ISSN 0254-3486 = *S.A. Tydskrif vir Natuurwetenskap en Tegnologie* 6, no. 4 1987

Is interspesiekompetisie 'n belangrike struktuurontwikkelingskrag in diergemeenskappe?

P.A.J. Ryke
Buro vir Navorsing, PU vir CHO, Potchefstroom 2520

UITTREKSEL

Dit is tot onlangs nog aanvaar dat kompetisie die oorheersende ekologiese wisselwerking is. Interspesiekompetisie is algemeen beskou as die hoofmeganisme wat gemeenskapstruktuur en -organisasie bepaal en dus vir die verspreiding en talrykheid van spesies verantwoordelik is. Die literatuurvolume wat indirekte getuienis lewer ten gunste van kompetisie (waarnemingsbenadering) is baie groter as die getal ondersoeke wat direkte getuienis verskaf (eksperimentele benadering). Dit is deels die rede waarom die belang van kompetisie in gemeenskapekologie deur sommige ekoloë bevraagteken word. Die sterkste getuienis vir kompetisie is afkomstig van beheerde veldeksperimente wat die getalle van vermeende mededingers manipuleer. Dit word beklemtoon dat die bepaling van wisselwerkingkoëffisiënte noodsaaklik is vir die bestudering van kompetisie in die veld en om die teorieë te toets. In gemeenskapstudies moet die vraag gevra word hoe belangrik kompetisie is gemeet teen die relatiewe waardes van ander prosesse. 'n Meganistiese perspektief kan 'n kragtige heuristiese werktuig vir gemeenskapekoloë wees.

ABSTRACT

Is interspecific competition a major structuring force in animal communities?

Until recently the view that competition is the dominant ecological interaction was the prevailing one. Interspecific competition was widely regarded as a principal mechanism in determining community structure and organization and thus the distribution and abundance of species. The volume of literature that provides indirect evidence in favour of competition (observational approach) greatly exceeds the number of studies that provide direct evidence (experimental approach). In part for this reason the importance of competition in community ecology is questioned by some ecologists. The strongest evidence for competition is derived from controlled field experiments which manipulate the abundancies of putative competitor species. It is stressed that to be able to study competition in the field and to test its theories, interaction coefficients have to be measured. In community studies the question should be asked how important competition, relative to other processes, is. A mechanistic perspective could be a powerful heuristic tool for community ecologists.

Tans word daar nog hewig geargumenteer oor die ekologiese en ewolusionêre belangrikheid van interspesiekompetisie. Aan die een kant is daar diegene wat betoog dat dit dikwels 'n belangrike dryfkrag vir natuurlike seleksie is, terwyl ander selfs meen dat dit 'n minimale invloed op die gemeenskapstruktuur uitoefen. Waarom verskil ekoloë nog so heftig ten opsigte van die rol van kompetisie in die natuur? Kompetisie is, trouens, een van die sentrale konsepte in sowel ekologie as ewolusie. 'n Mens sou dus verwag dat teen hierdie tyd al konsensus oor hierdie belangrike aspek van mededingingswisselwerkings bereik is, maar dit is allesbehalwe die geval. Die aanvaarding van die belang van kompetisie in die strukturering van plant- en diergemeenskappe wat deel vorm van die klassieke kompetisieteorie, is gedurende die laaste aantal jare sterk gekritiseer en met net sulke sterk teenargumente gesteun. Hierdie polemiek was so erg dat Lewin[1] dit beskryf as "as acerbic and acrimonious as any that has stirred the combative instincts of academia".[2-27]

AARD EN OORSAKE VAN KOMPETISIE

In die breedste sin verwys kompetisie na die wisselwerking tussen twee organismes wat na dieselfde ding streef, dit wil sê met mekaar wedywer om een of ander hulpbron. Interspesiekompetisie – volgens die klassieke definisie van Odum[28] – is enige wisselwerking wat die groei en oorlewing van twee of meer spesiebevolkings nadelig beïnvloed. 'n Moderner, breë definisie van kompetisie is dié wat Welden & Slauson[25] aan die hand gedoen het: "Competition is the induction of strain in one organism as a result of the use, defense or sequestering of resource items by another organism." Baie definisies van kompetisie sluit die vereiste in dat 'n hulpbron waarom meegeding word, beperkend moet wees, of in 'n mate beskikbaar moet wees wat minder is as die gesamentlike behoefte van die mededingers. Hierdie vereiste is ook implisiet in die definisie van Welden & Slauson, want as 'n hulpbron in 'n hoër mate aanwesig is as die gesamentlike behoeftes, sal organismes – ten opsigte van die benutting daarvan – nie enige stres by ander organismes veroorsaak nie.

Kompetisie tussen organismes kan op minstens twee maniere geskied, naamlik deur eksploitasie (uitbuiting) of deur bemoeiing (ingryping). *Eksploitasiekompetisie* (ook bekend as *hulpbronkompetisie)* geskied wanneer organismes dieselfde hulpbron benut, maar mekaar nie inhibeer nie, behalwe deur uitputting van die hulpbron; dit is dus 'n indirekte benadeling wanneer daar 'n tekort is. Voorbeelde daarvan is wanneer een spesie 'n oop ruimte vinniger beset as 'n ander een, of waar klonale diere (soos

korale) die vertikale dimensie eksploiteer deur bokant naasgeleë spesies uit te groei en sodoende hulle ligvoorraad of planktonvoedsel afsny. *Bemoeiingskompetisie* (ook bekend as *strydkompetisie*) geskied op 'n direkte wyse wanneer daar kontak of konfrontasie tussen indiwidue is. Dit behels die beskerming van 'n hulpbron sodat daar vir die mededinger 'n hoër waarskynlike koste aan die verkryging daarvan verbonde is as wanneer die hulpbron nie aktief beskerm word nie; sodanige kompetisie kom dus voor wanneer die organismes mekaar benadeel, selfs al is daar nie 'n tekort aan die hulpbron nie. Voorbeelde van bemoeiing is sessiele waterdiere wat verdere besetting van ruimte deur ander spesies verhoed, of wanneer sulke diere hulle bure op een of ander wyse direk benadeel. Aggressiewe gedrag deur diere speel soms 'n rol in kompetisie tussen spesies.

Ruimte, voedsel, lig, afvalstowwe, kwesbaarheid of gevoeligheid ten opsigte van siektes, parasiete en predatore, ensovoorts, is dikwels by interspesiekompetisie betrokke. So 'n mededingingswisselwerking kan tot ewewigsverstellings deur die betrokke twee spesies lei, of – as die kompetisie kwaai is – kan die gevolg wees dat een spesiebevolking die ander verplaas of dwing om 'n ander ruimte te beset of ander voedsel te gebruik, wat ookal die grondslag van die kompetisieaksie is. Volgens die kompetisieteorie kom naverwante organismes wat min of meer eenderse gewoontes het, nie dikwels in dieselfde plekke voor nie. As hulle wel in dieselfde plek voorkom, gebruik hulle gewoonlik verskillende hulpbronne, of is hulle op verskillende tye aktief; hulle beset dus verskillende *ekologiese nisse*. Die verklaring vir die ekologiese skeiding van naverwante of andersins eenderse spesies, staan bekend as die *Gausebeginsel* (na aanleiding van 'n publikasie van Gause[29]) of die beginsel van *mededingingsuitskakeling*.[30] In hierdie verband skryf Gause soos volg: "As a result of competition, two similar species scarcely ever occupy similar niches, but displace each other in such a manner that each takes possession of certain peculiar kinds of food and modes of life in which it has an advantage over its competitor."

Hierdie stelling van een-nis-een-spesie van Gause is op die resultate van sekere laboratoriumeksperimente met *Paramecium* gebaseer. Hy het twee naverwante paramesiums, naamlik *P.caudatum* and *P.aurelia* in aparte dog eenderse kulture gehad en beide bevolkings het die normale S-vormige groeikromme getoon en daarna 'n konstante bevolkingsvlak gehandhaaf. Hierdie toestand is verkry deur 'n vaste hoeveelheid voedsel (bakterieë wat nie vermenigvuldig nie) in die kulture te hou. Gause het toe albei protosoë in dieselfde kultuur geplaas en dit het daartoe gelei dat slegs *P.aurelia* na 16 dae nog in die kultuur aanwesig was. Solank die voedselvoorraad voldoende is, sal beide spesies in biomassa toeneem, maar sodra die voorraad begin min word, bly *P.aurelia* bestaan, terwyl *P.caudatum* se getalle afneem en die spesie later heeltemal verdwyn. 'n Analise van die relatiewe aanpassing van die twee spesies wys dat *P.aurelia* 'n vinniger intrinsieke groeikoers *(r)* as *P.caudatum* het en dat hy beter bestand is teen die akkumulering van afvalstowwe. Dit kom dus daarop neer dat die een die ander "uitgekompeteer" het. Gause het voorts vasgestel dat as *P.caudatum* en 'n ander spesie, *P.bursaria*, in dieselfde kultuur geplaas word, beide bevolkings bly voortbestaan, ten spyte daarvan dat hulle om dieselfde voedsel meegeding het. Dit is daaraan toe te skryf dat *P.bursaria* 'n ander deel van die kultuur bewoon het waar hulle op die bakterieë kon voed sonder kompetisie van *P.caudatum*.

Dieselfde effek van kompetisie is later ook deur Park[31,32,33] met meelkewers *(Tribolium)* gedemonstreer. Sy eksperimente het egter ook gewys dat die resultaat van die mededingingswisselwerking nie altyd dieselfde was nie: terwyl *T.castaneum* onder warm, vogtige toestande vir *T.confusum* uitgeskakel het, het die teenoorgestelde gebeur wanneer kouer, droër toestande geheers het. Voorts is vasgestel dat die verloop van enige interspesiewisselwerking afhang van (1) aanvanklike bevolkingsdigthede,[34] omgewingstoestande[32] en die genetiese samestelling van die kompeterende spesierasse.[35] Deur hierdie parameters te wissel, was dit trouens moontlik om 'n omkering van uitskakeling teweeg te bring, of selfs om 'n situasie te skep waarin twee potensieel kompeterende spesies gerieflik kan saambestaan.[36]

DIE MEGANISMES VAN KOMPETISIE

Wiskundige modelle is al op groot skaal gebruik om hipoteses op te bou aangaande die gebeure wat plaasvind wanneer twee spesies saam leef; dit geld wanneer hulle dieselfde voedsel deel, dieselfde ruimte beset, of as parasiete of predatore optree.[34,37,38,39,40,2,41,42,7,43,44,45,46,47] Die bekendste modelle van hierdie verskynsels is die *Lotka-Volterra-vergelykings* wat onafhanklik deur Lotka[48] in die VSA en Volterra[49] in Italië voorgestel is.

