

JADWIGA ŁUCZAK

## Zagadnienie konkurencji międzygatunkowej w badaniach kierunku eksperymentalnego w ekologii

W latach 30 bieżącego stulecia radziecki ekolog G a u s e zapoczątkował badania eksperymentalne nad ilościowymi zależnościami pomiędzy różnymi gatunkami żyjącymi w jednym środowisku. Zapoczątkował więc bezpośrednio badania przebiegu i prawidłowości walki o byt. Badania te stały się bodźcem do przeprowadzenia przez licznych ekologów i biologów w wielu pracowniach świata dalszych badań zarówno eksperymentalnych, jak i terenowych. Wśród badaczy tego kierunku znajdujemy takie nazwiska, jak E l t o n, N i c h o l s o n, C r o m b i e, P a r k. Powstały liczne szkoły zajmujące się badaniem wzajemnego oddziaływania na siebie różnych gatunków żyjących w tym samym środowisku i mających bardzo zbliżone potrzeby. U nas zagadnieniami tymi zajmuje się jeden z kierunków szkoły D e m b o w s k i e g o.

Rola konkurencji w procesach zmienności ilościowej zwierząt w terenie czy w ogólnych zagadnieniach regulacji naturalnych zgrupowań zwierzęcych nie jest jeszcze dobrze poznana. Należy więc zdać sobie sprawę, jakie kierunki badań tego zagadnienia są już wytknięte, jak różni badacze doń podchodzili i co już na ten temat wiemy.

Będę rozpatrywać tu problemy konkurencji międzygatunkowej głównie na przykładzie kilku prac z zakresu ekologii zwierząt z lat trzydziestych i czterdziestych, stanowiących już nieledwie klasyczną literaturę tego zagadnienia.

Punktem wyjścia badań G a u s e g o było sprawdzenie w eksperymencie, czy słuszne są założenia i wnioski teoretyczne V o l t e r r y (1928) i L o t k i (1932), którzy do biologicznych zagadnień konkurencyjnej walki gatunków w przyrodzie zastosowali analizę matematyczną.

Jednym z pierwszych problemów G a u s e g o było sprawdzenie, jak zachowują się gatunki mające dokładnie te same potrzeby i żyjące w tym samym środowisku, gdy będą zmuszone konkurować o pokarm (1935).

Badał on proces walki o byt dwóch gatunków pierwotniaków — *Paramecium aurelia* i *Glaucoma scintillans*, karmionych drożdżami *Schizosaccharomyces pombe*. *Glaucoma* jest 38 razy mniejsza od *Paramecium*. Ustalono najpierw szybkość rozmnażania i poziom nasycenia środowiska każdego gatunku oddzielnie. Stwierdzono, że poziom zagęszczenia w stanie nasycenia środowiska jest mniej więcej taki sam u obu gatunków (po przeliczeniu na objętość), natomiast szybkość rozmnażania jest znacz-

nie większa u *Glaucoma*. W hodowli mieszanej po siedmiu dniach *Glaucoma* wypiera całkowicie *Paramecium* dzięki temu, że gatunek ten potrafi szybciej zawładnąć dostępnymi zapasami pokarmu.

Przykładem znacznie mniejszej przewagi jednego gatunku nad drugim jest przebieg procesów w wspólnej hodowli pokrewnych gatunków — *Paramecium aurelia* i *P. caudatum*. Różnica między tymi dwoma gatunkami jest znacznie mniejsza niż między *P. aurelia* a *G. scintillans*.

Początkowo obserwuje się wzrost zagęszczenia obu składników „mikrokosmosu” (według terminologii Gausego), a następnie, gdy zaczyna się konkurencja o pokarm, zachodzi stopniowe eliminowanie *P. caudatum*. *P. aurelia* ma w tych warunkach przewagę nad konkurentem, gdyż bardziej intensywnie wykorzystuje materiały pokarmowe oraz ma większy współczynnik rozmnażania.

Dane opisanego wyżej eksperymentu wskazują, że mamy do czynienia z tym samym typem walki o byt: walką dwóch gatunków mających według Gausego tę samą niszę ekologiczną<sup>1</sup>. Materiał pokarmowy jest jednakowo dostępny dla obu gatunków. Jeżeli zmienimy warunki ekologiczne (np. pokarm plus nasycenie środowiska produktami metabolizmu), typ walki o byt może się zupełnie zmienić, jak to wynika z badań Gausego, Nastukowej i Alpatowa (1934). Miały one na celu określenie, jaki wpływ na konkurencję między dwoma gatunkami wywiera środowisko „biologicznie uwarunkowane” (conditioning of the medium) przez produkty wydalania obu gatunków, czyli przekształcone przez działalność życiową populacji.

Czystą kulturę *Bacillus proteus* stanowiącą pokarm pantofelków dzielono na dwie części — do jednej wpuszczono określoną ilość *P. caudatum*, a do drugiej tę samą ilość *P. aurelia*. W obu hodowlach następował wzrost ilościowy populacji do pewnego stanu zagęszczenia; w momencie gdy wzrost populacji ustawał, uwalniano od pantofelków płyn, który służył do dalszych eksperymentów jako środowisko przekształcone, w którym hodowano jednogatunkowe i mieszane populacje obu gatunków.

Wszystkie hodowle zaopatrzone na początku doświadczenia w pewną ilość pokarmu (drożdże *Saccharomyces exiguus*), po czym obserwowano, jaki będzie przebieg rozwoju w każdej z nich bez dostarczania nowego zapasu pokarmu i bez odnawiania środowiska.

Stwierdzono, że środowisko *P. aurelia* jest dla obu gatunków mniej korzystne. Współczynnik rozmnażania *P. caudatum* żyjącego w środowisku uwarunkowanym „homotypicznie” (czyli przez własne wydaliny) jest większy niż współczynnik rozmnażania *P. aurelia* w homotypicznej hodowli. Gause opisując to zjawisko podaje równocześnie wynik jednego ze swoich wcześniejszych eksperymentów nad tymi dwoma gatunkami: w środowisku zawierającym bakterie *Bacillus pyocyaneus* — współczynnik rozmnażania okazał się większy u *P. aurelia*. Oczywiście jest więc, że sytuacja ekologiczna (wpływ innych organizmów) może zupełnie zmienić stopień mnożności gatunków.

