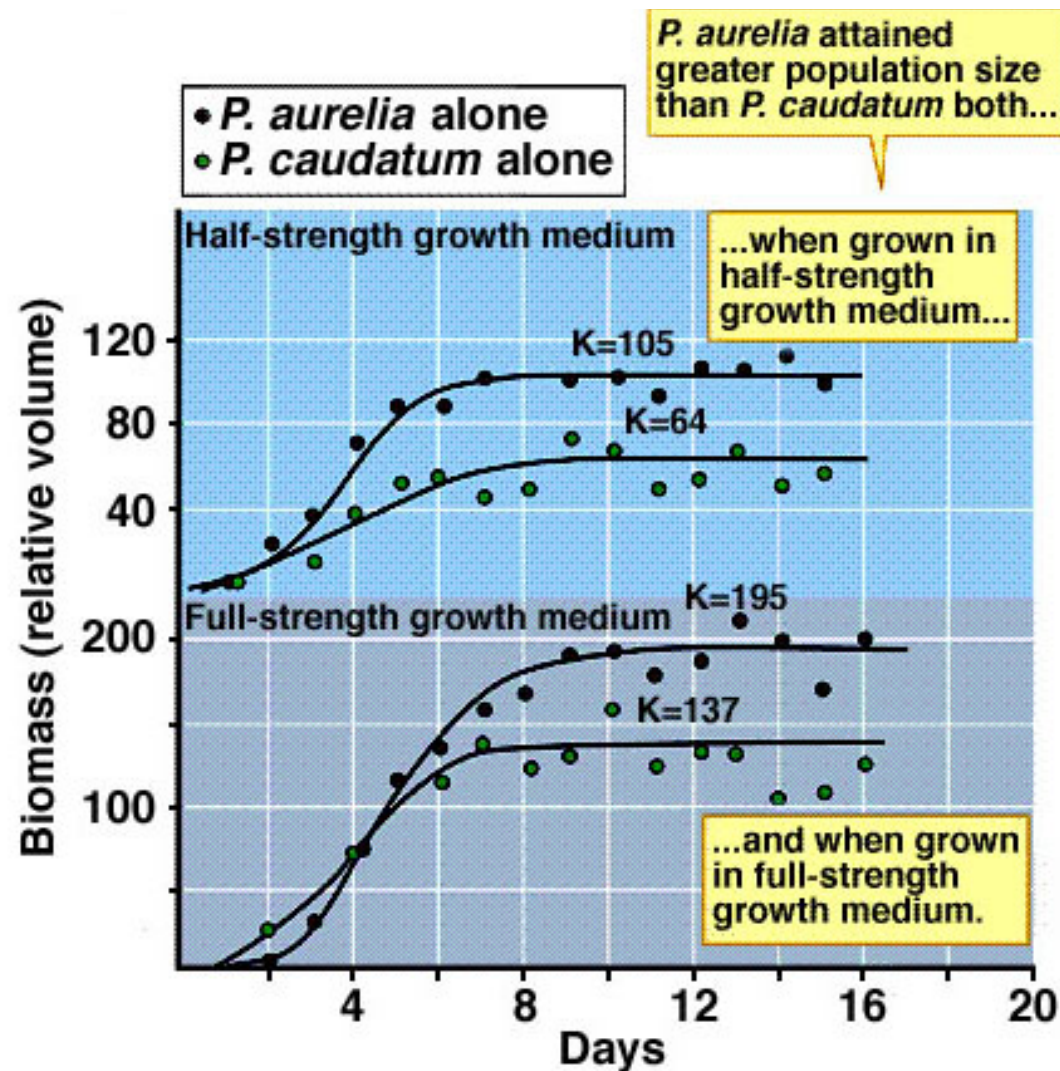


Kako se gustoća populacije ličinki kukca *Prokelesis marginata* povećava tako

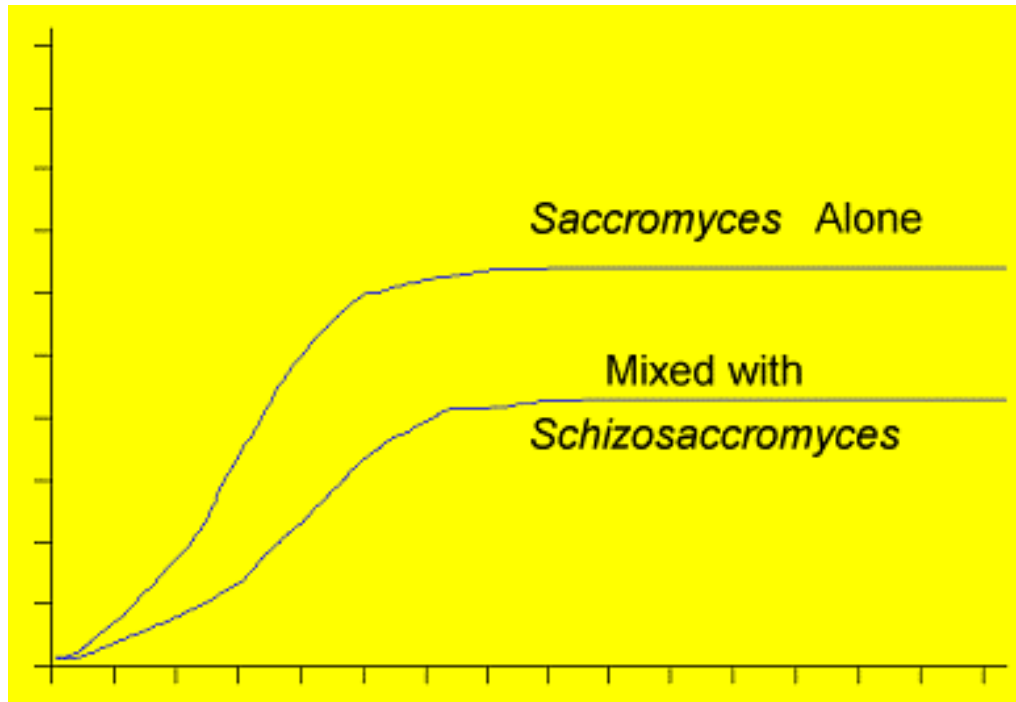
... se smanjuje stopa preživljavanja

... usporava razvitak

... smanjuje veličina organizma

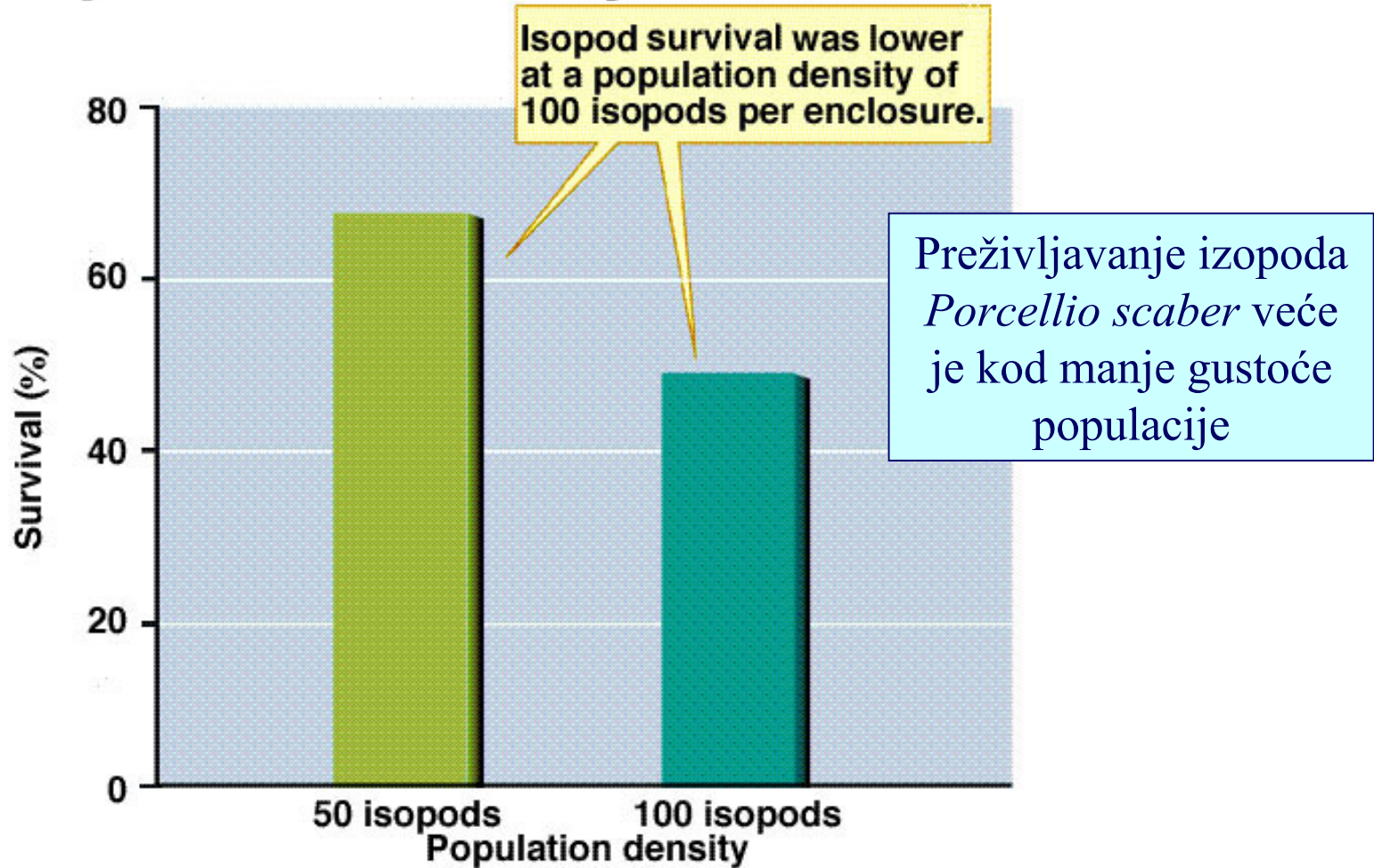


Rast dviju vrsta papučice u uvjetima s različitim koncentracijama hranjiva. Kada je koncentracija hranjiva bila veća, obje su vrste rasle bolje (intraspecijska kompeticija je bila manja)



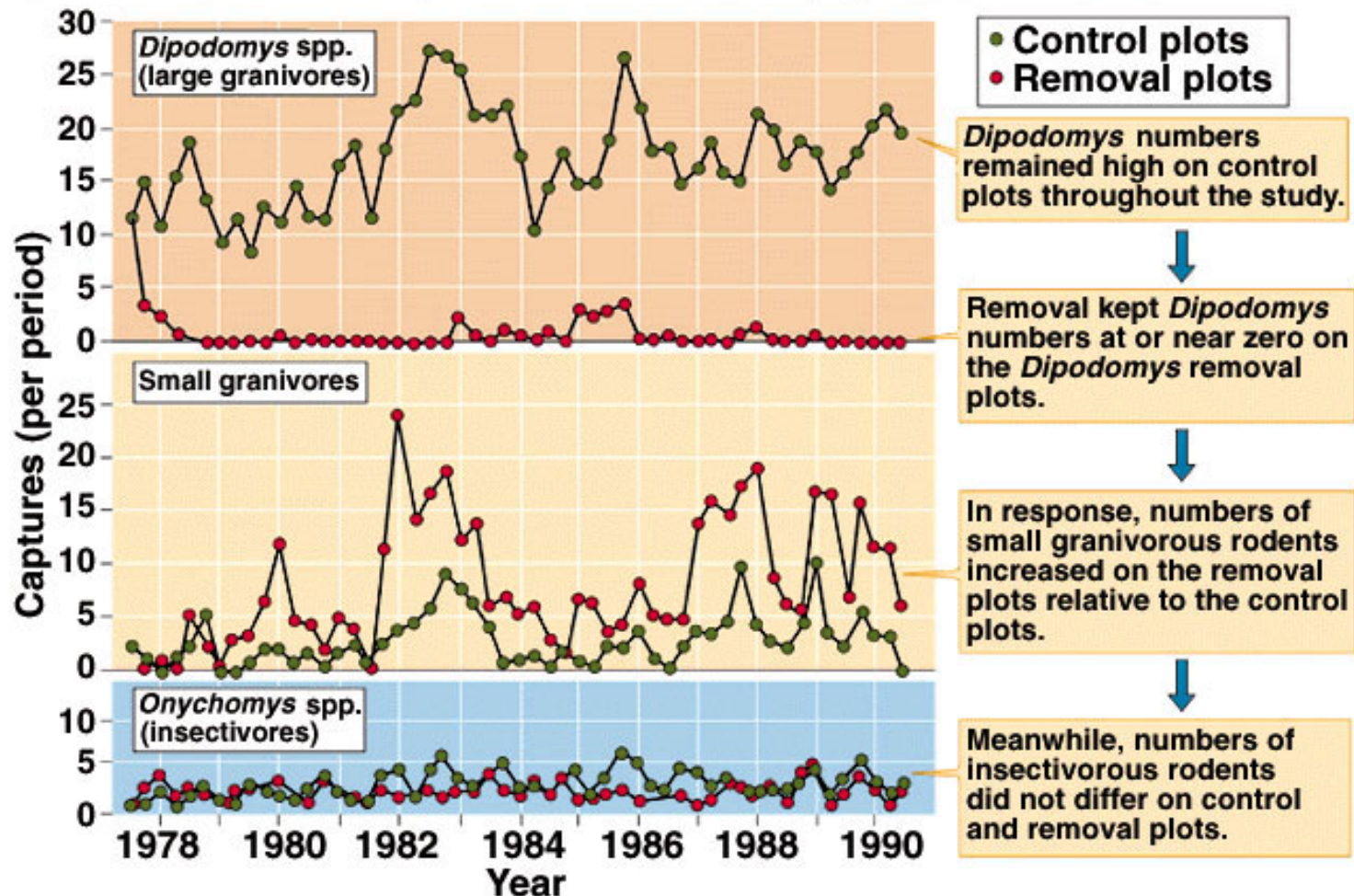
Rast gljivice *Saccromyces* bio je bolji kada je rasla sama nego kada je bila u mješovitoj kulturi s drugom vrstom gljivice *Schizosaccromyces*, što je posljedica interspecijske kompeticije

Population Density & Survival

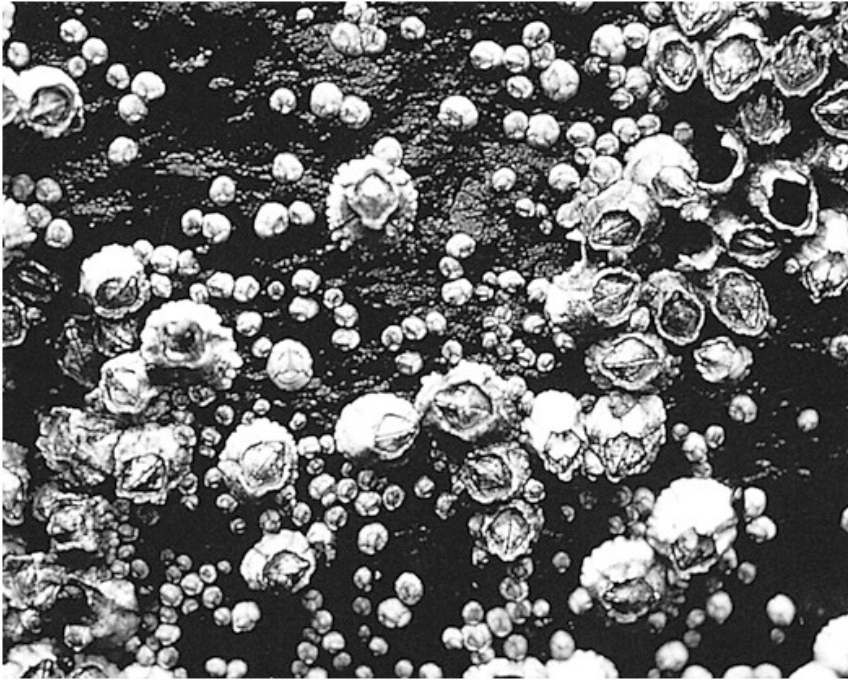


Veće vrste glodavaca koje se hrane sjemenjem
putem kompeticije ograničavaju veličine
populacija manjih vrsta

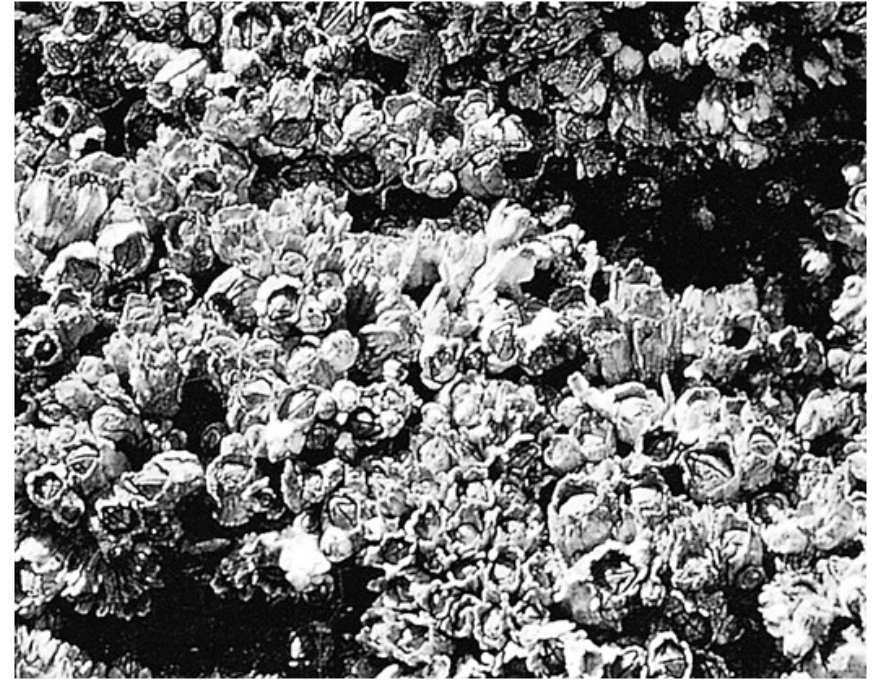
Competitive Suppression



Kompeticija za prostor kod rakova vitičara



U gornjem dijelu zone plime i oseke gustoća populacije je manja i kompeticija nije jaka. Mlade jedinke imaju dovoljno prostora



U nižem dijelu zone plime i oseke, populacija je vrlo gusta i kompeticija za prostor je vrlo snažna. Mlade jedinke se pričvršćuju na starije.

Princip kompeticijskog isključenja

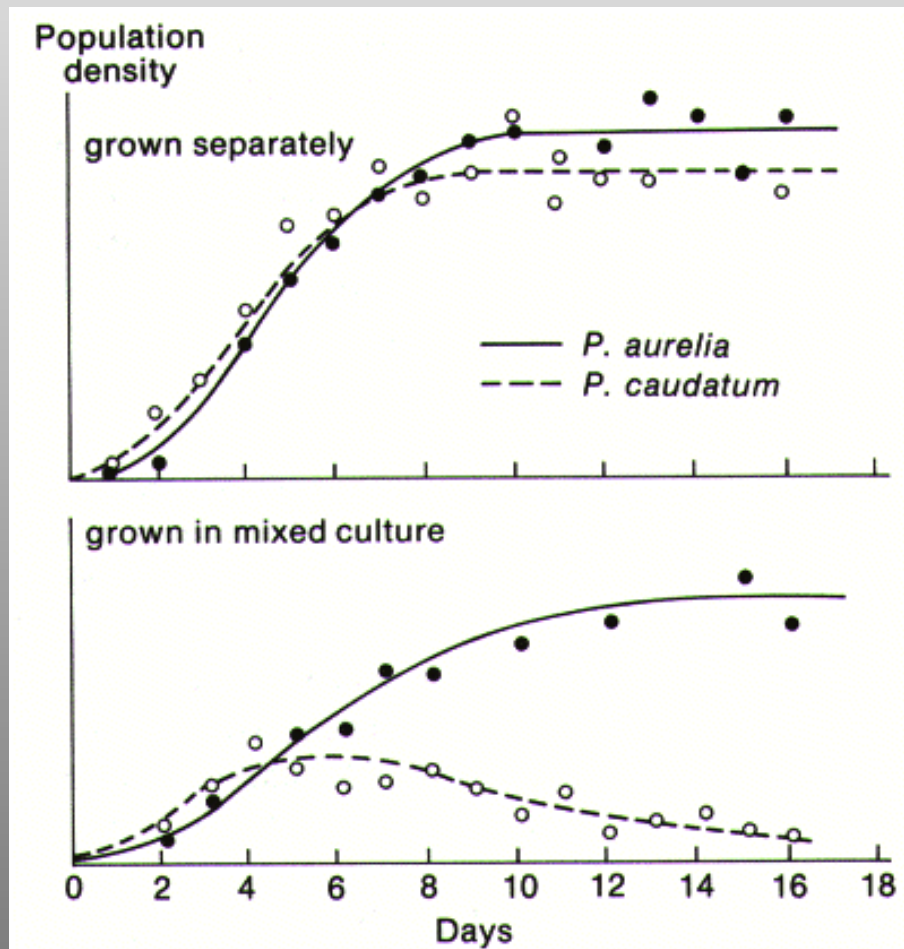
“Princip kompeticijskog isključenja” (Gausovo pravilo ili Volterra-Gausovo pravilo) glasi:

Dvije ili više vrsta ne mogu koegzistirati na istom ograničavajućem resursu (resursu čija je količina manja od potreba organizama)

ili

Kada dvije vrste koegzistiraju u određenom staništu to znači da koriste različite resurse ili iste resurse koriste na različiti način (zauzimaju različite **ekološke niše)**

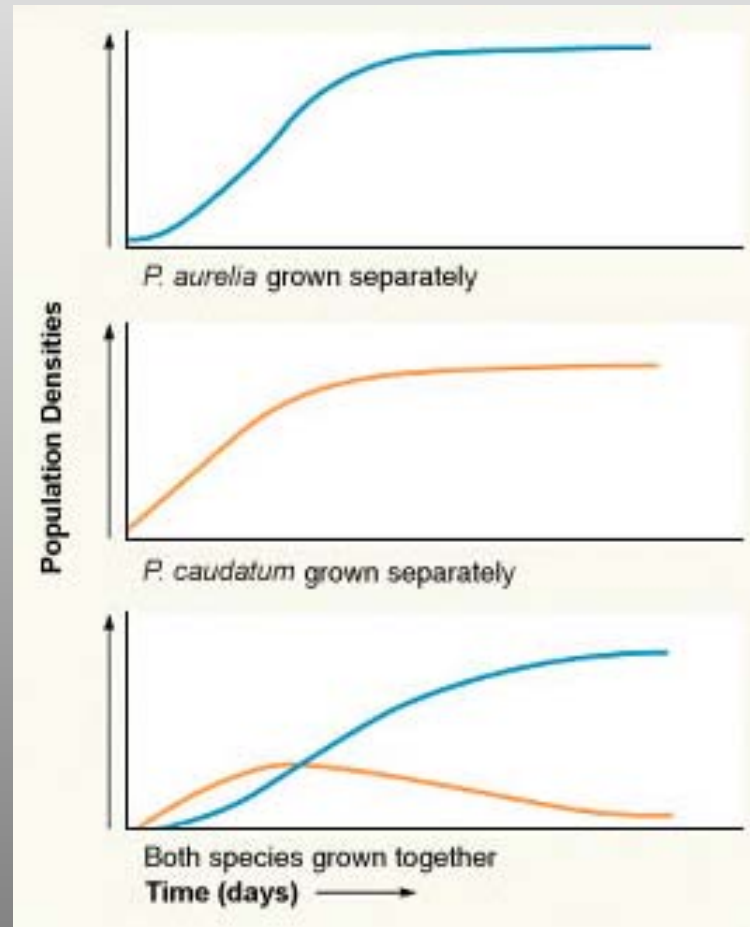
Gausovi eksperimenti s papučicama su demonstrirali zakonitost koju je Garret Hardin (1960) nazvao “**Princip kompeticijskog isključenja**”



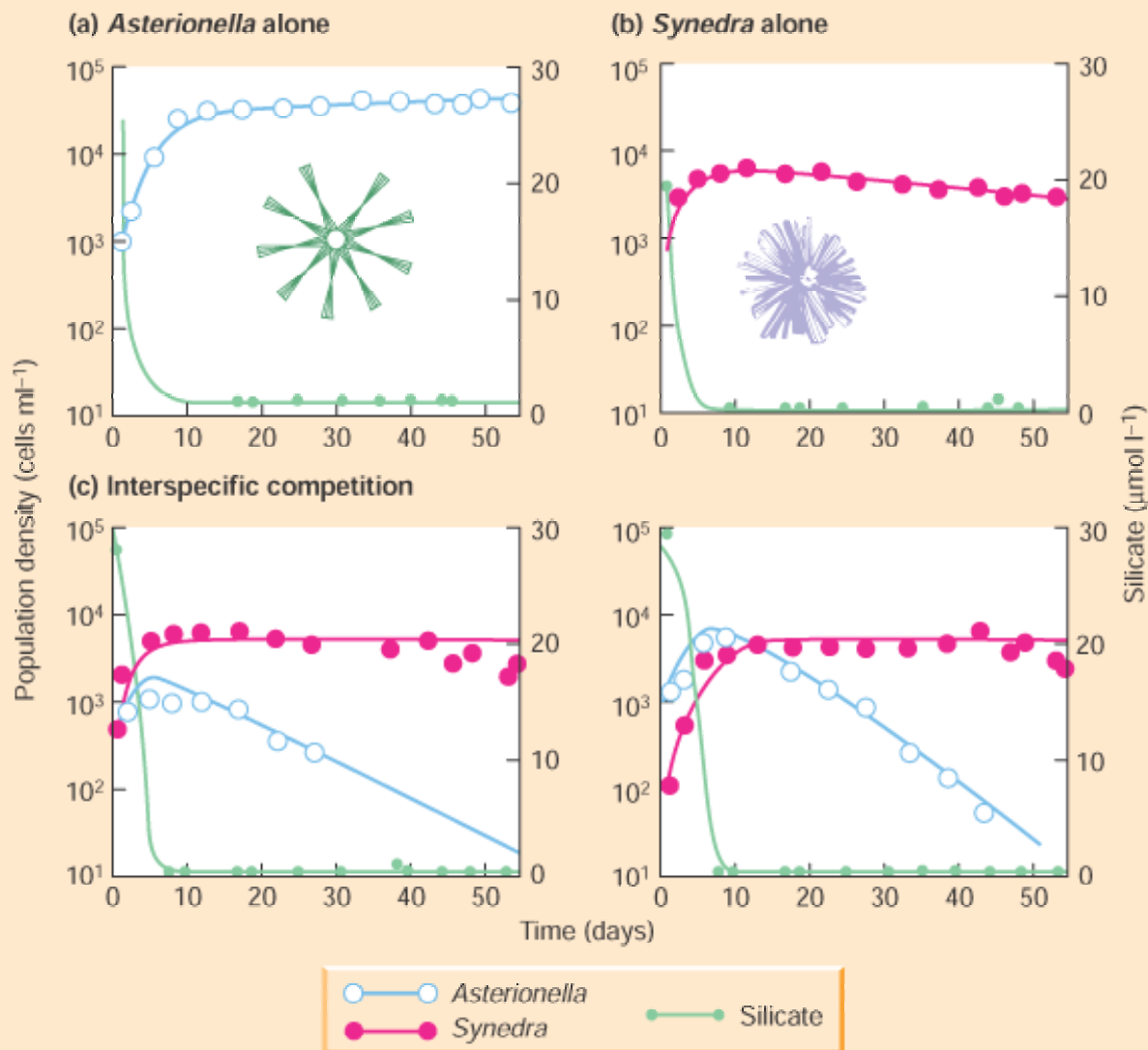
Kada su papučice *Paramecium aurelia* i *P. caudatum* uzgajane odvojeno obje su vrste pokazivale dobar rast, dok ...

