EKOLOGIA POLSKA SERIA B
TOM II 1956 ZESZYT 4

DYSKUSJA

PRZEMYSŁAW TROJAN

Zagadnienie środowiska gatunku jako problem metodologiczny

Badanie związku rozmaitych form żywej materii ze środowiskiem ma za sobą wielkowiekową tradycję. Pojęcia mówiące o tym związku stanowią od dawna truizmy naukowe. Badaniem tych związków zajmują się w zasadzie po trochu wszystkie nauki biologiczne, szczególnie jednak wydaje się to być zadaniem ekologii. Przedmiotem ekologii jest badanie zbiorowisk zwierzęcych wieloosobnikowych, więc ekologiczne badanie związku żywej materii ze środowiskiem ma sens jedynie w odniesieniu do populacji czy biocenozy.

Ostatnio wśród ekologów pojawiły się głosy przeczące sensowności badania wpływu środowiska na populację i określanie środowiska populacji. Podsumowaniem tych głosów jest wypowiedź Bircha i Andrewarthy (1954). Autorzy ci stwierdzają, że stosowanie pojęcia populacji i jej środowiska prowadzi, w praktyce do trudności metodologicznych. Badaniu podlega najczęściej wpływ czynników środowiska występujących poza populacją, a w praktyce każdy osobnik populacji stanowi część środowiska innych osobników. Drugim zarzutem jest stwierdzenie, że dużo większe znaczenie niż środowisko zewnętrzne mają pewne stosunki zachodzące wewnątrz populacji, związane głównie z ilością osobników. Jeżeli np. w danym terenie jest mała ilość osobników, to mogą nie spotkać się one we właściwym czasie w okresie godowym. Taka sytuacja prowadzi do zaniku populacji. Przy zbyt dużych ilościach osobników mogą wystąpić szkodliwe zjawiska związane z przegęszczeniem.

Badanie środowiska czy operowanie pojęciem środowiska ma według tych autorów sens jedynie w stosunku do osobnika. Pojęcie „środowisko populacji" nie oddaje istoty zjawisk zachodzących w populacji, ponieważ w określeniu środowiska gubi się przynajmniej połowę zjawisk zachodzących w jej obrębie. Wobec tego określenie to jest abstrakcją, która raczej prowadzi do zaciemnienia niż wyjaśnienia zjawisk ekologicznych.

Takie ujęcie zagadnienia środowiska jest charakterystyczne dla tych ekologów badających populację, którzy całą swą uwagę skupia-

ją na wykryciu mechanizmów czy zjawisk populacyjnych, przy czym pomijając w mniejszym lub większym stopniu wpływy środowiska postulują autonomię tych zjawisk i ich niezależność od zmieniających się warunków życia populacji. Podobne głosy dały się słyszeć również wśród ekologów polskich.

Wydaje się, że sprawa ta jest wystarczająco prosta, żeby nie trzeba było nad nią dyskutować. Odrzucenie sensowności badań środowiska życia populacji pociąga za sobą dość poważne konsekwencje o charakterze ogólnym. Neguje bowiem zdecydowanie nasze pojęcia o sposobie powstania i trwania gatunku. Dotychczas bez względu na to, czy były to poglądy genetyków formalnych, czy miczurinowców, przynajmniej o możliwości przetrwania gatunku (abstrahując od przyczyn jego powstawania) decydowało jego przystosowanie do warunków środowiska. Badanie związków żywej materii ze środowiskiem było prowadzone różnymi drogami. Poszukiwanie przystosowań populacyjnych jest sprawą jeszcze zupełnie świeżą i poznanie związków populacji ze środowiskiem może rzucić zupełnie nowe światło na procesy ewolucyjne. Sens takich badań jest więc zupełnie jasny. Pozostaje jeszcze sprawa połowicznego obrazu, jaki otrzymujemy badając środowisko populacji. Uważam, że dla badającego związek populacji ze środowiskiem uzyskany obraz wcale nie będzie połowiczny, a stawianie sprawy przez Bircha i Andrewarthę jest nieporozumieniem. Czyż bowiem badający środowisko populacji jest przekonany, że bada jej „istotę", że wyczerpuje możliwości poznania zjawisk zachodzących w populacji przez zbadanie jej środowiska? Chyba nie. Uważam, że badanie środowiska i badanie zjawisk np. regulacji to są sprawy zupełnie innego rzędu i badanie jednej strony zjawisk populacyjnych nie wyklucza drugiej ani nie stanowi jej zaprzeczenia.

