

# Feltstudier af interspecifik konkurrence: Observationer versus eksperimenter

MARTIN FYHN LYKKE SØRENSEN



(With a summary in English: *Field studies of interspecific competition: observations versus experiments*)

## Indledning

Konkurrence anses for en afgørende faktor i dannelsen og opretholdelsen af dyre- og plantesamfund; men hvad forstås der egentlig ved konkurrence? Begrebet er blevet defineret mange gange (Pianka 1988), men opfattelserne kan i korthed sammenfattes således: *To eller flere individers aktive efterspørgsel efter en fælles, potentielt begrænsende ressource*. Der opereres normalt med to former for konkurrence. Ved ”udnyttelseskonkurrence” (*exploitation competition*) reduceres en organismes fitness som følge af andre organismers ressourceforbrug. Ved ”forstyrrelseskonkurrence” (*interference competition*) udelukkes en organisme aktivt fra en potentielt tilgængelig ressource.

En absolut betingelse for konkurrence er, at der i den pågældende habitat er begrænsning af mindst én fælles ressource. En anden betingelse er, at den fælles ressourceudnyttelse skal have en negativ effekt på en eller begge parter fitness. Hvis begge parter påvirkes, er der tale om en symmetrisk vekselvirkning; påvirkes kun den ene part, kaldes fænomenet amensalisme. Det er ikke nemt at dokumentere ressourcebegrænsning, og denne er derfor oftest blevet antaget eller udledt fra sparsomme data.

Jeg vil i det følgende koncentrere mig om interspecifik konkurrence, dvs. konkurrence mellem individer/populationer tilhørende forskellige arter. Heri inkluderes interspecifik territorialitet, som dog ikke vil blive behandlet her. Konkurrence inden for arten (intraspecifik konkurrence) kan naturligvis også have en stor indflydelse på struktureringen af samfund, men dette aspekt vil ikke blive berørt i denne forbindelse.

Formålet med denne fremstilling er at give en

redegørelse for, og en vurdering af et repræsentativt udpluk af de mange typer af feltstudier, der er blevet udført med henblik på at undersøge interspecifik konkurrence. Hovedvægten lægges på feltstudier af fuglesamfund, men for at illustrere den store spændvidde af eksperimentelle studier vil et par andre undersøgelser kort blive omtalt. Yderligere vil jeg vurdere og sammenholde værdien af observationelle og eksperimentelle feltstudier, samt komme med anbefalinger til tilrettelæggelsen af fremtidige undersøgelser.

## Påvisning af interspecifik konkurrence

Konkurrence er en umiddelbar acceptabel idé og et let forståeligt begreb. Med Darwins (1859) introduktion af karismatiske dogmer som *the struggle for existence* og *survival of the fittest* blev begrebet efterhånden et vigtigt element i den videnskabelige økologi. Det var dog først langt senere, at interessen for konkurrence for alvor blomstrede, bl.a. via studier af økologiske nicher hos fugle (Grinnell 1917, Lack 1944). Feltstudierne blev suppleret med laboratorieforsøg over konkurrencens effekt, f.eks. forsøgene af Gause (1934) med protozokulturer; det er dog diskutabelt om sådanne simple laboratoriesituationer har generel gyldighed. Én ting er imidlertid at postulere eksistensen af interspecifik konkurrence, noget andet og langt mere problemfyldt er at påvise denne eksistens og måle dens betydning.

Feltstudier af interspecifik konkurrence tilhører to velafgrænsede typer, observationelle og eksperimentelle. Hurlbert (1984) opererede med henholdsvis mensurative og manipulative studier.

## Observationelle studier

Den observationelle metode udføres uden manipulation af det studerede system. Observatøren "påvirker" primært situationen via sin tilstedeværelse og sit valg af studieobjekt, undersøgelsestidspunkt og prøvetagningsmetode.

Evidensen for, at interspecifik konkurrence er en vigtig proces i struktureringen af samfund, er hovedsaglig af observationel karakter. "Beviserne" er indirekte og indikerer, at konkurrence har forekommet ("*the ghost of competition past*") eller forekommer i nuværende populationer. Der arbejdes således med to tidsrammer, henholdsvis evolutionær og økologisk tid. De vigtigste indikatorer for interspecifik konkurrence er nicheforskydning, tæthedskompensation, ændring i morfologi (karakterforskydning og "-frigørelse", *character displacement and release*) og nicheoverlap.