... kada su uzgajane zajedno, vrsta *P. caudatum* je bila eliminirana (iako je vrsta *P. aurelia* bila pobjednik i ona je pokazivala slabiji rast u odnosu na eksperiment u kojem je rasla sama)

Rezultati Gausovog eksperimenta s papučicama



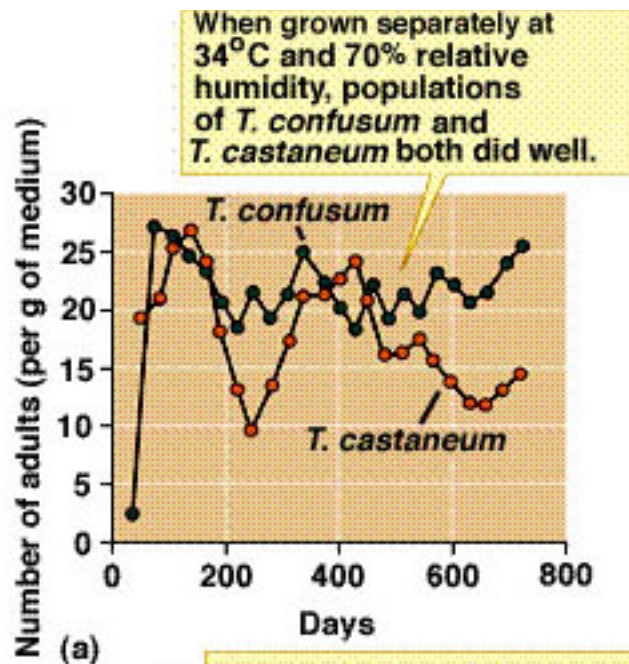
Eksperimenti s dijatomejama (Tilman, 1981)



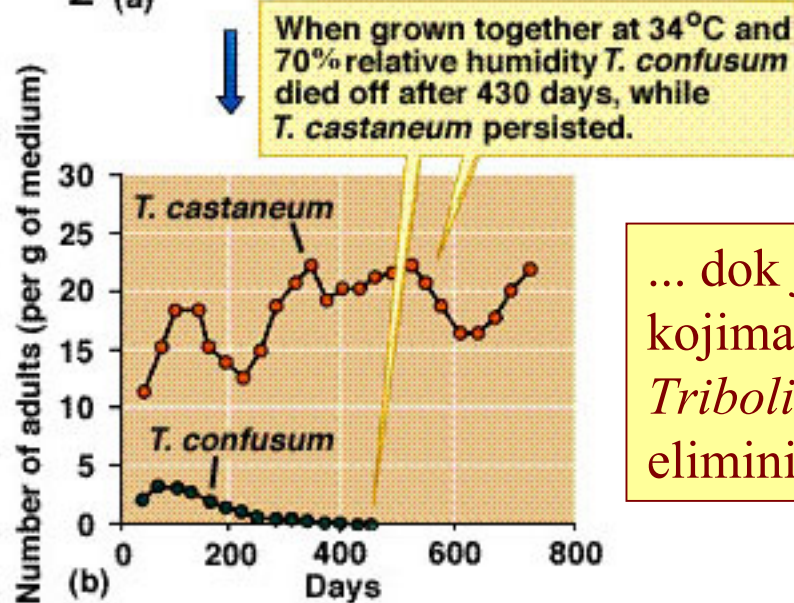
Kada su dvije vrste dijatomeja uzgajane izolirano, obje su dostigle stabilnu veličinu populacije, te su održavale silikate na konstantnim niskim koncentracijama

Kada su dvije vrste dijatomeja rasle zajedno vrsta *Synedra ulna* je uvijek eliminirala vrstu *Asterionella formosa*

Eksperimenti s brašnarima (Park, 1954)

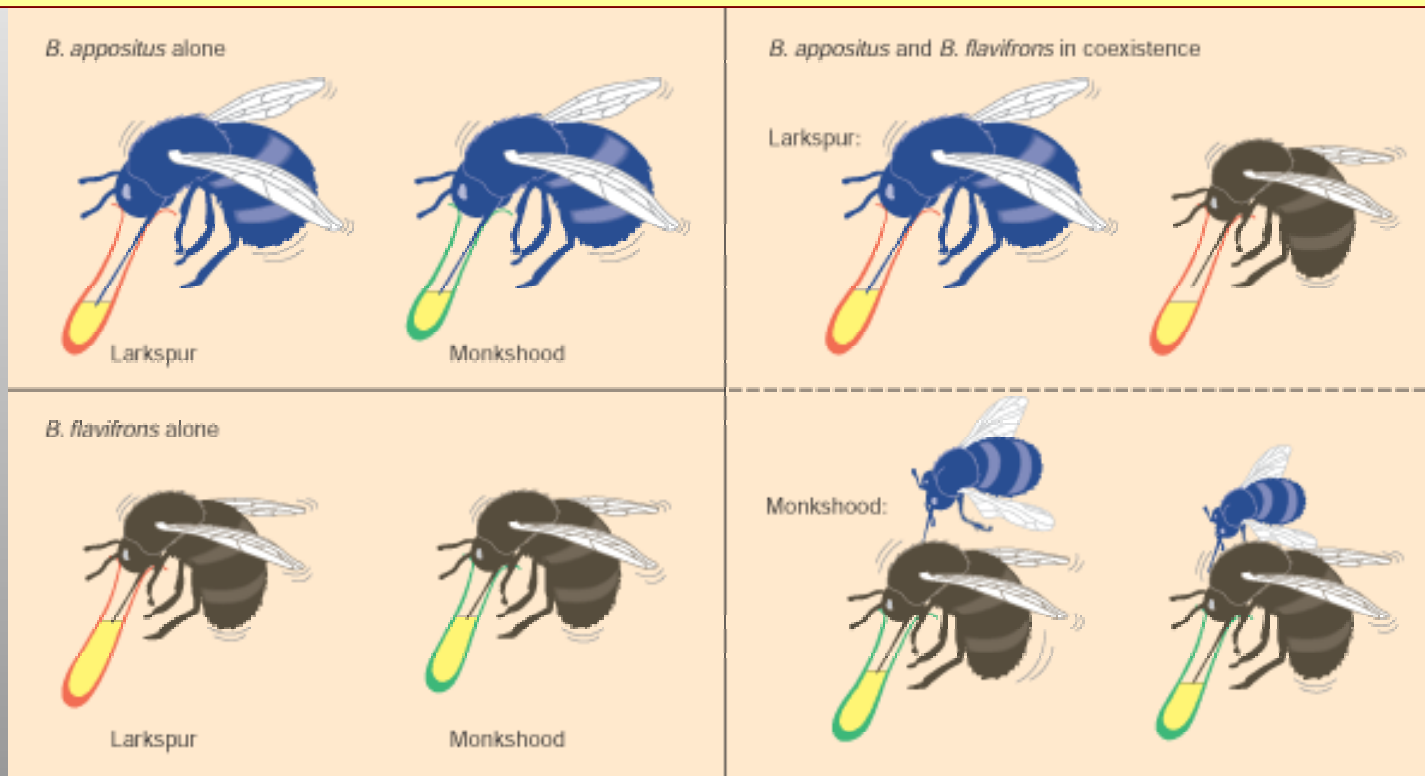


Kada su uzgajane odvojeno dvije vrste brašnara su pokazivale dobar rast ...



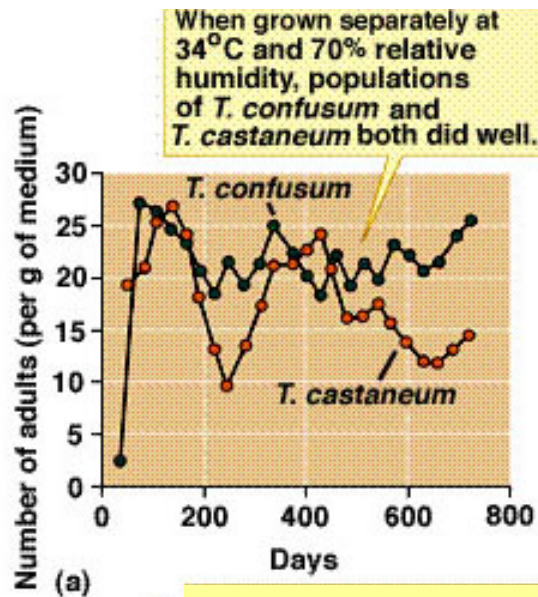
... dok je u eksperimentima u kojima su uzgajane zajedno vrsta *Tribolium castaneum* uvijek eliminirala vrstu *T. confusum*

Dvije vrste bumbara se u staništima u kojima su same (druga vrsta nije prisutna) hrane na dvjema vrstama biljaka *Delphinium barbeyi* i *Aconitum columbianum*



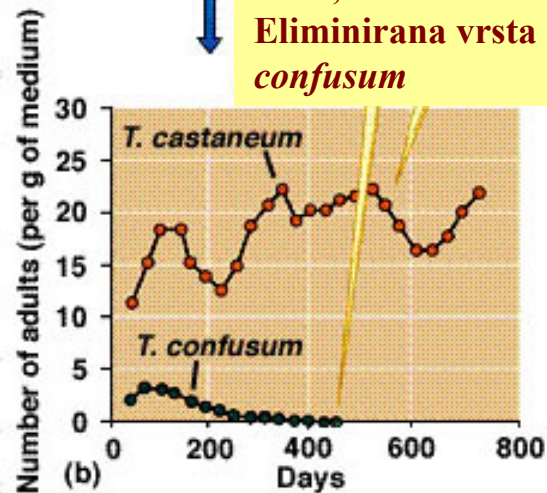
Kada su obje vrste bumbara prisutne na istom staništu, tada je vrsta *Bombus appositus* koja ima duži usni organ (proboscis) uspješnija u hranjenju na biljci *D. barbeyi* i eliminira prisutnost druge vrste bumbara *Bombus flavifrons* na ovoj biljci. S druge strane vrsta *B. flavifrons* koja se u tim uvjetima specijalizira na hranjenje na biljci *A. columbianum* čini tu vrstu biljke manje atraktivnom za bumbare vrste *B. appositus*

Rezultat kompeticije ovisi o uvjetima u okolišu

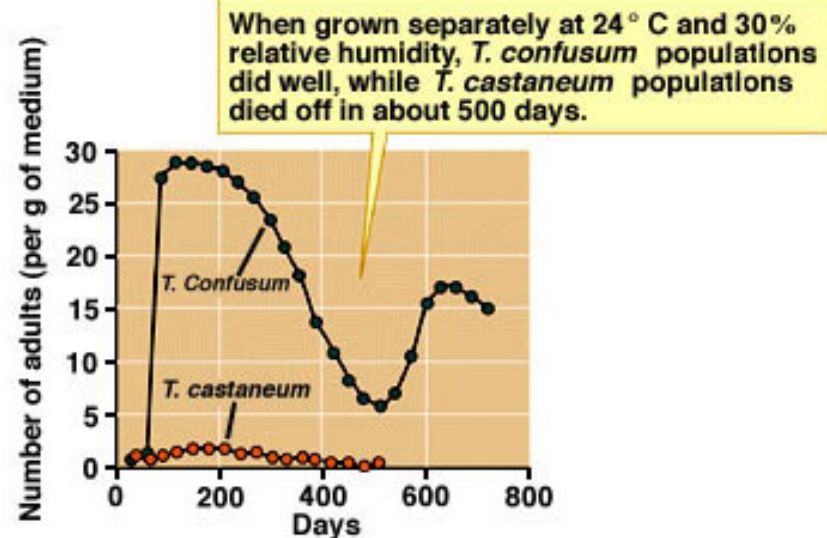


(a)

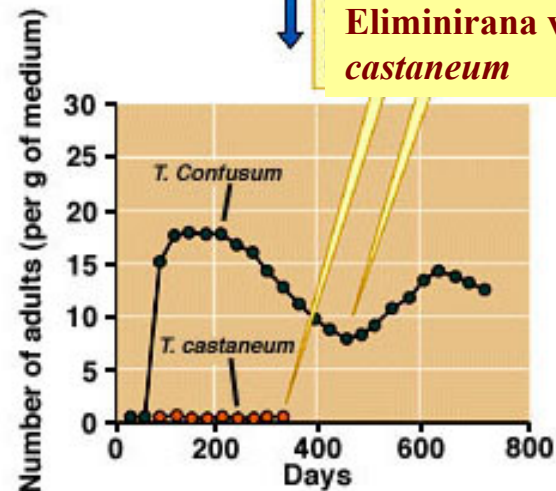
34°C; vlažnost 70%
Eliminirana vrsta *T. confusum*



(b)



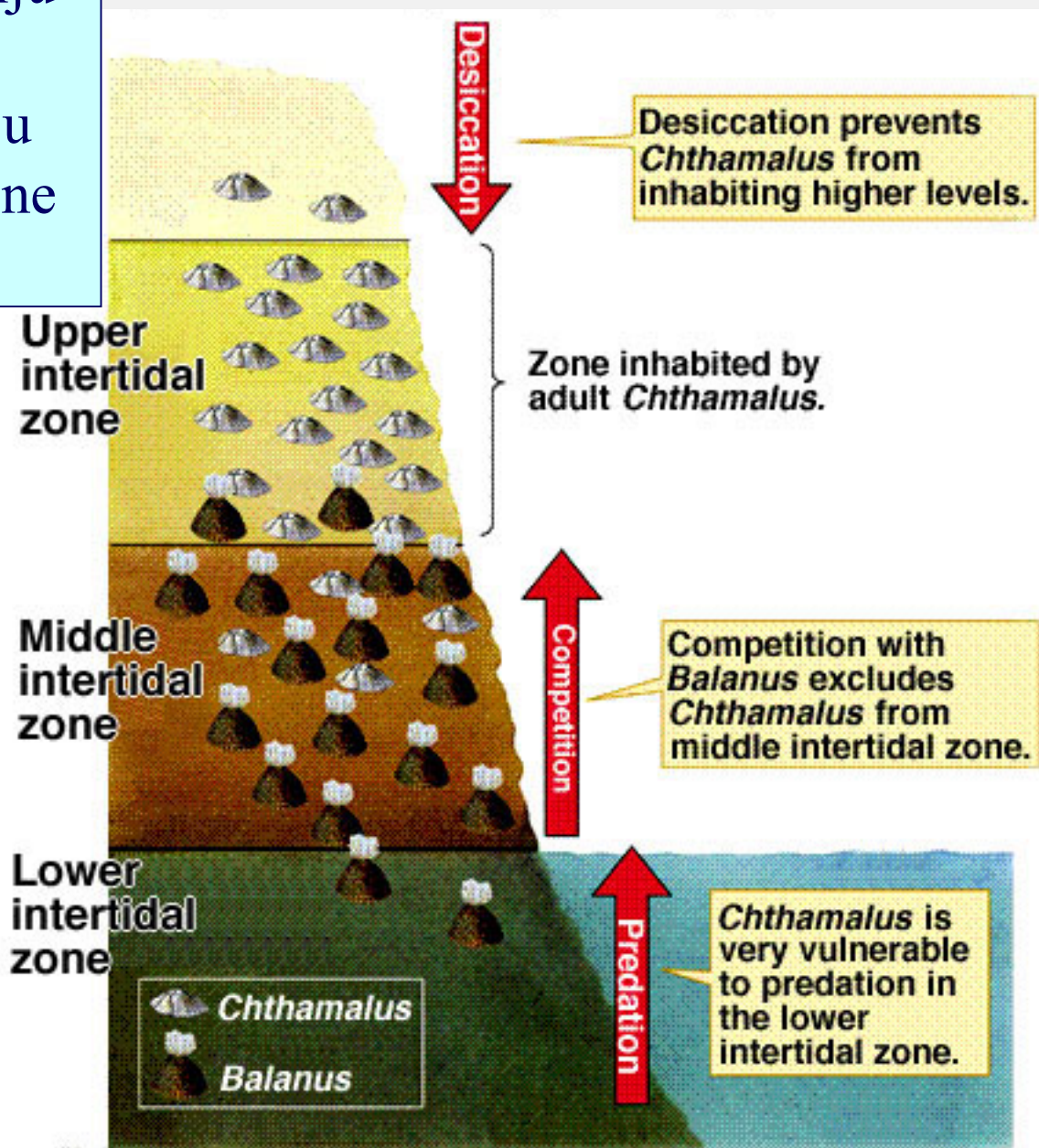
24°C; vlažnost 30%
Eliminirana vrsta *T. castaneum*



M. Šolić: Osnove ekologije

Kompeticija između dviju vrsta rakova vitičara *Chthamalus* i *Balanus* u različitim dijelovima zone plime i oseke

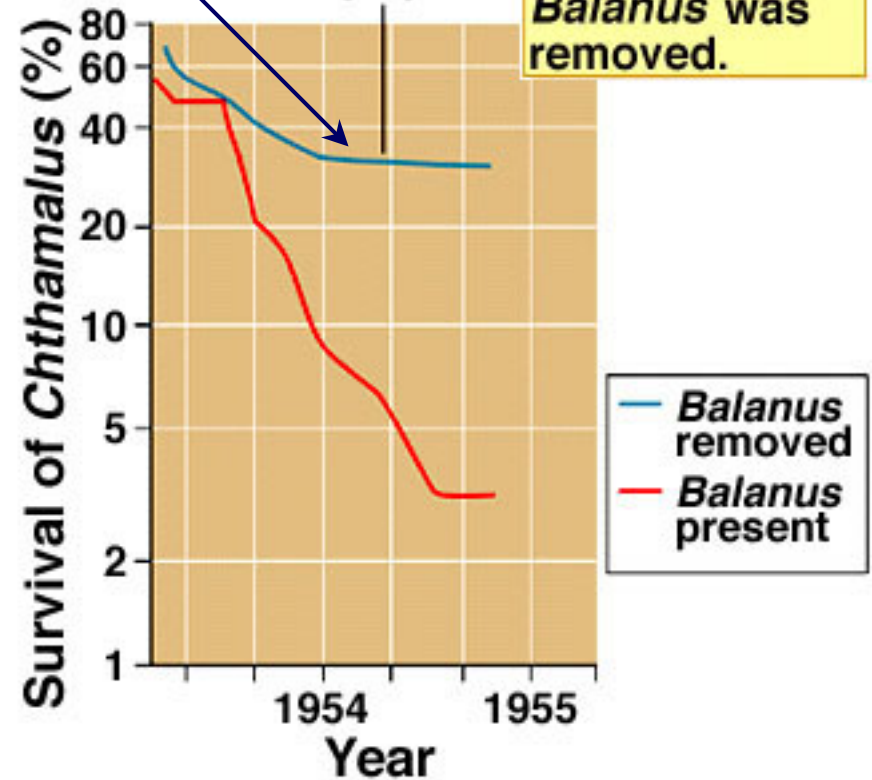
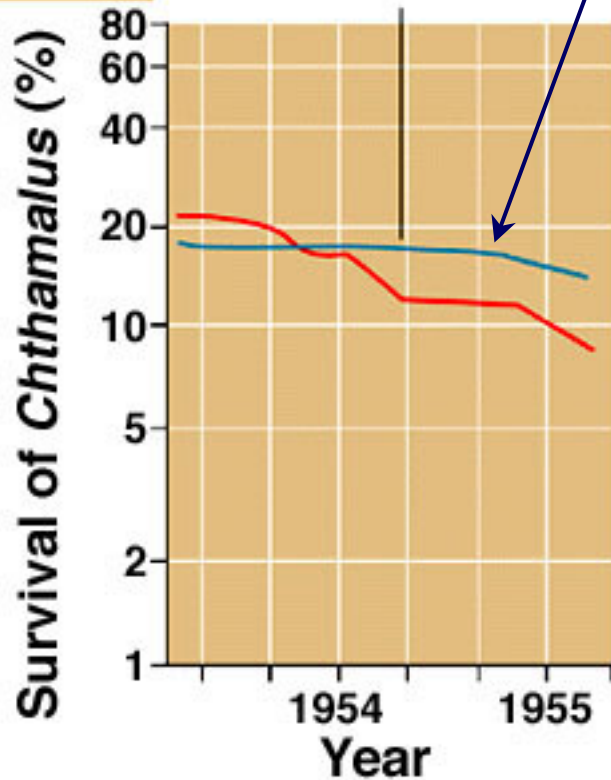
U odsustvu *Balanusa*, *Chthamalus* živi u vrlo širokom pojasu zone plime i oseke (od gornjeg do srednjeg pojasa ove zone). U prisustvu *Balanusa*, *Chthamalus* je ograničen na gornji pojas u kojem je *Balanus* inhibiran zbog manje tolerancije na isušivanje. U srednjem pojasu, *Balanus* kao uspješniji kompetitor eliminira *Chthamalusa*



Uklanjanje *Balanusa* ima malo utjecaja
na preživljavanje *Chthamalus* u
gornjem pojasu, a puno u srednjem
pojasu zone plime i oseke

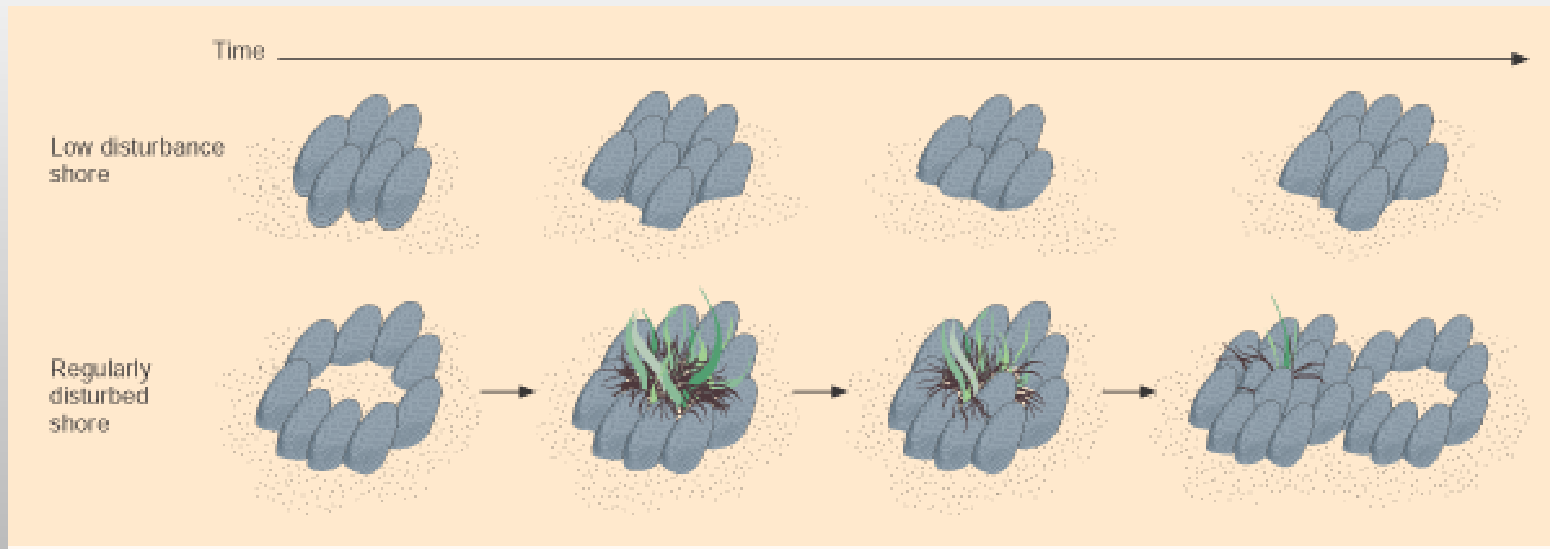
In the upper
intertidal zone,
removing
Balanus had
little effect on
survival by
Chthamalus.