Die vergelykings is gebaseer op die feit dat die normale bevolkingsgroeipatroon in 'n mindere of meerdere mate deur kompetisie geaffekteer word. Die bevolkingsgroeikoers van 'n bevolking kan beskryf word deur die logistiese vergelyking

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

waar N die bevolkingsgrootte is, r die intrinsieke koers van natuurlike vermeerdering en K die drakapasiteit (dravermoë). As twee spesies kompeteer – as een 'n deel van die hulpbron van 'n ander benut – dan kan die vergelykings vir die twee spesies soos volg geskryf word:

Vir spesie 1:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1N_1\frac{(K_1-N_1-\alpha N_2)}{K_1}$$

Vir spesie 2:

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2N_2\frac{(K_2-N_2-\beta N_1)}{K_2}$$

Die enigste verandering is dat αN_2 of βN_1 vir elke spesie bygevoeg is. Die koëffisiënte α en β is kompetisiefaktore wat onderskeidelik die effek van spesie 2 op 1 en die effek van 1 op 2 aandui. Die byvoeging van elke nuwe indiwidu van 'n spesie het, natuurlik, 'n inhiberende effek op sy bevolkingsgroei. Die inhiberingseffek van een meer indiwidu van spesie 1 op homself is $1/K_1$, terwyl een meer van spesie 2 'n effek van $1/K_2$ op homself sal hê; α en β is koëffisiënte wat die inhiberingseffek uitdruk van elke spesie in terme van die getal indiwidue van die spesie met wie daar gekompeteer word. Die inhiberingseffek van een nuwe indiwidu van spesie 2 op die groei van spesie 1 is α/K_1. Byvoorbeeld: as twee spesies meeding om gras en spesie 2 eet drie keer soveel as spesie 1, dan is α gelyk aan 3. Met ander woorde, die inhiberingseffek van spesie 1 op homself is $1/K_1$, maar die inhiberingseffek van spesie 2 op spesie 1 (dit wil sê α/K_1) is $3/K_1$.[50]

Enige spesie sal ophou groei wanneer die drakrag bereik word deur die gesamentlike getalle van homself en die indiwidue van die ander spesie (vermenigvuldig met die toepaslike kompetisiekoëffisiënt). Spesie 1 hou dus op om te groei wanneer

$$N_1 + \alpha N_2 = K_1$$

en spesie 2 hou op om te groei wanneer

$$N_2 + \beta N_1 = K_2$$

Die tweespesiestelsel sal slegs in ewewig verkeer wanneer die groeistakingspunt van die twee spesies ooreenkom, want anders sal een spesiebevolking aanhou groei en die ander spesie se getalle sal afneem.

Feitlik alle wiskundige modelle van kompetisie gaan van die veronderstelling uit dat die stelsel (bevolkings, gildes of gemeenskappe) in 'n ewewig verkeer wat deur hulpbronbeperkings bepaal word. Elke bevolking wat 'n bepaalde natuurlike omgewing beset, is dus by sy eie, besondere drakapasiteit; geskikte habitats is dan volledig gevul of "versadig". Hierdie ewewigaanname is die kern van die Lotka-Volterra-kompetisieformulering. Dit word nie slegs aanvaar dat die bevolkings as sodanig in ewewig verkeer nie, maar ook dat dit vir hulle hulpbronbenuttingsfunksies geld.

KOMPETISIEGEÏNDUSEERDE EWOLUSIE

Verskeie vorme van ewolusionêre verandering word aan interspesiekompetisie toegeskryf en dit geld veral vir kenmerkdivergensie, kenmerkkonvergensie, kenmerkvrylating en ontwikkeling van mededingingsvermoë.

Kenmerkdivergensie (kenmerkverskuiwing)

Darwin[51] het in sy *The origin of species* beweer dat natuurlike seleksie tot divergensie van kenmerke lei omdat hoe meer lewende organismes in dieselfde gebied kan bestaan (simpatriese organismes), hoe meer sal hulle divergeer ten opsigte van struktuur, gewoontes en samestelling. Hierdie tipe divergensie van eienskappe is deur Brown & Wilson[52] as *kenmerkverskuiwing* benoem. Om as 'n ewolusionêre verandering wat as gevolg van hierdie verskynsel ontstaan het te kan geld, moet dit aan vier kriteriums voldoen[13]: (1) Die verandering in gemiddelde waarde van die kenmerk in gebiede waar die twee spesies saam voorkom (oordekkingsgebiede), moenie voorspelbaar wees uit die variasies wat binne die oordekkingsgebied of die isolasiegebied voorkom nie. (2) Monsterneming moet by meer as een stel lokaliteite gedoen word, sodat lokale effekte uitgeskakel kan word. (3) Oorerfbaarheidsmoontlikheid van die kenmerk moet as hoog beraam word, sodat dit aanvaar kan word dat variasie die waargenome verskille ten grondslag lê. (4) Getuienis moet beskikbaar wees om aan te toon dat die spesies inderdaad kompeteer en dat die kenmerk wat gemeet word, darem met die kompetisieproses verband hou.

'n Klassieke voorbeeld van kenmerkdivergensie is dié van Darwin se vinke op die Galapagoseilande. As hierdie voorbeeld egter aan bogenoemde kriteriums getoets word, voldoen dit slegs aan kriteriums 1 en 3. Dit gaan hier om data ten opsigte van die snaweldiepte van die medium- en kleingrondvink. Hierdie twee spesies word op die meeste van die Galapagoseilande saam aangetref.[53] Elkeen van hulle word egter ook allopatries op klein eilandjies aangetref. Op Daphne, waar slegs die groter spesie, *Geospiza fortis*, voorkom, is die indiwidue se snaweldiepte aansienlik kleiner (en dus nader aan die waardes van dieselfde struktuur by die kleiner *G.fuliginosa*) as dié van *G.fortis*-indiwidue wat met *G.fuliginosa* saambestaan. Waar *G.fuliginosa* alleen voorkom (op die Crossmaneilande), is die snaweldiepte weer aansienlik groter as dié van spesies wat simpatries met *G.fortis* aangetref word.

Die verandering in snawelgrootte by *Geospiza fortis* in isolasie op Daphne-eiland, byvoorbeeld, is dus baie groter as wat 'n mens volgens die waargenome variasie op enige van die ander eilande sou verwag. Snawelkenmerke by *G.fortis* het 'n baie hoë erfbaarheidsgraad[54], wat daarop dui dat die variasie in snaweldiepte by *Geospiza* grootliks 'n genetiese oorsprong het. As gevolg van die bepaalde grootte van die Galapagoseilande kan hierdie bevindings nie in 'n ander eilandgroep herhaal word nie (soos kriterium 2 vereis), en daar bestaan tot nog toe geen afdoende getuienis van kompetisie om voedsel by Darwin se vinke nie (kriterium 4). Dit is, trouens, die geval dat daar tans maar 'n paar gevalle bekend is waar kenmerkdivergensie oortuigend gedemonstreer is. Ons weet nie of dit beteken dat hierdie verskynsel nie dikwels voorkom nie en of dit wel algemeen voorkom, maar slegs moeilik is om in natuurlike bevolkings te demonstreer.

Grant[55] meen dat mededingingskenmerkdivergensiegetuienis baie skraal is, terwyl Cody[56] net die teenoorgestelde mening toegedaan is. Levinton[57] staan ook skepties teenoor die betroubaarheid van die talle gevalle van kenmerkdivergensie wat in die literatuur gerapporteer is. Baie van hierdie gevalle kan op net sulke oortuigende wyses heel anders verklaar word,

en noukeurige ondersoeke toon aan dat hulle nie aan bogenoemde kriteriums[58,10,11,59,3,39,13] en die definisie van Arthur[15] voldoen nie: "Character displacement is the process by which the mean values of a morphological character, in two competing species, displace away from each other in areas of sympatry or converge towards each other in allopatry, because of the presence in sympatric populations, but not in allopatric ones, of a selective pressure stemming from interspecific competition."

Liggaamsgrootte word nogal dikwels met kenmerkdivergensie in verband gebring. Klassieke gevalle in hierdie verband is die akkedisse van die genus *Anolis* wat op die Karibiese Eilande voorkom[60] en die Europese modderslakke van die genus *Hydrobia*.[61] Op dié eilande waar twee *Anolis*-spesies saambestaan, het die een spesie 'n groter liggaamsbou as die ander, maar 'n gegewe spesie wat alleen voorkom, is gewoonlik intermediêr en het dieselfde liggaamsgrootte as 'n ander spesie wat alleen op 'n tweede eiland voorkom. Die moddervlaktes in Denemarke kan een of twee spesies van *Hydrobia* huisves. Wanneer hulle simpatries is, is *H.ulvae* altyd baie groter as *H.ventrosa*; die twee spesies het min of meer dieselfde intermediêre liggaamsgrootte wanneer hulle alleen op 'n moddervlakte voorkom. Beide hierdie gevalle word op 'n merkwaardig eenderse wyse verklaar en het met die betekenis van liggaamsgrootte in verhouding tot prooigrootte te make: Groter indiwidue verorber groter prooi-items (soos in die geval van *Anolis*), of groter diatome en sedimentdeeltjies (soos in die geval van *Hydrobia*). Vir *Anolis* bestaan daar ook nog 'n verdere komplikasie, naamlik dat spesies wat op 'n eiland saambestaan, ook strukturele habitatverskille toon. Die twee spesies bly òf op verskillende hoogtes, òf leef in oop en skaduryke habitats, respektiewelik.[62] Dit is moontlik dat die grootteverskil eenvoudig die gevolg is van die strukturele habitatverskil, terwyl die gepaardgaande prooigrootteverskil miskien net toevallig is. Die geval van *Hydrobia* kan egter nie so eenvoudig verklaar word nie. Waar die spesies simpatries is, leef hulle deurmekaar op die moddervlakte.[57] Voorts dui getuienis daarop dat *Hydrobia*bevolkings deur hulle mikrobevoedsel – veral deur bentiese diatome – beperk word. Die vraag is nou of 'n grootteverskil aan die diere die vermoë verleen om verskillende prooigroottes (deeltjiegroottes) te benut.