Pomijanie zjawisk wewnątrzpopulacyjnych przy badaniu środowiska populacji nie prowadzi do poznania zjawisk pozornych, jakby chcieli Birch i Andrewartha, natomiast pomijanie badania środowiska przy badaniu zjawisk populacyjnych może być niebezpieczne. Jak wynika z bogatego piśmiennictwa podsumowanego przez Aleego, powstawanie i przebieg zjawisk populacyjnych są uwarunkowane w wielu przypadkach przez stan tegoż „nieistniejącego" środowiska populacji. Wydaje się, że dużo bezpieczniej i biologicznie poprawniej jest przyjąć istnienie środowiska również dla populacji i na tym tle rozpatrywać zachodzące w niej procesy i kierujące nimi mechanizmy.

Badanie środowiska gatunku ma za sobą długą historię. W praktyce poznawanie go odbywało się na dwóch różnych drogach. Punktem wyjścia było bądź badanie gatunku od strony jego miejsca w biocenozie, bądź też badanie samego gatunku. Obie te drogi omówię kolejno.

Oczywiście nie chcę tu sugerować, że celem biocenologii było czy jest określenie środowiska gatunku. Jednak niektóre pojęcia i prace biocenologiczne prowadzą właśnie do tego. Punktem wyjścia badania biocenoz było stwierdzenie, że szereg gatunków występuje zawsze razem

w określonych miejscach czy środowiskach. Powstało wtedy pojęcie miejsca występowania (habitat). W oparciu o powtarzalność współwystępowania powstał kierunek opisujący mniej lub więcej szczegółowo dane środowisko i wymieniający zwierzęta i rośliny, które je zamieszkują. Tradycje tego dość archaicznego sposobu opisywania środowiska pozostały do dziś, przede wszystkim u faunistów. Na ogół uważa się, że „przyzwoita" praca faunistyczna powinna mówić również o środowisku, w którym badane zwierzęta występują. W praktyce podaje się szczegółowy opis terenu; szczytem ambicji w tej dziedzinie jest określenie szaty roślinnej, a nawet podanie mapy gleboznawczej badanego terenu. Często na wzbogacenie publikacji w podobne dane zoolog traci wiele czasu i wysiłku badając takie zagadnienia, o których często nie ma pojęcia, choćby z braku doświadczenia czy odpowiedniego przygotowania. W rezultacie powstaje opis, często niepełny, w którym określone są tylko te elementy środowiska, na które zwrócił uwagę właśnie dany autor. Powiązanie analizowanej fauny z tym opisem jest często przypadkowe, nawet zupełnie dowolne, a z reguły nie ma charakteru dowodowego. Żeby przeprowadzić dowód związku gatunku czy szeregu gatunków z jakiemiś elementami środowiska, trzeba przeprowadzić szereg nieraz żmudnych eksperymentów. Powtarzanie się obrazów środowiska przy występowaniu jakiegoś zestawu gatunków mówi jedynie o korelacji występowania, nie zaś o związkach przyczynowych. Poznawanie natomiast tylko obrazów korelacyjnych nie prowadzi do pogłębienia naszej wiedzy o związkach gatunku ze środowiskiem.

Podobnie bezużyteczna pod względem wartości poznawczych jest ekologiczna koncepcja biomu. Jest to właściwie próba określenia pojęcia „habitat" w skali kuli ziemskiej. Opisane w niej strefy są więc odpowiednio duże i odpowiadają obszarom tajgi, stepów czy pustyń. Wymienione w nich zespoły to przeważnie duże ssaki. Z lekką przesadą można powiedzieć, że wysychająca okresowo kałuża stanowi dla skorupniaka „biom" tak obszerny, jak dla bizona stepy Ameryki Północnej.