In the middle
intertidal zone,
a much higher
percentage of
Chthamalus
survived where
Balanus was
removed.



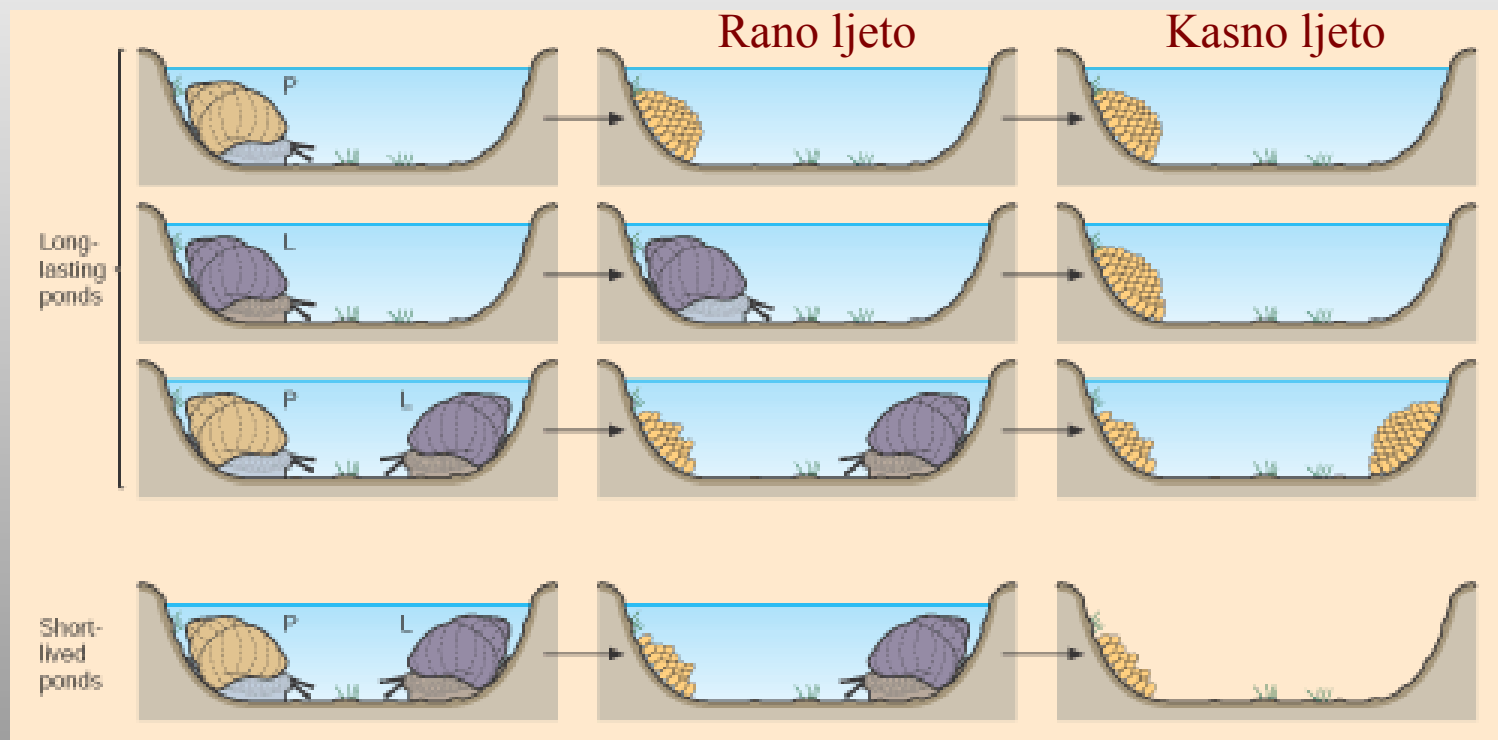
Kompeticija za prostor između dagnje i smeđe alge
(*Postelsia palmaeformis*; morska palma) na hridinastim
obalama države Washington





Morska palma je jednogodišnja biljka koja svake godine treba zamijeniti samu sebe s novim biljkama. To im uspijeva jedino na golim površinama stijena koje su nastale kada su valovi otkinuli skupinu dagnji. Dagnje će nastalu pukotinu malo po malo ponovo osvojiti, pa će morska palma opstati jedino u onim staništima koja trpe jako djelovanje valova i gdje se pukotine u nasadu dagnji javljaju relativno često i konstantno

Kompeticija između dviju vrsta puževa koji žive u malim baricama



Vrsta *Lymnea elodes* je bolji kompetitor i on značajno smanjuje fekunditet druge vrste *Physa gyrina*. Međutim, *Physa* se razmnožava ranije i proizvodi jaja koja su tolerantna na sušu, tako da je *Physa* jedina vrsta koja je u stanju preživjeti u baricama koje presušuju tijekom ljeta. Na taj način u cijelom području koegzistiraju obje vrste

Kompeticija i **Ekološka niša**

- **Ekološka niša** predstavlja zbroj svih faktora u okolišu koji utječu na rast, preživljavanje i reprodukciju vrsta. Drugim riječima, ekološka se niša sastoji od svih faktora koji su neophodni za egzistenciju jedne vrste (kada, gdje i kako ostvaruje svoje životne aktivnosti)
- Ekološka niša odražava potrebe koje vrsta ima u svom okolišu
- Ekološka niša bi se mogla definirati i kao uloga koju vrsta ima u zajednici (Elton, 1927)
- Ekološka niša bi se mogla opisati kao apstraktni **n-dimenzionalni prostor** u kojem svaka os predstavlja jedan faktor okoliša, pri čemu svaka vrsta pokriva određeni raspon duž svake osi (dimenzije) niše (Hutchinson, 1957)

Koja je veza između kompeticije i ekološke niše

Princip kompeticijskog isključenja:

Kada dvije vrste koegzistiraju to znači da moraju na neki način zauzimati različite **ekološke niše**

Hutchinson (1957) je razlikovao:

Fundamentalnu nišu – raspon uvjeta u kojem određena vrsta potencijalno može preživljavati

Realiziranu nišu – raspon uvjeta koji određena vrsta stvarno i koristi

Koja je veza između kompeticije i ekološke niše

- Postoje dijelovi fundamentalne niše u kojima, kao posljedica interspecijske kompeticije, vrsta ne može duže opstati niti se uspješno razmnožavati
- Eliminacija jednog kompetitora od strane drugoga će se dogoditi onda kada realizirana niša superiornog kompetitora u potpunosti ispunjava one dijelove fundamentalne niše inferiornog kompetitora koje stanište pruža. To je bit **Principa kompeticijskog isključenja**
- Ukoliko dvije kompetitorske vrste koegzistiraju u stabilnom okolišu , to znači da su se njihove niše postepeno sve više razlikovale i konačno dostigle kritičnu razinu različitosti koja omogućava njihovu koegzistenciju. Taj se proces naziva **diferencijacija niša**

Body Size & Seed Size



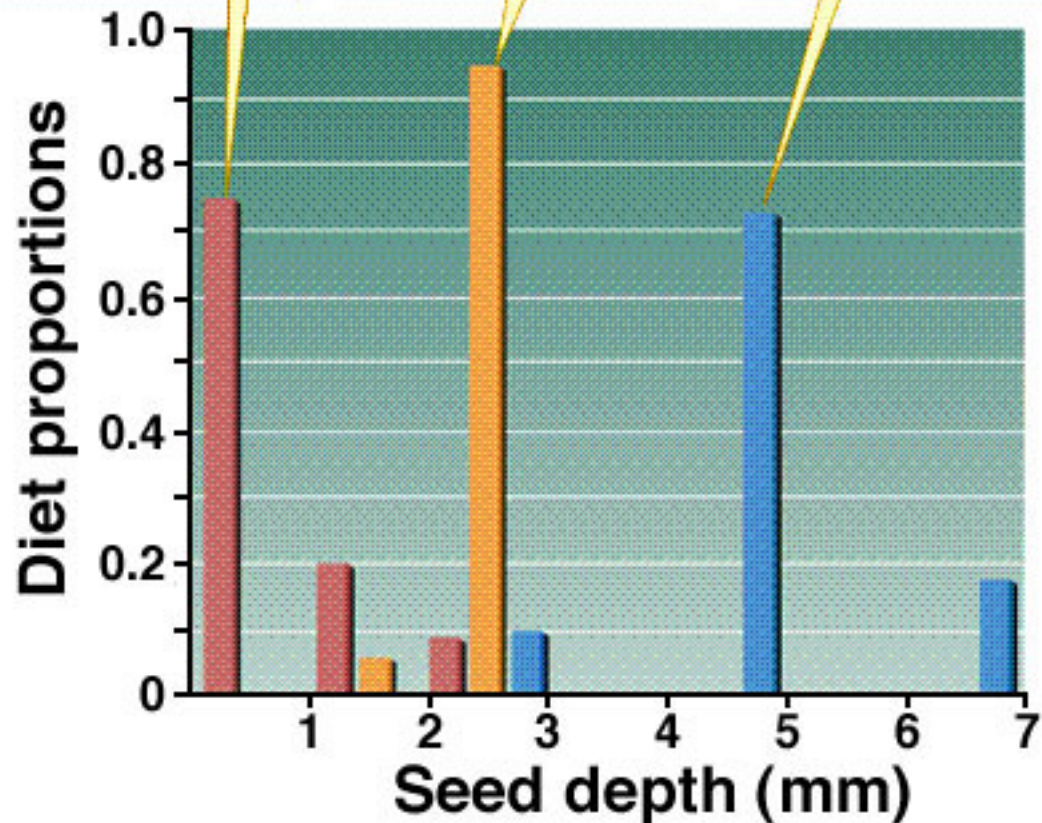
The small ground finch *Geospiza fuliginosa*, eats mainly small seeds.

The medium ground finch *G. fortis*, eats mainly medium seeds.

The large ground finch *G. magnirostris*, eats mainly large seeds.

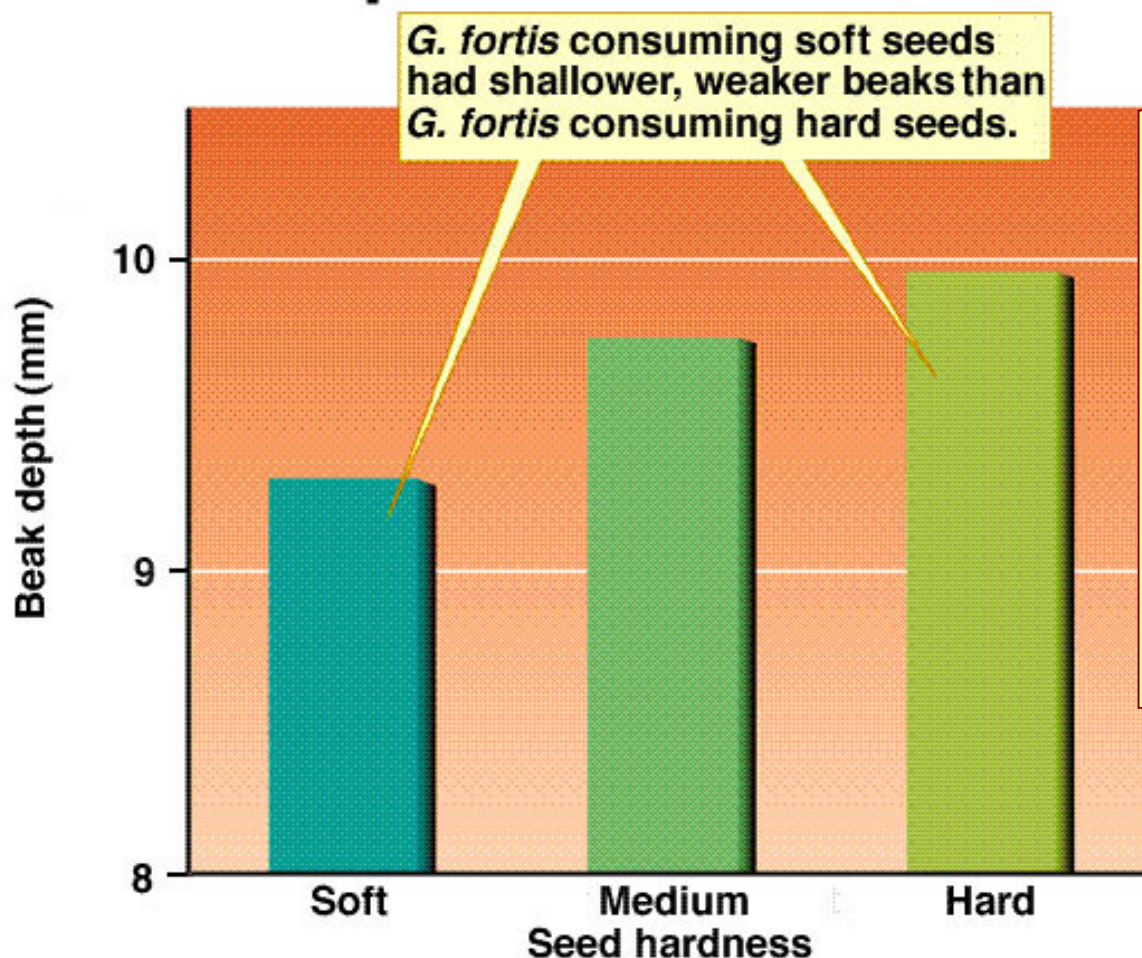
Diferencijacija niša
prehrane kod
Galapagoskih zeba

Veličina tijela
(kljuna)
proporcionalna je
veličini sjemenja s
kojim se pojedina
vrsta hrani



**Čak i unutar populacija iste vrste
postoji diferencijacija niša u
pogledu prehrane**

Beak Depth & Seed Hardness



Jedinke koje imaju manje i slabije kljunove hrane se mekšim sjemenkama, dok se jedinke s većim i snažnijim kljunom hrane tvrđim sjemenkama

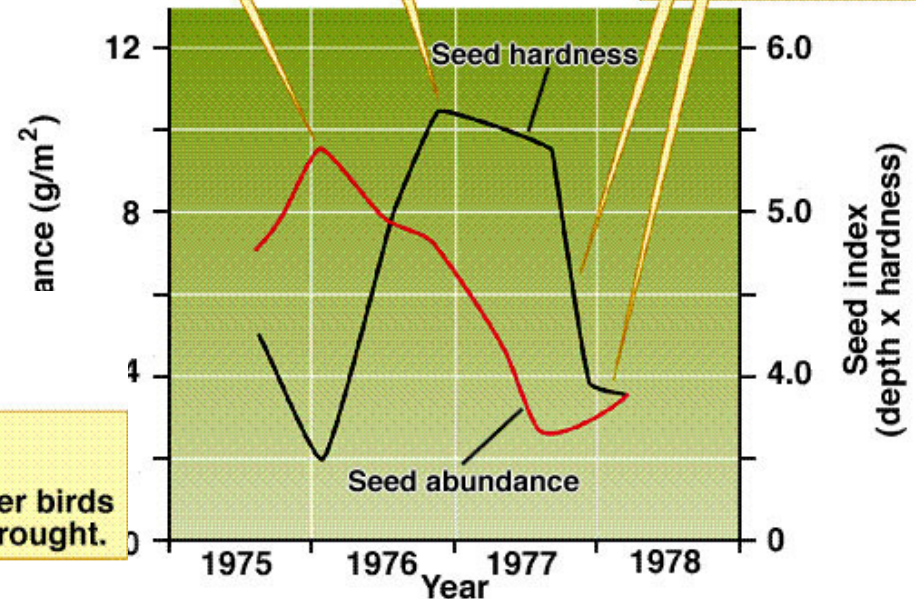
Seed Depletion & Hardness

Zbog suše tijekom 1977 mekano sjemenje je potrošeno, dok se udio tvrdog sjemenja povećao

As *G. fortis* depleted the seed supply...

...the average hardness of the remaining seeds increased.

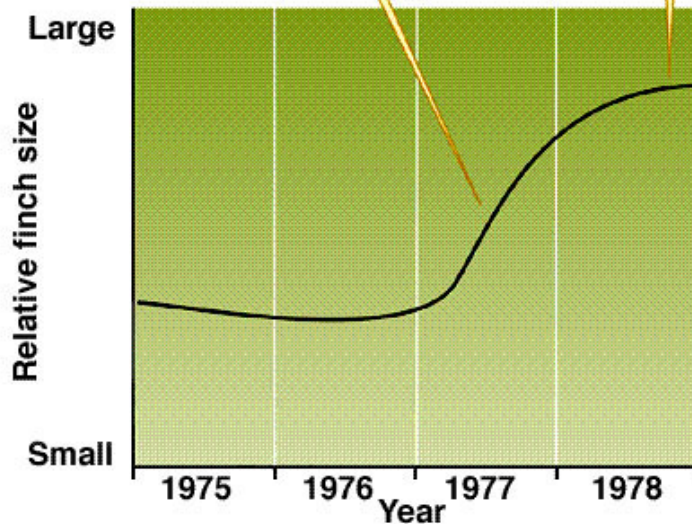
Then average seed hardness declined as new supplies were produced in 1978.



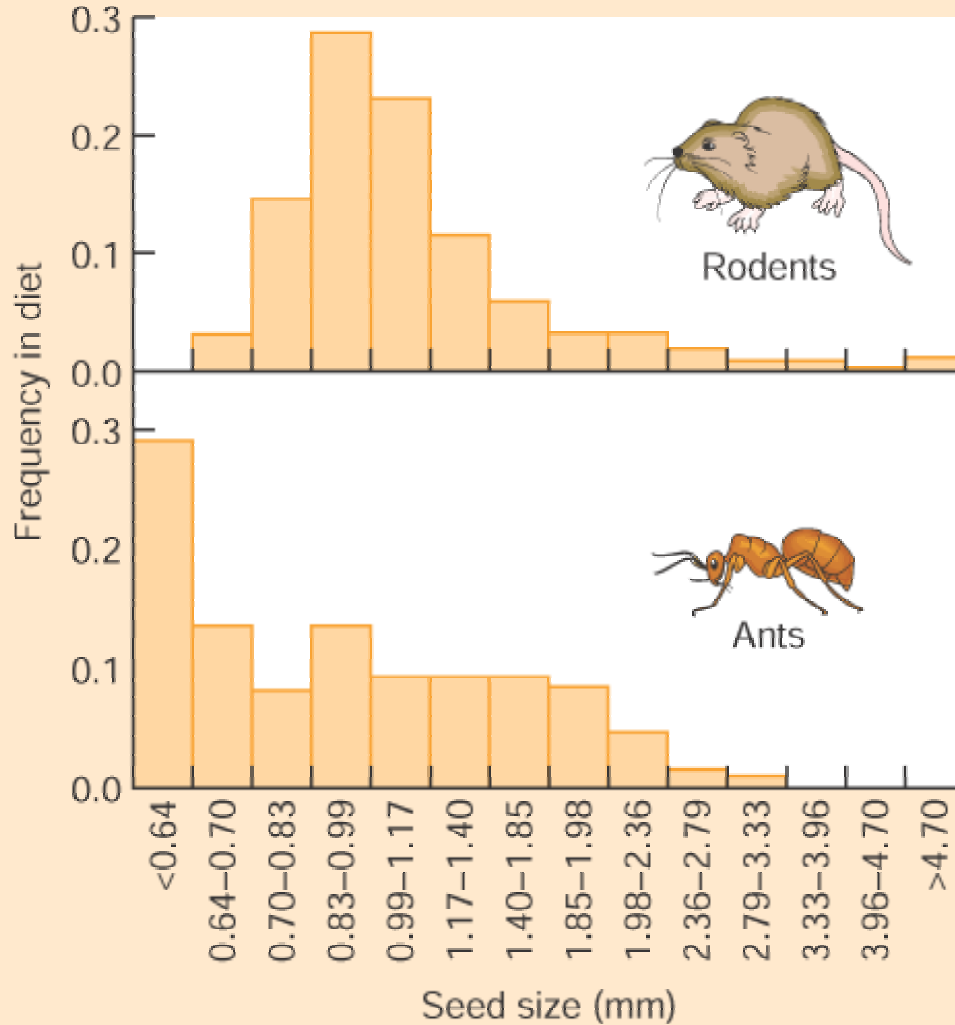
Relative Finch Size

During the drought of 1977 larger birds capable of cracking hard seeds survived at a higher rate.

Consequently the population was dominated by larger birds at the end of the drought.