## Nicheforskydning

Dette fænomen er primært observeret hos fugle. En velstuderet gruppe af arter er det såkaldte *Parus*-"gilde" (eng.: *guild*). De fleste arter i dette gilde er mejser, men oftest indgår også Fuglekonge *Regulus regulus* og Træløber *Certhia familiaris*. Alerstam et al. (1974) viste, at der var forskelle i valget af fourageringssteder hos Sortmejsje *Parus ater* mellem det svenske fastland og øen Gotland. Sortmejsjepopulationen på Gotland udnyttede altså en anden fourageringsniche end på fastlandet. Denne nicheforskydning tilskrev forfatterne en reduceret interspecifik konkurrence på øen pga. Topmejsens *P. cristatus* fravær. Fyrremejsje *P. montanus* og Sumpmejsje *P. palustris* var ligeledes fraværende på Gotland. Disse resultater er senere blevet bekræftet af undersøgelser af Alatalo et al. (1985).

Effekten af midlertidige, lokale forskelle i floksammensætningen hos mejser er blevet undersøgt af Alatalo (1981, 1982a) og Sørensen (1997). Sidstnævnte undersøgelse sandsynliggjorde eksistensen af interspecifik konkurrence i evolutionær tid ved at demonstrere gennemgående nicheforskydninger hos sortmejsjepopulationer på det danske fastland og på to øer (Anholt og Læsø). Der blev desuden påvist konkurrence i økologisk tid gennem lokale nicheforskydninger hos Sortmejsje ved midlertidigt fravær af Musvit *P. major* og Topmejsje. Sortmejsjen har tilsyneladende en yderst fleksibel fourageringsadfærd og kan hurtigt reagere på ændringer i det omgivende miljø. Alatalo et al. (1986) evaluerede nogle observationelle studier af interspecifik konkurrence og konkluderede (ikke overraskende), at konkurrence mellem arterne havde formet fourageringsnicherne i *Parus*-gildet.

Der findes mange andre eksempler på åbenbar nichedifferentiering i litteraturen. MacArthur (1958) studerede med stor grundighed fem arter af amerikanske sangere i slægten *Dendroica* og noterede varigheden af fødesøgning i veldefinerede zoner i nåletræer. Hver art viste sig at have sin egen fourageringsniche. Grant & Grant (1982) undersøgte niche-relationer og konkurrence hos jordfinker på Galápagosøerne og konkluderede, at interspecifik konkurrence havde påvirket finkernes nicher, morfologi og fordeling på øerne. Madsen (1985) studerede habitatudvælgelse hos Grågås *Anser anser* og Kortnæbbet Gås *Anser brachyrhynchus* i Danmark. Grågæssene blev fulgt i en måned før ankomsten af de Kortnæbbede Gæs, og sammen med de Kortnæbbede Gæs i den følgende måned. Udover indirekte at give beviser for fødebegrænsning observeredes en nicheforskydning, idet Grågæs uden tilstedeværelse af Kortnæbbede Gæs valgte stub- og udlægsmarker og undgik andre habitater, men ved tilstedeværelse af Kortnæbbede Gæs undgik udlægsmarkerne.

## Tæthedskompensation

Tæthedskompensation er, på linie med nicheforskydning, blevet anset som "bevis" for interspecifik konkurrence. Fænomenet er bl.a. observeret ved sammenlignende studier af fuglesamfund på øer og på fastland. Således fandt Alerstam et al. (1974), at tætheder af Sortmejsjer i gotlandske løvskove var 2-3 gange større, og i nåleskov 5-15 gange større end i tilsvarende habitater på fastlandet. Dette blev tolket som en effekt af Topmejsens fravær og altså som et eksempel på konkurrencemæssig frigørelse (*ecological release*): Med Topmejsens fravær udvidede sortmejsjepopulationen sin fødesøgningsniche, med en øget tæthed og muligvis også en ændret morfologi til følge (Alatalo & Gustafsson 1988; se næste afsnit). Der kan dog opstå et skisma mellem samtidige nicheforskydninger og tæthedskompensationer. I tilfælde af større tætheder på øer kan en nicheforskydning eventuelt forklares ved reduceret spredning, den såkaldte Krebs-effekt (indhegnings-effekt) (Krebs et al. 1969, Wiens 1977: se under Tæthedsmanipulationer), snarere end ved reduceret interspecifik konkurrence. De geografiske nicheforskydninger hos danske Sortmejsjer var ikke forbundet med tæthedskompensation (egne upubl. data).