Po przebadaniu rozwoju jednogatunkowych hodowli autorzy przystąpili do doświadczeń nad rozwojem mieszanej hodowli obu gatunków, pro-

<sup>1</sup> Dziś uważamy, że nie ma dwóch gatunków o identycznych niszach ekologicznych mogą one być najwyżej bardzo zbliżone.

wadzonej w takich samych warunkach, jak jednogatunkowe. Można było w tych warunkach zaobserwować dwie fazy zmian populacji mieszanej. Pierwsza to konkurencja między dwoma gatunkami o ograniczony zapas substancji pokarmowych. Po początkowym procesie wzrostu liczebności populacji do pewnego poziomu następuje konkurencja między dwoma gatunkami o pokarm, a po pewnym czasie zaczyna się druga faza — faza wymierania populacji.

Ze stosunku pomiędzy wyliczonymi współczynnikami rozmnażania populacji danego gatunku w hodowlach jednogatunkowych i mieszanych obliczono stopień depresji gatunku w zależności od obecności drugiego, czyli mówiąc innymi słowami — energię jego konkurencji w danych warunkach. Z eksperymentów wynika, że w hodowlach jednogatunkowych oraz w hodowlach mieszanych o środowisku systematycznie odnawianym *Paramecium caudatum* rozmnaża się szybciej niż *P. aurelia*. Natomiast w hodowlach mieszanych o środowisku przekształconym mnożność obu gatunków się zmniejsza, a w środowisku przekształconym przez wydaliny *P. caudatum* mnożność tego gatunku jest nawet mniejsza od mnożności *P. aurelia*.

Ogólny wniosek z tych eksperymentów jest taki, że sytuacja ekologiczna może zasadniczo zmienić kierunek i wynik konkurencji w hodowlach mieszanych.

Przy analizie fazy wymierania okazuje się, że *P. caudatum* wymiera gwałtownie i w 18 dniu hodowli zanika całkowicie; natomiast pozostałe 10% populacji *P. aurelia* — po zlikwidowaniu około 90% populacji w fazie wymierania — przystosowuje się do niekorzystnych warunków i żyje jeszcze przez pewien czas.

Populacja *P. aurelia* potrafi lepiej przystosować się do niekorzystnych warunków eksperymentu niż populacja *P. caudatum*.

A oto końcowe wnioski autorów.

*Paramecium caudatum* w warunkach eksperymentu ma przewagę nad *P. aurelia* w szybkości wzrostu liczebności populacji, natomiast *P. aurelia* przewyższa *P. caudatum* w wytrzymałości na działanie produktów wydalania i w dostosowywaniu się do środowiska niekorzystnie biologicznie uwarunkowanego.

Ma to zasadnicze znaczenie przy określaniu ogólnego współczynnika walki o byt obu populacji. Jeżeli decydującym motorem konkurencji jest gwałtowne użytkowanie zapasów pokarmowych, *P. caudatum* ma przewagę nad *P. aurelia*, lecz jeżeli głównym motorem konkurencji jest wytrzymałość na działanie produktów wydalania, to przewagę ma *P. aurelia*.

W warunkach normalnych przewagę w procesie konkurencji może zdobyć jeden lub drugi gatunek zależnie od tego, która z tych cech okaże się decydująca w konkretnie istniejącej sytuacji ekologicznej.

G a u s e podkreśla, że należy być bardzo ostrożnym w uogólnianiu wniosków z jednego typu eksperymentów.

Przedstawię teraz badania eksperymentalne G a u s e g o (1935) dotyczące innego problemu — jak mianowicie zachowują się gatunki o różnych niszach ekologicznych, konkurujące o ten sam pokarm; sytuacja taka zdaniem G a u s e g o jest bardziej zbliżona do warunków panujących w naturze.

Do badań użyto 3 gatunki pierwotniaków: *P. caudatum* i *P. aurelia*, mające wg Gausego tę samą niszę ekologiczną oraz *P. bursaria* — charakteryzujący się inną niszą ekologiczną. Pokarmem pantofelków były drożdże — *Saccharomyces exiguus* oraz bakterie *Bacillus pyocyaneus*.

Codziennie odnawiano środowisko.

Przeprowadzono 2 serie doświadczeń nad zachowaniem się mieszanym populacji: 1) *P. caudatum* i *P. bursaria* oraz 2) *P. aurelia* i *P. bursaria*.

1. Osobniki *P. bursaria* trzymają się głównie w pobliżu dna i na ściankach probówek; przebywanie w gorszych warunkach tlenowych umożliwia im symbioza z glonami, dzięki którym przybierają kolor ciemnozielony. Żywią się głównie komórkami drożdży, które opadają na dno. Osobniki *P. caudatum* trzymają się prawie wyłącznie górnych warstw płynu i żywią się głównie bakteriami. Należy zaznaczyć, że oba typy pokarmu pobierane są przez oba gatunki równie chętnie. Wybiórczość pokarmowa, jaką stwierdzamy w doświadczeniu, jest skutkiem różnych właściwości nisz ekologicznych obu gatunków. Odżywiają się one po prostu dostępnym im pokarmem.

2. W doświadczeniach z populacjami *P. bursaria* i *P. aurelia* — pokarm stanowiły wyłącznie komórki drożdży. *P. bursaria* zużywał pokarm osiadający na dnie, *P. aurelia* pochłaniał cząstki pokarmowe, znajdujące się w zawieszynie w wyższych warstwach płynu. Co 12 godzin wstrząsano probówkami, aby cały pokarm nie znajdował się na dnie.

Wyniki doświadczenia doprowadziły do wniosku, że gatunki o różnych niszach ekologicznych, odżywiające się tym samym pokarmem, mogą żyć razem przez czas nieskończenie długi bez eliminowania jednego z nich przez drugi. Po pewnym okresie początkowego wzrastania liczebności ustala się określony poziom ilościowy obu populacji, który trwa przez cały czas doświadczenia.

Zgadza się to z teoretycznymi wynikami analizy matematycznej, przeprowadzonej przez V o l t e r r e.

W powyższych hodowlach dawano obu gatunkom „równy start” — ustalając określony i równy dla obu gatunków stan początkowy. G a u s e zadał sobie jednak pytanie — jaka jest rola warunków początkowych w rozwoju konkurencji międzygatunkowej.

Otóż, jeżeli dodać kilka osobników *P. bursaria* do zagęszczonej hodowli *P. caudatum*, zauważy się, że po pewnym czasie wypierają one część osobników *P. caudatum* i wytwarzają się typowe dla mieszanej populacji stosunki ilościowe obu gatunków. Warunki początkowe (większa liczebność *P. caudatum*) nie mają wpływu na strukturę populacji mieszanej w stanie równowagi.