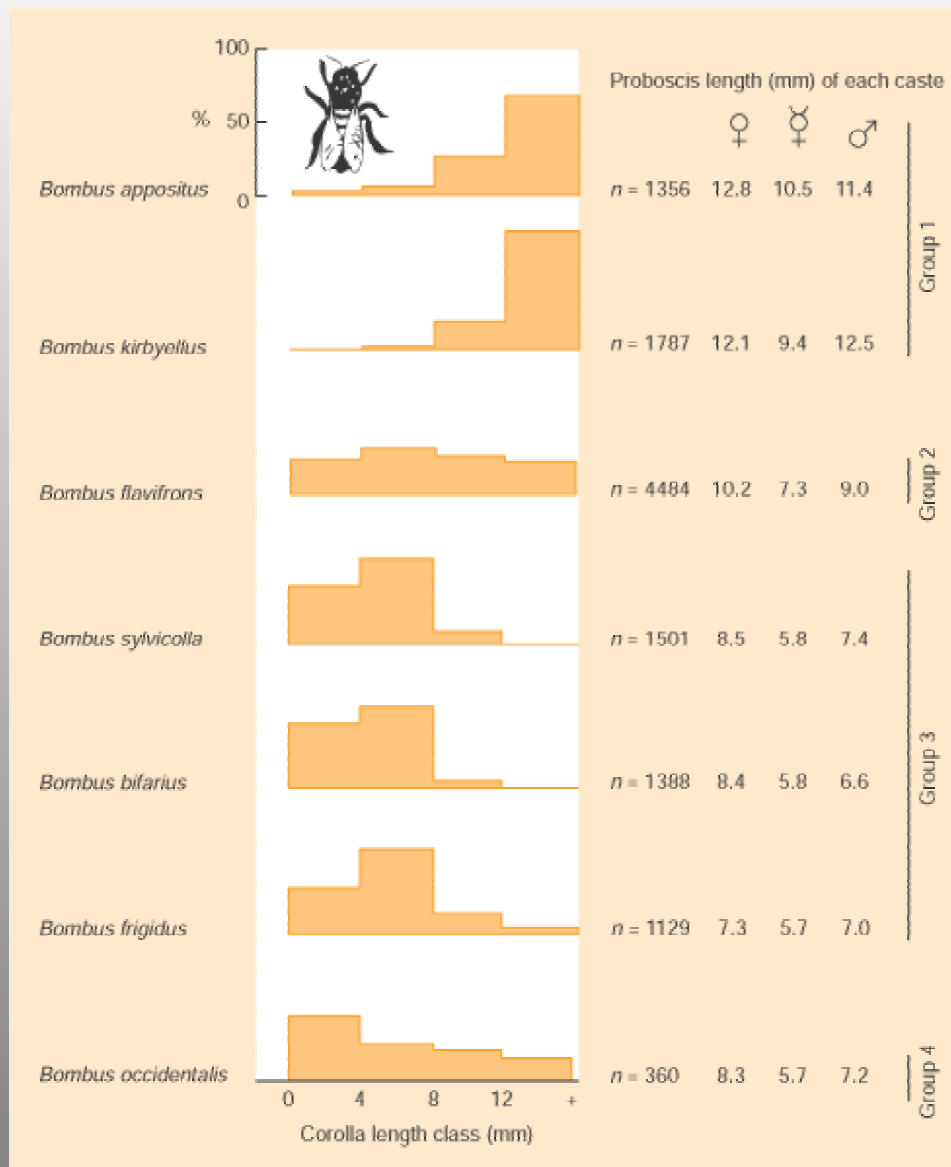


U takvim su uvjetima preživjele samo veće jedinke zeba koje su mogle svojim kljunovima zdrobiti tvrdo sjemenje



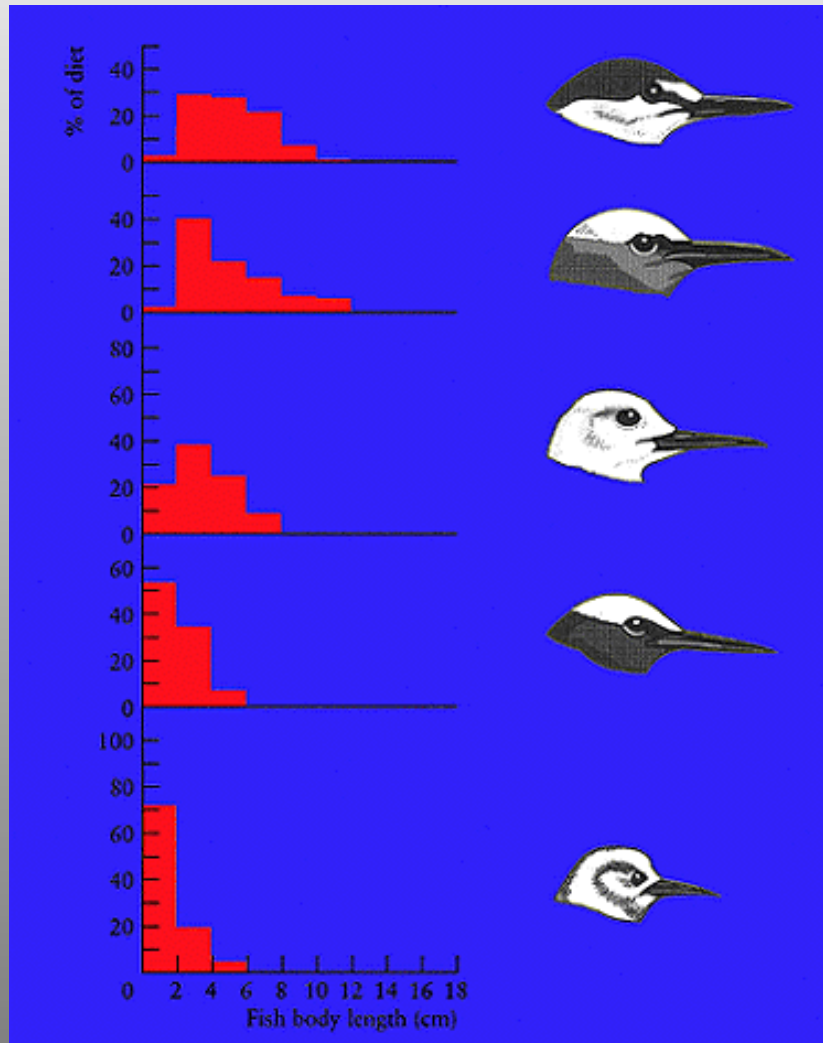
**Diferencijacija niša
prehrane između
malih glodavaca i
mravi**

Iako mravi jedu veću
proporciju manjih
sjemenaka, još
uvijek postoji
značajno preklapanje
niša, pa je i
potencijal za
kompeticiju između
ovih vrsta velik



**Diferencijacija niša
prehrane kod različitih
vrsta bumbara**

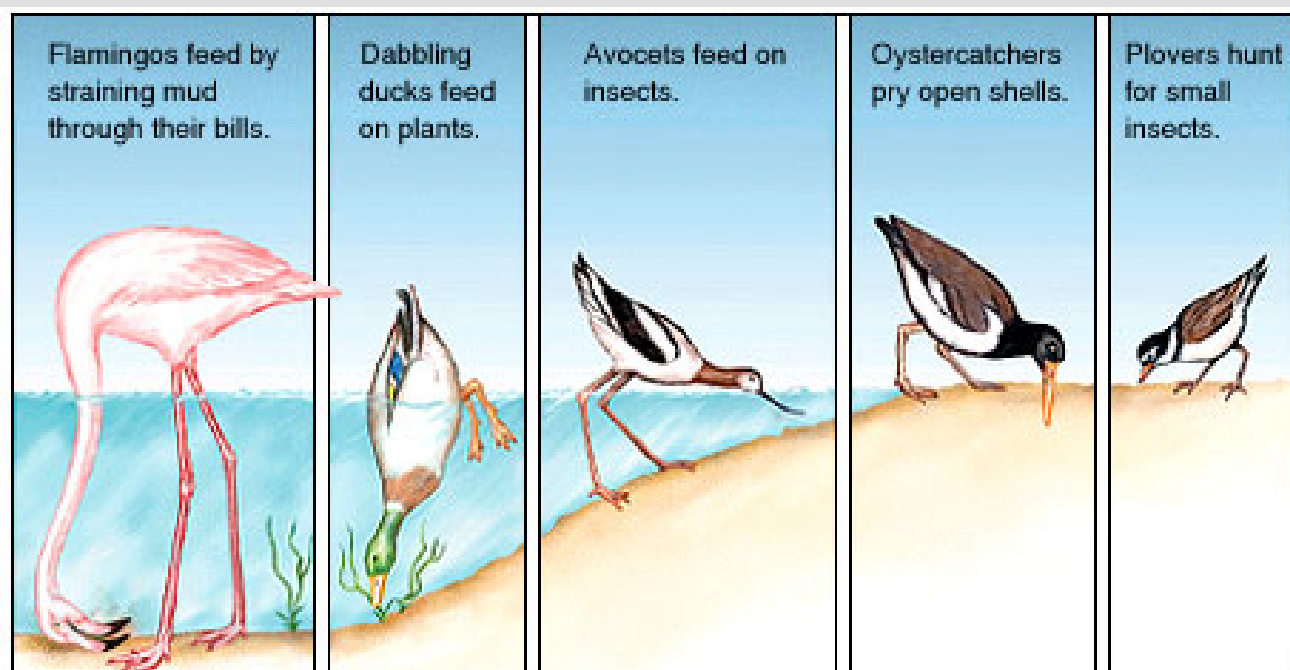
Duljina usnog aparata
kod različitih vrsta
bumbara u skladu je s
duljinom cijevi vjenčića
cvjetova na kojima se
hrane



Diferencijacija niša prehrane

Odnos između veličine kljuna i veličine ribe s kojom se ove ptice hrane

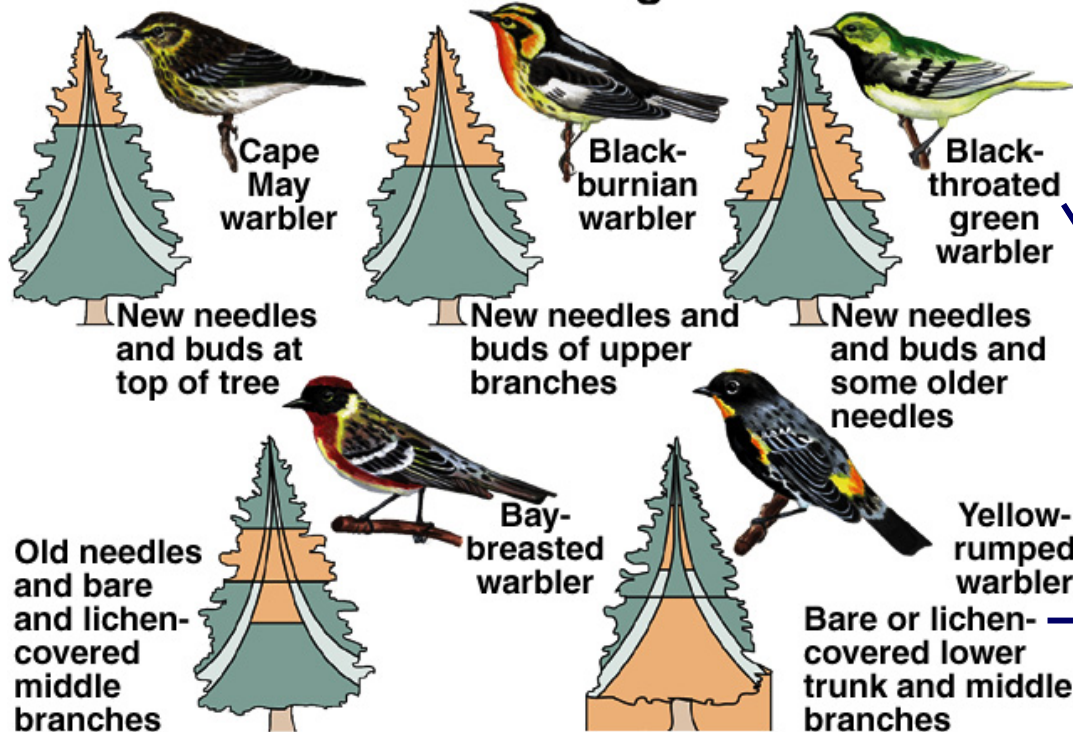
Diferencijacija niša prehrane



Različite vrste ptica koje žive u istom staništu hrane se svaka s drugom vrstom hrane (oblik kljuna prilagođen je načinu hranjenja)

Diferencijacija niša prehrane

Warbler Feeding Zones



Svaka od pet vrsta malih pjevica hrani se s različitom vrstom hrane koju pronalazi na različitim djelovima stabla

Upward shift in warbler feeding zone.

Where black-throated green warblers are absent.

Yellow-rumped warblers move their feeding zone upward.

Black-throated green warbler

Yellow-rumped warbler

Morse (1980; 1989)

Ova podjela između različitih vrsta ptica na zone u kojima se hrane rezultat je interspecijske kompeticiji. Kada je zelena vrsta odsutna, žuta pomiće svoju zonu hranjenja prema višim djelovima stabla

Plava i velika sjenica koegzistiraju u istim staništima. Unatoč njihovoj sličnosti pažljivija promatranja su pokazala da su ove dvije vrste razlikuju po tome u kojem se dijelu stabla hrane, veličinom kukaca koje jedu, tvrdoćom sjemenja koje jedu i nizom drugih detalja



Plava sjenica



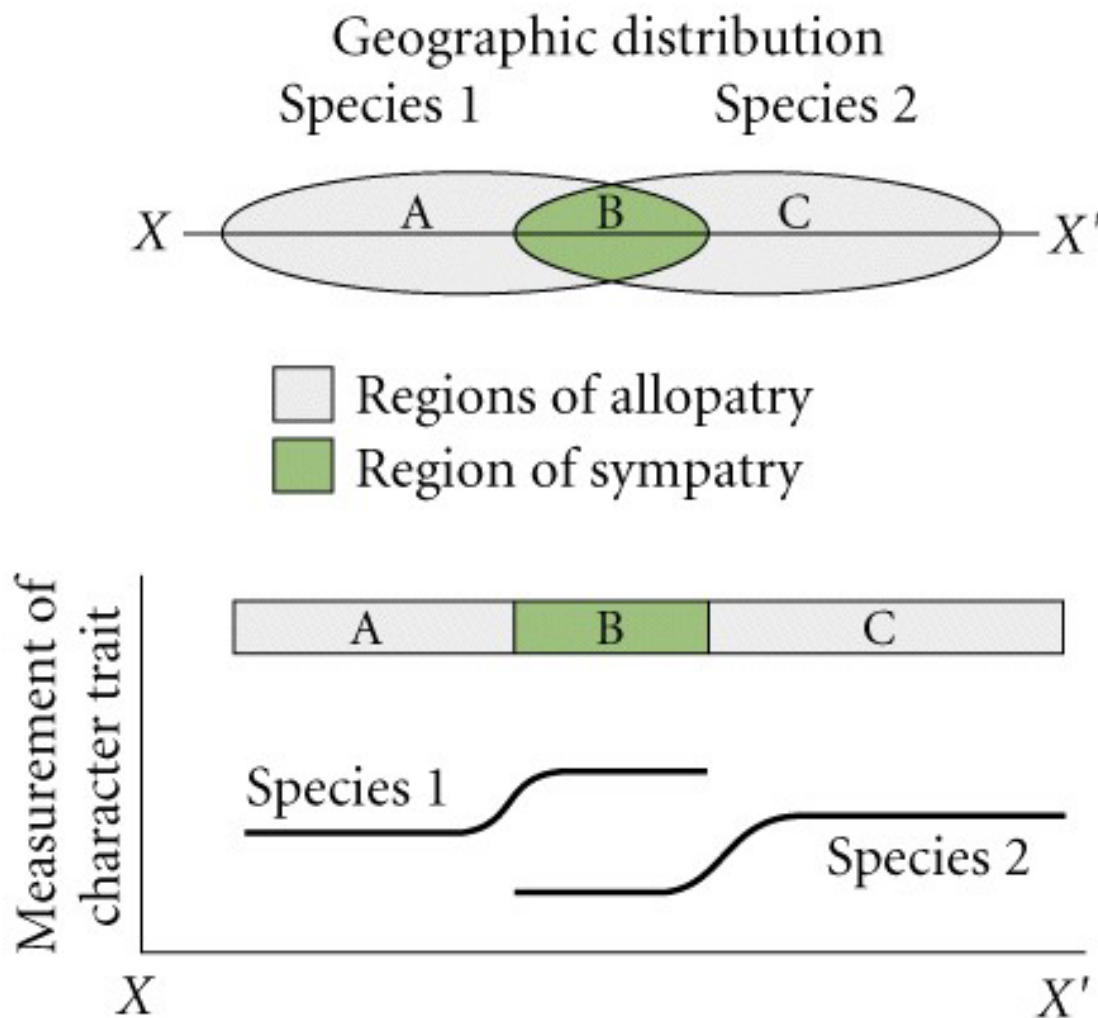
Velika sjenica

Premještanje značajki (Character displacement)

- **Diferencijacija niša** smanjuje efekte kompeticije i omogućava koegzistenciju vrsta
- Diferencijacija niša se događa kroz evolucijske procese koji se nazivaju **premještanje značajki (engl. Character displacement)**

Premještanje značajki je proces divergencije značajki kod početno sličnih vrsta čiji se rasponi preklapaju, a taj je proces rezultat selekcije uzrokovane kompeticijom između tih vrsta

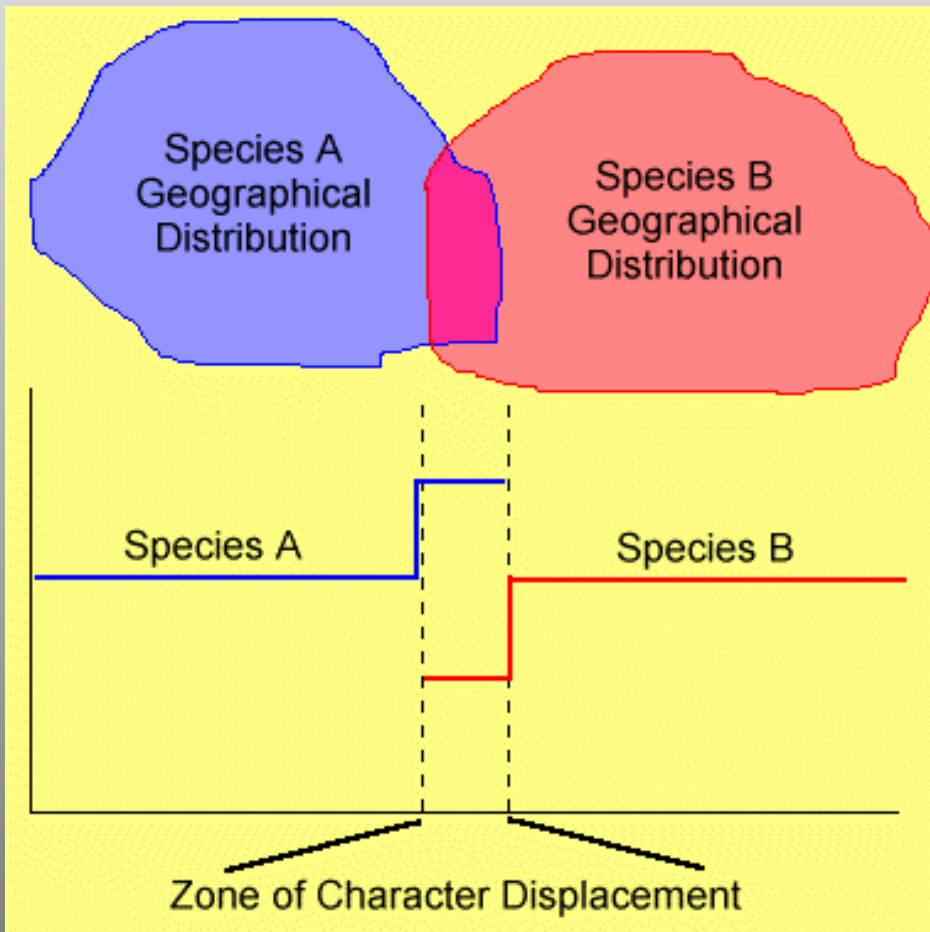
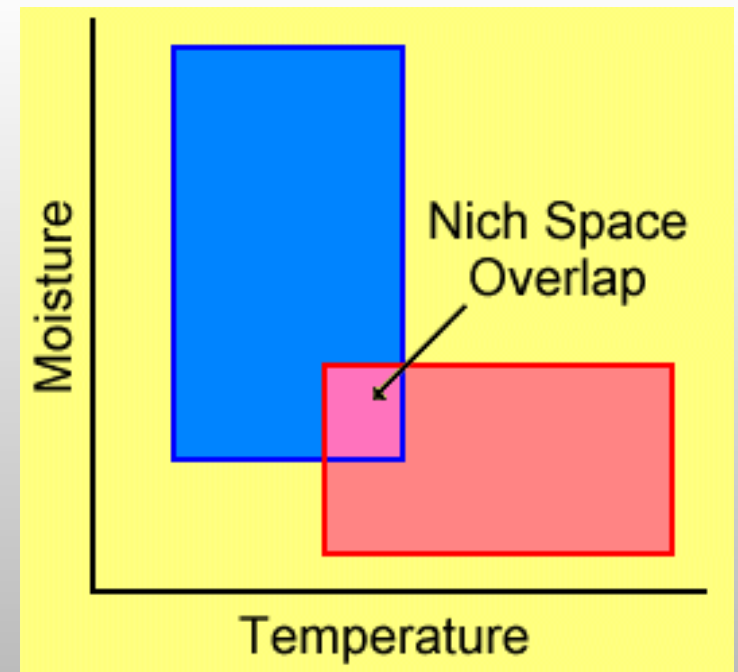
Vrste ili populacije vrsta čiji se geografski rasponi preklapaju nazivaju se **simpatričke**; dok se one kod kojih se geografski rasponi ne preklapaju nazivaju **alopatričke**



Populacije vrsta 1 i 2 su u području B simpatričke, dok su u područjima A i C alopatričke

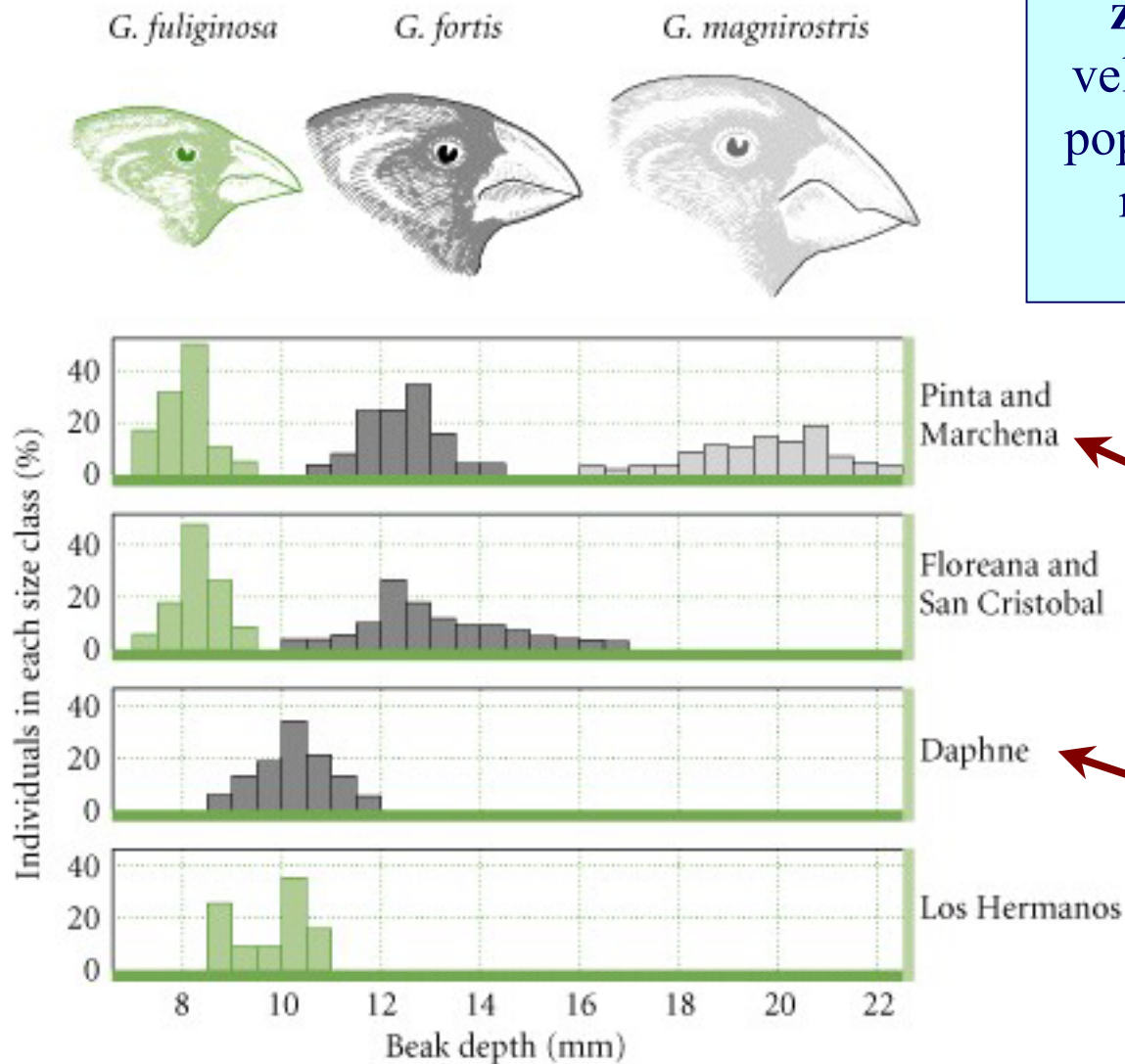
U onom dijelu okoliša u kojem se vrste preklapaju, kompeticija je jača što rezultira time da se vrste počinju više razlikovati po svojim značajkama (počinju više divergirati)