## Morfologiske ændringer

I nogle tilfælde er nicheforskydninger ledsaget af morfologiske ændringer. Sortmejsjer på Gotland har eksempelvis længere tarser end artsfæller på fastlandet (Alatalo & Gustafsson 1988), selv om

det er usikkert om dette vedrører nicheforskydninger, da der p.t. ikke er rapporteret økomorfologiske målinger af sortmejsenæb (som har større betydning ved fouragering end tarsen)! Blandt dem, der har kritiseret fortolkninger af geografiske forskelle i morfologi og fourageringsadfærd, er Carrascal et al. (1994).

Karakterfrigørelse er det fænomen, at morfologiske karakterer ændrer sig som følge af konkurrencemæssig frigørelse. I slægt med karakterfrigørelse er karakterforskydning, hvor to arter, som ligner hinanden i områder, hvor de lever hver for sig (allopatri), divergerer morfologisk ved samtidig forekomst i samme område (sympatri) (Brown & Wilson 1956). Dette fænomen anses som en mulig indikator for (undgåelse af) konkurrence, men der findes kun få overbevisende feltstudier. Fjeldsø (1983) har påvist karakterforskydning og -frigørelse hos lappedykkere, og Schluter et al. (1985) demonstrerede forskydninger hos jordfinker. Karakterforskydning kan her tolkes som en mekanisme til ressourceopdeling og dermed sameksistens.

Karakterforskydning er stadig et omstridt diskussionsemne. De fleste forskere mener, at den interspecifikke forskel, som tillader arter at leve sammen, er et tilfældigt biprodukt af artsdannelsen, og at forskydning/frigørelse generelt er sjældent forekommende.

### Nicheoverlap

Den grundlæggende idé er, at nicheoverlap er tæt knyttet til sandsynligheden for og til intensiteten af interspecifik konkurrence.

Connells studium fra 1961 af rurer i Skotland er et ofte citeret eksempel (Pianka 1988). *Chthamalus stellatus* og *Balanus balanoides* findes ofte på de samme klipper, men mens unge *C. stellatus* har en meget høj dødelighed på grund af konkurrence fra *B. balanoides*, overlever voksne *C. stellatus* i et snævert bånd over *B. balanoides*, fordi de er mere tolerante overfor udtørring. Af andre undersøgelser kan nævnes Pacala & Roughgarden (1982), der studerede leguaner (*Anolis* spp.) på to caribiske øer, samt Madsen & Mortensen (1987), der så på habitatudnyttelsen hos grønlandske gæs. Når Kortnæbbet Gås og Bramgås *Branta leucopsis* fouragerede i samme område, var andelen af indtaget mos (af relativt ringe næringsværdi) forhøjet, især hos Bramgæssene. Hvor arterne fouragerede adskilt, foretrak både Bramgæs og Kortnæbbede Gæs græsser og forskellige stararter. Det lokale udbredelsesmønster kunne forklares ved, at Bramgæssene undgik de områder, hvor Kortnæbbede Gæs fouragerede. I de fleste tilfælde er sådanne

påvisninger af nicheoverlap videnskabeligt ”sunde”, men der hersker en vis usikkerhed om, hvorvidt de giver gode beviser på konkurrence. I mange tilfælde er ”beviserne” kun antydende, men kan dog animere til mere detaljerede undersøgelser.

Andre former for observationer kan indikere interspecifik konkurrence. Dette gælder i særdeleshed organismers fordelingsmønstre og observationer af aggressive vekselvirkninger. Ved fordelingsmønstre tænker jeg især på såkaldte ”skakbrætsfordelinger” i øgrupper samt på tilfælde, hvor to arter har tilstødende men ikke-overlappende udbredelsesområder.