Jeżeli natomiast do zagęszczonej hodowli *P. bursaria* dodać kilka osobników *P. caudatum*, będą się one utrzymywać w hodowli, lecz bez tendencji do zwiększania się ilościowego. W tym przypadku warunki początkowe mają wpływ na strukturę mieszanej hodowli pierwotniaków i proste teoretyczne wnioski oparte tylko na analizie matematycznej nie mają tu zastosowania, jeżeli nie uwzględni się w nich wpływu produktów metabolizmu.

Po następnym doświadczeniu G a u s e g o okazało się, że *P. bursaria* nie jest wrażliwy na produkty metabolizmu, natomiast *P. caudatum* bardzo silnie na nie reaguje. Doświadczenie to wykonano następująco: umieszczono w normalnym środowisku płynnym *P. caudatum* oraz *P. bursaria* — każdy gatunek osobno. Po 24 godzinach odfiltrowano płyn, dodano do niego drożdży *Saccharomyces exiguus* i bakterii *Bacillus pyocyaneus*. Wlano po 2 cm<sup>3</sup> tegoż płynu do probówek i umieszczono w nich po 10 osobników badanego gatunku; założono jednocześnie takiego samego typu hodowle kontrolne w środowisku świeżym. Wyniki doświadczenia podaje poniższa tabelka.

Szybkość rozmnażania *P. caudatum* i *P. bursaria*  
w środowisku przekształconym

(Ilość osobników rozwijających się po 24 godzinach. Ilość początkowa — 10)

	kontrolne hodowle	środowisko po <i>P. bursaria</i>	środowisko po <i>P. caudatum</i>
<i>Paramecium caudatum</i>	47	33	31
<i>Paramecium bursaria</i>	24	24	24

Jak widać z tabelki, gatunek *P. bursaria* ma po 24 godzinach tę samą ilość osobników w hodowli kontrolnej, co i w obu hodowlach doświadczalnych, *P. caudatum* natomiast znacznie słabiej rozmnaża się w środowisku przekształconym przez produkty wydalania. Zrozumiałe jest więc, że *P. caudatum* nie może wzrastać ilościowo i wypierać osobników konkurujących z zagęszczoną populacją *P. bursaria*, w której zdążyły się nagromadzić duże ilości produktów wydalania.

Te ostatnie typy doświadczeń wskazują wyraźnie, jak skomplikowane są procesy walki o byt nawet w uproszczonych warunkach laboratoryjnych i jak trzeba być ostrożnym w operowaniu teoretycznymi prawidłowościami, do których doprowadza matematyczna analiza tych zjawisk.

G a u s e podchodził do zagadnień konkurencji gatunków wielostronnie, miał duże wyczucie sytuacji biologicznej organizmów i bardzo ostrożnie uogólniał wyniki swoich eksperymentów. Przedstawiam tylko mały wycinek jego ciekawych badań, obejmujących najrozmaitsze strony zagadnienia konkurencji, ale nawet z tego pobieżnego zestawienia wyników kilku jego prac widać bogactwo ich problematyki.

G a u s e zajmował się również ogólnymi problemami biocenologii (patrz np. artykuł z 1936 roku) i miał własne koncepcje na temat biocenozy jako zorganizowanej jednostki biologicznej.

Nie wchodząc w ciekawe rozważania biocenologiczne G a u s e g o należy jednak zaznaczyć, że wyniki swoich prac eksperymentalnych uogólniał w próbach tworzenia teorii biocenotycznej. Biocenoza według G a u s e g o podlega rozwojowi, a głównymi czynnikami tego rozwoju są związki biocenotyczne pomiędzy organizmami, takie jak konkurencja, destrukcja i wzajemna pomoc.

Ważną cechą biocenozy jest utrzymywanie stałej kombinacji gatunków przez procesy regulacyjne. Mechanizmem tej regulacji jest w znacznym stopniu konkurencja międzygatunkowa. Znaczenie regulacji w przy-

padku 2 konkurujących o pokarm gatunków należących do różnych nisz ekologicznych polega na wzajemnym „spychaniu się” w wyłączające się wzajemnie strefy maksymalnie korzystne dla obu gatunków, co doprowadza do pewnej stabilności układu. Każde zakłócenie tego stanu prowadzi automatycznie (dzięki konkurencji) do ponownego odtworzenia określonej struktury układu.

\* \* \*

Badania nad konkurencją owadów żyjących w środowisku mącznym lub w zbiorach ziaren pszenicy przeprowadził *Crombie* (prace z lat 1941—1946; wyniki zestawione w 1947). Prowadził on doświadczenia nad trzema gatunkami chrząszczy: *Rhizoperta dominica*, *Tribolium confusum*, *Oryzaephilus surinamensis* oraz nad motylem: *Sitotroga cerealla*.

W pracach podaje dane z biologii tychże owadów, opis ich zwyczajów, rozrodu i stadiów rozwojowych. Podaje tylko te dane z biologii badanych owadów, które są konieczne dla zrozumienia wyników eksperymentów. Dorosłe chrząszcze żyją kilka miesięcy, samice po kopulacji składają zapłodnione jaja mniej więcej przez cały dalszy okres swego życia. Obie płcie żyją tak samo długo.

Zarówno owady dojrzałe, jak i larwy *Tribolium* i *Oryzaephilus* żywią się ziarnami pszenicy lub mąką, a przeobrażają się w poczwarkę w jamkach pomiędzy ziarnami lub w mące. Dojrzałe owady *Rhizoperta* żywią się tym samym pokarmem, lecz larwy ich, podobnie jak larwy *Sitotroga*, muszą dla przepoczwarzenia wdrażać się w ziarna pszenicy. Dojrzałe owady *Sitotroga* żyją najwyżej do kilku tygodni. Samica składa po kopulacji wszystkie swoje jaja w ciągu kilku dni.

Wzrost ilościowy populacji tych owadów uzależniony jest od czynników wpływających na rozród, takich jak stosunek ilościowy płci, długość życia dojrzałych osobników; mnożność zależy od płodności owadów, ilości płodnych jaj, od śmiertelności jaj, larw i poczwarek. Działanie tych czynników w mniej więcej stałych warunkach fizycznych zależy od zagęszczenia populacji. Czynniki zagęszczenia może wpłynąć na zmniejszenie liczebności populacji różnymi drogami — przez ograniczenie pokarmu, tlenu lub przestrzeni i przez akumulację produktów wydalania i innych przekształcających w określony sposób środowisko.