Preklapanje niša



Premještanje
značajki

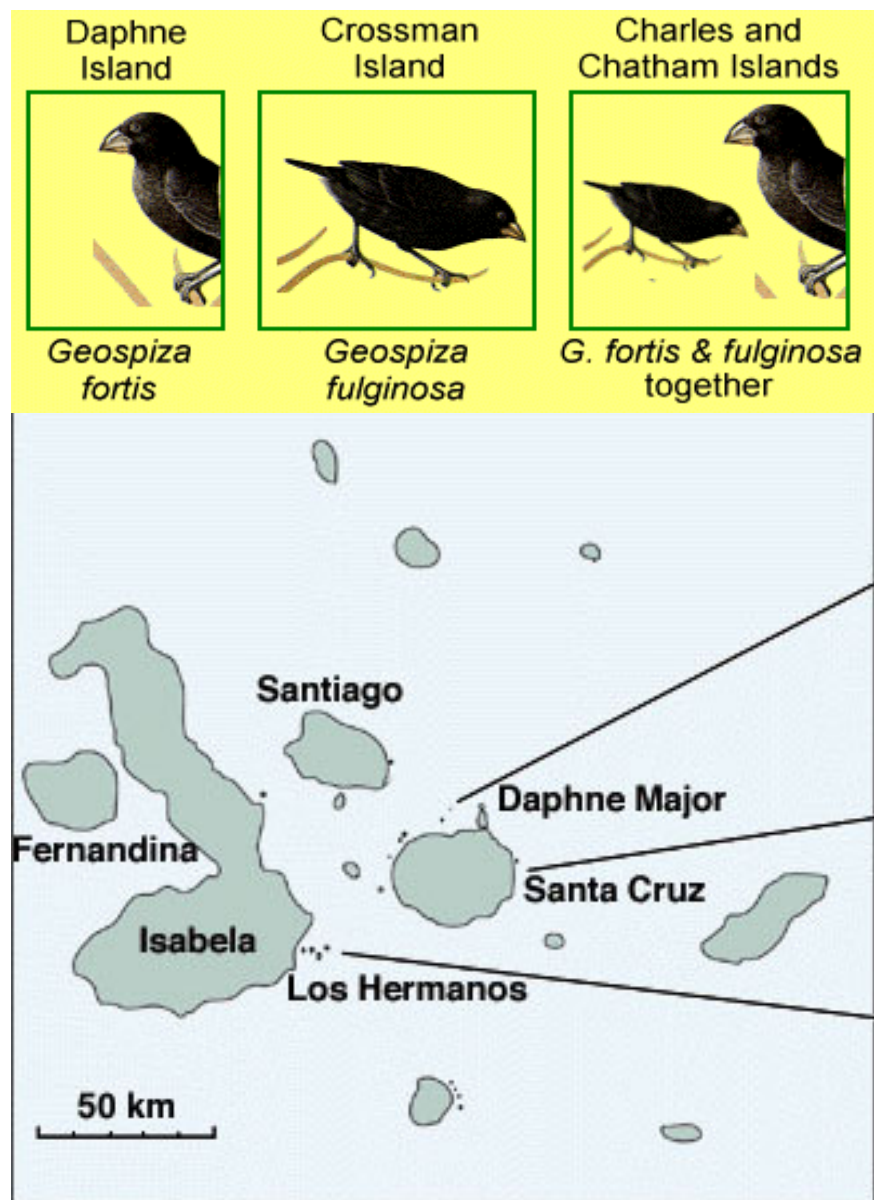




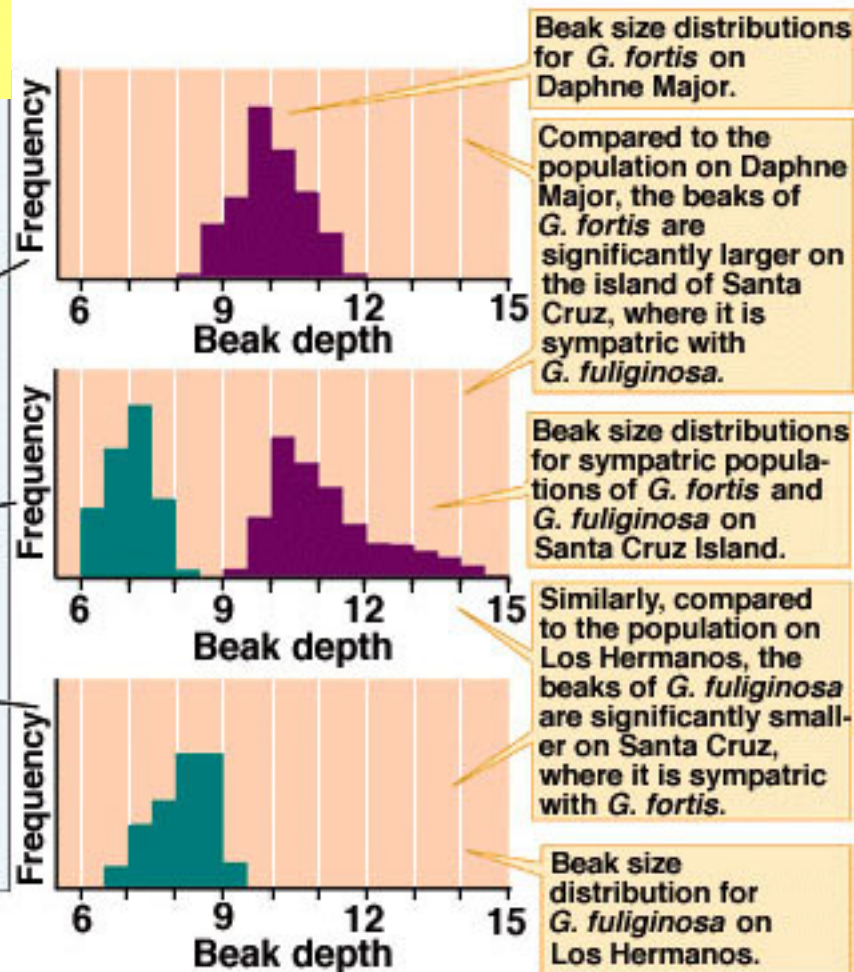
Primjer **premještanja značajki** (u ovom slučaju veličine kljuna) kod različitih populacija zeba (*Geospiza*) na različitim otocima otočja Galapagos

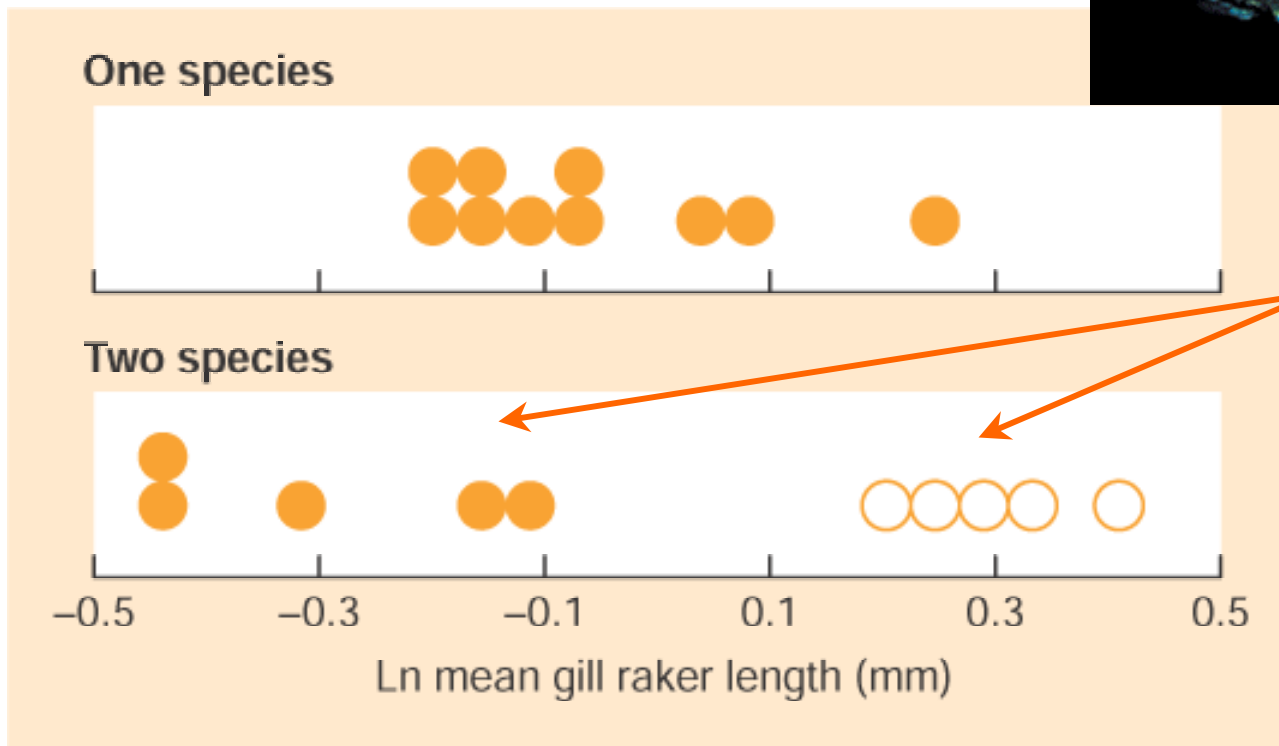
Vrste *G. fuliginosa* i *G. fortis* su na ovim otocima simpatričke

Vrste *G. fuliginosa* i *G. fortis* su na ovim otocima alopatričke



Premještanje značajki





**Premještanje
značajki**

U malim jezerima Britanske Kolumbije žive dvije vrste koljuške (*Gasterosteus*), od kojih u nekim jezerima živi samo jedna od vrsta dok se u nekim jezerima javljaju obje vrste zajedno. Kada žive zajedno, jedna se vrsta uvijek hrani planktonom u vodenom stupcu (ima duže rašljice koje služe za odvajanje profiltriranih čestica od škrga), dok se druga hrani krupnijim plijenom na dnu (ima kraće rašljice). Kada je bilo koja od vrsta sama u jezeru, tada rašljice imaju srednju dužinu

Matematički model kompeticije

Lotka-Volterrin matematički model interspecijske kompeticije (Volterra, 1926; Lotka, 1932) temelji se na logističkoj jednađbi i može se promatrati kao logično proširenje logističkog modela na sustav s dvije vrste

Logistička jednađba već ima u sebi ugrađenu **intraspecijsku** kompeticiju koja je sadržana u izrazu $(1 - N/K)$

$$\frac{dN}{dt} = rN (1 - N/K)$$

Da bismo izrazili rast populacije koja se nalazi u kompeticiji s populacijom neke druge vrste, potrebno je stopu rasta umanjiti i za negativni utjecaj koji populacija trpi zbog interspecijske kompeticije

$$\frac{dN}{dt} = rN (1 - N/K - \text{Interspecijska kompeticija})$$

M. Šolić: Osnove ekologije

Pretpostavimo da su u kompeticiji dvije vrste: **vrsta 1** i **vrsta 2**. Jednadžba koja opisuje promjenu veličine populacije **vrste 1** ima sljedeći oblik

$$dN_1/dt = r_1 N_1 (1 - N_1/K_1 - a_{12} N_2/K_1)$$

K_1

Koeficijent interspecijske kompeticije se može shvatiti i kao stupanj kojim jedinke jedne vrste uskraćuju resurse jedinkama druge vrste. Zbog toga je u jednadžbi za **vrstu 1** izraz $a_{12}N_2$ podjeljen s nosivim kapacitetom okoliša za **vrstu 1** (K_1)

$a_{12}N_2$

Izraz koji pretvara broj jedinki **vrste 2** (N_2) u ekvivalentan broj jedinki **vrste 1** (" N_1 -ekvivalenti"), pri čemu se pojam ekvivalentan odnosi na snagu inhibicije. Dakle, izraz $a_{12}N_2$ predstavlja broj jedinki **vrste 2** čiji je ukupni inhibicijski utjecaj na **vrstu 1** ekvivalentan inhibicijskom utjecaju koji jedna jedinka **vrste 1** vrši na svoju vlastitu vrstu

a_{12}

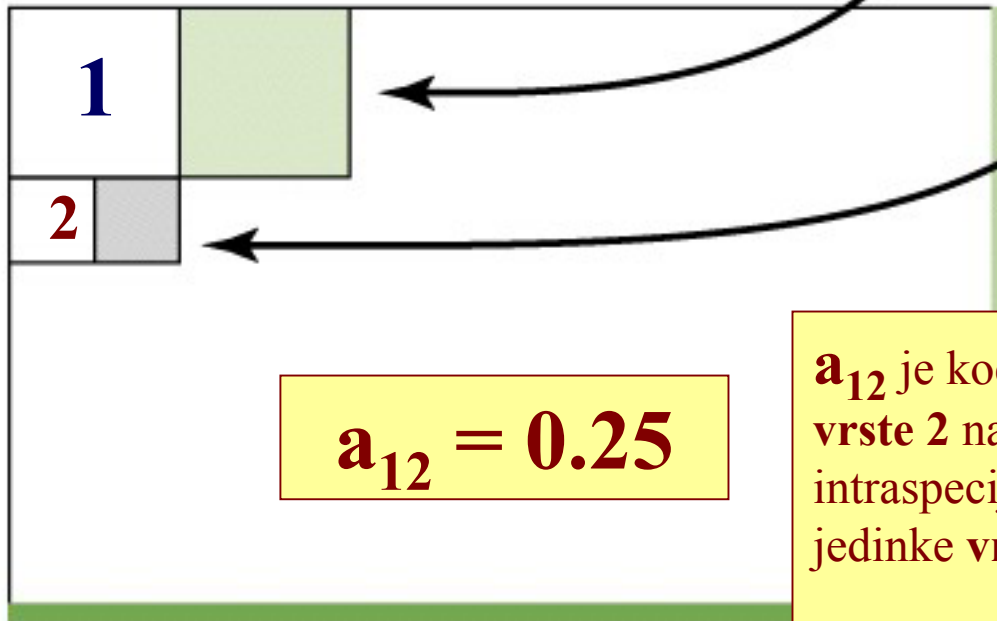
Koeficijent kompeticije – bezdimenzionalna konstanta koja predstavlja individualni (*per capita*) inhibicijski utjecaj jedinki **vrste 2** na jedinke **vrste 1**

Primjer: 10 jedinki **vrste 2** imaju isti inhibicijski utjecaj na **vrstu 1** kao i jedna jedinka **vrste 1**. Ukupni utjecaj kompeticije (intraspecijski + interspecijski) na **vrstu 1** biti će $1N_1 + 1/10N_2$, gdje je $1/10$ koeficijent interspecijske kompeticije **vrste 2** na **vrstu 1** (a_{12}) izražen kao proporcija intraspecijske kompeticije, tj. utjecaja koje jedinke **vrste 1** vrše na vlastitu vrstu

“ N_1 -ekvivalenti”

Jedinke vrste 1

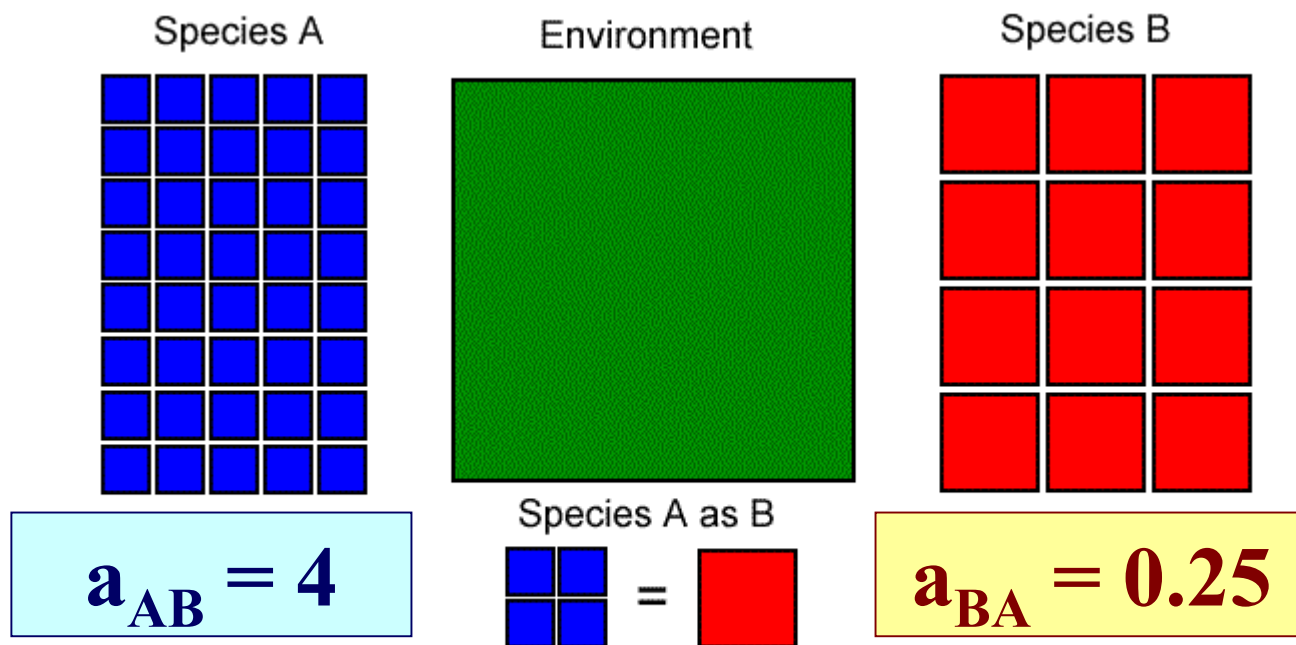
Jedinke vrste 2



a_{12} je koeficijent interspecijske kompeticije vrste 2 na vrstu 1 izražen kao proporcija intraspecijske kompeticije, tj. utjecaja koje jedinke vrste 1 vrše na vlastitu vrstu.

a_{12} iznosi 0.25, što znači da 4 jedinke vrste 2 imaju isti inhibicijski utjecaj na vrstu 1 kao i jedna jedinka vrste 1.

“N - ekvivalenti”



The environment can be filled with all species A, all species B, or some combination of A and B such that species A as B is .25 and species B as A is 4.0!

Određivanje izoklina nultog rasta

Izoklina nultog rasta je linija na grafu duž koje populacija niti raste niti se smanjuje, dakle duž koje je promjena veličine populacije jednaka nuli ($dN/dt = 0$)

VRSTA 1

$$dN_1/dt = r_1 N_1 (1 - N_1/K_1 - a_{12}N_2/K_1)$$

$$dN_1/dt = r_1 N_1 / K_1 (K_1 - N_1 - a_{12}N_2)$$

$$\text{Kada je: } dN_1/dt = 0$$

$$\text{Onda je: } r_1 N_1 / K_1 (K_1 - N_1 - a_{12}N_2) = 0$$

$$\text{Onda je: } K_1 - N_1 - a_{12}N_2 = 0$$

$$\text{Pa je: } N_1 = K_1 - a_{12}N_2$$

VRSTA 2

$$dN_2/dt = r_2 N_2 (1 - N_2/K_2 - a_{21}N_1/K_2)$$

$$dN_2/dt = r_2 N_2 / K_2 (K_2 - N_2 - a_{21}N_1)$$

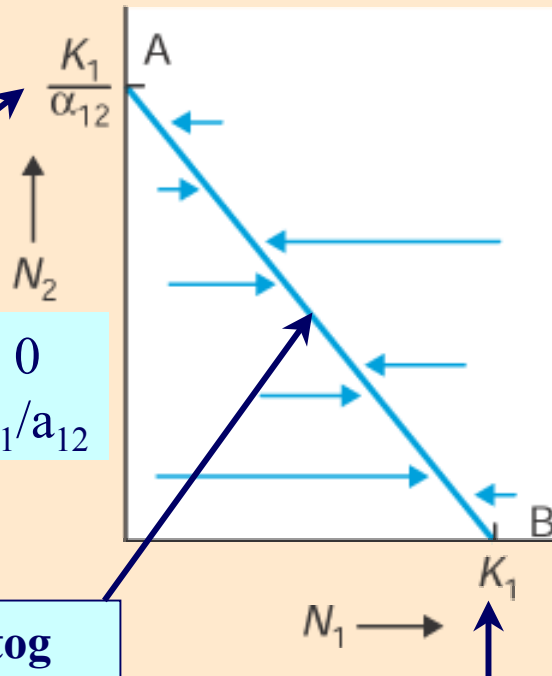
$$\text{Kada je: } dN_2/dt = 0$$

$$\text{Onda je: } r_2 N_2 / K_2 (K_2 - N_2 - a_{21}N_1) = 0$$

$$\text{Onda je: } K_2 - N_2 - a_{21}N_1 = 0$$

$$\text{Pa je: } N_2 = K_2 - a_{21}N_1$$

Vrsta 1: $N_1 = K_1 - a_{12}N_2$

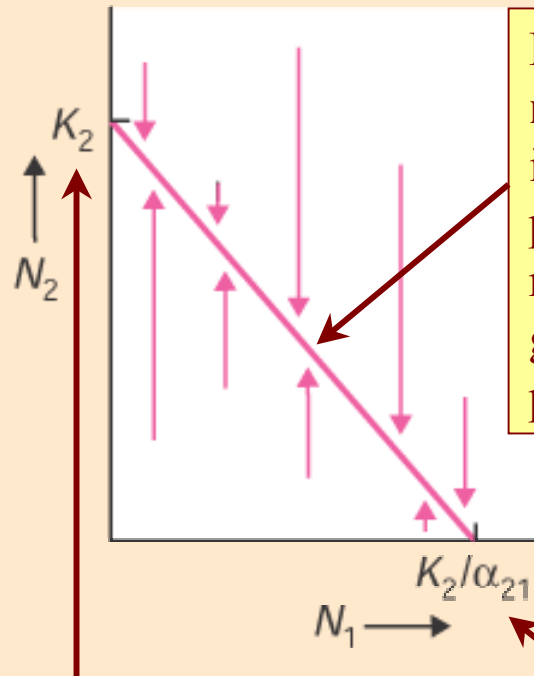


Kada je $N_1 = 0$
Tada je $N_2 = K_1/a_{12}$

Izoklina nultog rasta – lijevo i ispod izokline populacija **vrste 1** raste, dok desno i gore od izokline populacija opada

Kada je $N_2 = 0$
Tada je $N_1 = K_1$

Vrsta 2: $N_2 = K_2 - a_{21}N_1$



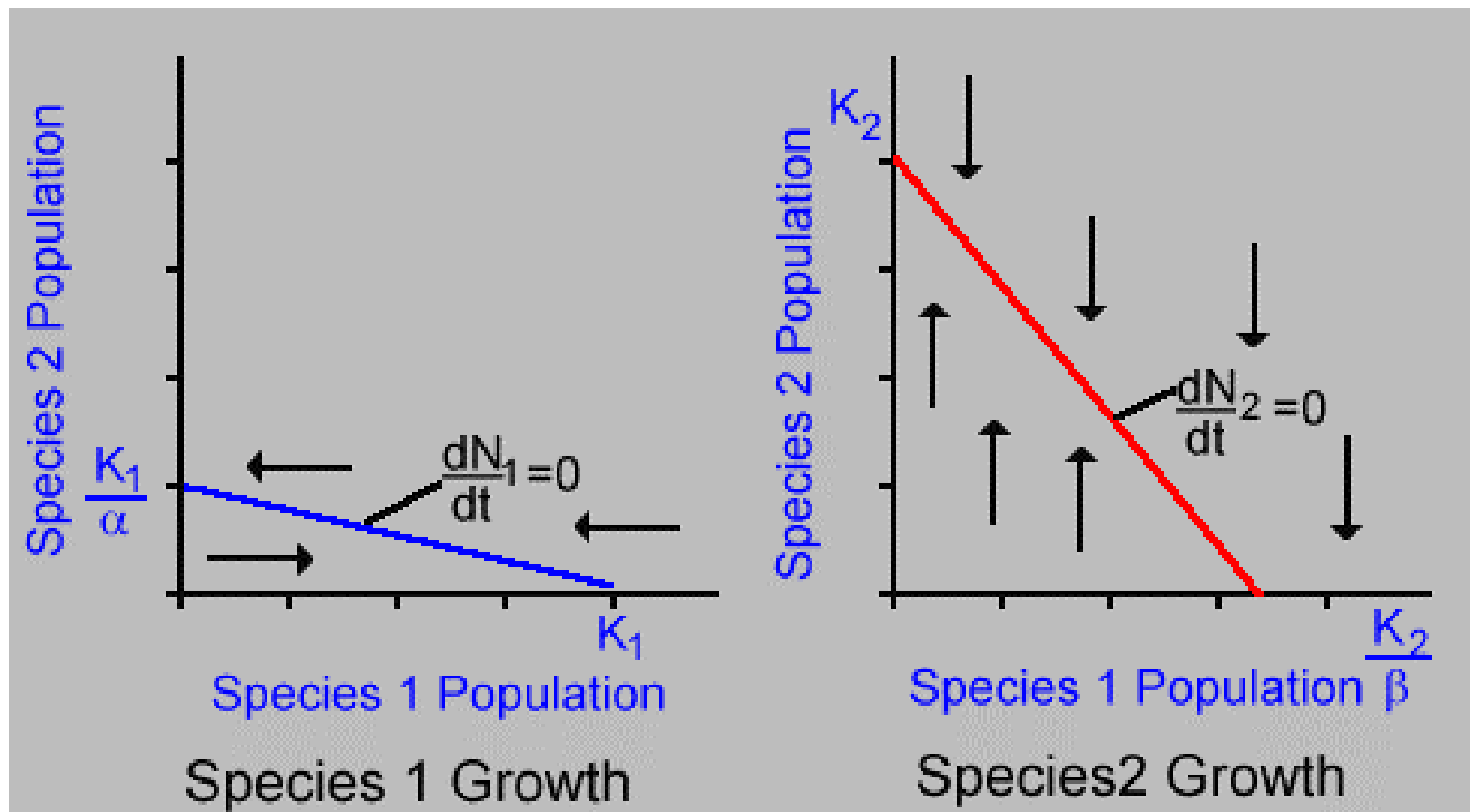
Izoklina nultog rasta – lijevo i ispod izokline populacija **vrste 2** raste, dok desno i gore od izokline populacija opada