Volgens die data wat tans beskikbaar is, kan die geldigheid van die liggaamsgrootte-/prooigroottehipotese in twyfel getrek word ten opsigte van die modderslakke,[57] maar tog kan die grootteverhouding van deeltjies wat deur Fenchel[61] waargeneem is, moeilik deur 'n ander meganisme as die een of ander vorm van interspesiewisselwerking verklaar word. Dit is miskien moontlik dat die divergensie ten opsigte van liggaamsgrootte iets met gedragsverskille te make het. So 'n verskil in hulpbronpartisiegedrag kan dalk met die saambestaan van spesies geselekteer word.

Dat kenmerkdivergensie ook 'n rol in hominiedewolusie gespeel het, is deur Brown[63] voorgestel en hierop is verder deur Schaffer[64] uitgebrei. Volgens hierdie hipotese het simpatriese bevolkings van *Homo* en "fris geboude" Australopithecinae in 'n hoër mate van mekaar verskil as wat beide van hulle van allopatriese bevolkings van die "skraal geboude" australopitesiene verskil het; kenmerkdivergering sou dan hiervoor verantwoordelik wees. Grine[65] meen egter dat die data wat deur Schaffer vir die vasstelling van trofiese verhoudings gebruik is, verskeie metodologiese probleme aan die lig bring – veral ten opsgite van die karigheid van die fossielmateriaal. Hy bevraagteken ook Schaffer se aanname dat die "fris geboude" australopitesien- en vroeë *Homo*-bevolkings simpatries was. Die wiskundige modelle en argumente van mededingingsuitskakeling wat as steun vir hierdie "enkelspesiehipotese" gebruik is, is gebaseer op breë ontoereikende ekologiese nisdefinisies wat dus verkeerde of ongegronde aannames tot gevolg het; voorts word Schaffer se hipotese ook deur die fossielgetuienis gefalsifiseer. Hierdie voorbeeld onderstreep weer net die feit dat ware voorbeelde van kenmerkdivergensie deur meer as slegs oppervlakkige waarnemings bevestig moet word.

Kenmerkkonvergensie

Kenmerkkonvergensie verwys na die verskynsel wat voorkom wanneer twee simpatriese spesies meer eenders word ten opsigte van 'n bepaalde kenmerk. Mededingingskenmerkkonvergensie vind plaas wanneer kompetisie die oorsaak van sodanige seleksie is; hierdie moontlikheid is vir die eerste keer deur MacArthur & Levins[66] geopper, 'n suggestie wat egter deur Lawlor & Maynard Smith[67] gekritiseer is. Die getuienis vir mededingingskonvergensie is baie beperk en hou meestal verband met interspesieterritorialiteit by voëls.[56] Dit lyk of daar nie 'n enkele studie is waar daar in simpatrie volgehoue konvergensie van 'n oorerflike eienskap is wat duidelik nie aan enige ander nie-mededingingsmeganisme toegeskryf kan word nie. Dat konvergensie wat deur kompetisie veroorsaak is, 'n belangrike rol in ewolusie gespeel het, is te betwyfel.

Kenmerkvrylating

Kompetisie kan 'n verandering in die variansie van 'n kenmerk tot gevolg hê. Dit kan geskied wanneer 'n uitbreiding van die voedingsgewoontes of 'n vermeerdering van die mikrohabitats wat beset word, plaasvind; dit gebeur byvoorbeeld wanneer 'n bevolking na 'n relatief mededingervrye omgewing (soos 'n eiland) verhuis. Hierdie verskynsel staan bekend as *ekologiese vrylating*.[68] Die verwante term *mededingingsvrylating* word in 'n effens ander sin gebruik, naamlik 'n toename in bevolkingsdigtheid in mededingervrye gebiede. 'n Toenemende veranderlikheid in ekologiese gewoontes kan tot toenemende variansie van morfologiese kenmerke lei en hierdie verskynsel noem Arthur[15] *kenmerkvrylating* om die verband met ekologiese en mededingingsvrylating te beklemtoon. Arthur wys ook daarop dat sy gebruik van die term van dié van Grant[55] verskil.

Die proses van kenmerkvrylating is 'n voorbeeld

van divergerende seleksie as migrasie vanaf 'n spesieryke na 'n spesiearme gebied plaasvind, of stabiliserende seleksie as migrasie in die teenoorgestelde rigting is. Aangesien divergerende/stabiliserende seleksie en gerigte seleksie gelyktydig ten opsigte van dieselfde kenmerk kan geskied, is vrylating van 'n morfologiese kenmerk nie noodwendig 'n alternatief vir divergensie/konvergensie van dieselfde kenmerk nie; die twee prosesse kan saam plaasvind.[15]

Ewolusie van mededingingsvermoë

Wanneer twee spesies meeding om 'n hulpbron waaraan daar 'n tekort in die omgewing is, sal beide daarby baat deur verskille te ontwikkel wat kompetisie verminder, want dit kan 'n hoër gemiddelde bevolkingsgrootte vir elke spesie en ook 'n kleiner moontlikheid van uitsterwing tot gevolg hê. In baie gevalle sal dit egter onmoontlik wees om sodanige verskille te ewolueer, want ander faktore (soos nuwe mededingers) kan weer 'n negatiewe rol speel. Daar is eintlik slegs een beskikbare opsie vir organismes wat in 'n mededingingsnet gevang is: bly en veg.[69] Om te veg – in 'n breë sin – beteken om mededingingsvermoë te ontwikkel. Die idee van mededingingsvermoë is weer een van die ekologiese konsepte wat intuïtief duidelik is, maar moeilik is om te definieer. Om dit te begryp kan ons verwys na die Lotka-Volterra-vergelykings vir kompetisie waarin die twee parameters r (intrinsieke vermeerderingsvermoë) en K (drakapasiteit) gebruik word. Organismes kan gekarakteriseer word volgens die relatiewe belang van r en K in hulle lewensiklusse.

MacArthur & Wilson[70] het die terme K-seleksie en r-seleksie gemunt vir twee tipes seleksie wat deur Dobzhansky[71] voorgestel is. Laasgenoemde het gevind dat in gematigde streke seleksie dikwels hoë fekunditeit (vrugbaarheid) en vinnige ontwikkeling begunstig, terwyl laer vrugbaarheid en stadiger ontwikkeling 'n toename in mededingingsvermoë in tropiese dele tot gevolg kon hê. Later is vasgestel dat hierdie seleksietipes nie net tot tropiese en gematigde streke beperk is nie, maar dat r- en K-strategieë ook met interspesiekompetisie of bloot oorlewing van die spesie te make kan hê.[72]

Die situasie van 'n spesie met 'n optimale r-strategie is dat alle moontlike stof en energie in voortplanting gekanaliseer word, met die kleinste praktiese hoeveelheid in elke indiwiduele nakomeling en die produksie van soveel totale nakomelinge as moontlik; r-seleksie lei dus tot hoë produktiwiteit in terme van kwantiteit. Die K-eindpunt verteenwoordig weer die kwalitatiewe uiterste: digtheidseffekte is maksimaal en die omgewing is met organismes versadig; kompetisie is hewig en die optimale strategie is nou om alle beskikbare stof en energie in onderhoud en die produksie van 'n paar uiters geskikte nakomelinge te kanaliseer; hier is vervanging dus die beleid. K-seleksie lei tot toenemende doeltreffende benutting van omgewingshulpbronne.

Pianka[72] meen dat 'n mens groot diergroepe met r- of K-seleksie kan verbind. So, byvoorbeeld, is terrestriële vertebrate meestal K-geselekteerd en insekte r-geselekteerd. Spesies wat r-geselekteerd is, ondervind selde 'n hoë mate van druk as gevolg van interspesiekompetisie, en hulle ewolueer dus geen meganismes vir 'n sterk mededingingsvermoë nie. Spesies wat K-geselekteerd is, is blootgestel aan interspesiekompetisiedruk wat sowel binne as tussen spesies in werking is. Die druk van K-seleksie het tot gevolg dat organismes gedwing word om hulle hulpbronne doeltreffender te gebruik. Die indiwidue wat sy beperkte middele die vinnigste in voortplantingsvaardige volwassenes kan omsit, word gewoonlik as die beste mededinger beskou. Dit is egter so dat spesiedominansie in kompetisie in beginsel nie voorspel kan word deur 'n kennis van slegs r of K nie, omdat daar – benewens die K-waardes van die twee kompeterende spesies – 'n derde parameter in die Lotka-Volterra-vergelykings is, naamlik die kompetisiekoëffisiënte α en β. Spesies kan mededingingsvermoë deur die proses van α-seleksie ontwikkel.[73] Enige meganisme wat 'n mededinger verhoed om toegang tot beperkte hulpbronne te verkry, sal α (of β) laat toeneem en sy mededingingsvermoë dus verbeter. Die meeste tipes bemoeiingsverskynsels val in hierdie kategorie. Territoriale gedrag by voëls en allelopatiese chemiese stowwe by plante is twee voorbeelde van bemoeiingseienskappe wat kompeterende spesies verhoed om hulpbronne te benut.

Die belangrikste ewolusionêre probleem met α-seleksie is dat die bemoeiingstegniek dikwels lede van sowel dieselfde spesie as lede van kompeterende spesies sal affekteer, sodat mededingingsvermoë slegs deur 'n reduksie van die spesie se eie r- en K-waardes verkry kan word. Alfaseleksie vir bemoeiingseienskappe kan ook in werking tree wanneer organismebevolkings 'n lae digtheid bereik. By diere was die ewolusie van 'n wye reeks aggressiewe gedragspatrone baie belangrik in die vervanging van 'n vegvermoë met 'n vermoë om hulpbronne in kompetisie te benut. Ewolusie het dus in baie gevalle aggressie boop hulpbronkompetisie gesuperponeer.[74]

Die spesie wie se kompeteringsvermoë toegeneem het, het dit dikwels vermag omdat hy 'n groter mate van doeltreffendheid bereik het om die ander spesie te inhibeer of om die hulpbron wat hy besig was om te benut, makliker te bekom of te omskep. Die moontlikheid bestaan egter ook dat die relatiewe patrone van hulpbronbenutting kon verander het; die spesie wat, byvoorbeeld, sy kompeteringsvermoë laat toeneem het, kon so ontwikkel het dat hy 'n wyer en/of verskuifde omvang van hulpbronne kan benut.