Koroną opisu środowiska i wiązania z pewnymi jego typami określonych gatunków są systemy klasyfikacyjne. Polegają one na tym, że chcąc uściślić metody opisu środowiska dla określania ekologicznego dużo mniejszych grup gatunków, teren, w którym prowadzimy prace badawcze, zostaje odpowiednio poszatkowany. Przykładem podobnego podejścia jest wydana niedawno książka T i s c h l e r a (1949). Dochodzi się do tego, że zostają uchwycone (i oczywiście odpowiednio „naukowo" nazwane) bardzo drobne zróżnicowania terenu. W taki system pakuje się występujące tu zwierzęta. Tak więc grupy zwierząt występujące na piasku można by nazwać psammobiontami, najczęściej poławiane w powietrzu-aerobiontami, a występujące w krzewach — fruticobiontami o ile oczywiście krzew w naszym systemie klasyfikacyjnym nie zostanie szczegółowo podzielony na szereg „subtelnych" środowisk. Zmorą tego rodzaju systemów i badaczy są same gatunki, które często ani rusz nie chą mieścić się i żyć w tak starannie wybranych środowiskach. Zawsze znajdzie się przynajmniej pewna liczba takich, które wykraczają poza granice wyznaczonych środowisk lub

wręcz penetrują cały teren. Można to oczywiście załatwić przy pomocy nowego terminu, np. eury — czy polybionty, ale zapytajmy w końcu: po co? Uważam, że rozwikłania związków między gatunkiem a środowiskiem nie uzyska się na tej drodze. Uzyskujemy tu w najlepszym przypadku szereg związków korelatywnych nie mówiących nic, dlaczego i w jaki sposób gatunek jest z danym środowiskiem związany. Prowadzenie badań metodą klasyfikacyjną jest więc pójściem na łatwiznę (podział środowiska nie należy do zajęć trudnych). W praktyce doprowadziło to ponadto do dość zabawnej sytuacji. Ilu bowiem jest autorów, tyle jest systemów klasyfikacyjnych i są one zazwyczaj nieporównywalne, każdy bowiem z badaczy zwraca uwagę na inne elementy środowiska i inaczej je dzieli.

Badanie środowiska gatunku na drodze biocenologicznej rozwinięte zostało jeszcze w inny sposób. Znany ekolog angielski Elton w opublikowanej w 1927 r. książce skierował badanie na drogę poszukiwania pewnych zależności międzygatunkowych. Środowisko gatunku wg jego koncepcji należy określać przede wszystkim przez ustalenie miejsca danego gatunku w biocenozie. W tym celu wprowadza Elton specjalny termin „nisza ekologiczna", który określa miejsce gatunku w łańcuchu odżywczym danej biocenozy, jego stosunek do pożywienia, drapieżników i pasożytów. Zasadą prac ekologicznych tego typu było określenie struktury badanej biocenozy i przez to również „niszy ekologicznej" występujących w niej gatunków. Takie ustawienie pracy było bardzo obiecujące i szereg badaczy podjęło badania w oparciu o metodę Eltona. Praktyka jednak okazała się bardzo trudna. Nawet przy badaniu stosunkowo prostych biocenoz wystąpił na jaw szereg przeszkód, najczęściej natury technicznej. Przede wszystkim trudności wynikają z niemożności opanowania materiału pod względem systematycznym przez ekologów. Powoduje to czasem dość śmieszne sytuacje. W podawanych przez samego Eltona przykładach struktury biocenozy łączone są w jedno ogniwo łańcucha odżywczego większe grupy gatunków, np. larwy muchówek. A przecież trudno znaleźć więcej przykładów na zróżnicowanie nisz ekologicznych (nawet u pokrewnych gatunków) jak właśnie w obrębie larw *Diptera*.

Możliwości przeanalizowania związków w biocenozie okazały się też bardzo ograniczone i w rezultacie prowadzone nieraz z dużym nakładem pracy badania w efekcie kończyły się na wykazie gatunków występujących w takiej czy innej biocenozie, a zamieszczane niekiedy schematy „struktury biocenozy" można by ułożyć nie wychodząc z domu, mając do dyspozycji wiadomości o występujących w danym terenie gatunkach i wydawnictwo typu Brehm's Tierleben.

W rezultacie ten kierunek badań nie doprowadził do pogłębienia naszej wiedzy o związku populacji ze środowiskiem, zwrócił jednak słusznie uwagę na istnienie swoistego rodzaju związków, zwvkle pomijanych w badaniach autorów starszych, związków, które mogą mieć decydujące znaczenie przy opisie środowiska gatunku.