En del observationelle undersøgelser er ”naturlige eksperimenter”, hvor vigtige parametre varierer naturligt mellem lokaliteter. Et efterhånden klassisk eksempel er fastland/ø-sammenligninger, hvor veldefinerede gilder har forskellig artssammensætning. I sådanne studier er et evigt tilbagevendende problem de potentielt forskellige miljøer. Spørgsmålet er, om fundne forskelle kan tilskrives forskellig grad af interspecifik konkurrence, eller de snarere skyldes forskelle i eksempelvis ressourceadgang, vejrlig eller prædationsgrad. Disse faktorer *antages* ofte kun at have en begrænset effekt – den såkaldte *ceteris paribus*-antagelse (alt andet lige). I min egen undersøgelse af geografiske nicheforskydninger hos Sortmejsere er problemet søgt mindsket ved at vælge to ”artsmæssigt ens” fastlandslokaliteter (Mols og Stensbæk) og tilsvarende to ”ens” øer (Anholt og Læsø) (Sørensen 1997). Ved en sådan anvendelse af geografiske replikater (gentagelser) mindskes sandsynligheden for, at observerede nicheforskydninger skyldes miljøforskelle lokaliteterne imellem.

### Eksperimentelle studier

Eksperimentelle studier involverer en form for aktiv manipulation af systemet ”under luppen”. Den manipulerede faktor forventes at have en afgørende effekt på den interspecifikke konkurrence. En vigtig ingrediens i disse studier er selvsagt én eller flere umanipulerede kontroller. Der er i hovedsagen to typer af studier: *Manipulation af ressourceniveau*, f.eks. tilførsel af føde eller opsætning af redekasser, og *manipulation af populationstæthed*, hvor bestanden af en art reduceres eller helt fjernes fra en habitat, hvor den formodes at konkurrere med en anden art. En eventuel effekt på den tilbageværende art kan derefter studeres. Alternativt kan en ny art introduceres til en habitat, hvor den normalt ikke forekommer.

### Ressourcemanipulationer

I en svensk undersøgelse blev der over to vintre udlagt solsikkefrø i rigelig mængde til mejser, primært Musvit og Blåmejse *P. caeruleus* (Källander 1981). Efter den første vinter var musvitbestanden øget med 58% i eksperimentelle områder, mens blåmejsen bestanden var uændret. Dette kunne indikere, at Musvitten udkonkurrerede Blåmejsen med hensyn til solsikkeudnyttelse. En anden forklaring kunne være, at musvitbestanden var fødebeholdningen, mens blåmejsen bestanden ikke var det. Sidstnævnte forklaring er dog ikke særlig sandsynlig, da Musvitter i kraft af deres størrelse er dominante over for Blåmejsen og således skulle kunne finde tilstrækkelige fødemængder. Eksperimentet involverede tre kontroller og to replikater.

I et lignende eksperiment med Fyrremejse og Topmejse gav tilførslen af solsikkefrø gennem to ynglesæsoner sig udslag i en fremrykning af æglægningstidspunktet på 2-8 dage (Brömsen & Jansson 1980). Samtidig øgedes ungerne vægt og overlevelse sammenlignet med kontrolområdet. Endelig var der en svag tendens til en øget frekvens af andet-kuld i de eksperimentelle områder.

### Tæthedsmanipulationer

Jeg vil begynde dette afsnit med kort at beskrive forsøget bag den såkaldte Krebs-effekt, selvom det ikke involverer en egentlig tæthedsmanipulation. Krebs et al. (1969) studerede mus inden for overdækkede metalindhegninger. Marker uden indhegninger udgjorde kontroller. De to arter, *Microtus pennsylvanicus* og *M. ochrogaster*, opnåede begge meget høje populationstætheder, der ikke kunne tilskrives reduceret prædation. En endegyldig forklaring på dette mønster er ikke blevet leveret, men en lighed mellem eksperimentelle indhegninger og oceaniske øer (mht. økologisk isolationsgrad) er blevet foreslået af flere (f.eks. Wiens 1977).

I et eksperiment af Williams & Batzli (1979) blev Rødhovedet Spætte *Melanerpes erythrocephalus* fjernet fra et gilde, der primært fouragerede på stammer af løvtræer. Andre medlemmer af gildet (bl.a. *Melanerpes carolinus*) udvidede deres fourageringsområde i lodret retning, sammenlignet med kontrolområdet. Forsøget strakte sig over to måneder og involverede kun ét eksperimentelt område og ét kontrolområde.