Genetiese terugvoering. Die hipotese van genetiese terugvoering is eintlik 'n uitbreiding van die idee dat kompeteringsvermoëns kan ewolueer. Dit hou in dat (a) seleksie vir toenemende interspesiekompeteringsvermoë sterker is by skaars spesies, wat dus vinniger ewolueer en uiteindelik 'n hoogs doeltreffende mededinger word, dat (b) die proses dan omgekeer word, en (c) dat 'n reeks ewolusionêre en dinamiese skommelinge volg, wat mettertyd tot 'n stabiele saambestaan van die twee spesies lei.

Uit al bogenoemde aspekte van kompetisiegeïnduseerde ewolusionêre veranderinge kan dus afgelei

word dat daar verskeie moontlike patrone bestaan. Sekeres hiervan, soos kenmerkdivergensie en kenmerkkonvergensie, sluit mekaar uit. Vir ander, soos kenmerkdivergensie en kenmerkvrylating geld dit nie. Daarbenewens is die verband tussen sekere prosesse soos dié tussen kenmerkdivergensie en die ewolusie van kompeteringsvermoë nog onduidelik. Vir enige paar mededingende spesies in 'n natuurlike gemeenskap bestaan daar dus baie moontlikhede, wat wissel van die totale afwesigheid van koëwolusie (byvoorbeeld, as gevolg van vinnige mededingingsuitskakeling van een spesie) tot die gelyktydige voorkom van twee of meer van bogenoemde prosesse.

PARTISIE VAN EN KOMPETISIE OM HULPBRONNE

Hulpbronpartisie is al by feitlik alle diergemeenskappe vasgestel.[75] Dit wil sê, elke spesie in 'n sintopiese groep toon verskille met spesiegenote ten opsigte van hulle habitat-/hulpbronbenutting; dit geld vir die soektog na voedsel, waar en hoe gesoek word, en wat geëet word. In baie min gevalle het die navorsers egter werklik aangetoon dat die skeiding van hulpbronne die gevolg van kompetisiewisselwerkings tussen spesies is. Nisoordekking word in die algemeen gebruik as 'n metode om die graad van verwagte hulpbronkompetisie te kwantifiseer. Hoe om dit te meet is weer 'n probleem wat verskillende fasette het, onder meer die definisie van wat 'n ekologiese nis is.

Nisoordekking

Die ekologiese nis is die posisie of status van 'n organisme in sy gemeenskap en ekostelsel wat die resultaat is van die organisme se strukturele aanpassings, fisiologiese reaksies en spesifieke gedrag. Die nis hang nie slegs af van waar die organisme leef nie, maar ook van wat hy doen. In hierdie verband geld Odum[28] se analogie dat – in 'n biologiese sin – die habitat die organisme se "adres" is en die nis sy "professie". Daar is 'n hand en handskoenverband tussen die nis en die omgewing: die omgewing bring die eksterne stimulus voort wat die dier 'n kans bied om sy nis (professie) te beoefen; die nis weerspieël die dier se intrinsieke vermoë om die omgewing te benut of daarop te reageer.

Baie ekoloë meen dat 'n hoë mate van nisoordekking noodwendig tot kompetisie lei.[76] Hulpbronvlakke fluktueer egter en baie spesies is slegs tydens kort tydperke aan tekorte van een of ander aard blootgestel. As twee spesies in 'n hoë mate oordek wanneer hulpbronne volop is, maar ten opsigte van hulpbronbenutting divergeer tydens afwisselende periodes wanneer middele skaars is, sal enige meting van gemiddelde hulpbronoordekking die potensiaal vir kompetisie ver oorskat. Aan die ander kant, as spesies ten opsigte van hulpbronbenutting tydens periodes van tekorte konvergeer, kan die gemiddelde oordekking die potensiaal vir kompetisie heeltemal onderskat.

Die meet van nisoordekking om die mate van kompetisie tussen twee spesies te bepaal was die uitvloeisel van 'n toerie wat deur MacArthur & Levins,[66] MacArthur,[74] en May & MacArthur[77] ontwikkel is. Dit is wel 'n vinnige en gerieflike metode, maar dit gaan mank aan 'n aantal belangrike tekortkomings,[78,21,79] sodat dit nie meer so dikwels gebruik word nie. Die oordekkingskonsep het mettertyd verskeie formuleringsveranderings ondergaan, maar die gemeenskaplike idee is dat die benutting van hulpbronne by twee spesies in 'n bepaalde proporsie tot hulle oordekking geskied. Dayton[78] het aangetoon dat een tekortkoming van hierdie idee is dat dit in die eerste plek nie mededingers kan onderskei nie, terwyl Abrams[80] meen dat dit gevaarlik is om op so 'n tegniek te vertrou.

'n Alternatiewe indirekte metode om wisselwerkingskoëffisiënte in die veld te meet is onafhanklik deur Schoener[81] en Crowell & Pimm[82] voorgestel. Hierdie tegniek is ook relatief vinnig en gerieflik en is dus deur baie ekoloë gebruik.[79,83] Selfs in 'n homogene omgewing kan ewekansige versteurings in bevolkingsdigtheid verwag word. As twee spesies werklik kompeteer, maar tog saambestaan, sal hulle terugkering na ekwilibrium 'n pad volg wat hulle staatpunt (N_1, N_2) tussen hulle isokliene deur kanaliseer. Daarom sal 'n stel sensusse by een plek die isokliene blootlê, selfs al word geen eksperimente uitgevoer nie. As die omgewing homogeen is, en verskillende plekke daarin word onafhanklik geperturbeer van en teruggebring na ekwilibrium, sal 'n stel gelyktydige sensusse by verskillende plekke ook die isokliene aan die lig bring. Dit is natuurlik so dat bepaling van die hellings van die isokliene ook meebring dat die kompetisiekoëffisiënt vasgestel word.[84] Die isoklienberekeningstegniek hou groot moontlikhede in[79] en benodig slegs sensusdata, 'n verskeidenheid habitatmetinge en 'n moderne rekenaar.

Een van die probleme met die gebruik van oordekking was om die verband te bepaal tussen 'n gegewe meting van habitat of gedrag, en die werklike hulpbronbenutting. 'n Deel van die probleem was om te definieer wat 'n hulpbron is. Vir doeleindes van kompetisie kan 'n mens die definisie beperk tot stowwe (voedsel) wat werklik verbruik word, maar baie navorsers het geldige redes gevind waarom *ruimte* en *toegang tot voedsel* soms ook as hulpbronne beskou moet word. In hierdie verband definieer Moermond[85] dit in terme van die *allesdoenerbeginsel* wat hy beskou as 'n kritiese aanname wat onderliggend is aan die konsep van hulpbronpartisie. Hierdie beginsel aanvaar dat morfologiese of gedragseienskappe wat dit vir 'n organisme moontlik maak om goed aangepas te wees vir 'n besondere taak, die moontlikheid uitsluit dat hy ewe goed kan wees met betrekking tot ander take. Implisiet in die allesdoenerbeginsel is die aanname van 'n direkte assosiasie tussen 'n dier se vermoëns (of habitatbenutting) en sy morfologie en gedragseienskappe. 'n Mens aanvaar dat morfologiese verskille, verskille in die vermoë om bepaalde funksies uit te voer, te weeg sal bring. Dit is nie 'n nuwe konsep nie, maar dit

word selde duidelik gedemonstreer in gevalle van hulpbronpartisie.

Nisverskuiwing

Talle vergelykende, nie-gemanipuleerde ondersoeke van interspesiekompetisie is al uitgevoer waar daar geen sprake van eksperimentkontroles was nie. Dit geld veral vir voedingsnisverskuiwings tussen allopatrie en simpatrie waar die aannames sommer gemaak is dat sulke veranderinge getuienis vir kompetisie is. Vergelykende studies van Europese mese (*Parus* spp.) het nisverskuiwings aan die lig gebring wat ooreenstem met die interpretasie van interspesiekompetisie.[86,87,88,89] Nisverskuiwings wat rigtingsmededingend is (d.i. vermyding van die voedingsplekke van 'n vermeende mededinger) is sowel geografies (tussen areas van allopatrie en simpatrie) as lokaal, by meesswerms met verskillende spesiesamestellings waargeneem. Alatalo et al.[90] se resultate toon aan dat sowel koolmese as goudkuiwe op die reduksie van ander gildelede reageer deur hulle voedingsnisse uit te brei. Getuienis is daar dat verminderde interspesiekompetisie die nisuitbreiding van koolmese op Gotlandeiland moontlik gemaak het; die mate van uitbreiding was hoër as wat verwag is en dit kan moontlik daaraan toegeskryf word dat 'n ewolusionêre morfologiese verandering (toename in grootte) hulle beter aangepas het om die binnedele van bome te benut.

Die vraag is of nisverskuiwings deur bemoeiings- of eksploiteringskompetisie veroorsaak word. Bemoeiingskompetisie is moontlik, want koolmese en goudkuiwe is relatief klein en sosiaal ondergeskik aan die groter gekuifde en wilgermees.[87] Veranderinge in relatiewe voordeligheid van verskillende boomplekke kan verskuiwings in voedingsgedrag voortbring, selfs sonder bemoeiingskompetisie. As kompetisie eksplorerend is, behoort wilger- en gekuifde mese meer koolmeesagtig te word as koolmese en goudkuiwe uit die gebied verwyder word; as bemoeiingskompetisie egter betrokke is, behoort verwydering van koolmese en goudkuiwe nie enige verandering in die voeding van wilger- en gekuifde mese te veroorsaak nie.