Drugim kierunkiem „ekologii środowiskowej" jest postawienie w centrum zainteresowania badacza samego gatunku i badanie rozmaitych zjawisk zachodzących w środowisku z punktu widzenia istnienia

lub nieistnienia związków i zależności ekologicznych. Badania takie wyrosły bez wątpienia z prowadzonych w ubiegłym stuleciu prac biologicznych typu „life-history". Niektórzy badacze uważają, że i dziś jest to jedna z lepszych dróg poznania związków ekologicznych gatunku ze środowiskiem, czy bliżej nie określonej „istoty gatunku". Wydaje mi się, że tego typu badania tylko w pewnych przypadkach mogą spełnić w rzeczywistości to żądanie. Zwykle dotyczą one morfologii stadiów rozwojowych gatunku, co w ekologii jest zbędne. Obserwacje i dane biologiczne prowadzone są często tylko na podstawie hodowli osobników w mniejszej lub większej izolacji od ich naturalnego środowiska, poza tym obserwacje takie prowadzone są najczęściej na małej liczbie osobników. O ile praca tego typu jest całkowicie wystarczająca do opisania cyklu rozwojowego np. jakiegoś owada, to zupełnie nie wystarcza do opisania środowiska gatunku, może być najwyżej punktem wyjścia do pracy nad tym problemem.

Szczegółowsze badania środowiska gatunku podjęte zostały na drodze analizy wpływu niektórych wybranych czynników na ekologię gatunku. Dobór czynników środowiska w zasadzie nie był ograniczony żadnymi względami. Wynikało to w dużej mierze z trudności określenia samego środowiska; nie było i zresztą dotąd nie ma kryteriów, które pozwoliłyby na określenie tego, co nazywamy środowiskiem. W rezultacie można powtórzyć za Aleem, że w pewnym momencie okazało się, iż właściwie wszystko, co istnieje poza osobnikiem (populacją) w przyrodzie można traktować jako jego (jej) środowisko. W praktyce bowiem niemal zawsze daje się przy wyizolowaniu jakiegoś czynnika wykazać istnienie jego wpływu na populację. Wachlarz dobieranych czynników był więc bardzo szeroki. Rozciągał się od pokarmu aż po plamy na słońcu. Uściśleniem w badaniu środowiska gatunku było wprowadzenie zasady jego efektywności („effective environment") polegającej na tym, że niektóre elementy otoczenia uznane zostały za szczególnie ważne dla każdej populacji i te przede wszystkim podlegały badaniu. Istnieje kilka systemów określających to „effective environment". Dla przykładu podać można system zaproponowany przez Bircha i Andrewarthę. Autorzy ci uważają, że cztery składniki całkowicie opisują środowisko zwierzęcia. Są to: warunki klimatyczne, pożywienie, inne zwierzęta współwystępujące oraz miejsce, w którym zwierzę żyje.

Podobnie jak w kierunku biocenologicznym, punktem wyjścia do określania środowiska gatunku jest samo środowisko. Uzyskane obrazy nie zawsze określają najważniejsze związki populacji ze środowiskiem. Przyczyną tego jest chyba błędność metodologiczna w przyjęciu takiego punktu wyjściowego. Dobierane są te elementy środowiska, na które zwraca uwagę badacz, które jemu wpadają w oczy. Sposób analizowania środowiska przez człowieka z całą pewnością ma inny charakter niż analogiczna analiza przeprowadzona przez osobniki badanego gatunku, po prostu ze względu na różnice w wykształceniu poszczególnych narządów zmysłowych. Jako przykład można podać różnice w analizowaniu tego samego środowiska, np. mieszkania ludzkie-

go, przez dwa zamieszkujące w nim gatunki *Homo sapiens* L. i *Canis familiaris* L. U człowieka przeważa poznanie wzrokowe, u psa węchowe. Nie jest to jednak różnica bezwzględna; człowiek w tym samym mieszkaniu może rozpoznać po zapachu perfum, kto z jego znajomych w nim przebywał, podczas gdy na te zapachy nie zareaguje i wobec tego nie zwróci na nie uwagi pies. Jednocześnie dokładnie rozpozna on ślady tej samej osoby po zapachu jej potu, co z kolei jest nieuchwytne dla człowieka.

Wiadomo przy tym wszystkim, że różnice w wykształceniu analizatorów środowiska są wynikiem przystosowania do badania tych elementów otoczenia, które są dla danego gatunku istotne. Trudno więc przypuścić, żeby zasób analizatorów, jaki występuje u człowieka, określał środowisko w sposób obiektywny, bo takiej oceny środowiska w ogóle nie ma. Gdyby każdy ze znanych nam gatunków opisał nam, jak widzi to samo środowisko, w którym występuje, dajmy na to mieszkanie ludzkie, to na pewno znaleźlibyśmy również duże różnice w opisie dokonanym przez karalucha i pluskwę.