Introduktion af mulige konkurrenter kan give yderligere information om konkurrencemæssige vekselvirkninger. Högstedt (1980a) observerede, at Huskade *Pica pica* og Allike *Corvus monedula* udviste et vist overlap i ungerne føde og i fou-

rageringsteknik og habitatvalg. Konkurrencen var asymmetrisk, da kun Skaderne blev negativt påvirkede (dårlig ynglesucces). Högstedt (1980b) undersøgte derefter fænomenet eksperimentelt, idet han placerede tre redekasser til Alliker i hvert af de 18 eksperimentelle replikater. Der var 38 kontrolreplikater. Skader fra eksperimentelle områder fik færre unger, der samtidig var i dårligere fysisk stand, og effekten kunne primært tilskrives fødekonkurrence fra Allikerne. Eksperimentet strakte sig over to år.

Som en bemærkning til min tidligere redegørelse for nicheforskydning og konkurrence bør nævnes, at felteksperimenter har bekræftet eksistensen af interspecifik konkurrence i *Parus*-gildet. Dette blev demonstreret ved påvisning af nicheforskydninger hos andre arter i gildet efter tæthedsreduktion i fyrremejse- og topmejsen populationer (Alatalo et al. 1985), og ved fjernelse af Fuglekonge og Sortmejse (Alatalo et al. 1987). Et almindeligt problem med sådanne tæthedsmanipulationer er genindvandring til forsøgsområderne (Alatalo et al. 1987). Sluttelig bør nævnes, at en del tidligere studier af *Parus*-gildet, eksperimentelle såvel som observationelle (f.eks. Alerstam et al. 1974, Alatalo 1981, Alatalo et al. 1985, 1987), ikke tog højde for begrebet pseudoreplikation, dvs. forsøgsgentagelser, der kun tilsyneladende er uafhængige (Hurlbert 1984). I disse undersøgelser blev der foretaget mange på hinanden følgende observationer af enkeltindivider uden efterfølgende korrektion. Dette invaliderer dog ikke nødvendigvis disse undersøgelser konklusioner. Pseudoreplikation er siden søgt imødegået i nylige feltstudier af mejsers fouragering (f.eks. Lens 1996, Sørensen 1997).

### Diskussion

Jeg har i det foregående fremdraget en række eksempler på feltstudier, der alle har haft interspecifik konkurrence for øje. Som det er fremgået, falder de i to hovedgrupper, observationelle og eksperimentelle studier. I resten af denne fremstilling vil jeg hovedsagelig fokusere på ét spørgsmål: Hvilken metode bør foretrækkes i feltstudier af interspecifik konkurrence? Eller måske skulle spørgsmålet lyde: Hvornår skal man vælge rene observationer, og hvornår skal man vælge eksperimenter?

Et altoverskyggende problem i observationelle studier er, at de observerede mønstre teoretisk kan tolkes i lyset af processer, der intet har at gøre med konkurrence. Faktorer som vejrforhold, ressourcetilgængelighed, forskellige selektionstryk fra prædatorer og parasitter (Wiggins et al. 1998),

samt forstyrrelser kan i høj grad påvirke dyresamfund. Eksempelvis har øer ofte færre prædatorer end nærtliggende fastlandsområder. Den øgede sortmejsætethed på Gotland (Alerstam et al. 1974) kunne lige så godt være en effekt af, at der er færre prædatorer på øen, og således slet ikke have noget at gøre med konkurrencemæssig frigørelse! Når eksistensen og effekten af interspecifik konkurrence skal vurderes, er man således nødt til at overveje alternative processer som forklaring på de fundne mønstre.

En række alternative forklaringer ("nul-hypoteser") for udbredelsesmønstre på øer har været fremsat (f.eks. Connor & Simberloff 1979; se også Simberloff 1984). Disse postulerede, at de fleste observerede mønstre ikke afveg fra hvad tilfældige omstændigheders indvirken kunne forklare. Kritikken er blevet tilbagevist ved studier af galápagosfinkernes udbredelsesmønstre (Grant & Abbott 1980, Alatalo 1982b), samt af et nytligt studium af mejers udbredelse på 53 danske øer (Wiggins & Møller 1997).

I de fleste undersøgelser antages andre faktorer (ud over konkurrence) kun at have minimal betydning for den studerede situation. Denne alt-andetlige-antagelse har formentlig været uberettiget lige så tit som den har været berettiget. Naturlige eksperimenter, der studerer midlertidige og lokale ændringers betydning for en arts niche, øger sandsynligheden for, at alt-andetlige-antagelser er sande. Eksempler på sådanne metoder er undersøgelserne af Alatalo (1981) og Sørensen (1997). Observationelle studier synes således bedst egnede til studier på lokalt plan.