'n Ander voorbeeld van nisverskuiwing wat deur Crowell & Pimm[82] ondersoek is, is muise wat op klein eilandjies geplaas is. *Peromyscus maniculatus* en *Clethrionomys gapperi* is albei op 'n klein eilandjie van 0,8 ha ingebring, waar *Microtus pennsylvanicus* inheems was, om sodoende die daaropvolgende wisselwerkings te kon bestudeer. Alhoewel al drie spesies oordekkende tuisgebiede in sommige habitats beset het, was daar betekenisvolle verskille in hulle habitatvoorkeure. Habitatbenutting het met verloop van tyd verander as reaksie op verandering in intra- en interspesiedigthede. *Clethrionomys* het sowel *Microtus* as *Peromyscus* in die bebosde habitats verplaas en *Peromyscus* het op sy beurt *Microtus* in die struikareas verplaas. Die sukses van *Microtus* op eilande spruit waarskynlik voort uit sy vermoë as 'n opportunis (generalis), terwyl die mislukking van *Clethrionomys* op eilande aan sy rigiede en beperkte (gespesialiseerde) habitatvoorkeure toegeskryf kan word.

Kompetisie om voedsel

Daar bestaan nogal 'n verskil van mening met betrekking tot die vraag of dieetoordekking tussen naverwante spesies toeneem of afneem tydens periodes van voedseltekorte. Die meeste van die teorie en empiriese resultate van optimale voedingstudies dui daarop dat diere die gespesialiseerdste is wanneer voedsel die volopste is.[91,92] Volgens hierdie siening is diere minder selektief wanneer voedsel skaars word en dit het 'n groter dieetoordekking tussen spesies tot gevolg. Met ander woorde, voedselskaarste lei tot dieetkonvergensie omdat alle spesies generaliste (opportuniste) word. 'n Implisiete aanname van hierdie argument is dat voedseltipes in min of meer dieselfde relatiewe hoevelhede voorkom wanneer voedsel volop is en wanneer dit skaars is.[76] Schoener[81,16] argumenteer egter weer dat wanneer voedsel baie volop is, sekere voedseltipes besonder aanloklik is vir alle verbruikerspesies juis omdat dit so volop is. Volgens sy mening divergeer diëte weer wanneer voedsel begin skaars word, omdat elke spesie gedwing word om te konsentreer op die besondere prooi of ander eetware wat hy die doeltreffendste kan benut. Cooper[93] het dieselfde verskynsel aangetref in sy ondersoek na voedselpartisie by blaareters, soos rooibokke, koedoes en plaasbokke tydens volop en skaars tye.

Wanneer naverwante spesies met eenderse diëte saambestaan, kom sekere faktore in die spel wat kompetisie in die hoogste moontlike mate uitskakel. Om te illustreer: Drie mierspesies van die genus *Pogonomyrmex* het min of meer dieselfde dieet en saambestaan word moontlik gemaak deur die differensiële benutting van die beskikbare voedsel volgens grootte en tipe.[94] Interspesieverskille ten opsigte van morfologie, fisiologie en mikrohabitats (neste), vergemaklik hierdie verdeling. Morfologiese verskille maak dit vir die kossoekerwerkers moontlik om sade van verskillende groottes en tipes te hanteer en te versamel. Verskille in desikkasieweerstand het tot gevolg dat die kossoekers op verskillende tye aktief kan wees en, gevolglik, verskillende hoeveelhede insekmateriaal in hulle diëte kan inkorporeer. Mikrohabitatverskille bied aan die werkers verskillende proporsies van die gewenste voedselhulpbron.

In wateromgewings kan dieptesones binne 'n bepaalde habitat dikwels die probleem van kompetisie uitskakel. Die twee rotsbankvisse *Embiotoca lateralis* en *E. jacksoni* is morfologies baie eenders en toon 'n groot mate van dieetoordekking binne 'n gilde van mikrokarnivore subgetyrotsbankvisse.[95] Binne hierdie gebied van simpatrie word hierdie twee spesies deur dieptelae geskei: *E. lateralis* oorheers numeries die vlak rotsbankareas wat met verskeie groot algsoorte bedek is waartussen die vis sy prooi vang; *E. jacksoni* oorheers weer die dieper areas waar meestal min sessiele invertebrate en klein alge voorkom. Hierdie minder produktiewe areas bied egter

aan *E. jacksoni* 'n heenkome wat die saambestaan van die twee spesies in dieselfde habitat moontlik maak.

Kompetisie om ruimte

Ruimte is 'n noodsaaklike behoefte vir elke organisme in sy stryd om te oorleef. In teenstelling met voedsel, is dit 'n nie-hernubare hulpbron wat slegs vir ander organismes beskikbaar word wanneer die ruimtebesetter doodgaan, uitgedryf word, of self die plek verlaat. Dit is 'n hulpbron wat veral vir sessiele organismes belangrik is en in hierdie verband het Branch[96,97] belangrike bydraes gelewer deur 'n studie van die ekologiese en ewolusionêre implikasies van kompetisie by mariene organismes. Mobiele spesies en sessiele spesies is radikaal verskillend ten opsigte van die wyse waarop hulle meeding en hoe hulle bevolkings georganiseer word. Branch[96] het bevind dat 87% van sessiele spesies om ruimte meeding in teenstelling met mobiele spesies wat meestal om voedsel meeding (73%) en in 'n mindere mate (25%) om ruimte.

In 'n eksperimentele analise van interspesiekompetisie tussen mariene filtervoeders in 'n sagte sedimentomgewing het Peterson & Andre[98] vasgestel dat daar blykbaar geen wisselwerking tussen spesies wat verskillende leefposisies in die sedimente beklee, bestaan nie. Spesies wat eenderse dieptelae deel, toon 'n sterk wisselwerking wat aandui dat kompetisie vir ruimte die primêre wisselwerkingsmeganisme in hierdie stelsel is. Hierdie aanname word ook gedeeltelik gesteun deur die resultate van ander eksperimente wat uitgevoer is.

In ander gevalle is kompetisie om ruimte weer baie minder. In 'n verwyderingseksperiment met simpatriese bevolkings van die muise *Apodemus sylvaticus* en *A. flavicollis* het Montgomery[99] die rol van kompetisie in die verhouding tussen die twee spesies ondersoek. Sy bevinding was dat die twee spesies wel om ruimte kompeteer, maar dat dit 'n relatief swak wisselwerking is wat nie tot habitatuitsluiting lei nie. Kompetisie tussen die twee spesies word blykbaar getemper deur intrinsieke verskille in hulle biologiese opset.

Habitatseleksie

Ekoloë is al lank besig om die patrone van habitatskeiding by naverwante of ekologies eenderse dierspesies te probeer verklaar.[100,55,75,101,102,103,104] Rosenzweig[105] en Pimm & Pimm[106] het 'n teorie oor habitatseleksie ontwikkel wat hoofsaaklik te make het met die wisselwerkingsaksies van hulpbronbeskikbaarheid, intra- en interspesiekompetisie, en die benutting en oordekking van sekere dele van die habitat. Volgens Rosenzweig se teorie is daar twee streng kompetisiegebaseerde situasies waar twee spesies, wat twee habitatdele (habitatareas) benut, hulpbronpartisie kan toon. Die eerste situasie is 'n geval van *besliste voorkeur*; twee spesies wat verskillende hulpbronne verkies, is hierby betrokke. Voorkeur kan bepaal word omdat die ewewigdigtheid van 'n spesiebevolking hoër is in die voorkeurdeel as in die area waar die keusegraad laer is. Die tweede situasie is 'n geval van *deelvoorkeur*; twee spesies met identiese voorkeure is hierby betrokke. In albei gevalle het die spesies 'n keuse om een of albei habitatdele te benut.

Belangrike aspekte van die teorie is dat die keuse van habitatdele afhang van die spesie se eie digtheid (intraspesiekompetisie), en van die ander spesie se digtheid (interspesiekompetisie); voorts ook dat die dinamika van bevolkingsveranderings nou verbonde is aan die keuse van habitatareas. Pimm & Rosenzweig[107] en Pimm & Pimm[106] gee veral aandag aan hoe 'n spesie behoort te kies, waar sy voedingsgebied moet wees en hoe 'n mededinger sy keuse moet affekteer. Voorts kontrasteer hulle die besliste en deelvoorkeurgevalle, en bespreek die aspekte van die teorie wat aksiomaties is en toetsbare, biologies interessante hipoteses voortbring.

Onder terrestriële diere is slegs rodente in 'n hoë mate in veldeksperimente gebruik om die belangrikste kragte wat habitatassosiasies van simpatriese spesies bepaal, te probeer vasstel. Die meeste van die studies was toegespits op die rol van interspesiekompetisie. In minstens 'n paar gevalle lyk dit of habitatseleksie waarskynlik die primêre faktor is wat habitatassosiasies bepaal.[104] Daar kan natuurlik geredeneer word dat huidige patrone van habitatseleksie eenvoudig die resultaat is van vroeëre kompetisie. Om die oorsprong van bestaande gedragspatrone na te speur is natuurlik baie moeilik en dit is slegs in besondere gevalle moontlik om die rol van kompetisie in die ewolusie van habitatseleksie te bewys of te weerlê.[3] Getuienis van geneties bepaalde habitatseleksie is byvoorbeeld aangetoon by twee subspesies van *Peromysus*, terwyl habitatseleksie as 'n wyse om kompetisiereduksie te bewerkstellig ook moontlik by ander rodente voorkom.[103]

Invloed van predasie op gemeenskapstruktuur

Die ekologie van voedingsverhoudings het baie aandag van navorsers gekry en in hierdie verband het die belangstelling veral om aspekte van predasie gewentel. Een van hierdie aspekte is die invloed wat predasie op die uitkoms van kompetisie kan hê, met ander woorde die effek van predatore as 'n biotiese beperkende faktor op bevolkings- en gemeenskapsamestelling. Om die invloed van 'n predator op die prooibevolking te kan bepaal, moet die getal prooi in die teenwoordigheid van die predator vergelyk word met die getal wat sal bestaan in 'n andersins identiese omgewing waar die predator afwesig is. Dit is 'n moeilike taak en ander metodes word ook gebruik om ramings te maak.