*Crombie* zbadał najpierw dynamikę wzrostu populacji poszczególnych gatunków. Oto jego najogólniejsze wnioski, dotyczące badanych oddzielnie populacji wyżej wymienionych gatunków:

w środowisku nieodnawianym o ograniczonym zapasie pokarmu populacje wzrastały ilościowo do pewnego maksimum, a następnie zaczynały zmniejszać się w zależności od wyczerpywania pokarmu i stopniowego „zatrucia” środowiska. Larwy przestawały się rozwijać i przepoczwarzać. Populacje *Tribolium* i *Oryzaephilus* hodowane oddzielnie w najwłaściwszym dla nich środowisku, którym jest mąka, wykazywały początkowo duże ilości młodych stadiów (w okresie zwiększania się ilościowego każdej populacji), a w okresie zmniejszania się — duże ilości owadów dojrzałych. W populacji *Oryzaephilus* ustawało również składanie jaj.

W środowisku odnawianym, w którym ilość pokarmu stale utrzymywano na wystarczającym poziomie, populacje badanych

gatunków rosły do pewnego niezależnego od początkowej ilości owadów poziomu, który utrzymywał się stale; występowały najwyżej niezbyt wielkie fluktuacje ilościowe wokoło tej wartości. Jedynie populacja dojrzałych osobników *Sitotroga* fluktuowała gwałtownie, gdyż dojrzałe owady wymierały jeszcze przed wyjściem z jaj larw następnego pokolenia. Ciekawą jest rzeczą, że ten maksymalny poziom ilościowy wszystkich badanych oddzielnie gatunków utrzymywał się stale poniżej poziomu, na który zezwalał zapas pokarmu. Crombie uważa, że był on utrzymywany dzięki konkurencji między osobnikami jednego gatunku o miejsce dla składania jaj.

Następnie Crombie analizował, jakie zmiany wprowadza obecność innego gatunku o bardzo zbliżonej niszy ekologicznej.

W hodowlach mieszanych utrzymywanych w środowiskach odnawianych, czynnikiem konkurencji międzygatunkowej było głównie miejsce dla składania jaj. W hodowlach mieszanych prowadzonych w środowisku przekształconym przez działalność życiową populacji występowała konkurencja o pokarm na tle wytrzymałości różnych stadiów rozwojowych oraz różnych gatunków na szkodliwy wpływ produktów wydalania; jeżeli pokarmu było pod dostatkiem, najważniejszym czynnikiem było działanie produktów metabolizmu.

W środowisku odnawianym redukcja płodności populacji mieszanych *Rhizoperta*, *Sitotroga* i *Oryzaephilus* występuje tylko jako skutek konkurencji o miejsce dla składania jaj.

W populacjach mieszanych *Tribolium* i *Oryzaephilus* hodowanych w środowisku odnawianym najważniejszym czynnikiem redukującym ilość urodzeń jest niszczenie młodych stadiów jednego gatunku przez dojrzałe owady drugiego gatunku. *Tribolium confusum* jest gatunkiem bardziej drapieżnym, pożerającym nie tylko jaja, lecz i poczwarki *Oryzaephilus*. *Oryzaephilus* atakuje zaś tylko jaja *Tribolium* i to w stopniu znacznie mniejszym. *Tribolium* eliminuje z hodowli *Oryzaephilus*, gdyż skuteczniej niszczy niedojrzałe stadia rozwojowe *Oryzaephilus* oraz ma wyższy stopień rozmnażania.

W mieszanych populacjach *Rhizoperta* i *Sitotroga* w środowisku odnawianym — *Rhizoperta* zawsze eliminuje *Sitotroga*, gdyż ma większy współczynnik rozmnażania i przeżywania. Dojrzałe *Sitotroga* szybko wymierają, osobniki dojrzałe *Rhizoperta* żyją długo i przez cały czas znoszą jaja.

Natomiast w warunkach przekształconego środowiska najważniejszym czynnikiem jest działanie produktów metabolizmu. Jest ono głównym czynnikiem powodującym śmiertelność larw i poczwerek oraz wpływającym na długość trwania stadium larwalnego *T. confusum*, jak to wykazali w 1939 r. Park, Miller i Lutherman. Natomiast jaja *Tribolium* nie są wrażliwe na ten czynnik.

W populacjach *Rhizoperta* i *Sitotroga* w środowisku nieodnawianym nie zachodzi zmniejszanie płodności nawet przy maksymalnych zagęszczeniach. Larwy tych gatunków odznaczają się dużą biologiczną niezależnością od osobników dojrzałych, są niewrażliwe na działanie produktów metabolizmu i na niedostateczny zapas tlenu w środowisku. I vice versa — zagęszczenie larw nie wywiera również wpływu na wielkość populacji dojrzałych owadów i na ich płodność. Larwy tych gatunków

(patrz wyżej) przepoczwarczają się wewnątrz ziaren pszenicy i w razie nadmiernego zagęszczenia występuje u nich konkurencja o ziarna pszenicy. Nie ma dowodów na to, że postrzegają w jakiś sposób na dystans inne larwy, raczej szukają przypadkowo i przekonują się o obecności drugiego osobnika w ziarnie przez przypadkowe zetknięcie. Wtedy walczą z sobą czynnie — jak zaobserwował *Crombie* — i albo jedna z nich zostaje zabita albo wycofuje się i migruje w inną okolicę środowiska. Śmiertelność larw jest więc całkowicie uzależniona od ich zagęszczenia i jest wynikiem przypadkowego szukania i przypadkowych spotkań. W konkurencji międzygatunkowej między larwami — *Rhizoperta* odznacza się większym stopniem przeżycia niż *Sitotroga* i eliminuje ten gatunek.

Do tej pory omawiane były hodowle mieszane gatunków na ogół eliminujących się wzajemnie ze względu na bardzo podobne wymagania. Jeżeli jednak odpowiednio modyfikować środowisko i eliminujące się gatunki *Tribolium* i *Oryzaephilus* hodować razem nie w zwykłej mące lecz w roztartym ziarnie pszenicy lub w mące zawierającej kawałki drobnych szklanych rurek, których otworki są odpowiednie dla larw *Oryzaephilus*, a za małe dla *Tribolium*, to oba gatunki mogą żyć razem obok siebie bez żadnej eliminacji.