Schoener (1983) foretog en vurdering af 164 eksperimentelle feltstudier af marine organismer og terrestriske planter og dyr. Omtrent 90% af studierne "demonstrerede" eksistensen af interspecifik konkurrence. Felteksperimenter er ligeledes evalueret af Connell (1983), der også "påviste" interspecifik konkurrence i de fleste tilfælde. Begge litteraturstudier overdrev imidlertid hyppigheden og vigtigheden af konkurrence, primært på grund af systematiske fejl i mange af de evaluerede undersøgelser. Endvidere behøver en gennemgang af en række publicerede arbejder ikke at sige ret meget om interspecifik konkurrences faktiske betydning i bred almindelighed.

Kontroller og replikater (gentagelser) er essentielle i eksperimentelle studier, således at gentagelserne (både af behandling og kontrol) kan anses for statistisk uafhængige observationer (Alatalo et al. 1986). Mange eksperimenter opfylder imidlertid ikke dette krav (Hurlbert 1984), f.eks. kan Hög-

stedts (1980b) 18 eksperimentelle replikater umuligt have været helt ens. Der bliver altså også gjort brug af alt-andet-lige-antagelser i eksperimentelle feltstudier. Problemet søges mindsket ved en tilfældig udvælgelse af replikater (prøvefelter), men der vil altid restere visse faktorer, der ikke kan kontrolleres.

Replikater er som sagt ofte pseudoreplikater. Hurlbert (1984) evaluerede 176 felteksperimenter og påviste pseudoreplikation i 27% af dem, mens 48% anvendte forkert eller mangelfuld statistik. Noget tyder således på, at eksperimenter er forbundet med lige så megen usikkerhed som rent observationelle studier. Der er dog ingen tvivl om veludførte eksperimenteres værdi. Ønsker man imidlertid at undersøge fortidens konkurrencetryk, skal man anvende "rene" observationer, eftersom eksperimenter kun kan sige noget om økologisk tid og ikke om evolutionær tid.

Eksperimentelle manipulationer indebærer en risiko for artefakter (Møller 1989), idet andre faktorer end de formodede kan påvirkes, hvorved det pågældende eksperiments fortolkning undermineres. Anses eksperimenter for den eneste metode til dokumentation af konkurrence, risikerer man at acceptere mangelfulde og måske umotiverede eksperimenter, især i de tilfælde, hvor det forventede (ønskede?) svar er fremkommet. Eksperimenter kan dog være at foretrække efter at man, via observationelle studier, har sandsynliggjort eksistensen af interspecifik konkurrence og ressourceopdeling. Eller som Wiens (1989) formulerede det: "*One may strengthen observational evidence in several ways, perhaps most dramatically by conducting experimental manipulations*".

## Konklusion

Der hersker ingen tvivl om, at interspecifik konkurrence har stor betydning for visse dyre- og plantesamfund på trods af, at fænomenets eksistens er vanskelig at dokumentere endegyldigt. Når man ser på udbyttet af de mange feltstudier, er indikationerne for interspecifik konkurrence overbevisende, selv når alle forbehold er taget. Hyppigheden og betydningen af interspecifik konkurrence har imidlertid været overvurderet, bl.a. på grund af mangelfulde undersøgelser. En yderligere grund er, at studier, der bekræfter interspecifik konkurrence, har tendens til at blive overrepræsenteret i litteraturen, idet negative resultater utvivlsomt ofte vurderes som mislykkede (både af forskerne selv og af redaktører og referees), selv om det ikke nødvendigvis er tilfældet.



Sortmejsens fødesøgningsvaner i bred forstand – dens niche – varierer afhængigt af om andre mejser som Topmejsen og Musvit er til stede. Det kan enklest fortolkes som et tegn på, at arterne indbyrdes konkurrerer om ressourcerne. Foto: Robert T. Andersen.



Fremtidig udforskning af interspecifik konkurrence udgør lidt af en udfordring. Ideelt set bør alle alternative hypoteser tages i betragtning. Undersøgelser af ressourceniveauer på fastland og øer kunne eksempelvis udføres inden observationelle undersøgelser igangsættes. Sådanne undersøgelser er dog meget vanskelige at udføre tilfredsstillende. Det ideelle feltstudium synes således at bestå af observationer i umanipulerede systemer, herunder naturlige eksperimenter, der eventuelt følges op af egentlige eksperimenter med veldefinerede kontroller og et tilstrækkeligt antal ægte replikater. Eksperimenter bør – i systemer hvor det er praktisk muligt og etisk forsvarligt – bruges til at be- eller afkræfte resultater fra observationelle studier.