In baie gevalle het die predatore van werweldiere nie veel invloed op die prooibevolkings nie, dikwels as gevolg van territoriale gedrag tesame met die bestaan van toevlugsoorde in die territoriums.[108] Dat predasie wel sy rol kan speel, is vasgestel deur Sinclair[109] in sy ondersoek na die ungulaatgemeenskap in die Serengeti-Marastreek van Tanzanië en Kenya. Die migrasie van blouwildebeeste het 'n natuurlike eksperiment daargestel om die intensiteit van inter-

spesiekompetisie tussen agt ander weiende ungulaatspesies te wissel. Data insake plantkeuse, habitatoordekking met wildebeeste, en tropspasiëring tussen spesies is verkry in die teenwoordigheid en afwesigheid van wildebeeste. Hierdie data het Sinclair gebruik om die voorspellings te toets wat voortspruit uit ses hipotetiese prosesse, naamlik: interspesiekompetisie, intraspesiekompetisie, outekologiese faktore, predasie, fasilitasie en ewekansige prosesse. Daar was 'n hoë mate van eendersheid in plantkeuses tussen spesies en 'n groot oordekking met die kompeterende wildebeeste. Uit die resultate blyk dit dat die Thomson- en Grantgaselle sterk deur predasie beïnvloed word. Sebras, lopi's (*Damaliscus korrigum*) rooibokke, waterbokke en vlakvarke word deur sowel predasie as interspesiekompetisie beïnvloed en hierdie spesies toon moontlik 'n gemengde ewolusionêr stabiele strategie om druk van twee opponerende kante die hoof te kan bied. Die wildebeeste word veral deur bontsebras vir beskerming gebruik. In die algemeen lyk dit of predasie net so 'n groot rol as interspesiekompetisie speel in die strukturering van hierdie gemeenskap.

Insekte is 'n diergroep wat al in 'n hoë mate gebruik is in eksperimente waar predasie 'n belangrike rol speel. Dit geld veral vir predatore wat moontlik in die biologiese bestryding van insekplae gebruik kan word. Die suksesse van biologiese beheer word egter ver deur die mislukkings oortref, 'n aanduiding dat die natuurlike predatore van insekte dikwels baie min invloed op die getalle van hulle prooi het. Skouspelagtige suksesse van biologiese beheer laat egter geen twyfel dat in hierdie gevalle die predator 'n dominante invloed op die prooigetalle uitgeoefen het nie.[110]

In 'n ekspriment waar die werweldierpredatore van larwale Odonata uitgeskakel is, het die totale getal van hierdie insekte toegeneem, terwyl dominansie verskuif het van klein spesies na spesies van middelmatige grootte.[111] Die resultaat van hierdie ondersoek steun die algemene belangrikheid van die rol van predasie in die strukturering van varswatergemeenskappe. Morin[112,113] het ook met paddalarwes eksperimente uitgevoer en onder meer vasgestel dat predatoriese salamanders (urodele) die verloop en resultaat van kompetisie tussen drie spesies kan omkeer.

Wat mariene invertebrate betref, is daar getuienis dat sommige predatore die verspreiding en getalle van hulle prooi beïnvloed. Menge[114] vind dat in die rotskustussengetygebied predasie slegs in sekere sones 'n rol speel; in gebiede wat aan kwaai branderwerking blootgestel is en hoofsaaklik deur mossels en mosselkrewels beset word, het predasie min of geen invloed op ruimtebenutting nie, terwyl interspesiekompetisie die oorheersende biologiese wisselwerking is. Stanley & Newman[115] en Newman & Stanley[116] meen dat mededingingsuitskakeling die faktor was in die bepaling van die aard van sekere mosselkrewelgemeenskappe, terwyl Paine[117] 'n belangrike rol aan predasie en versteuring in hierdie verband, toeskryf. Peterson[118,119] het ondersoeke gedoen na die belangrikheid van predasie en kompetisie in die organisering van die tussengety se epifaunale gemeenskappe. Hy het onder meer ook eksperimente ontwerp om te bepaal of predasie en hulpbronbeperking in enige vorm belangrik is in die biologie van twee suspensievoedende tweekleppige molluske. Die eksperimente waarin predatore uitgeskakel is, het getoon dat *Protothaca* se hoër mortaliteitskoers – wat soms voorkom – geheel en al aan die effek van predasie toegeskryf kan word.

Die saambestaan van predator en prooi in natuurlike bevolkings is in die algemeen afhanklik van verskeie wisselwerkings tussen hulle. Waar daar getuienis is dat predatore die verspreiding en bevolkingstruktuur van hulle prooi beïnvloed, kom dit selde voor dat 'n predator sy prooi oor die hele verspreidingsgebied uitwis. Dat dit wel gebeur, weet ons ook, want selfs die mens, as predator, is aandadig aan die uitroei van diere soos die dodo in Mauritius, die trekduif in Noord-Amerika en die bloubok in Suid-Afrika.

NUWE ONDERSOEKBENADERINGS

Ondersteuning vir die klassieke teorie oor interspesiekompetisie was hoofsaaklik op intuïsie en indirekte getuienis gebaseer.[6]

In die meeste gevalle is naverwante of ekologies eenderse spesies vir studie geselekteer. Dit is dan aanvaar dat hulle mededingers is en dat hulle van mekaar *moet* verskil om te kan saambestaan. Dit het dan gelei tot 'n ondersoek van die spesies se hulpbronbenuttingspatrone, en hierdie verskille – wat beslis gevind sou word – is dan as die meganismes wat saambestaan moontlik maak, beskou. Tot redelik onlangs nog is die betrokke hulpbronne egter selde noukeurig gemeet of is daar pogings aangewend om vas te stel of die spesieverskille wel met kompetisieprosesse verband hou.

Verskillende dinge het 'n belangrike invloed op die verloop van die veldtog teen die oorspronklike kompetisieteorie uitgeoefen.[16] Die eerste is die waarneming dat sekere wiskundige modelle, wat van dié van Lotka en Volterra verskil, in 'n hoë mate die saambestaan van organismes eerder begunstig het. Tweedens is die waarnemingsgetuienis wat oorspronklik gebruik is om die siening van die sogenaamde kompetisioniste te steun noukeurig betrag en dit het tot 'n herevaluering van die statistiese gegewens gelei. 'n Derde belangrike aspek het te make met die veranderlike omgewingsiening[6] wat eintlik 'n antitese van die kompetisionistiese idee is: Omgewings fluktueer baie oor 'n tydperk en bevolkings is dikwels ver onder die drakragvlak. Tydens sulke tye is kompetisie baie minder intens of kom miskien glad nie voor nie, want daar is dan nie 'n skaarste aan hulpbronne nie; dit impliseer dus ook dat seleksie vir kenmerke wat interspesiekompetisie verminder, nie ter sprake is nie. Soms word die toestand van volopheid met 'n ekologiese slapte afgewissel, dit wil sê 'n tydperk van skaarste waartydens kompetisie wel voorkom, maar dit is selde lank genoeg om geneties beheerde kenmerke, wat met inter-

spesiekompetisie verband hou, te ontwikkel.

Huidige kritiek teen die kompetisie- en gemeenskapteorie het meestal te make met die basiese vraag hoe ekologiese gemeenskapnavorsing gedoen moet word.[21,120,121,122] Die probleme in hierdie verband kan in 'n hoë mate aan die kompleksiteit van ekologiese gemeenskappe gewyt word, en dit hou onder meer verband met kommunikasieversperrings wat die doeltreffende integrasie van inligting wat deur navorsers gegenereer word, strem; dit geld veral vir die verskillende terminologie, metodes en stelsels wat gebruik word. So, byvoorbeeld, spruit die twisgeskrifte oor die relatiewe belangrikheid van kompetisie vir gemeenskapstruktuur in 'n groot mate voort uit wankommunikasie wat aangeblaas is deur 'n onvermoë om die aandag op goedafgebakende vrae en logiese grondslae vir alternatiewe benaderingsmetodes toe te spits.[122]

Die kompetisiepolemiek het ook ontstaan as gevolg van die gebrek aan duidelike en konsekwente getuienis wat die effek van kompetisie kon uitwys.[123] In diverse natuurlike gemeenskappe, byvooreeld, kan hierdie effek in 'n hoë mate verskillend manifesteer by indiwidue van verskillende taksonomiese en trofiese groepe, asook by indiwidue wat om verskillende hulpbronne meeding. Voorts kan die uitwerking van interspesiekompetisie ook dikwels gewysig word deur die optrede van predatore en parasiete, of versluier word deur diffuse wisselwerkings wat veskillende uitwerkings op die gemeenskaplede het.

Oordekking van hulpbronne is 'n ander aspek wat tans op ander wyses as vroeër geïnterpreteer word, naamlik dat hoe groter die oordekking, hoe groter is die kompetisiekoëffisiënt en die intensiteit van kompetisie. Baie ekoloë meen tans dat oordekking en kompetisie nie noodwendig met mekaar verband hou nie. Oordekking wissel van seisoen tot seisoen en van jaar tot jaar. In byna alle gevalle is oordekking kleiner tydens skaars tye, wat potensieel die tyd van groter kompetisie is. Dit is ook eksperimenteel aangetoon dat 'n hoë mate van habitatoordekking tussen spesies sonder kompetisie kan voorkom,[124] terwyl dit in ander gevalle gedemonstreer is dat 'n lae oordekkingsgraad met 'n hoë mate van kompetisie geassosieer kan wees.

Welden & Slauson[25] het onlangs daarop gewys dat ekoloë dikwels die belangrike verskil tussen die intensiteit en belangrikheid van kompetisie ignoreer. As hierdie verskil besef word, verminder dit meningsverskil ten opsigte van die rol van kompetisie in die natuur, genereer dit toetsbare hipoteses, help dit ons om belangrike teorieë en metodes te begryp, en dui dit rigtings aan vir navorsing. Volgens die outeurs gaan dit hier om die duidelike onderskeid tussen die intensiteit van kompetisie onder indiwidue van een of meer spesies, aan die een kant, en die belangrikheid van kompetisie vir indiwiduele geskiktheid, gemeenskapstruktuur, en die koëwolusie van spesies aan die ander kant. Intensiteit kwalifiseer die *kompetisieproses*, terwyl belangrikheid met die *produkte* van kompetisie te make het: "Our remarks are prefigured by the distinction between present competition and the effects of past competition and by the arguments to define competition by its mechanism rather than by its results. We will argue that the importance of competition is not necessarily correlated with its intensity, either in theory or in fact."[25] Die vraag moet dus nie slegs gevra word of kompetisie in 'n gemeenskap belangrik is nie, maar eerder hoe belangrik kompetisie is gemeet aan die relatiewe waardes van ander prosesse.