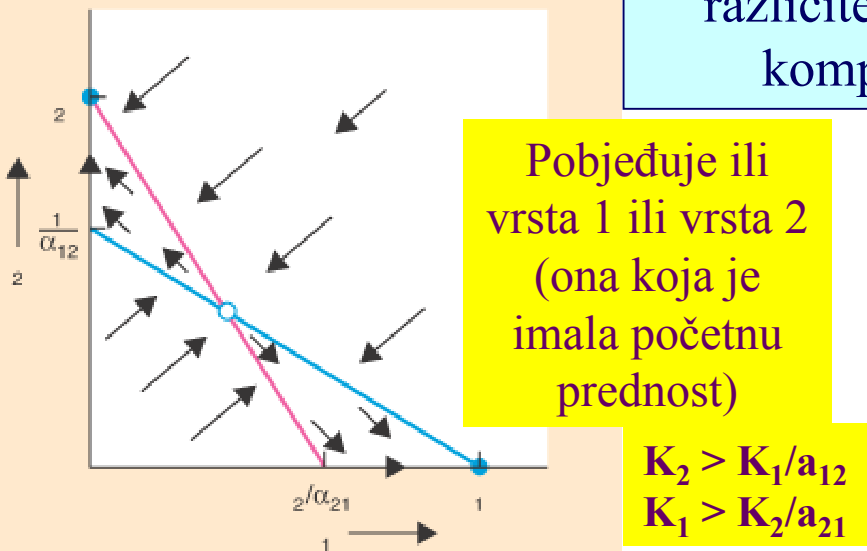
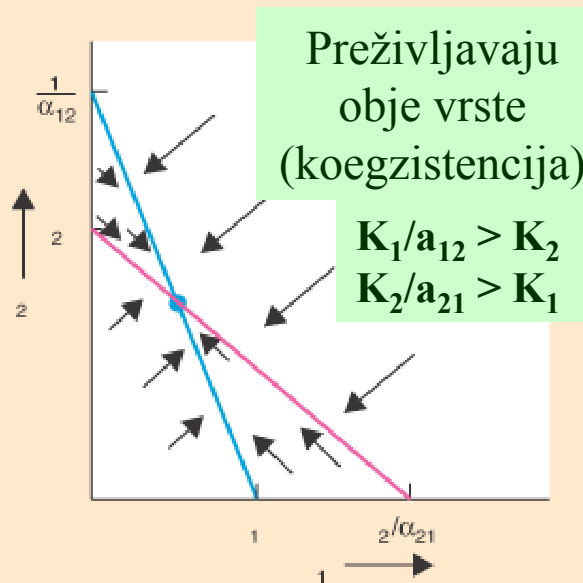
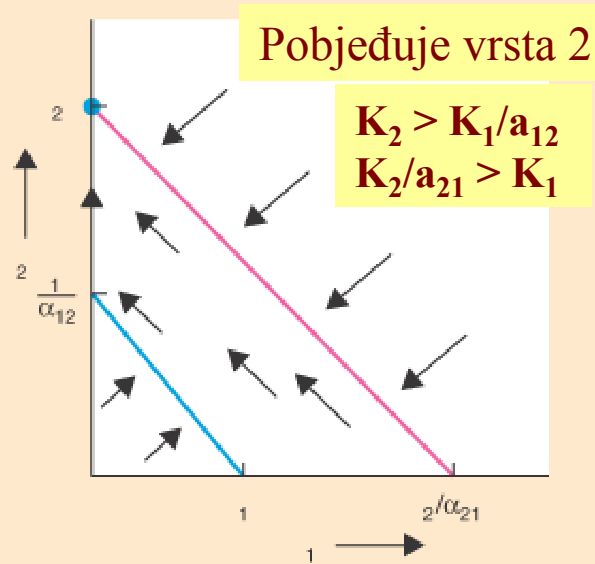
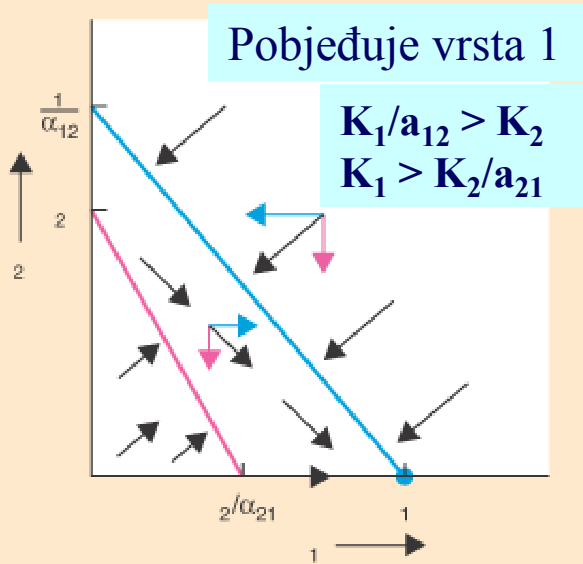
Kada je $N_1 = 0$
Tada je $N_2 = K_2$

Kada je $N_2 = 0$
Tada je $N_1 = K_2/a_{21}$

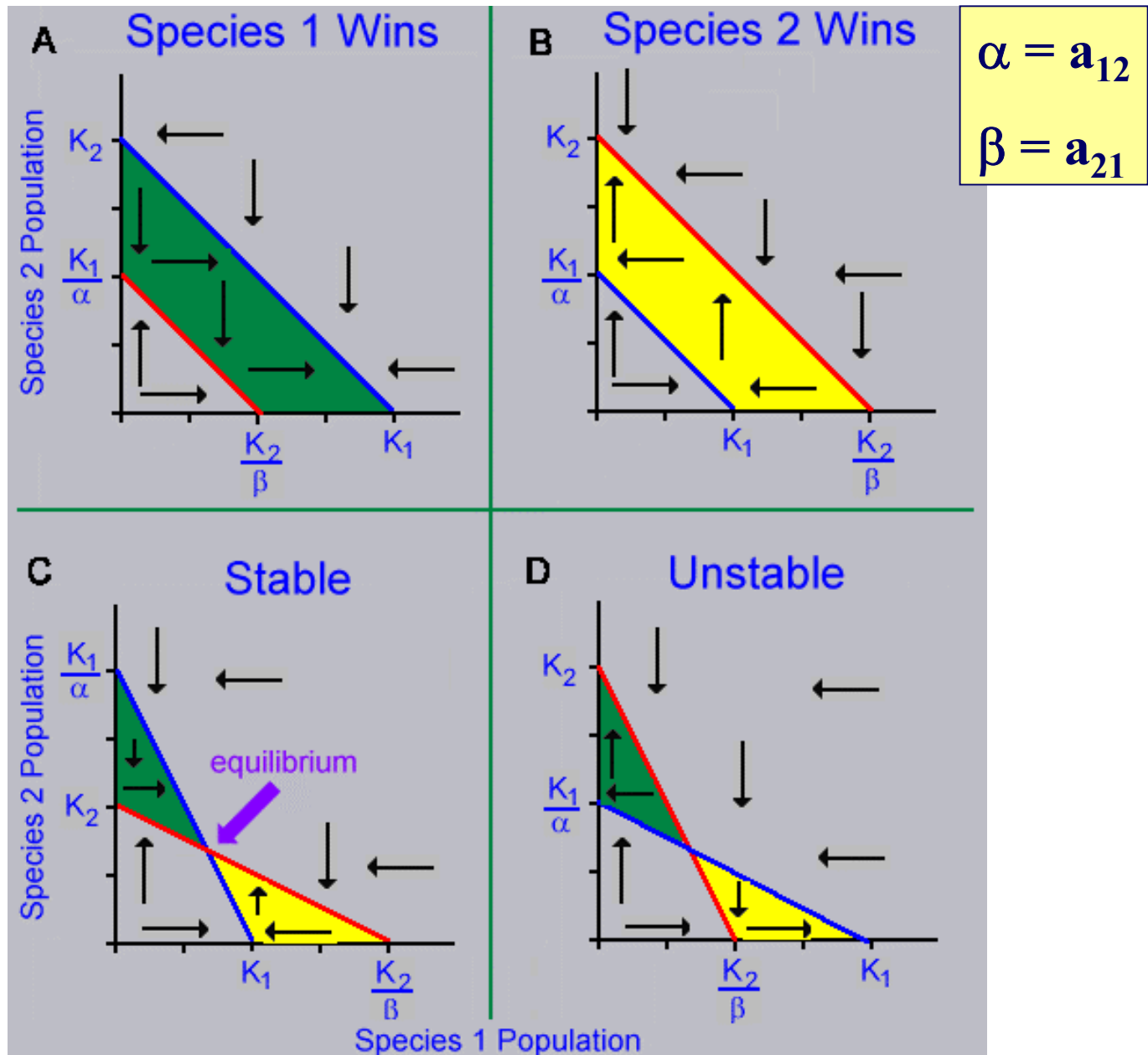
Grafičko određivanje izoklina nultog rasta

Izokline nultog rasta



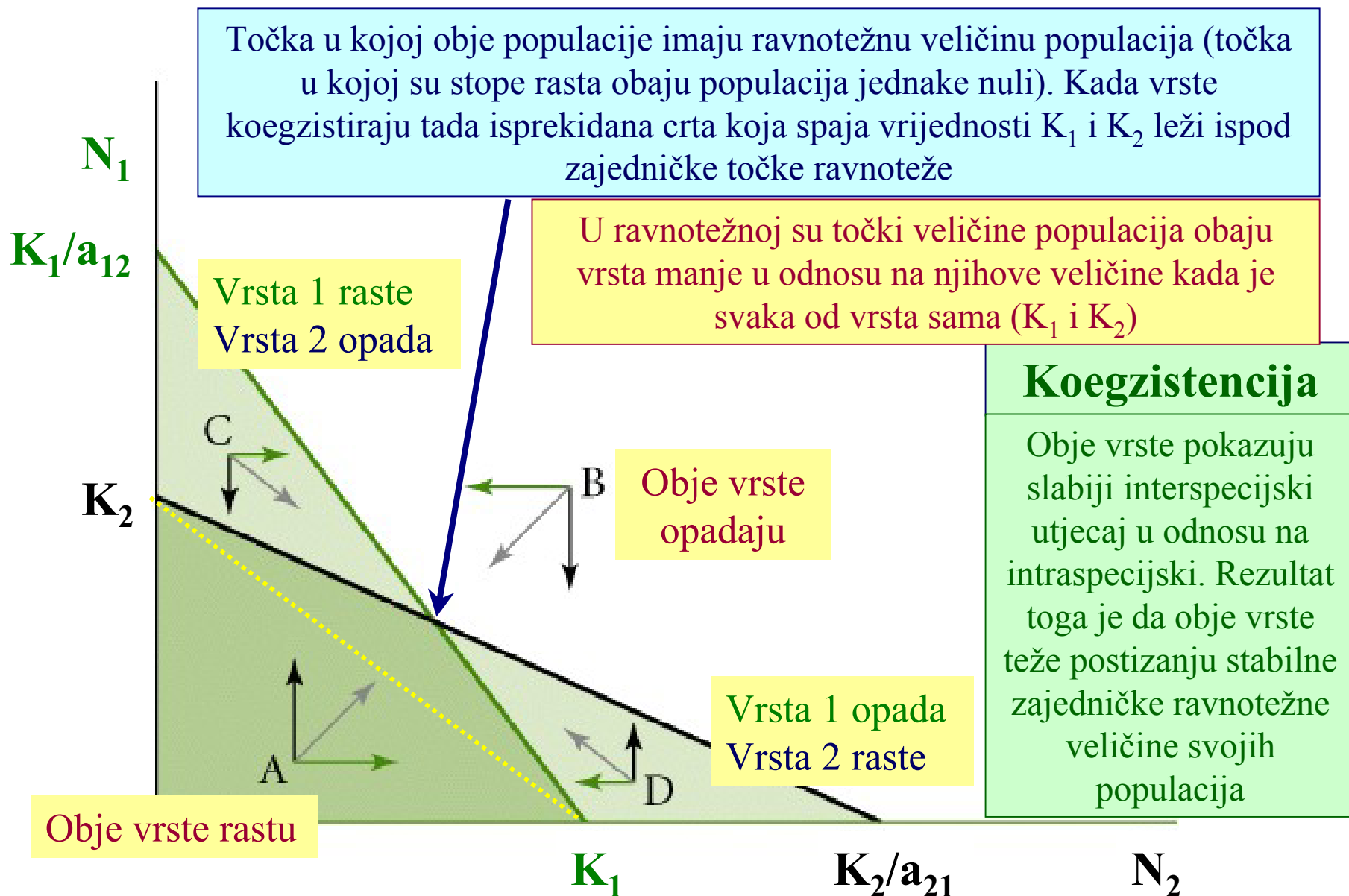


Ako se izokline nultog rasta obaju vrsta prikažu na istom grafu moguća su 4 različita međusobna položaja dviju izoklina. Različiti položaji izoklina, jedne u odnosu na drugu, imaju za posljedicu različite rezultate kompeticije



Mogući rezultati kompeticije

Rezultat kompeticije	Uvjeti prema modelu
Pobjeđuje vrsta 1	$K_1/a_{12} > K_2$ i $K_1 > K_2/a_{21}$ $K_1 > K_2 a_{12}$ i $K_1 a_{21} > K_2$ $a_{12} < K_1/K_2$ i $a_{21} > K_2/K_1$
Pobjeđuje vrsta 2	$K_2 > K_1/a_{12}$ i $K_2/a_{21} > K_1$ $K_2 a_{12} > K_1$ i $K_2 > K_1 a_{21}$ $a_{12} > K_1/K_2$ i $a_{21} < K_2/K_1$
Pobjeđuje ili vrsta 1 ili vrsta 2 (ovisi o početnoj predosti) Nestabilna ravnoteža	$K_2 > K_1/a_{12}$ i $K_1 > K_2/a_{21}$ $K_2 a_{12} > K_1$ i $K_1 a_{21} > K_2$ $a_{12} > K_1/K_2$ i $a_{21} > K_2/K_1$
Preživljavaju obje vrste (koegzistencija) Stabilna ravnoteža	$K_1/a_{12} > K_2$ i $K_2/a_{21} > K_1$ $K_1 > K_2 a_{12}$ i $K_2 > K_1 a_{21}$ $a_{12} < K_1/K_2$ i $a_{21} < K_2/K_1$



Uvjeti za koegzistenciju

Uvjeti za koegzistenciju koji proizlaze iz modela kompeticije su:

$$K_1 < K_2/a_{21} \quad \text{i} \quad K_2 < K_1/a_{12}$$

Uvjeti za koegzistenciju se mogu preurediti na sljedeći način:

$$K_1/K_2 < 1/a_{21} \quad \text{i} \quad a_{12} < K_1/K_2$$

Iz toga proizlazi sljedeći uvjet za koegzistenciju:

$$a_{12} < K_1/K_2 < 1/a_{21}$$

Da bi ovaj uvjet bio zadovoljen, mora vrijediti:

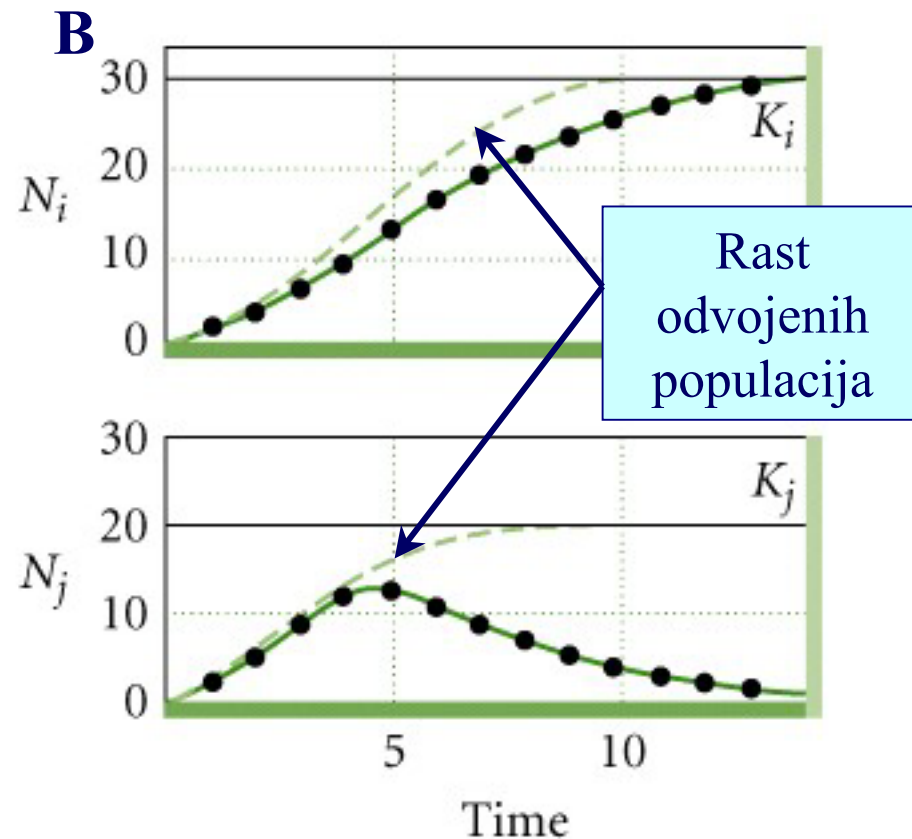
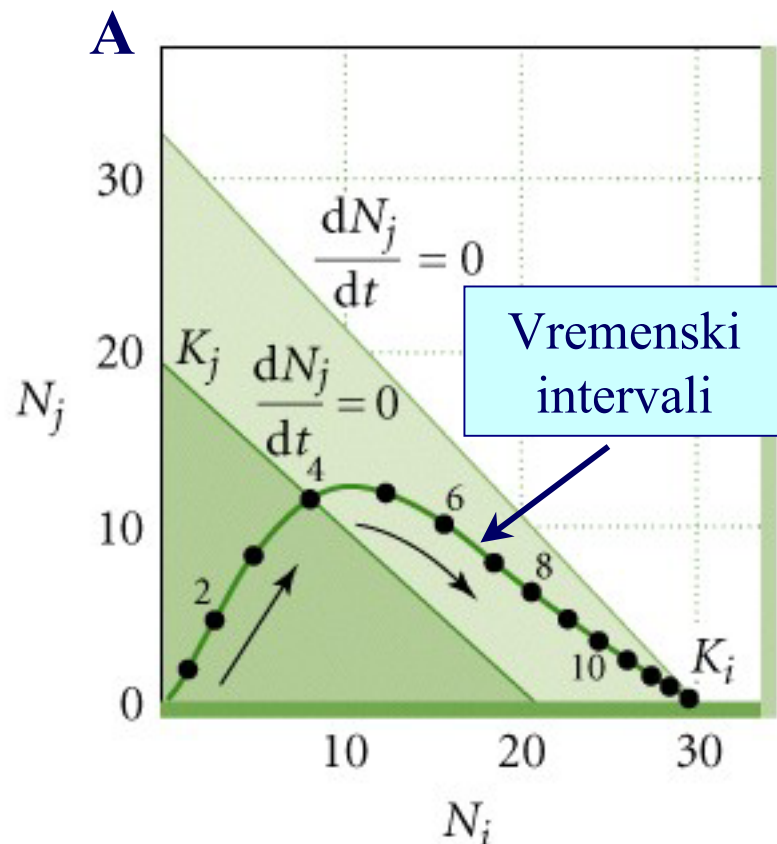
$$a_{12} < 1/a_{21}$$

Ili preuređeno:

$$a_{12}a_{21} < 1$$

Ovaj se uvjet može interpretirati na način da koegzistencija traži da geometrijski srednjak utjecaja svake od vrsta na onu drugu mora biti manji od utjecaja svake od vrsta na samu sebe (intraspecijska kompeticija mora biti veća od interspecijske). Prisjetimo se da je prema modelu utjecaj vrste na samu sebe jednak 1

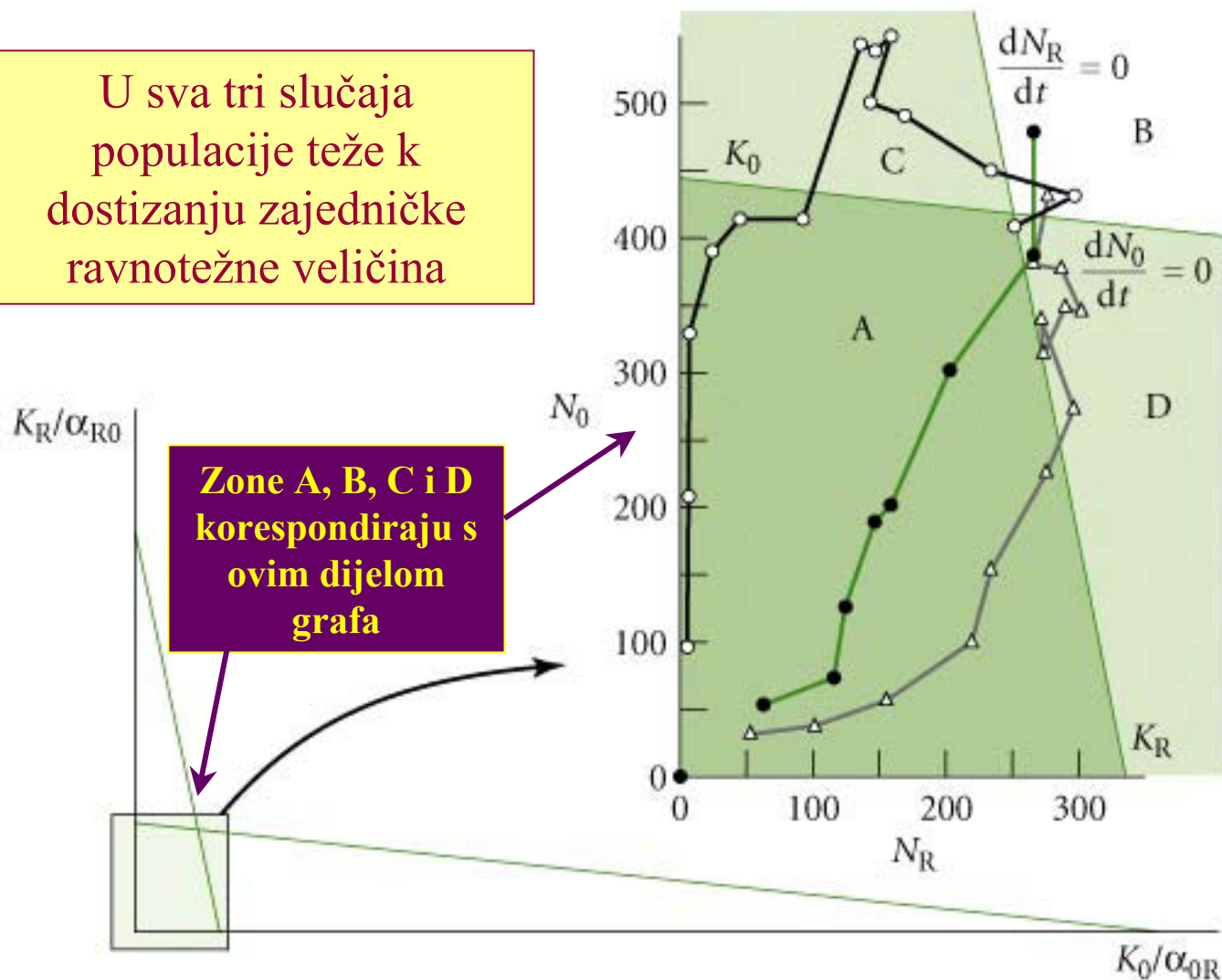
Simulacija tijeka kompeticije između dviju vrsta prikazana na grafu kompeticije (A), te kao promjene veličine populacija u vremenu (B)



Vrsta *i* eliminira vrstu *j* i dostiže svoj nosivi kapacitet (N_i)

Promjene veličine populacija dviju vrsta kukaca štetočina na zrnima pšenice *Rhizopertha* (N_R) i *Oryzaephilus* (N_O) prikazane za tri različite početne gustoće dviju populacija.