Jeżeli nisze ekologiczne gatunków są wyraźnie różne, to w hodowli mieszanej ustala się pewien poziom ilościowy obu populacji, który jest dość trwały.

I tak populacje mieszane hodowane w parach: *Rhizoperta* — *Oryzaephilus*, *Sitotroga* — *Oryzaephilus* oraz *Rhizoperta* — *Tribolium* mogły współżyć razem, gdyż nisze obu partnerów wszystkich trzech par nie są identyczne. Larwy *Rhizoperta* i *Sitotroga* rozwijają się bowiem wewnątrz ziaren i w ten sposób unikają ataków konkurenta.

*Crombie* zestawił w poniższej tabelce wyniki konkurencji między parami czterech badanych gatunków w środowiskach odnawianych.

Ogólne wyniki ciekawych doświadczeń *Crombiego* potwierdzają w ogólnych zarysach wnioski prac *Gausego*.

*Crombie* w swoim artykule na temat międzygatunkowej konkurencji, w którym m.in. podaje opisy doświadczeń laboratoryjnych oraz wyniki analizy zagadnienia konkurencji różnych grup zwierzęcych i roślinnych w terenie, dochodzi do następujących wniosków. Konkurencja występuje między gatunkami o podobnych zwyczajach i potrzebach w okresach, gdy stosunek ich populacji do zasobów środowiska osiąga pewną wartość. Środowisko może się zmieniać, „faworyzując” raz jeden gatunek, drugi raz inny — z nim konkurujący; wtedy występują fluktuacje ilościowe obu gatunków. Jeżeli warunki zewnętrzne są względnie stałe, to dwa gatunki o identycznych lub podobnych zwyczajach i potrzebach nie mogą współżyć na jednym miejscu, o ile zasoby środowiska są ograniczone. Autor stwierdza, że wyniki jego prac potwierdzają pogląd *Darwina* na zagadnienie konkurencji. Powołuje się on również na całą szkołę matematycznego kierunku biologii (*Lotka* 1925, *Volterra* 1926, *Kostitzin* 1937, *Volterra* i *d'Ancona* 1935, *d'Ancona* 1942) oraz na wyniki prac eksperymentalnych *Gausego*.

*Crombie* zastanawia się, na czym polega wyższość jednego gatunku nad drugim w procesie konkurencji i dochodzi do wniosku, że



wyższosc tę należy oceniać w ramach całego cyklu życiowego populacji. Ważnymi cechami charakteryzującymi gatunek zwyciężający w konkurencyjnej walce o byt są zarówno przystosowanie, jak i przystosowawczość. W konkurencji gra często główną rolę wysoki stopień mnożności i przeżywalności gatunku, charakterystyczny dla niego niezależnie od

	<i>Sitotroga cerealella</i>	<i>Oryzaephilus surinamensis</i>	<i>Tribolium confusum</i>
<i>Rhizoperta dominica</i>	Pszenica: Rh. eliminuje S.; larwy Rh. eliminują larwy S.; Rh. zwycięża w konkurencji	Pszenica: oba g-ki przeżywają. Niedojrz. formy Rh. są chronione. O. nie atakowany.	Oba g-ki przeżywają w pszenicy. Niedojrz. formy Rh. są chronione. T. nie atakowany.
<i>Oryzaephilus surinamensis</i>	Oba g-ki przeżywają w pszenicy. Niedojrz. formy S. są chronione. O. nie atakowany.		T. eliminuje O. w mące: oba g-ki pożerają niedojrz. stadia konkurenta, lecz T. jest bardziej drapieżny.  Oba g-ki przeżywają w rozrutej pszenicy lub w mące z ochronnymi rurkami dla poczwarek O.

międygatunkowych zależności (przystosowanie). Często jednak wzajemne oddziaływanie, wytwarzające się między dwoma konkurentami, obniża mocno stopień mnożności i przeżywalności jednego gatunku; wówczas zwycięstwo w walce o byt odnosi gatunek odznaczający się większą zdolnością do przystosowania się do zmiennej sytuacji (przystosowawczość). Jeżeli siła wzajemnego oddziaływania na siebie 2 konkurujących gatunków jest równa, to najważniejszą rolę grają warunki początkowe. Zwycięży gatunek, który rozpoczyna konkurencję z wystarczającą ilościowo nadwyżką.

Crombie uważa, że opierając się na tezie — gatunki o tych samych potrzebach konkurujące z sobą nie mogą żyć razem w tym samym miejscu — można wyjaśnić rozprzestrzenienie i występowanie ilościowe wielu gatunków w naturze. Teza ta może rzucić również pewne światło na strukturę naturalnych zgrupowań organizmów i na proces specjacji.

\*

\*

\*

Problematyka międzygatunkowej konkurencji poruszana jest również w pracach znanego ekologu chicagowskiej szkoły populacyjnej Tomasa Parka oraz jego współpracowników. Zajmowali się oni badaniem konkurencji pomiędzy kilkoma gatunkami chrząszczy zbożowych.

Badali oni najpierw podobnie jak C r o m b i e dynamikę oddzielnie hodowanych populacji następujących gatunków: *Tribolium confusum*, *Gnathoceros cornutus* (*Tenebrionidae*) oraz *Trogoderma versicolor* (*Dermestidae*). (P a r k, G r e g g, L u t h e r m a n 1941). Każdy z tych gatunków charakteryzuje się określoną formą wzrostu populacji. Wykreślone na tej podstawie krzywe wzrostu populacji są bardzo różne. Dla badań konkurencji wybrano odpowiednie dla wszystkich trzech gatunków środowisko mączne, które utrzymywano w stałych optymalnych warunkach, odnawiając je co pewien — określony — czas. Co 36 dni przeliczano wszystkie larwy, poczwarki i owady dojrzałe. Przedsięwzięto 2 typy eksperymentów: w pierwszym typie wprowadzano dwa gatunki konkurentów w jednakowych ilościach początkowych; w drugim — wprowadzono różne warianty ilościowe trzech badanych gatunków i w różnych ilościach początkowych.

Okazało się, że w mieszanych populacjach dwóch gatunków — *T. confusum* na ogół eliminował ze wspólnej hodowli oba pozostałe gatunki. *Trogoderma* i *Gnathoceros* są bardziej dobrane i mniejsza zachodzi między nimi konkurencja, chociaż *Gnathoceros* jest w większej ilości wypadków zwycięskim rywalem. W populacjach mieszanych 3-gatunkowych — najwpierw ustępuje z hodowli *Trogoderma* (po 120 dniach), następnie *Gnathoceros*; populacja *Tribolium* staje się stopniowo coraz większa i po wyeliminowaniu konkurentów osiąga normalne charakterystyczne dla siebie zagęszczenie.