Jeg vil gerne takke David A. Wiggins, Uppsala Universitet, og Anders Pape Møller, Université Pierre et Marie Curie, Paris, for godt samarbejde. Minna Lladó, Kaj Kampp, Lene Bitsch Petersen, Jon Fjeldså, Jesper Madsen og A. P. Møller takkes for kritisk gennemlæsning af tidligere udkast til denne artikel.

## Summary

### Field studies of interspecific competition: observations versus experiments

Field studies of interspecific competition fall into two distinct groups: (1) observations of unmanipulated systems, and (2) experimental studies. Such studies are evaluated in this review, with the emphasis on competitive interactions in bird communities.

Evidence from observational studies indicating that interspecific competition has occurred or is occurring is indirect. These indications are niche shifts, density compensation, character displacement, character release, and niche overlap.

Experimental studies can be divided into two types, resource manipulation and density manipulation. Experiments only apply to ecological time, whereas observational studies also apply to evolutionary time. Examples of various investigations are presented and discussed.

A major problem in observational studies is that the observed patterns may be attributed to an array of factors, ranging from weather to resource levels, differential predator or parasite densities on study sites, and disturbance in general. However, these factors are most often assumed to have a limited impact – the so-called *ceteris paribus* assumption. Still, it is always crucial to contemplate alternative hypotheses when assessing the effect of interspecific competition. *Ceteris paribus* assumptions are also made in experimental investigations.

I do not question the significance of interspecific competition in most communities. It must be borne in mind, however, that studies "confirming" interspecific competition probably are over-represented in the scientific literature, because investigators as well as editors and referees (often mistakenly) tend to consider studies leading to "negative" results as failures.

The ideal field study of interspecific competition, at least initially, seems to be observations, including natural experiments like mainland/island comparisons. Such observations can be followed up by experimental manipulations, with a sufficient number of experimental controls and replicas. Experiments should mainly aim at confirming or rejecting findings from prior observational studies.