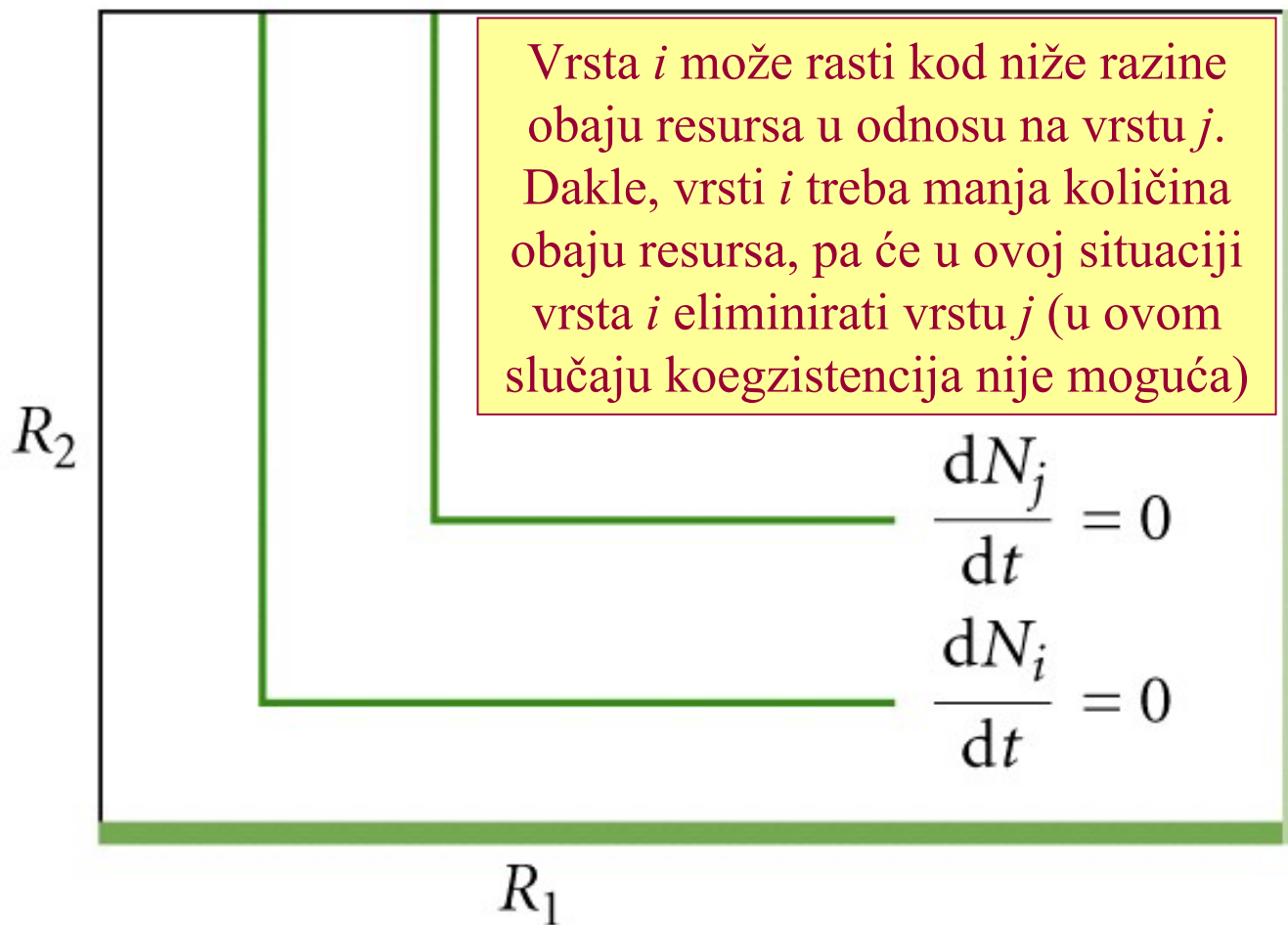
U sva tri slučaja populacije teže k dostizanju zajedničke ravnotežne veličina



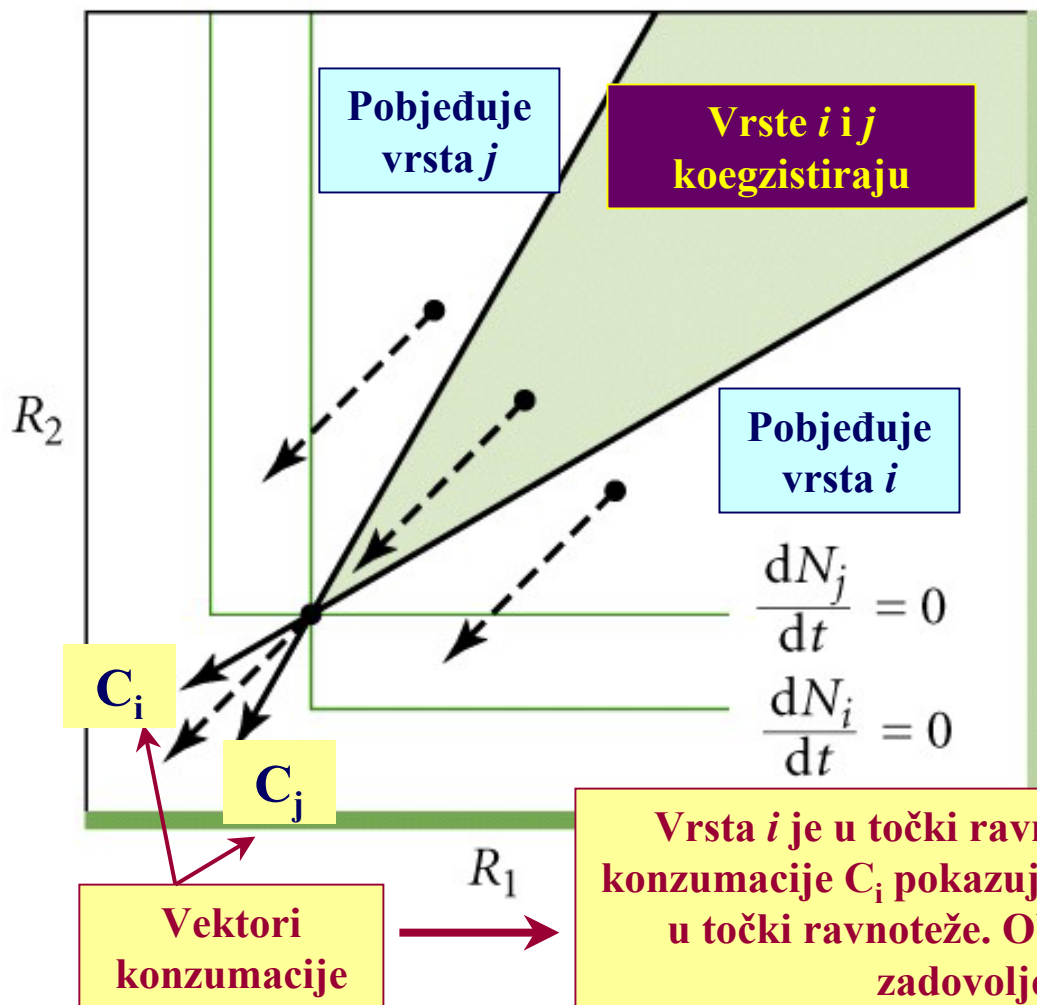
Tilmanov model kompeticije (Tilman, 1982)

- Lotka-Volterrin logistički model kompeticije temelji se na dinamici populacija konzumenata, a ne uzima eksplicite u obzir promjene u količinama resursa koje ti konzumenti koriste
- Tilman je pokazao da se kompeticija između dviju vrsta može pokazati i preko njihovog korištenja resursa. Drugim riječima, Tilman je regulaciju veličine populacija promatrao s gledišta dinamike resursa, dakle kroz odnos između opskrbe resursima i njihove konzumacije

Kompeticija dviju vrsta konzumenta (i i j) za dva esencijalna resursa (R_1 i R_2)



Kompeticija dviju vrsta konzumenta (i i j) za dva esencijalna resursa (R_1 i R_2)

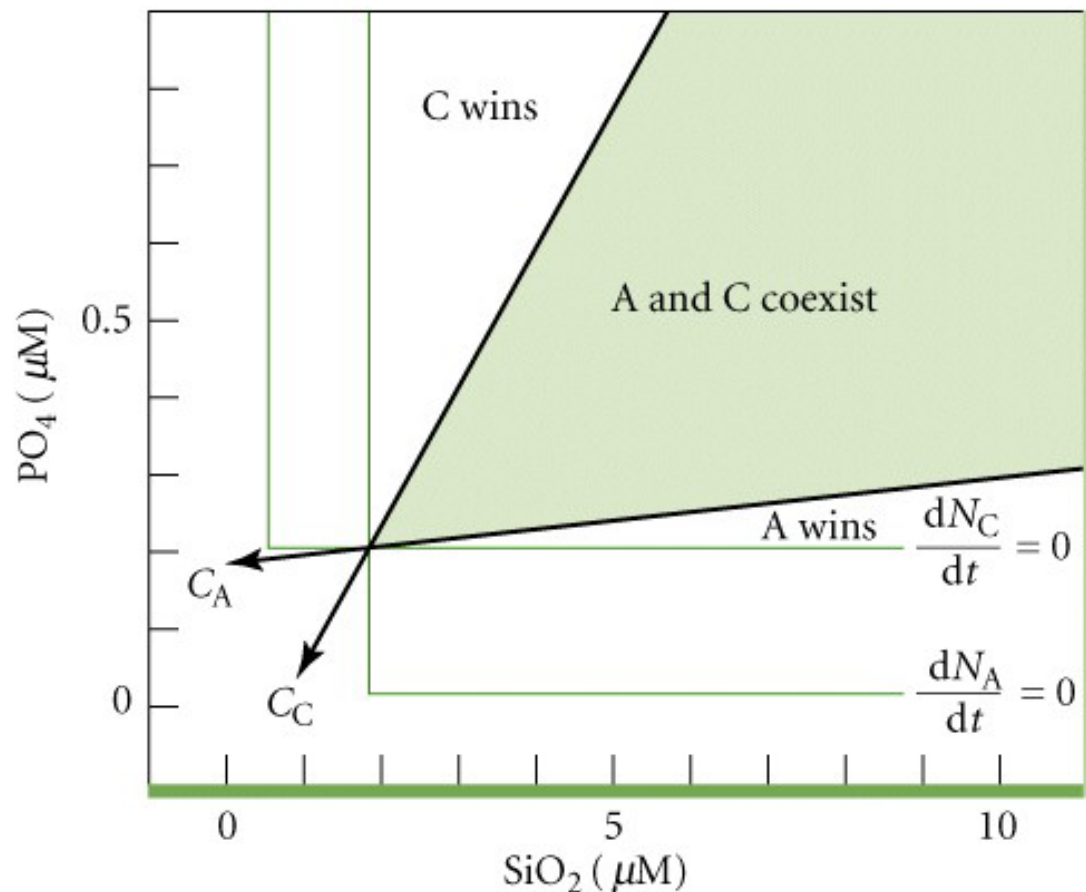


Koegzistencija vrsta koje su u kompeticiji je moguća onda kada se izokline nultog rasta sijeku

Za stabilnu koegzistenciju svaka od vrsta mora konzumirati relativno više onog resursa koji ograničava njen rast u zajedničkoj točki ravnoteže

Vrsta i je u točki ravnoteže ograničena resursom 1, a vektor konzumacije C_i pokazuje da vrsta i brže koristi resurs 1 od vrste j u točki ravnoteže. Obrnuta je situacija kod vrste j , čime su zadovoljeni uvjeti za koegzistenciju

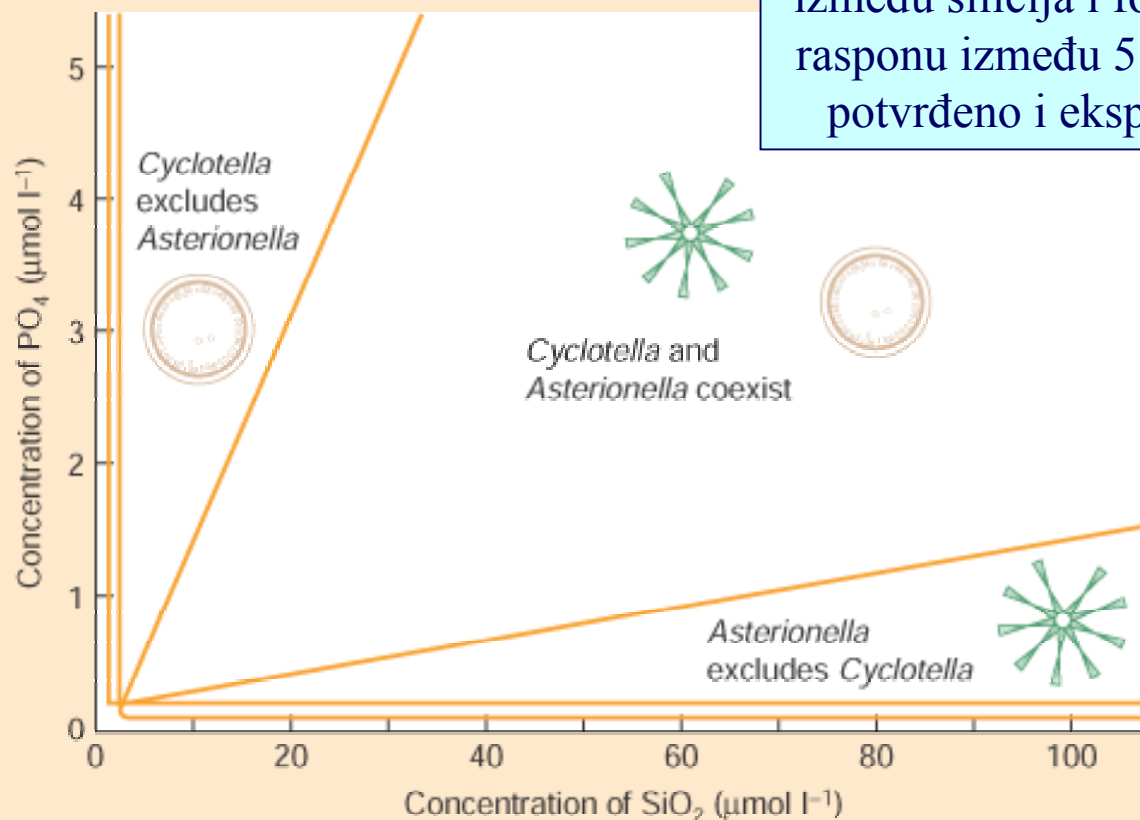
Kompeticija između dijatomeja *Asterionella formosa* i *Cyclotella meneghiniana*, za fosforom i silicijem



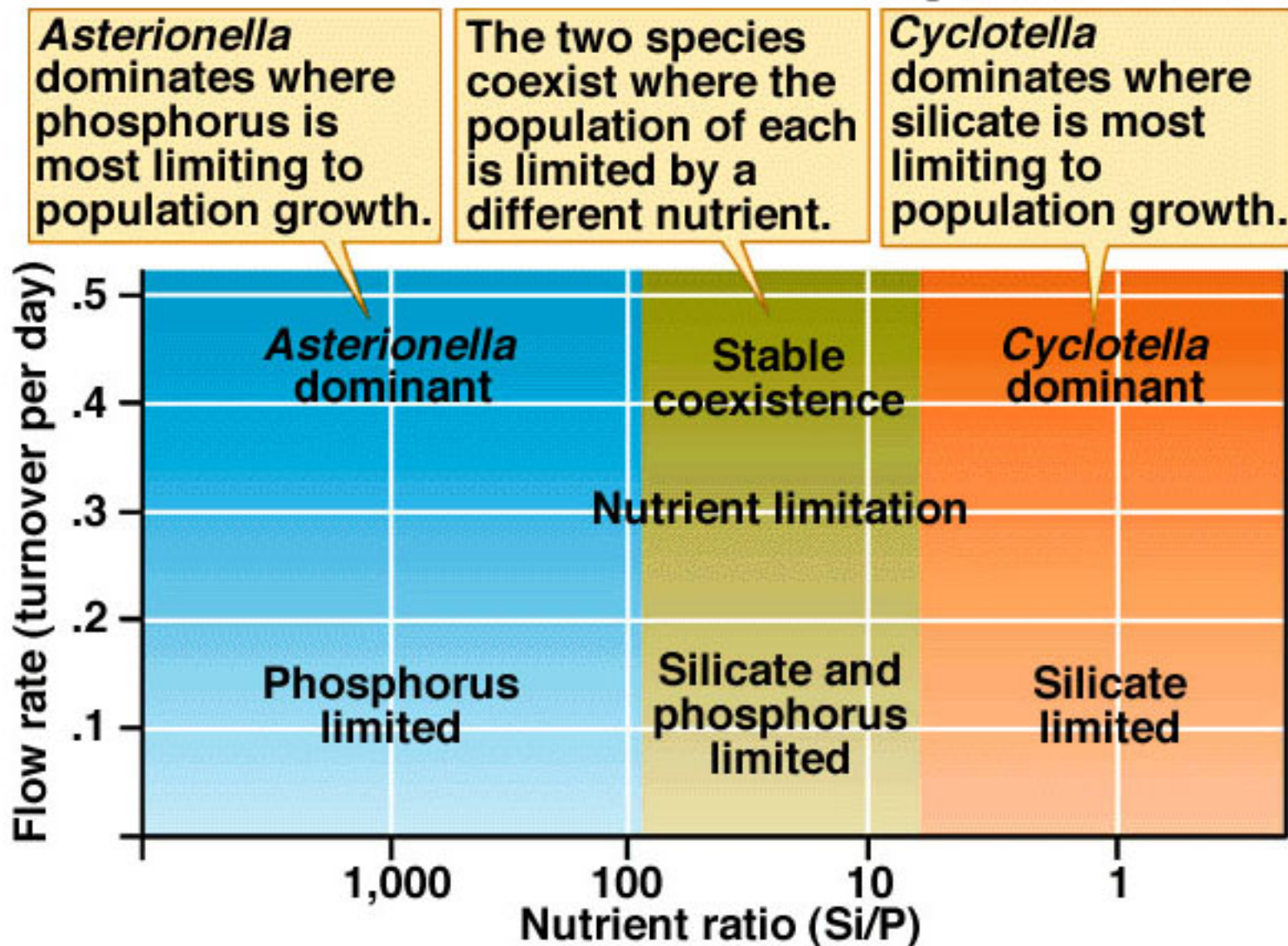
Položaj izoklina nultog rasta i vektora konzumacije ukazuju na postojanje stabilne koegzistencije između dviju vrsta dijatomeja

Asterionella je u točki ravnoteže ograničena silicijem, dok je *Cyclotella* u točki ravnoteže ograničena fosforom. Istovremeno *Asterionella* u točki ravnoteže brže troši silicij, a *Cyclotella* fosfor; čime su ispunjeni uvjeti za koegzistenciju

Asterionella treba više silicija, a *Cyclotella* više fosfora. Prema modelu će dvije vrste koegzistirati kada se omjer između silicija i fosfora kreće u rasponu između 5.6 i 9.7, što je potvrđeno i eksperimentima



Nutrient Ratios & Competition



Primjena matematičkih modela kompeticije u rješavanju praktičnih problema

- **Problemi u konzervacijskoj ekologiji:**
 - Spašavanje vrsta od nestanka
 - Prognoze potencijalnih posljedica nakon unošenja kompetitorskih vrsta
 - Smanjivanje efekata kompeticije
- **Problemi u biološkoj kontroli štetočina:**
 - Pronalaženje egzotičnih prirodnih neprijatelja štetočina koji će uspješno koegzistirati uz postojeće neprijatelje štetočina
 - Pronalaženje egzotičnih kompetitora koji nisu štetočine, a koji mogu uspješno potisnuti postojeće štetočine

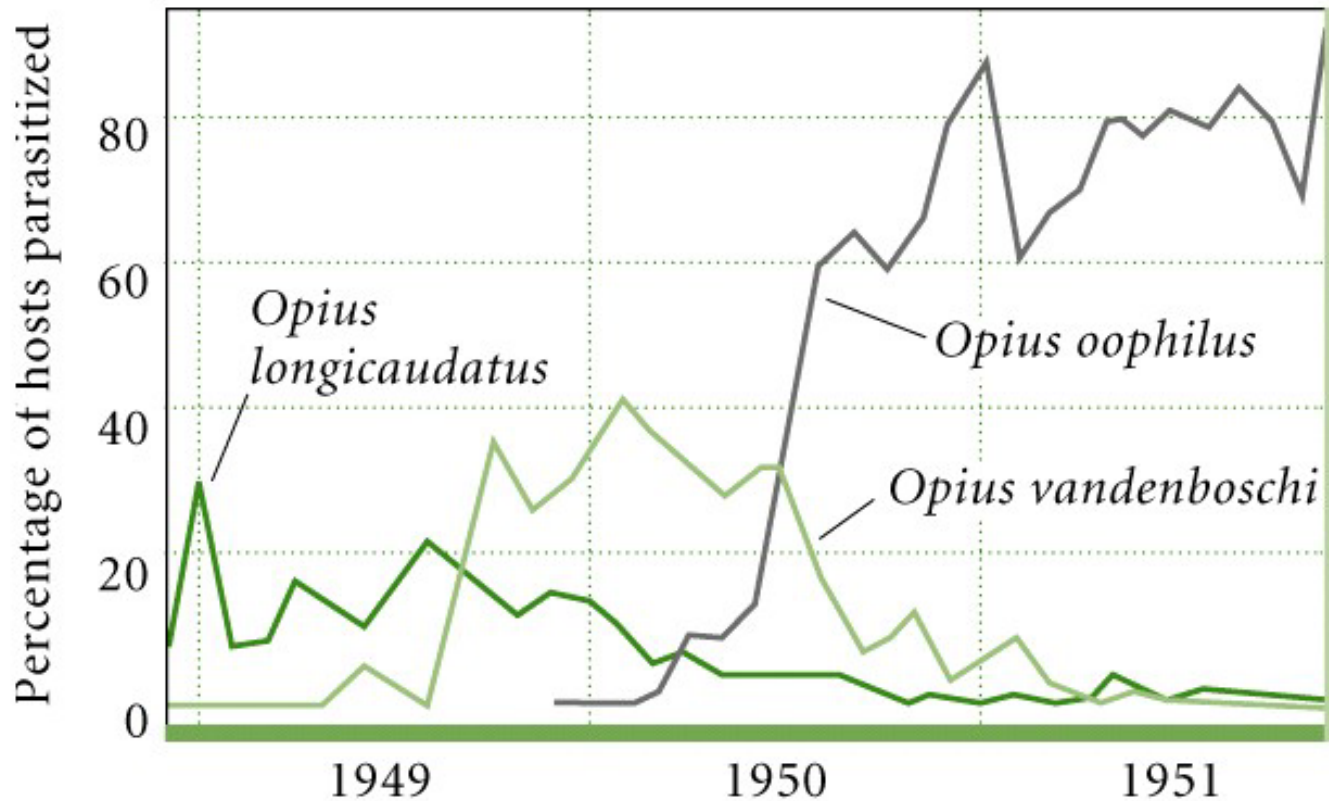
Kompeticija u prirodnim uvjetima

- Da li se kompeticija događa u prirodi? Ako se događa koliki je njen značaj?
- Kompeticija nema tako očite efekte kao što to na primjer ima predacija. Nijedna vrsta, niti jedinka, ne mora biti eliminirana zbog kompeticije. Kompeticija je daleko finiji i istančaniji odnos koji nije lako uočiti. Kako onda prepoznati kompeticiju u prirodnim uvjetima?

Metode za dokazivanje kompeticije u prirodnim uvjetima

- **Eliminacija vrsta nakon uvođenja kompetitora:**
 - Najbliža prirodna analogija laboratorijskom eksperimentu je slučajno ili namjerno unošenje vrsta od strane čovjeka. Brojni su takvi primjeri potvrdili činjenicu da uvođenje novih vrsta može eliminirati druge vrste
- **Uklanjanje ili dodavanje vrsta omogućava eksperimentalnu demonstraciju kompeticije u prirodnim okolišima:**
 - Uklanjanje i dodavanje vrsta je značajan alat u studijama kompeticije. Ova se metoda temelji na razlikama u rastu dane populacije u prisustvu i u odsutnosti kompetitorske vrste
 - Kada se jednoj vrsti doda druga vrsta tada se utjecaj interspecijske kompeticije mjeri u uvjetima veće ukupne gustoće jedinki. Da bi prevladao ovaj nedostatak C.T. de Wit (1960) je razvio **eksperiment “zamjenskih serija”** (*replacement series*) ili **“eksperiment substitucije”**) u kojem je ukupna gustoća organizama konstantna, dok varira omjer između jedinki dviju vrsta

Eliminacija slabijeg kompetitora nakon uvođenja superiornijeg kompetitora



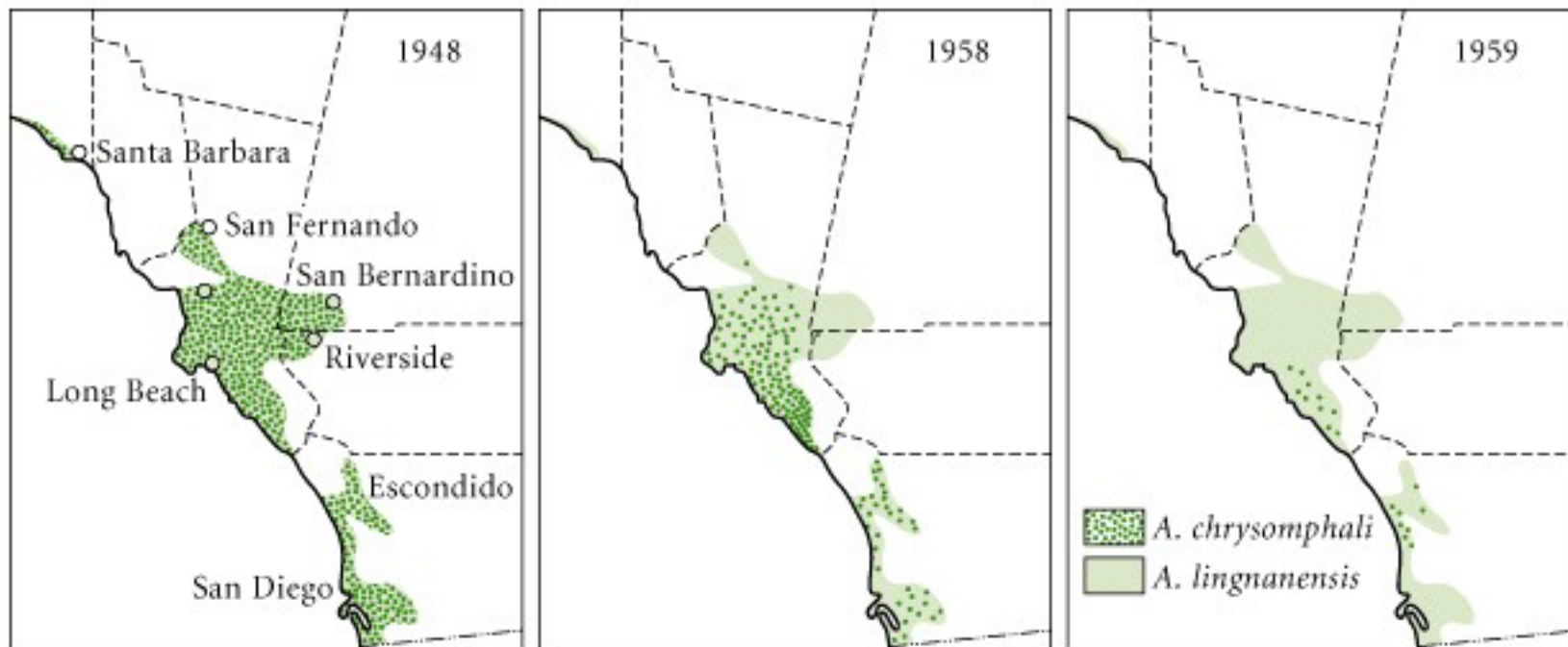
Tri vrste parazitoidnih vrsta unesene su na Havaje u cilju biološke kontrole štetočina na voću i povrću. U razdoblju od 1949 do 1951 vrsta *Opus oophilus* je kao najuspješniji kompetitor isključila preostale dvije vrste