Badając konkurencję dwóch gatunków rodzaju *Tribolium*, P a r k (1948) doszedł do wniosku, że wynik konkurencji między gatunkami nie zawsze prowadzi do takich samych wyników, ale zależy od konkretnej ekologicznej sytuacji konkurujących gatunków. Jeżeli w hodowlach obu gatunków dołączył się dodatkowy ekologiczny wpływ pasożyta chrząszczy — sporowca, *Adelina tribolii*, wówczas w ogromnej większości wypadków *T. confusum* wypierał *T. castaneum* — gatunek bardziej podatny na patogenny wpływ pasożyta. Bez oddziaływania czynnika pasożyta *T. castaneum* eliminuje prawie zawsze. *T. confusum*, prawdopodobnie na skutek większej mnożności.

Wyniki tych badań potwierdzają wnioski G a u s e g o, że wpływ różnych czynników w zależności od konkretnej sytuacji ekologicznej gatunku może odwrócić kierunek konkurencji.

W pracy z roku 1955 P a r k i L l o y d (patrz streszczenie w *Ekologii Polskiej* seria B 1, 3—4) na podstawie kilkuletnich badań konkurencji międzygatunkowej *T. confusum* i *T. castaneum* usiłują dowieść, że dobór naturalny może nie wpływać na wynik konkurencji. Wybrali oni do doświadczeń wyselekcjonowane populacje *T. confusum*, które w poprzednich doświadczeniach P a r k a kilka razy z nieznanymi powodów zwyciężyły w konkurencji *T. castaneum*. Przypuszczali, że cechy tych populacji, które zdecydowały o zwycięstwie nad konkurentami zostały w nich utrwalone i że w dalszej konkurencji znów wyjdą zwycięsko. Okazało się jednak w wyniku doświadczeń, że wyselekcjonowane populacje *T. confusum* były na ogół eliminowane przez *T. castaneum*.

Sami autorzy wysuwają szereg zastrzeżeń co do swego ogólnego wniosku i formułują go bardzo ostrożnie, nie kwestionując w zasadzie

roli doboru naturalnego wynikającego z konkurencji międzygatunkowej dla ewolucji.

Oto ich zastrzeżenia:

po pierwsze — siły selekcji działają inaczej w małych, średnich i wielkich populacjach, co zostało stwierdzone w badaniach *Wrighta*,  
po drugie — doświadczeń powyższych nie przeprowadzono zaraz po wyselekcjonowaniu zwycięskich populacji, a dopiero po 11—20 generacjach, a w tym czasie mogły zajść zmiany kierunku selekcji.

Praca streszczona powyżej jest ciekawa, lecz trudno budować na niej jakieś uogólnienia i bezkrytycznie przyjąć wyniki doświadczenia. Wymaga to dalszych badań.

Natomiast dwie poprzednio wspomniane prace (*Park 1948* i *Park, Gregg, Lutherman 1941*) są wyrazem tego samego myślowego nurtu badań jaki zapoczątkował *Gause*.

\*

\*

\*

Wynikające z eksperymentalnych badań *Gausego* twierdzenie, że 2 gatunki o identycznych niszach ekologicznych konkurujące z sobą o pokarm nie mogą żyć razem w jednym miejscu, określone przez biologów jako „teza Gausego” wzbudziło duże zainteresowanie ekologów badających zależności międzygatunkowe w przyrodzie.

*Elton* (1946) zajmujący się od szeregu lat problemami dynamiki liczebności zwierząt w naturze usiłował sprawdzić słuszność „tezy Gausego” analizując prawidłowości występowania bliskich gatunków (gatunki należące do jednego rodzaju) w naturalnych zgrupowaniach zwierząt i roślin w naturze. Zebrał dane z 49 zgrupowań zwierzęcych wyodrębnionych przez różnych badaczy w różnych klimatach (arktyczny, subarktyczny, umiarkowany, tropikalny) i środowiskach, oraz z 27 zgrupowań roślinnych. Wszędzie badał liczbowe występowanie rodzajów o różnych ilościach gatunków. Największy procent przeanalizowanych jednostek naturalnych stanowiły rodzaje o jednym gatunku występującym w zgrupowaniu (86% dla zwierzęcych, 84% dla roślinnych zgrupowań). Średnia liczba gatunków na rodzaj wynosiła 1,38 dla zwierzęcych oraz 1,22 dla roślinnych zgrupowań.

Wyniki powyższe różnią się znacznie od wyników, których dostarczają listy faunistyczne dużych obszarów; np. procent rodzajów o jednym gatunku wynosił dla 11 dużych grup owadów Wielkiej Brytanii — 50, a średnia ilość gatunków na rodzaj — 4,23.

Zdaniem *Eltona* a sytuację tę można interpretować jako historyczny wynik konkurencji pomiędzy gatunkami tego samego rodzaju. Działanie konkurencji doprowadza do tworzenia się odrębnych ekotypów występujących w różnych habitatach.

*Elton* rozróżnia zagadnienie „pionowej organizacji” zwierząt, pod czym rozumie przepływ materii i energii przez różne ogniwa łańcuchów pokarmowych, oraz zagadnienie „poziomej” organizacji zgrupowań zwierzęcych, to znaczy dynamiczne stosunki pomiędzy gatunkami tego samego poziomu odżywczego. To drugie zagadnienie jest zdaniem *Eltona* znacznie mniej poznane przez ekologów; tworzy się pewne koncepcje teoretyczne, które sprawdza się w upraszczających ekspery-

tach, ale konkretnej wiedzy na ten temat jeszcze nie posiadamy. Należy zbadać, dlaczego zwierzęta korzystające z jednego źródła pokarmu (np. żywiące się tą samą roślinnością *Pentatomidae*, koniki polne, gąsienice motyli, norniki, króliki i zwierzęta kopytne) mogą czerpać z tego samego źródła pokarmu, a jednak pozostawać we względnej równowadze i tworzyć stałe zgrupowania na długie lata. Nie dochodzi u nich w ogóle do procesu konkurencji międzygatunkowej, może na skutek tego, że wszystkie zwierzęta mają pod dostatkiem pokarmu, a populacje tych wszystkich gatunków podlegają regulacji ilościowej w następstwie działania jakiegoś innego czynnika poza pokarmem. Gause, Crombie, Park, Gregg i Lutherman badali m. in. problem wypierania się wzajemnego różnych rodzajów w procesie konkurencji. Eltona interesuje najbardziej fakt — co pozwala niektórym rodzajom, korzystającym z tej samej bazy pokarmowej, współżyć z sobą w stanie względnej równowagi, podczas gdy bliskie gatunki na ogół wykluczają się wzajemnie.