**Referencer**

- Alatalo, R. V. 1981: Interspecific competition in tits *Parus* and Goldcrest *Regulus regulus*: foraging shifts in multispecific flocks. – *Oikos* 37: 335-344.
- Alatalo, R. V. 1982a: Evidence for interspecific competition among European tits *Parus* spp.: a review. – *Ann. Zool. Fennici* 19: 309-317.
- Alatalo, R. V. 1982b: Bird species distributions in the Galápagos and other archipelagoes: competition or chance? – *Ecology* 63: 881-887.
- Alatalo, R. V. & L. Gustafsson 1988: Genetic component of morphological differentiation in coal tits under competitive release. – *Evolution* 42: 200-203.
- Alatalo, R. V., L. Gustafsson, M. Lindén & A. Lundberg 1985: Interspecific competition and niche shifts in tits and the Goldcrest: an experiment. – *J. Anim. Ecol.* 54: 977-984.
- Alatalo, R. V., L. Gustafsson & A. Lundberg 1986: Interspecific competition and niche changes in tits (*Parus* spp.): evaluation of nonexperimental data. – *Am. Nat.* 127: 819-834.
- Alatalo, R. V., D. Eriksson, L. Gustafsson & K. Larsson 1987: Exploitation competition influences the use of foraging sites by tits: experimental evidence. – *Ecology* 68: 284-290.
- Ålerstam, T., S. G. Nilsson & S. Ulstrand 1974: Niche differentiation during winter in woodland birds in southern Sweden and the island of Gotland. – *Oikos* 25: 321-330.
- Brown, W. L. Jr. & E. O. Wilson 1956: Character displacement. – *Systematic Zoology* 7: 49-64.
- Brömsen, A. von & C. Jansson 1980: Effects of food addition to Willow Tit *Parus montanus* and Crested Tit *Parus cristatus* at the time of breeding. – *Ornis Scand.* 11: 173-178.
- Carrascal, L. M., E. Moreno & A. Valido 1994: Morphological evolution and changes in foraging behaviour of island and mainland populations of Blue Tit (*Parus caeruleus*) - a test of convergence and ecomorphological hypotheses. – *Evol. Biol.* 8: 25-35.
- Connell, J. H. 1983: On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. – *Am. Nat.* 122: 661-696.
- Connor, E. F. & D. Simberloff 1979: The assembly of species communities: chance or competition? – *Ecology* 60: 1132-1140.
- Darwin, C. 1859: The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. – John Murray, London.
- Fjeldså, J. 1983: Ecological character displacement and character release in grebes Podicipedidae. – *Ibis* 125: 463-481.
- Gause, G. F. 1934: The struggle for existence. – Hafner, New York.
- Grant, P. R. & I. Abbott 1980: Interspecific competition, island biogeography and null hypotheses. – *Evolution* 34: 332-341.
- Grant, R. B. & P. R. Grant 1982: Niche shifts and competition in Darwin's Finches: *Geospiza conirostris* and congeners. – *Evolution* 36: 637-657.
- Grinnell, J. 1917: The niche-relationships of the California Thrasher. – *Auk* 34: 427-433.
- Hurlbert, S. H. 1984: Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. – *Ecol. Monogr.* 54: 187-211.
- Högstedt, G. 1980a: Resource partitioning in Magpie *Pica pica* and Jackdaw *Corvus monedula* during the breeding season. – *Ornis Scand.* 11: 110-115.
- Högstedt, G. 1980b: Prediction and test of the effects of interspecific competition. – *Nature* 283: 64-66.
- Krebs, C., B. Keller & R. Tamarin 1969: *Microtus* population biology. – *Ecology* 50: 587-607.
- Källander, H. 1981: The effects of provision of food in winter on a population of the Great Tit *Parus major* and the Blue Tit *P. caeruleus*. – *Ornis Scand.* 12: 244-248.
- Lack, D. 1944: Ecological aspects of species-formation in passerine birds. – *Ibis* 86: 260-286.
- Lens, L. 1996: Wind stress affects foraging site competition between Crested Tits and Willow Tits. – *J. Avian Biol.* 27: 41-46.
- MacArthur, R. H. 1958: Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. – *Ecology* 39: 599-619.
- Madsen, J. 1985: Habitat selection of farmland feeding geese in West Jutland, Denmark: an example of a niche shift. – *Ornis Scand.* 16: 140-144.
- Madsen, J. & C. E. Mortensen 1987: Habitat exploitation and interspecific competition of moulting geese in East Greenland. – *Ibis* 129: 25-44.
- Møller, A. P. 1989: Parasites, predators and nest boxes: facts and artefacts in nest box studies of birds? – *Oikos* 56: 421-423.
- Pacala, S. W. & J. Roughgarden 1982: Resource partitioning and interspecific competition in two two-species insular *Anolis* lizard communities. – *Science* 217: 444-446.
- Pianka, E. R. 1988: Evolutionary ecology. 4th ed. – Harper and Row.
- Schluter, D., T. D. Price & P. R. Grant 1985: Ecological character displacement in Darwin's Finches. – *Science* 227: 1056-1058.
- Schoener, T. W. 1983: Field experiments on interspecific competition. – *Am. Nat.* 122: 240-285.
- Simberloff, D. 1984: The great god of competition. – *The Sciences* 24: 16-22.
- Sørensen, M. F. L. 1997: Niche shifts of Coal Tits *Parus ater* in Denmark. – *J. Avian Biol.* 28: 68-72.
- Wiens, J. A. 1977: On competition and variable environments. – *Am. Sci.* 65: 590-597.
- Wiens, J. A. 1989: The ecology of bird communities. Vol. 2: Processes and variations. – Cambridge University Press.
- Wiggins, D. A. & A. P. Møller 1997: Island size, isolation, or interspecific competition? The breeding distribution of the Parus guild in the Danish archipelago. – *Oecologia* (Berl.) 111: 255-260.
- Wiggins, D. A., A. P. Møller, M. F. L. Sørensen & L. A. Brand 1998: Island biogeography and the reproductive ecology of Great Tits *Parus major*. – *Oecologia* (Berl.) 115: 478-482.
- Williams, J. B. & G. O. Batzli 1979: Competition among bark-foraging birds in central Illinois: experimental evidence. – *Condor* 81: 122-132.

Antaget 2. februar 1998

Martin Fyhn Lykke Sørensen  
København Universitet, Afd. f. Populationsbiologi  
Universitetsparken 15  
DK-2100 København Ø  
E-mail: Martin.F.L.Sorensen@pop.zi.ku.dk