Die sterkste getuienis vir kompetisie is waarskynlik van beheerde veldeksperimente afkomstig waar die getalle van vermeende mededingerspesies gemanipuleer kan word.[4,5,18,19,20,26,123,125] Sulke eksperimente behels gewoonlik totale verwyderings, introduksies, of beide. As een of meer spesies uit 'n gemeenskap verwyder word, word dit aanvaar dat kompetisie plaasvind as die oorblywende gemeenskaplede toenemende oorlewing of bevolkingsgrootte toon, of die benutting van hulpbronne uitbrei. Omgekeerd: as spesies in 'n gemeenskap ingebring word, word kompetisie aanvaar as bevolkings- en hulpbronverskuiwings in teenoorgestelde rigtings is.

Voordat eksperimentele resultate veralgemeen kan word, moet aangetoon word dat toestande tydens eksperimente binne 'n normale omvang val (byvoorbeeld, met betrekking tot bevolkingsdigtheid); voorts moet eksperimente herhaal word voordat hulle die ware krag van 'n eksperiment uitoefen om alternatiewe hipoteses uit te skakel.[90] Dit is slegs gedurende die laaste aantal jare dat veldeksperimente oor interspesiekompetisie uitgevoer is en dit is onder meer as gevolg van hierdie resultate dat die huidige polemiek aangaande die rol van interspesiekompetisie in die natuur ontstaan het. Replikate is noodsaaklik, want eksperimentele en kontrolepersele is nooit identies ten opsigte van habitat en hulpbronfaktore nie. Toevallige wisseling in voedselbeskikbaarheid, predasie of ander faktore kan reaksies uitlok soortgelyk aan dié wat van interspesiekompetisie verwag kan word.

Benewens die analise van nisverhoudings en die bestudering van morfologiepatrone by simpatriese spesies, en die veldmanipulering van spesiesamestelling om gemeenskapstruktuur te ondersoek, bestaan daar ook 'n minder bekende, sogenaamde meganistiese benadering.[20,85] Dit verskil van die ander eerder ten opsigte van logiese struktuur as in die besonderhede van tegnieke wat toegepas word: "This 'mechanistic' approach attempts to understand community-level phenomena by systematically dissecting the community to study the properties of its component populations and individuals and their interactions."[126] Dit klink miskien na 'n reduksionistiese benadering, maar dit kan tog groot waarde hê om prosesse wat gemeenskapstruktuur beïnvloed te verklaar, en die meganistiese perspektief kan 'n kragtige heuristiese werktuig vir gemeenskapekoloë wees. Watter metodes ook al gebruik word, moet daar altyd gewaak word teen die moontlikheid dat die rol van 'n bepaalde faktor, soos interspesiekompetisie, nie weens gebrek aan wetenskaplike metodes oorskat of onderskat word nie.

Ontvang 4 Mei 1987; aanvaar 3 Junie 1987.

LITERATUURVERWYSINGS

1. Lewin, R. (1983). Santa Rosalia was a goat, *Science*, 221, 636-639.
2. Connell, J.H. (1975). Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. In *Ecology and evolution of communities*, Cody, M.L. & Diamond, J.M. eds. (Harvard Univ. Press, Cambridge) p. 460-490.
3. Connell, J.H. (1980). Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past, *Oikos*, 35, 131-138.
4. Connell, J.H. (1983a). On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments, *Am. Nat.*, 122, 661-696.
5. Connell, J.H. (1983b). Interpreting the results of field experiments: effects of indirect interactions, *Oikos*, 41, 290-292.
6. Wiens, J.A. (1977). On competition and variable environments, *Am. Sci.*, 65, 590-597.
7. Diamond, J.M. (1978). Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition, *Am. Sci.*, 66, 322-331.
8. Connor, E.F. & Simberloff, D. (1979). The assembly of species communities: chance or competition, *Ecology*, 60, 1132-1140.
9. Connor, E.F. & Simberloff, D. (1983). Interspecific competition and species co-occurrence patterns on islands: null models and the evaluation of evidence, *Oikos*, 41, 455-465.
10. Strong, D.R., Szyska, L.A. & Simberloff, D.S. (1979). Tests of community-wide character displacement against null hypotheses, *Evolution*, 33, 897-913.
11. Strong, D.R., Simberloff, D., Abele, L.G. & Thistle, A.B., eds. (1984). *Ecological communities: conceptual issues and the evidence* (Princeton Univ. Press, Princeton).
12. Hendrickson, J.A. (1981). Community-wide character displacement reexamined, *Evolution*, 35, 794-810.
13. Simberloff, D. & Boecklen, W. (1981). Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition, *Evolution*, 35, 1206-1228.
14. Simberloff, D. (1982). The status of competition theory in ecology, *Ann. Zool. Fenn.*, 19, 241-253.
15. Arthur, W. (1982). The evolutionary consequences of interspecific competition, *Adv. Ecol. Res.*, 12, 127-187.
16. Schoener, T.W. (1982). The controversy over interspecific competition, *Am. Sci.*, 70, 586-595.
17. Schoener, T.W. (1983). Field experiments on interspecific competition, *Am. Nat.*, 122, 240-285.
18. Schoener, T.W. (1984). Counters to the claims of Walter et al. on the evolutionary significance of competition, *Oikos*, 43, 248-251.
19. Schoener, T.W. (1986a). When should a field experiment be counted?: a reply to Galindo and Krebs, *Oikos*, 46, 119-121.
20. Schoener, T.W. (1986b). Mechanistic approaches to community ecology: A new reductionism?, *Am. Zool.*, 26, 81-106.
21. Roughgarden, J. (1983). Competition and theory in community ecology, *Am. Nat.*, 122, 583-601.
22. Salt, G.W., ed. (1983). A round table on research in ecology and evolutionary biology, *Am. Nat.*, 122, 583-705.
23. Walter, G.H., Hulley, P.E. & Craig, A.J.F.K. (1984). Speciation, adaptation and interspecific competition, *Oikos*, 43, 246-248.
24. Maurer, B.A. (1985). On the ecological and evolutionary roles of interspecific competition, *Oikos*, 45, 300-302.
25. Welden, C.W. & Slauson, W.L. (1986). The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications, *Quart. Rev. Biol.*, 61, 23-44.
26. Galindo, C. & Krebs, C.J. (1986). Evidence for competition in small rodents, *Oikos*, 46, 116-119.
27. Bengtsson, J. (1986). Life histories and interspecific competition between three *Daphnia* species in rock pools, *J. Anim. Ecol.*, 55, 641-655.
28. Odum, E.P. (1953). *Fundamentals of ecology* (Saunders, Philadelphia).
29. Gause, G.F. (1934). *The struggle for existence* (Williams and Wilkens, Baltimore).
30. Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle, *Science*, 131, 1292-1297.
31. Park, T. (1948). Experimental studies of interspecies competition. I. Competitions between populations of the flour beetles *Tribolium confusum* Duval and *Tribolium castaneum* Herbst, *Ecol. Monogr.*, 18, 265-307.
32. Park, T. (1954). Experimental studies of interspecies competition. II. Temperature, humidity and competition in two species of *Tribolium*, *Physiol. Zool.*, 27, 177-238.
33. Park, T. (1962). Beetles, competition and populations, *Science*, 138, 1369-1375.
34. Neyman, J., Park, T. & Scott, E.L. (1956). Struggle for existence. The *Tribolium* model: Biological and statistical aspects. In *Proceedings of the Third Berkeley Symposium on Mathematical statistics and probability*, 4, 41-79 (Univ. Calif. Press, Berkeley).
35. Park, T., Leslie, P.H. & Mertz, D.B. (1964). Genetic strains and competition in populations of *Tribolium*. *Physiol. Zool.*, 37, 97-162.
36. Putman, R.J. & Wratten, S.D. (1984). *Principles of ecology* (Croom Helm, London).
37. Cohen, J.E. (1970). A Markov contingency table model for replicated Lotka-Volterra systems near equilibrium, *Am. Nat.*, 104, 547-559.
38. Slatkin, M. (1974). Competition and regional coexistence, *Ecology*, 55, 128-134.
39. Slatkin, M. (1980). Ecological character displacement, *Ecology*, 61, 163-177.
40. Shorrocks, B. & Begon, M. (1975). A model of competition, *Oecologia*, 20, 363-367.
41. Connell, J.H. (1985). On testing models of competitive coevolution, *Oikos*, 45, 298-300.
42. Hsu, S.B., Hubbel, S.P. & Waltman, P. (1978). A contribution to the theory of competing predators, *Ecol. Monogr.*, 48, 337-349.
43. Crowder, L.B. (1980). Ecological convergence of community structure: a neutral model analysis, *Ecology*, 61, 194-204.
44. May, R.M. (1981). The role of theory in ecology, *Am. Zool.*, 21, 903-910.
45. Davic, R.D. (1985). In search of the ghost of competition past, *Oikos*, 45, 296-298.
46. Pease, C.M. (1985). A coevolutionary isomorphism applied to laboratory studies of competition, *Evolution*, 39, 444-450.
47. Tilman, D. (1986). A consumer-resource approach to community structure, *Am. Zool.*, 26, 5-22.
48. Lotka, A.J. (1925). Elements of physical biology (Herdruk in 1956 deur Dover Publ., New York).
49. Volterra, V. (1926). Fluctuations in the abundance of species considered mathematically, *Nature*, 118, 558-560.
50. Brewer, R. (1979). *Principles of ecology* (Saunders, Philadelphia).
51. Darwin, C. (1859). *The origin of species, by means of natural selection, or the preservation of favoured races in their struggle for life* (Murray, London).
52. Brown, W.L. & Wilson, E.O. (1956). Character displacement, *Syst. Zool.*, 5, 49-64.
53. Lack, D. (1947). "Darwin's finches" (Cambridge Univ. Press, Cambridge).
54. Boag, P.T. & Grant, P.R. (1978). Heritability of external morphology in Darwin's finches, *Nature*, 274, 793-794.
55. Grant, P.R. (1972). Convergent and divergent character displacement. *Biol. J. Linn. Soc.*, 4, 39-68.
56. Cody, M.L. (1973). Character convergence. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4, 189-211.
57. Levinton, J.S. (1982). The body size – prey size hypothesis: the adequacy of body size as a vehicle for character displacement, *Ecology*, 63, 869-872.
58. Huey, R.B. & Pianka, E.R. (1974). Ecological character displacement in a lizard, *Am. Zool.*, 14, 1127-1136.
59. Dunham, A.E. (1980). An experimental study of interspecific competition between the iguanid lizards *Sceloporus meriami* and *Urosaurus ornatus*, *Ecol. Monogr.*, 50, 309-330.
60. Roughgarden, J., Pacala, S. & Rummel, J. (1984). Strong present-day competition between the *Anolis* lizard populations of St. Maarten (Neth. Antilles). In *Evolutionary ecology*, Shorrocks, B., ed. (Blackwell, London) p. 203-220.
61. Fenchel, T. (1975). Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae), *Oecologia*, 20, 19-32.
62. Pacala, S. & Roughgarden, J. (1982). Relation between resource partitioning and interspecific competition in two species insular *Anolis* lizard communities, *Science*, 217, 444-446.