Należy wspomnieć również o pracach wybitnego ornitologa angielskiego i ekologa — Dawida Lacka, którego bardzo interesowały problemy współżycia bliskich gatunków. W pracy swojej o „ziębach Darwina”, ptakach występujących na wyspach Galapagos, autor analizując dokładnie biologię, ekologię i rozmieszczenie różnych gatunków tych ptaków omawia również zagadnienie tworzenia się nowych gatunków przez ich ekologiczne różnicowanie się. Zależy ono głównie od specjalizacji pokarmowej, która w warunkach izolacji geograficznej, poprzez tworzenie się różnych ras geograficznych, doprowadziła do wykształcenia różnych gatunków.

Na przykładzie „zięb Darwina” Lack występuje przeciwko tezie Robsona i Richardsa (1936), jakoby różnice między blisko spokrewnionymi gatunkami zwierząt należały do typu zmian nieprzystosowawczych. Lack wysuwa tezę, że blisko spokrewnione gatunki różnią się od siebie cechami, grającymi bardzo ważną rolę w ich zdolności przetrwania. Lacka zastanawia problem, co się dzieje, jeżeli po okresie wytworzenia się odrębnych ras geograficznych, nie krzyżujących się z sobą, spotykają się one znów na jednym terenie. Istnieją według Lacka różne możliwości.

1. Całkowita eliminacja jednej formy przez drugą.
2. Eliminacja jednej formy z obszaru, w którym zasięgi ich pokrywają się. W strefie granicznej o warunkach pośrednich obie formy mogą współżyć z sobą.
3. Wypieranie się obu ras w różne strefy (facje) środowiska przodków. Wówczas obie formy mogą również współżyć z sobą na jednym obszarze eliminując się stale ze stref korzystniejszych dla jednej z form.
4. Współżycie obu form na jednym obszarze w wypadku, gdy odżywiają się innym pokarmem (np. formy wielkie i małe, formy różniące się budową dzioba). Mogą to być również formy mające w sezonie rozmnażania inne miejsca występowania, a w sezonie zimowym te same. Lub na odwrót — mogą konkurować z sobą tylko w sezonie rozmnażania.

Lack wykazuje, że powyższe możliwości są realizowane przez sposób życia różnych gatunków „zięb Darwina” z wysp Galapagos. Wystę-

puje u nich dywergencja geograficzna, biotopowa, dywergencja na skutek specjalizacji w pokarmie, wreszcie na skutek różnych rozmiarów dzioba, co prowadzi do odżywiania się innym pokarmem.

W innej swojej pracy Lack (1945) stwierdza, że wiele gatunków blisko spokrewnionych, brytyjskich ptaków niewróblowatych różni się znacznie pod względem ekologii. Analizuje tam jeden z przypadków, kiedy występują na wspólnym obszarze dwa bardzo blisko spokrewnione gatunki kormoranów (*Phalacrocorax carbo* i *P. aristotelis*). Wykazuje, że różnią się one tak miejscem gniazdowania jak i pokarmem. Separacja ekologiczna uniemożliwia konkurencję między nimi i dlatego mogą one występować w tych samych miejscach.

W innej pracy (1946) powołując się na badania Lotki, Volterry, Gausego i Crombiego analizuje Lack różne prace badawcze a szczególnie Uttendörfera nad pokarmem ptaków drapieżnych w Niemczech (*Falconiformes* i *Strigiformes*). Są to grupy, w których konkurencja o pokarm jest szczególnie ciekawa, gdyż nie mają one właściwie wrogów wśród innych zwierząt. Lack wykazuje, że większość analizowanych gatunków nie konkuruje o pokarm; do wyjątków należy kilka gatunków z różnych rodzajów ptaków drapieżnych, odżywiających się drobnymi ssakami. Są to rodzaje: *Falco*, *Buteo*, *Asio*, *Circus* i *Tyto* odżywiające się lemingami i normikami. Wszystkie te drapieżce wykazują specjalne przystosowania do zmiennej liczebności swoich ofiar. W latach masowych pojawów gatunków, stanowiących ich pokarm, lęgą się dwukrotnie w ciągu roku przy czym ilość składanych jaj jest większa. W latach wyjątkowo małej liczebności ofiar mogą nie rozmnażać się w ogóle. Niektóre z nich, np. *Asio flammeus*, *Nyctea scandiaca* potrafią w latach depresji lemingów wyemigrować na inne tereny.

Gatunki te nie są jednak wyjątkiem niezgodnym z „tezą Gausego” i Lack stara się tego dowieść w następujący sposób.

W warunkach wielkiej liczebności drobnych ssaków, między drapieżnikami, które odżywiają się nimi, nie zachodzi konkurencja o pokarm, ponieważ jest on dostępny w ilości przewyższającej ich zapotrzebowanie. W takich okresach nawet te gatunki drapieżców, których podstawowym pokarmem są inne zwierzęta, przechodzą w znacznym stopniu na łowienie myszy i lemingów. Oczywiście wynika z tego, że drapieżniki nie są czynnikiem regulacji ilościowej drobnych gryzoni (popierają to wyniki badań Erringtona i Siewiercowa nad stosunkiem ofiara-drapieżca). Natomiast w okresach silnej depresji lemingów i myszy, drapieżniki przechodzą na inny rodzaj pokarmu, wchodząc w czasową konkurencję z innymi gatunkami. Lack usiłuje udowodnić swoją tezę, opierając się na badaniach nad drapieżcami Grenlandii (Manniche, Pedersen).

Lack potwierdza wyniki prac eksperymentalnych Gausego, lecz uważa, że u gatunków polifagicznych, jak opisane drapieżce, sytuacja ekologiczna jest jednak znacznie bardziej skomplikowana i trudno ją wyrazić tak prostymi zależnościami.