W takiej sytuacji może mieć często miejsce narzucanie gatunkowi przez człowieka jednych związków, a całkowite pomijanie innych. Otrzymujemy nawet obrazy korelacji zmienności dobranego czynnika i zachowania się zwierząt, co z reguły uważane jest za potwierdzenie przypuszczeń autora nawet w przypadku, gdy w rzeczywistości dany czynnik dla tego gatunku po prostu nie istnieje. Reakcja ujawnia się dopiero po umieszczeniu go w nienaturalnych warunkach eksperymentalnych.

Na tej podstawie można twierdzić, że żaden z opracowanych systemów „effective environment" nie może być prawdziwy. Wróćmy na chwilę do przytoczonego uprzednio systemu czterech elementów. Znajdziemy szereg gatunków, dla których nie będzie sensu badać zależności klimatycznych, pokarmowych czy innych; specyfikę przystosowania tych gatunków do środowiska będą określały inne zależności.

W ostatnich czasach pojawiły się w piśmiennictwie ekologicznym dwa nowe głosy świadczące o możliwości znalezienia innego punktu wyjściowego przy badaniu związku populacji ze środowiskiem. Jest to praca P e u s a (1954)[1] i wstęp do podręcznika ekologii N a u m o w a (1955). Jako zasadę przyjmują oni badanie środowiska gatunku, a nie środowiska jako takiego. Stając w obliczu konkretnego gatunku i terenu, w jakim on występuje, badacz nie interesuje się zbytnio tym, jak to środowisko wygląda, nie bada jego specyfiki. Analiza wstępna polega na wydedukowaniu na podstawie znajomości biologii, fizjologii i psychologii gatunku, jakie elementy w danym środowisku mogą mieć dla badanego gatunku znaczenie. Jest to droga o tyle trudniejsza, że niejako zmusza do „wstawienia się" badacza w skórę badanego zwierzęcia i analizowania środowiska poprzez zmysły i właściwości fizjologiczne, jakie u tego gatunku występują. Po dokonaniu takiej pracy otrzymujemy szereg hipotez, w których przypuszcza się istnienie pewnych zależności badanego gatunku od danego terenu i znajdujących się

[1] Patrz Romaniszyn, 1956

tu warunków. Hipotezy takie mają duże znaczenie praktyczne, każą skupić uwagę na stosunkowo niewielkich wycinkach środowiska. Nie będziemy bowiem badać wpływu temperatur dziennych, dobowych czy innych, mierzonych najczęściej przy pomocy termometrów zawieszonych na wysokości np. 2 m nad poziomem ziemi, na zwierzęta norowe występujące na powierzchni ziemi tylko przez część nocy. Jeżeli w wyniku przeprowadzonej analizy fizjoekologicznej okaże się, że trzeba zbadać wpływ temperatury na te zwierzęta, to pomiary jej będziemy z całą pewnością wykonywać inaczej. Hipotezy takie nie tylko wskazują na wpływ jakiegoś czynnika, ale wiążą ten wpływ z normalnymi zjawiskami, jakie mają miejsce w życiu zwierzęcia. Wskazują na kierowanie przez odpowiedni czynnik zjawiskami biologicznymi zachodzącymi w samych organizmach. Poznanie działania czynników z tego punktu widzenia daje więc materiał do pogłębienia naszych wiadomości o charakterze związków żywych organizmów ze środowiskiem. Nie widzę tu konieczności stawiania pewnych schematów badawczych, któreby wyczerpywały opis. Świat żywy jest bogaty w swych przystosowaniach, różne i przeciwstawne sobie elementy środowiska mają takie same lub zupełnie inne znaczenie zależnie od gatunku. Receptą dla odszukiwania środowiska jest bowiem sam gatunek.