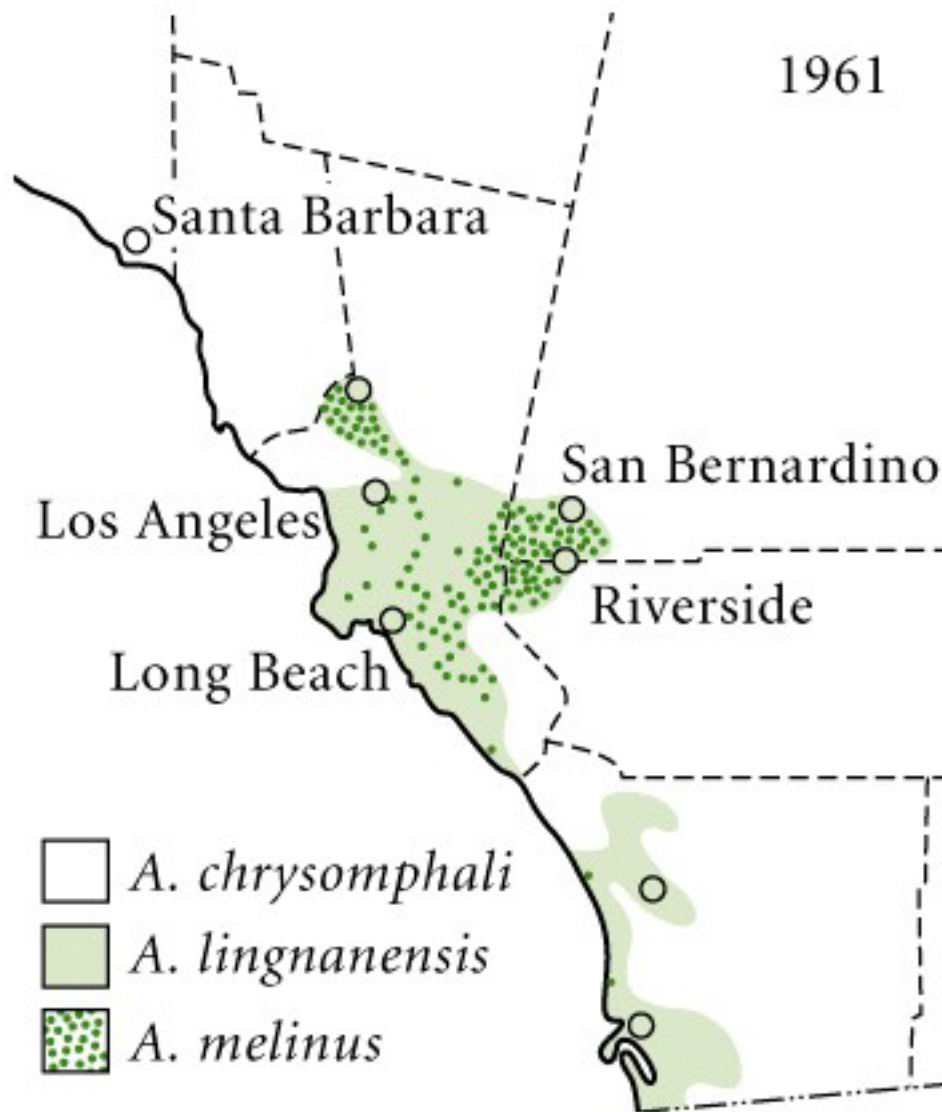
Ličinke
parazitoidne ose
hrane se ličinkom
štetočine koja se
hrani lišćem rajčice

R. Ricklefs

Kompeticija između parazitoidnih osa u Kaliforniji

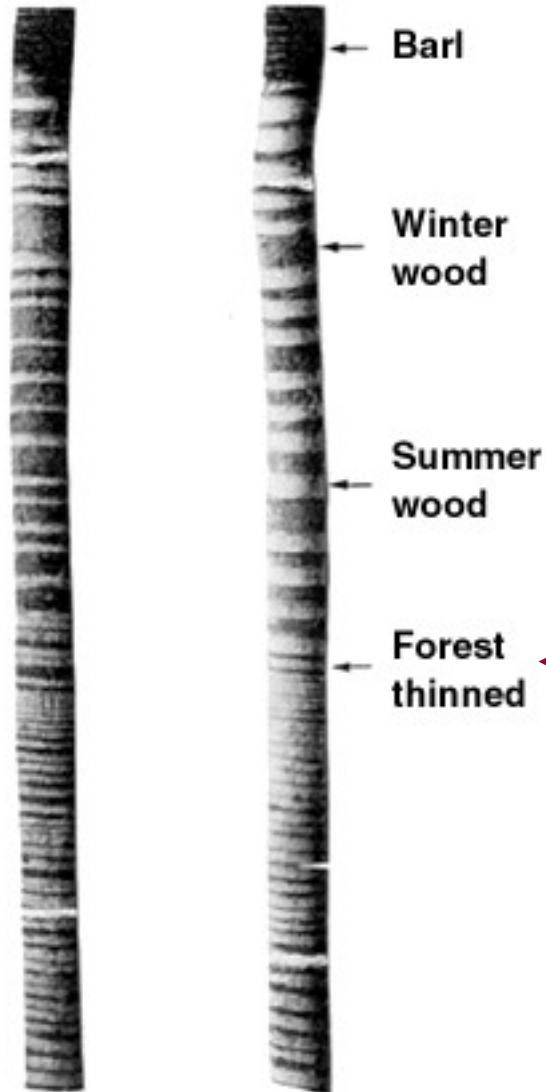


Parazitoidna osica *Aphytis chrysomphali* unesena je u Kaliforniju sa svrhom kontrole štetočina na citrusima. 1948. godine unesena je druga vrsta parazitoidne vrste *Aphytis lingnanensis* koja se pokazala uspješnijim kompetitorom i značajno se proširila tijekom narednih 10 godina



..... 1961 godine je unesena i treća vrsta *A. melinus* koja se ubrzo proširila u unutrašnjosti dok je vrsta *A. lingnanensis* ostala brojnija uz obalu. Vrsta *A. chrysomphali* je potpuno nestala

Prstenovi rasta dviju
vrsta borova

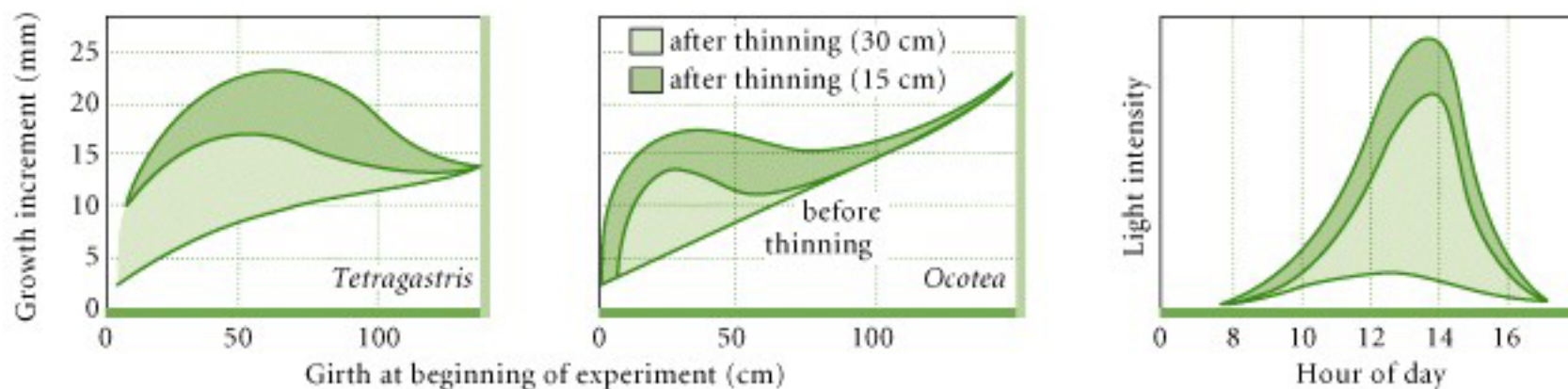


**Uklanjanje ili dodavanje vrsta
demonstrira utjecaj kompeticije**

Nakon prorjeđivanja drveća u šumi
preostalo drveće je pokazivalo brži rast
(veća širina prstenova rasta), što dokazuje
da je prije toga zbog kompeticije njihov
rast bio inhibiran

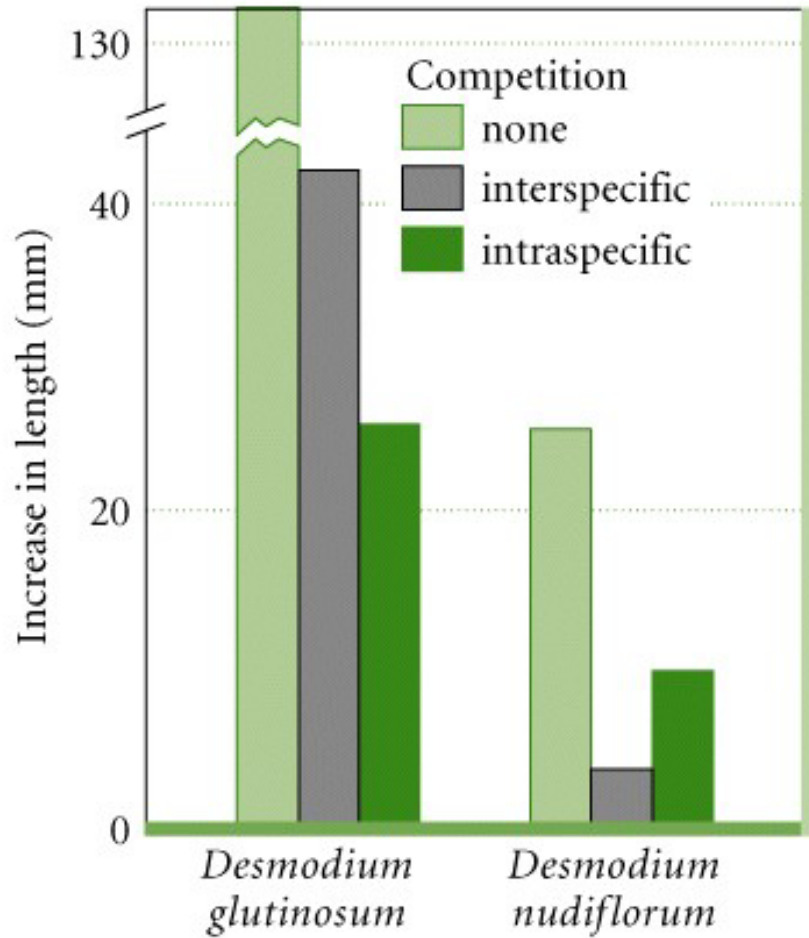
Prorjeđivanje (uklanjanje) drveća u šumi

Povećani rast nakon uklanjanja kompetitora ukazuje na postojanje kompeticije



Porast obujma kod dvaju tropskih vrsta drveća nakon što su uklonjene sve jedinice kompetitorske vrste čija su debla bila šira od 15 i 30 cm. Desni graf pokazuje porast inteziteta svjetla nakon prorjeđivanja šume

Asimetričnost kompeticije

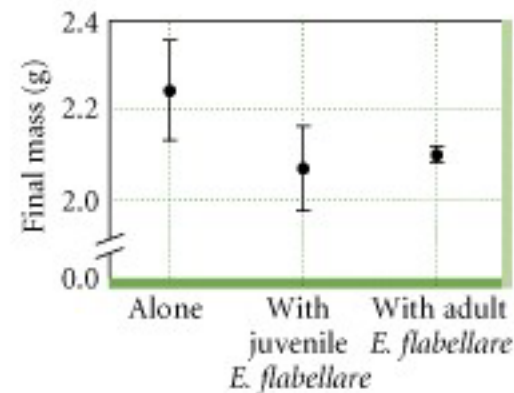
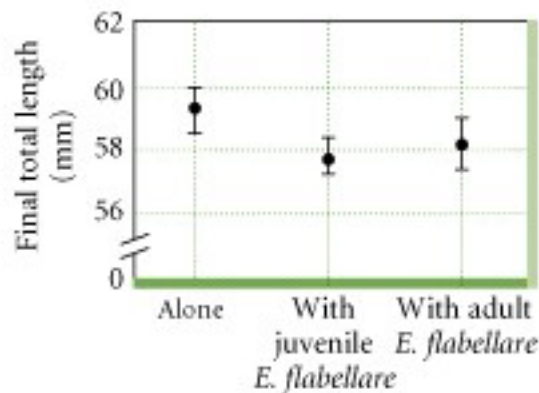
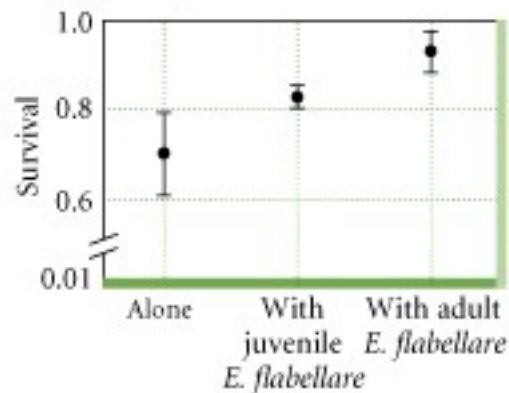


Kada su dvije populacije u kompeticiji, najčešće je utjecaj kompeticije jače izražen kod jednog kompetitora nego kod drugog. Schoener (1983) je zaključio da je **asimetričnost** pravilo kod kompeticijskih interakcija

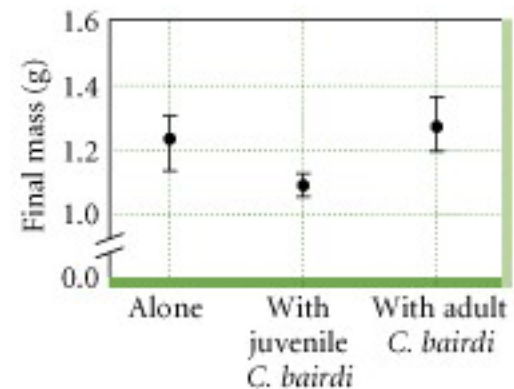
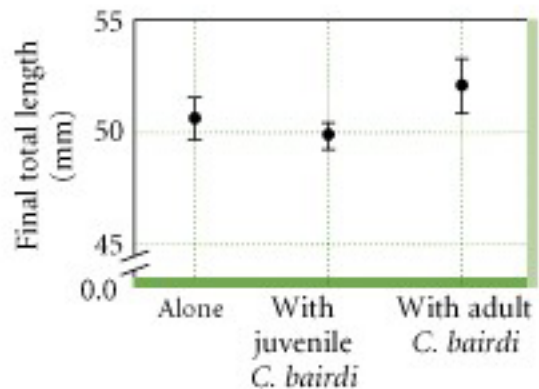
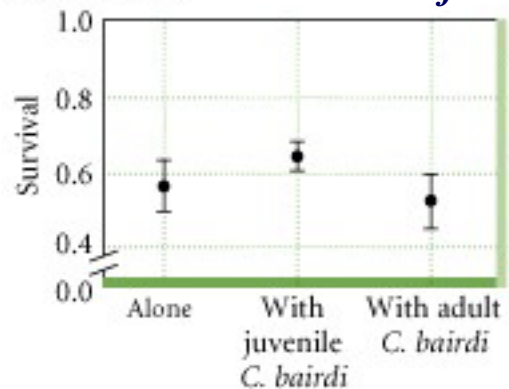
Utjecaj interspecijske kompeticije nije bio isti kod dviju vrsta mahunarki. Na vrstu *Desmodium nudiflorum* je utjecaj interspecijske kompeticije bio daleko snažniji (interspecijska kompeticija je bila jača od intraspecijske) u usporedbi s vrstom *Desmodium glutinosum*

Asimetričnost kompeticije između dviju vrsta riječnih riba

Mottled sculpin *Cottus bairdi*



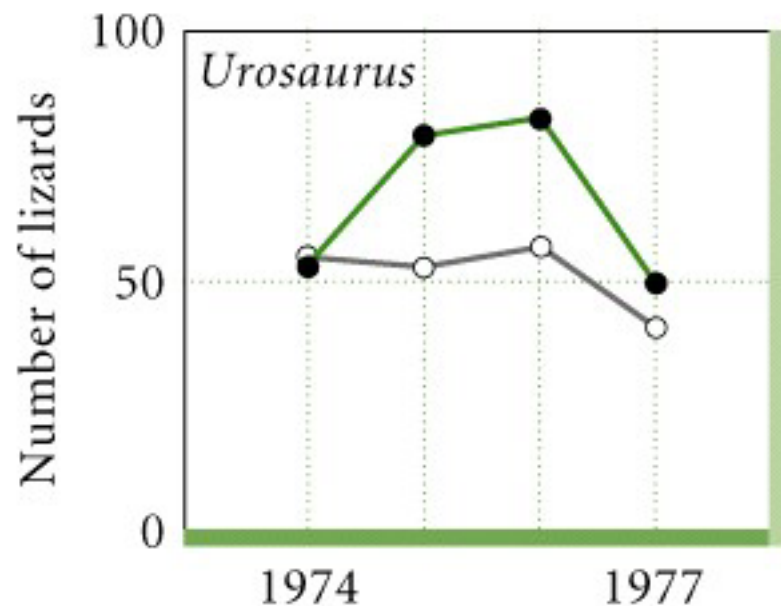
Fantail darter *Etheostoma flabellare*



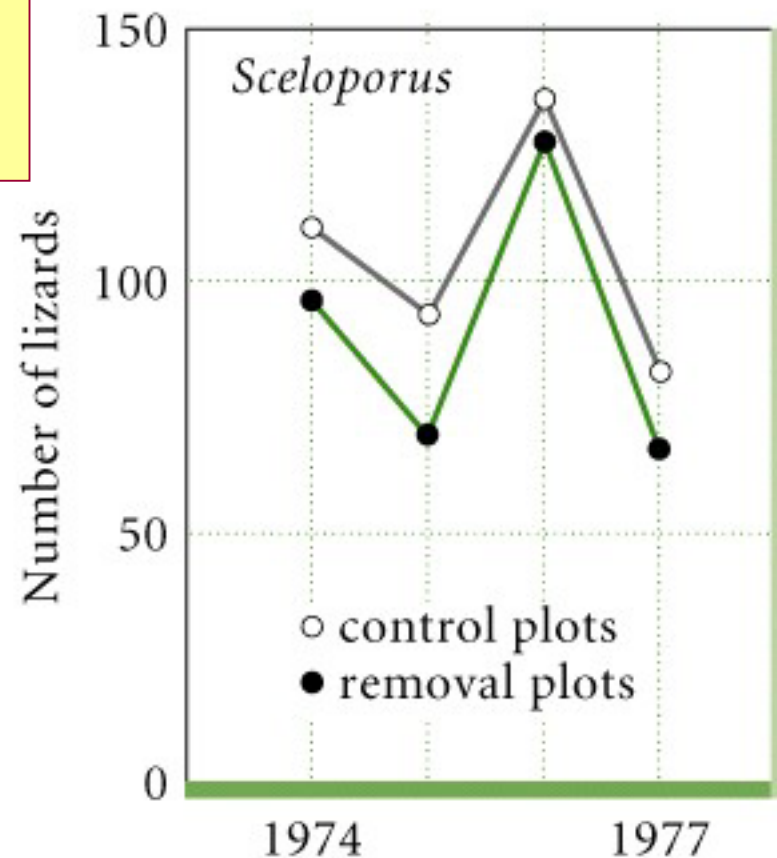
Vrsta *Cottus bairdi* pokazuje bolje preživljavanje te smanjenje duljine u prisustvu juvenilnih i odraslih jedinki kompetitorske vrste, dok vrsta *Etheostoma flabellare* pokazuje slabije preživljavanje u prisustvu kompetitora dok se smanjenje duljine tijela događa jedino u prisustvu juvenilnih jedinki kompetitorske vrste

Asimetričnost kompeticije između dvije vrste guštera

Kada je uklonjena vrsta *Sceloporus*, broj jedinki vrste *Urosaurus* je porastao, dok uklanjanje vrste *Urosaurus* nije imalo utjecaja na broj jedinki vrste *Sceloporus*



(a)



(b)

Asimetrija u kompeticiji odražava asimetriju u ekologiji

- Gotovo je uvijek slučaj da je superiorniji kompetitor jače ograničen abiotičkim faktorima u okolišu (primjer rakova vitičara *Chthamalus* i *Balanus*) ili predatorima



Zvjezdica *Pisaster* vrši snažni predacijski pritisak nad daganjama koje su superiorni kompetitori na obalama države Washington

Kako se događa kompeticija? – Mehanizmi kompeticije

- **Konzumacijska (potrošačka) kompeticija** – temelji se na zajedničkom korištenju nekog obnovljivog resursa
- **Kompeticija zaposijedanja (zauzimanja)** – temelji se na zauzimanju otvorenog prostora
- **Kompeticija prerastanja** – događa se kada jedna vrsta raste iznad ili preko druge te joj na taj način oduzima svjetlo, hranjiva ili neki drugi resurs
- **Kemijska kompeticija** – događa se preko proizvodnje toksina koji mogu djelovati i izdaleka (bez direktnog kontakta) nakon što difundiraju u okoliš
- **Teritorijalna kompeticija** – odvija se kroz obranu teritorija ili prostora
- **Kompeticija zbog susreta (sukoba)** – uključuje prolaznu interakciju koja može rezultirati fizičkim ozljedama, gubitkom vremena i energije, te krađom hrane

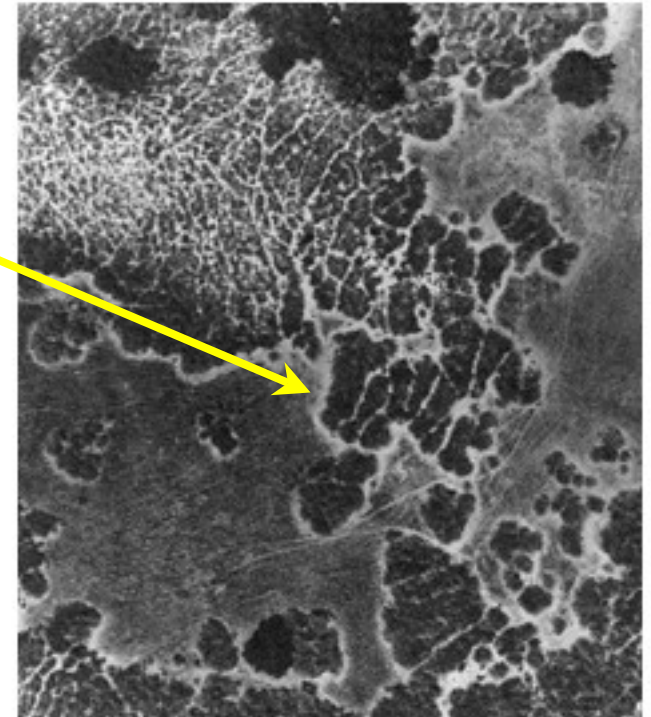
**Schoener (1983) navodi 6 mehanizama
kompeticije:**

TABLE 22-1 A survey of proposed mechanisms of interspecific competition in experimental field studies

Group	MECHANISM						
	Konzumacijska	Zaposijedanje	Prerastanje	Kemijska	Teritorijalna	Sukob	Nepoznato
Freshwater							
Plants	0	0	1	1	0	0	0
Animals	13	1	0	1	1	5	2
Marine							
Plants	0	6	4	1	0	0	0
Animals	9	10	6	0	7	6	0
Terrestrial							
Plants	28	3	11	7	0	1	9
Animals	21	1	0	1	11	15	6
Total	71	21	22	11	19	27	17

(Data from Schoener 1983.)

Kemijska kompeticija ili alelopatija



Nekoliko vrsta kadulja (*Salvia*) u Kaliforniji koristi toksine kako bi inhibirali potencijalne inhibitore. Rezultat toga je prsten golog tla oko nasada kadulje na kojem ne raste nijedna biljka

Zaključci o kompeticiji

- Kompeticija je nesumnjivo važna interakcija koja se događa u prirodi
- Ipak, ona vjerojatno nije jednako važna za sve vrste (interspecijska kompeticija je općenito manje izražena kod herbivora nego kod drugih trofičkih kategorija), vjerojatno se ne događa stalno i vjerojatno ne s istim intezitetom
- U mnogim se zajednicama ne događa intezivna kompeticija u sadašnjem vremenu, zato što je kompeticija u prošlosti uzrokovala putem selekcije diferencijaciju niša. Današnji sastavi vrsta u zajednicama često nisu rezultat aktualne kompeticije, već kompeticije u prošlosti. Connell je ovaj fenomen nazvao **“duh prošle kompeticije”**