W 1944 roku na posiedzeniu Brytyjskiego Towarzystwa Ekologicznego rozpatrywano zagadnienie ekologii blisko spokrewnionych gatunków. Elton i Lack bronili „tezy Gausego” opierając się na wynikach swoich badań. Varley twierdził, że tam, gdzie czynniki wywo-

łujące śmiertelność wśród populacji działają z dużym natężeniem (np. czynniki fizyczne lub drapieżce), następuje geograficzne przemieszczenie blisko spokrewnionych gatunków. Natomiast, gdy działanie tych czynników jest nieznaczne, wówczas może dojść do konkurencji i następnej eliminacji jednego z gatunków. Inni jeszcze bardziej podkreślali zależność powstawania i wyniku konkurencji od warunków środowiska.

Diver, który badał zagadnienie spokrewnionych gatunków (praca z 1940 r.), atakował „tezę Gausego” twierdząc, że przy uproszczonym matematycznym i eksperymentalnym podejściu do zagadnienia nie bierze się pod uwagę wielu czynników, które mogą zapobiegać konkurencji w naturze lub wywoływać ją (atak drapieżców, ruchliwość, struktura i wzrost populacji, stosunek cyklu życiowego do cyklu rocznego, granice tolerancji gatunku w stosunku do środowiska, sposoby rozprzestrzeniania się itp.). Podawał szereg przykładów gatunków roślinnych i zwierzęcych żyjących w tym samym miejscu i mających bardzo podobne potrzeby życiowe. Stwierdził, że mamy za mało dowodów bezpośrednich na to, że współżycie czy rozdział spokrewnionych gatunków zależy od procesu konkurencji o przestrzeń czy pokarm. Inne czynniki utrzymują zwykle populacje na poziomie niższym od tego, na którym zaczynają się poważniejsze braki przestrzenne czy pokarmowe.

Nie jest moim zamiarem poddawać w tym artykule krytyce poglądy całej omówionej tu szkoły biologicznej; należy jednak stwierdzić, że głosy krytyki (np. Bodenheimer, 1938, Gilbert, Reynoldson, Hobart, 1952, Solomon, 1955 i wielu innych) były dość liczne. Można je sprowadzić do ogólnego zastrzeżenia: wyniki badań eksperymentalnych wykonywanych w warunkach sztucznych nie można przenosić na warunki panujące wśród gatunków w przyrodzie. O konkurencji w naturze wiemy bardzo mało. Jest to zupełnie zrozumiałe i żaden z wymienionych badaczy nigdy mechanicznie i dosłownie nie odnosił wyników badań do warunków w przyrodzie, chociaż niektórzy, jak np. Gause (1936) wykorzystywali je częściowo przy budowaniu ogólniejszych teorii biocenotycznych. Zasługą ich jest próba ściślejszego podejścia do zagadnienia konkurencji, próba ujęcia jej w jakieś konkretniejsze od dotychczasowych ramy. Skomplikowane zależności międzygatunkowe usiłowali przedstawiciele tego kierunku zbadać z wielu stron, analizując: konkurencję o pokarm bliskich i bardziej zróżnicowanych ekologicznie gatunków; konkurencję o przestrzeń larw i owadów dojrzałych różnych gatunków szkodników zbożowych; wpływ przekształconego i odnawianego środowiska na stosunki międzygatunkowe; rolę warunków początkowych (nadwyżka ilościowa) w konkurencji; wpływ zmienionych czynników biocenotycznych na kierunek konkurencji; sposób występowania różnych gatunków jednego rodzaju; ekologiczną izolację spokrewnionych gatunków i wiele innych problemów, których nie poruszyłam.

Zależności międzygatunkowe są ciągle jeszcze dla nas zagadnieniem trudnym i nieznanym. Wciąż jeszcze nie mamy wypracowanej właściwej metodyki badań zgrupowań zwierzęcych. Szkoła matematyczno-eksperymentalna w ekologii ma tę wielką zasługę, że — jak się wyraża Solomon — wykonała na tym polu pracę pionierską.

## PIŚMIENICTWO

1. British Ecological Society. Easter Meeting 1944 — Symposium on „The ecology of closely allied species“. — J. Anim. Ecol. **13**, 1.
2. Bodenheimer, F. S. 1938 — Problems of animal ecology. — Oxford.
3. Crombie, A. C. 1944 — On intraspecific and interspecific competition in larvae of graminivorous insects. — J. Exper. Biol. **20**.
4. — 1945 — On competition between different species of graminivorous insects. — Proc. Roy. Soc. B. **132**.
5. — 1947 — Interspecific competition. — J. Anim. Ecol. **16**.
6. Diver, C. 1940 — The problem of closely related species living in the same area. — In J. Huxley „The new systematics“. Oxford.
7. Elton, Ch. 1946 — Competition and the structure of ecological communities. — J. Anim. Ecol. **15**, 1.
8. Gause, G. F. 1935 — Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie. — Act. Scien. Industr. **277**.
9. — 1936. — The principles of biocenology. — Quart. Rev. Biol. **11**.
10. Gause, G. F., Nastukova, O. K., Alpatov, W. W. 1934 — The influence of biologically conditioned media on the growth of a mixed population of *Paramecium caudatum* and *P. aurelia*. — J. Anim. Ecol. **3**.
11. Gilbert, O., Reynoldson, T. B., Hobart, J. 1952 — Gause's hypothesis: an examination. — J. Anim. Ecol. **21**.
12. Kostitzin, V. A. 1939 — Mathematical biology. —
13. Lack, D. 1945 — The ecology of closely related species with special reference to cormorant (*Phalacrocorax carbo*) and shag (*P. aristotelis*). — J. Anim. Ecol. **14**.
14. — 1946 — Competition for food by birds of prey. — J. Anim. Ecol. **15**, 2.
15. — 1949 — Darwinowy wjurki — Moskwa.
16. Park, T. 1943 — Inter-species competition within populations of the genus *Tribolium*. — Anat. Rec. **87**.
17. Park, T., Gregg, E. V., Lutherman, C. Z. 1941 — Studies in population physiology. X. Interspecific competition in populations of granary beetles. — Physiol. Zool. **14**.
18. Park, T., Lloyd, M. 1955 — Natural selection and the outcome of competition. — American Naturalist VII—VIII. 89, 847.
19. Robson, G. C., Richards, O. W., 1936 — The variation of animals in nature.
20. Solomon, M. E. 1955 — Theoretical population dynamics. — J. Anim. Ecol. **24**, 1.
21. Volterra, V. 1928 — Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. — Przedruk w „Animal Ecology“ — Chapman 1931.