63. Brown, W.L. (1958). Some zoological concepts applied to problems of the hominid lineage, *Am. Sci.*, 46, 151-158.
64. Schaffer, W.M. (1968). Character displacement and the evolution of the Hominidae, *Am. Nat.*, 102, 559-571.
65. Grine, F.E. (1985). Was interspecific competition a motive force in early hominid evolution? In *Species and speciation*, Transvaal Museum Monograph, 4, 143-152.
66. MacArthur, R.H. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species, *Am. Nat.*, 101, 377-385.
67. Lawlor, R. & Maynard Smith, J. (1976). The coevolution and stability of competing species, *Am. Nat.*, 110, 79-99.
68. Feinsinger, P. & Swarm, L.A. (1982). "Ecological release", seasonal variation in food supply, and the hummingbird *Amazilia tobaci* on Trinidad and Tobago, *Ecology*, 63, 1574-1587.
69. Krebs, C.J. (1985). *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance* (Harper and Row, New York).
70. MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). *The theory of island biography* (Princeton Univ. Press, Princeton).
71. Dobzhansky, T. (1950). Evolution in the tropics, *Am. Sci.*, 38, 209-221.
72. Pianka, E.R. (1970). On *r*- and *K*-selection, *Am. Nat.*, 104, 592-597.
73. Gill, D.E. (1974). Instrinsic rate of increase, saturation density, and competitive ability. II. The evolution of competitive ability. *Am. Nat.*, 108, 103-116.
74. MacArthur, R.H. (1972). *Geographical ecology* (Harper and Row, New York).
75. Schoener, T.W. (1974a). Resource partitioning in ecological communities, *Science*, 185, 27-38.
76. Pulliam, H.R. (1986). Niche expansion and contraction in a variable environment, *Am. Zool.*, 26, 71-79.
77. May, R.M. & MacArthur, R.H. (1972). Niche overlap as a function of environmental variability, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 69, 1109-1113.
78. Dayton, P.K. (1973). Two cases of resource partitioning in an intertidal community: making the right prediction for the wrong reason, *Am. Nat.*, 107, 622-670.
79. Rosenzweig, M.L., Abramsky, Z. & Brand, S. (1984). Estimating species interactions in heterogeneous environments, *Oikos*, 43, 329-340.
80. Abrams, P. (1980). Some comments on measuring niche overlap, *Ecology*, 61, 44-49.
81. Schoener, T.W. (1974b). Some methods for calculating competition coefficients from resource utilization spectra, *Am. Nat.*, 108, 332-340.
82. Crowell, K.L. & Pimm, S.L. (1976). Competition and niche shifts of mice introduced onto small islands, *Oikos*, 27, 251-258.
83. Abramsky, Z., Bowers, M.A. & Rosenzweig, M.L. (1986). Detecting interspecific competition in the field: testing the regression method, *Oikos*, 47, 199-204.
84. Vandermeer, J.H. (1973). Generalised models of two species interactions: a graphical analysis, *Ecology*, 54, 809-818.
85. Moermond, T.C. (1986). A mechanistic approach to the structure of animal communities: *Anolis* lizards and birds, *Am. Zool.*, 26, 23-37.
86. Herrera, C.M. (1978). Niche shifts in the genus *Parus* in southern Spain, *Ibis*, 120, 236-240.
87. Hogstad, O. (1978). Differentiation of foraging niche among tits, *Parus* spp. in Norway during winter, *Ibis*, 120, 139-146.
88. Grant, P.R. (1979). Ecological and morphological variation of Canary Island Blue tits, *Parus caerulus* (Aves: Paridae), *Biol. J. Linn. Soc.*, 11, 103-129.
89. Alatalo, R.V. (1982). Evidence for interspecific competition among European tits *Parus* spp., *Ann. Zool. Fenn.*, 19, 309-317.
90. Alatalo, R.V., Gustafsson, L., Lindén, M. & Lundberg, A. (1985). Interspecific competition and niche shifts in tits and the gold crest: An experiment, *J. Anim. Ecol.*, 54, 977-984.
91. Pyke, G.H., Pulliam, H.R., Charnov, E.L. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests, *Quart. Rev. Biol.*, 52, 137-154.
92. Krebs, J.R., Stephens, D.W. & Sutherland, W.J. (1983). Perspectives in optimal foraging. In *Perspectives in ornithology*, Brush, A.H. & Clark, G.A., eds. (Cambridge Univ. Press, Cambridge).
93. Cooper, S.M. (1985). Partitioning of food resources among browsing ungulates, *S.A. J. Sci.*, 81, 694.
94. Hansen, S.R. (1978). Resource utilization and coexistence of three species of *Pogonomyrmex* ants in an upper Sonora grassland community, *Oecologia*, 35, 109-117.
95. Hixon, M.A. (1980). Competitive interactions between California Reef fishes of the genus *Embiotoca*, *Ecology*, 61, 918-931.
96. Branch, G.M. (1984). Competition between marine organisms: ecological and evolutionary implications, *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 22, 429-593.
97. Branch, G.M. (1985). Competition: Its role in ecology and evolution in intertidal communities. In *Species and speciation*, Vrba, E.S., ed., Transvaal Museum Monogr. 4, 97-104.
98. Petersen, C.H. & Andre, S.V. (1980). An experimental analysis of interspecific competition among marine filter feeders in a soft-sediment environment, *Ecology*, 61, 129-139.
99. Montgomery, W.I. (1981). A removal experiment with sympatric populations of *Apodemus sylvaticus* (L.) and *A. flavicollis* (Melchior) (Rodentia: Muridae), *Oecologia*, 51, 123-132.
100. Connell, J.H. (1961). The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*, *Ecology*, 42, 710-723.
101. Cody, M.L. & Walter, H. (1975). Habitat selection and interspecific interactions among Mediterranean sylviid warblers, *Oikos*, 27, 210-238.
102. Larson, R.J. (1980). Competition, habitat selection, and the bathymetric segregation of two rockfish *(Sebastes)* species, *Ecol. Monogr.*, 50, 221-239.
103. Abramsky, Z. & Sellah, C. (1982). Competition and the role of habitat selection in *Gerbillus allenbyi* and *Meriones tristami*: a removal experiment, *Ecology*, 63, 1242-1247.
104. Howard, D.J. & Harrison, R.G. (1984). Habitat segregation in ground crickets: The role of interspecific competition and habitat selection, *Ecology*, 65, 69-76.
105. Rosenzweig, M.L. (1981). A theory of habitat selection, *Ecology*, 62, 327-335.
106. Pimm, S.L. & Pimm, J.W. (1982). Resource use, competition, and resource availability in Hawaiin honeycreepers, *Ecology*, 63, 1468-1480.
107. Pimm, S.L. & Rosenzweig, M.L. (1981). Competitors and habitat use, *Oikos*, 37, 1-6.
108. Errington, P.L. (1967). Of predation and life (Iowa State Univ. Press, Ames).
109. Sinclair, A.R.E. (1985). Does interspecific competition or predation shape the African ungulate community?, *J. Anim Ecol.*, 54, 899-918.
110. Ryke, P.A.J. (1978). *Ekologie. Beginsels en toepassings* (Butterworth, Durban).
111. Morin, P.J. (1984). The impact of fish exclusion on the abundance and species composition of larval odonates: results of short-term experiments in a North Carolina farm pond, *Ecology*, 65, 53-60.
112. Morin, P.J. (1981). Predatory salamanders reverse the outcome of competition among three species of anuran tadpoles, *Science*, 211, 510-512.
113. Morin, P.J. (1983). Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds, *Ecol. Monogr.*, 53, 119-138.
114. Menge, B.A. (1976). Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity, *Ecol. Monogr.*, 46, 355-393.
115. Stanley, S.M. & Newman, W.A. (1980). Competitive exclusion in evolutionary time: the case of the acorn barnacles, *Paleobiology*, 6, 173-183.
116. Newman, W.A. & Stanley, S.M. (1981). Competition wins out overall: Reply to Paine, *Paleobiology*, 7, 561-569.
117. Paine, R.T. (1981). Barnacle ecology: Is competition important?, *Paleobiology*, 7, 553-560.
118. Peterson, C.H. (1979). The importance of predation and competition in organizing the intertidal epifaunal communities of Barnegat Inlet, New Jersey, *Oecologia*, 39, 1-24.
119. Peterson, C.H. (1982). The importance of predation and intra- and interspecific competition in the population biology of two infaunal suspension-feeding bivalves, *Protothaca staminea* and *Chione undatella*, *Ecol. Monogr.*, 52, 437-475.
120. Quinn, J.F. & Dunham, A.E. (1983). On hypothesis testing

in ecology and evolution, *Am. Nat.*, 122, 602-617.

121. Simberloff, D. (1983). Competition theory, hypothesis-testing, and other community ecological buzzwords, *Am. Nat.*, 122, 626-635.
122. Price, M.V. (1986a)Structure of desert rodent communities: a critical review of questions and approaches, *Am. Zool.*, 26, 39-49.
123. Dickman, C.R. (1986). An experimental study of competition between two species of dasyurid marsupials, *Ecol. Monogr.*, 56, 221-241.
124. Schroder, G.D. & Rosenzweig, M.L. (1975). Perturbation analysis of competition and overlap in habitat utilization between *Dipodomys ordii* and *Dipodomys merriami*, *Oecologia*, 19, 9-28.
125. Schoener, T.W. (1985). Some comments on Connell's and my reviews of field experiments on interspecific competition, *Am. Nat.*, 125, 730-740.
126. Price, M.V. (1986b). Introduction to the symposium: Mechanistic approaches to the study of natural communities, *Am. Zool.*, 26, 3-4.