Środowisko w nowym zrozumieniu zupełnie nie pokrywa się ze starymi pojęciami środowiska. Powstaje więc kwestia wyodrębnienia go jakimś terminem. Uważam, że do tych celów wystarczy użyć znanego już terminu „nisza ekologiczna gatunku" — pojęcie wystarczająco szerokie, aby zmieścił się w nim cały stosunek gatunku czy populacji do środowiska. Pojęcie to nie jest używane w praktyce biocenologicznej, a przejęte zostało przez inne dziedziny ekologii. W ekologii zajmującej się analizą środowiska pojęcie to stopniowo jest rozbudowywane. Dodano do niego również elementy środowiska abiotycznego (O d u m, 1954). Używane jest również chętnie przez systematyków w sensie często bardzo wypaczonym, jako określenie miejsca w środowisku. Inaczej bowiem nie można zrozumieć wypowiedzi M a y r a (1947) o możliwości wprowadzenia pewnych gatunków ryb do jezior afrykańskich, ponieważ znajdowały się tam wolne nisze. Nisza ekologiczna w pierwotnym sensie była określeniem aktualnego stanowiska gatunku w biocenozie. W nowym rozszerzonym pojęciu niszy ekologicznej pomieszczą się również i związki pozabiocenotyczne. Termin ten poza tym jako prosty, stosunkowo łatwo wszedł do słownictwa biologicznego, służąc do rozmaitych celów w różnych dziedzinach biologii.

Pod pojęciem nisza ekologiczna należy więc rozumieć zespół warunków występujących w danym środowisku, z którymi gatunek jest rzeczywiście związany; odgrywają one w jego życiu poważną rolę i do nich przystosowały się w pierwszym rzędzie. Będą tu wchodziły zarówno związki z biocenozą, jak i czynnikami abiotycznymi.

Na zakończenie pozostaje do omówienia sprawa stosunku niszy ekologicznej jako środowiska gatunku do tego, co określa się jako środowisko w ogóle. Można się zastanowić na wstępie, czy istnieje w przyrodzie odpowiednik pojęcia środowisko, rozumianego jako samodzielna całość. Obawiam się, że wytyczenie granic tego, co nazwa-

libyśmy środowiskiem, przekroczyłoby nasze możliwości. W skład takiego środowiska musiałyby wejść wszystkie czynniki wpływające czy mogące wpływać na żywe organizmy. A więc cały wszechświat. Ustalenie bowiem układu odniesienia bez znajomości zjawiska, które ma być do niego odniesione, jest rzeczą, biorąc ogólnie, bezsensowną, chyba że służy do określenia warunków występowania życia w ogóle, a warunki te są już zbadane. Poszukiwanie na drodze poznawania środowiska, związków jego z gatunkiem nie wiedzie, jak wskazywałem na to uprzednio, do rzeczywistego pogłębienia znajomości środowiska populacji. Czy wobec tego zoolog ma się pozbawić wygodnego wstępu do swych prac faunistycznych? Uważam, że praca nic na tym nie straci, a często może tylko zyskać. Zostawmy opisanie szaty roślinnej florystom, gleby gleboznawcom; klimatolog dużo dokładniej zbada mikroklimat danej okolicy niż najlepszy faunista. Ustrzeżemy się przy tym jedynie błędów, jakie można popełnić przez laickie podejście do sprawy. Może dla niektórych zwierząt las jest rzeczywiście wyraźnym środowiskiem, ale szereg żyjących w lesie zwierząt nie wie nic o tym, że w lesie znajdują się drzewa iglaste czy liściaste, przez całe życie bowiem zwierzęta te nie wychodzą z mchu. Po cóż więc opisywać drzewa w lesie, badając występowanie tych zwierząt?

Nowe podejście do sprawy badania środowiska, nastawione na badanie związków przyczynowych między populacją a środowiskiem, zaostrza warunki, jakie stawiane były dotychczas pracy naukowej nad tymi zagadnieniami, ale daje do ręki wyraźnie określoną pozycję wyjściową dla rozwoju dokładniejszych badań nad stosunkiem gatunku do środowiska.

PIŚMIENNICTWO

1. Alee, W. C. i inni. 1949 — Principles of animal ecology. — Philadelphia and London.
2. Andrewartha, H. G., Birch, L. C. 1954 — The distribution and abundance of animals. — Chicago.
3. Elton, Ch. 1927 — Animal ecology. — London.
4. Mayr, E. 1947 — Systematics and origin of species. — New York.
5. Naumow, N. P. 1955 — Ekołogija żiwotnych. — Moskwa.
6. Odum, E. P. 1954 — Fundamentals of ecology. — Philadelphia.
7. Romaniszyn, W. 1956 — Krytyka pojęć „biotop" i „biocenoza". — Ekol. Pols. S. B, **2**, 1.
8. Tischler, W. 1949 — Grundzüge der terrestrischen Tierekologie. — Braunschweig.