Sitzungsberichte

der

mathematisch-physikalischen Classe

der

k. b. Akademie der Wissenschaften

zu München.

Band. IV. Jahrgang 1874.

München.
Akademische Buchdruckerei von F. Straub.
1874.

In Commission bei G. Franz.

Verdrängung der Pflanzenformen durch ihre Mitbewerber von C. Nägeli.[1])

Kampf um's Dasein und Verdrängung sind in den letzten Jahren vielfach besprochen worden und unter den Naturforschern, welche sich mit diesen Fragen beschäftigt haben, dürfte darüber im Allgemeinen Einstimmigkeit bestehen. Wenn namentlich von den Gegnern der Transmutationslehre beides zuweilen bestritten oder angezweifelt wird, so ist diess nur aus Unkenntniss der Thatsachen oder aus einer unrichtigen Beurtheilung derselben zu erklären.

In der That, wir mögen die Entstehung der Organismen uns denken wie wir wollen, so genügt schon eine oberflächliche Einsicht in ihre biologischen Erscheinungen, um uns zu überzeugen, dass die allseitigste und durchgreifendste Concurrenz fortwährend zwischen ihnen besteht und dass die weniger existenzfähigen der Vernichtung preisgegeben

1) Dieser Vortrag wurde schon im Frühjahr 1873 in der math.-phys. Classe gehalten. Er konnte damals wegen des Buchdruckerstrikes und später wegen meiner Abwesenheit, die bis in den Herbst dauerte, nicht gedruckt werden. Nachdem einmal ein Aufschub eingetreten war, wollte ich ihn erst mit einem folgenden Vortrag, welcher die Verdrängung zwischen mehr als 2 Mitbewerbern, namentlich diejenige zwischen den Gliedern einer ganzen Formenreihe behandeln soll, veröffentlichen. Da ich aber bei der Ausarbeitung dieses zweiten complicirteren und schwierigeren Theiles finde, dass noch weitere Beobachtungen auf den Standorten wünschbar sind, so will ich den ersten Theil, welcher die gewöhnlichen Fragen betreffend die Verdrängung zu erledigen im Stande sein dürfte, nicht länger zurückhalten.

sind. Schon lange hat die Pflanzengeographie erkannt, dass die Vertheilung der Gewächse auf der Erdoberfläche durch einen Kampf Aller gegen Alle bedingt wird. Darwin hat das grosse Verdienst die Lehre vom Kampfe ums Dasein und von der Verdrängung vielfach erweitert und auf die Speziesbildung angewendet zu haben.

Die Ursache, warum dagegen oft polemisirt wird, scheint mir nicht zum geringsten Theil in der Terminologie zu liegen. Das Wort tritt um so mehr an die Stelle des wissenschaftlichen Begriffes, in je grösseren Kreisen es sich verbreitet. Kampf um's Dasein und Verdrängung sind glücklich gewählte Schlagwörter, um rasch populär zu werden. Sie erwecken das allgemeine Interesse, indem sie einen passiven und oft wenig bemerkenswerthen Vorgang dramatisiren, und sie entheben von weiterem Nachdenken, indem sie eine Reihe von verwickelten Thatsachen durch einen leichtverständlichen Ausdruck ersetzen. Aber sie veranlassen auch leicht irrige Vorstellungen und in Folge davon dann Zweifel an der Sache selbst.

Besonders ist man geneigt, in dem Kampf um's Dasein sich viel mehr selbständige Action zu denken, als sie dem wirklichen Vorgange zukommt. Sogar im Thierreiche besteht bekanntlich der eigentliche Kampf ums Dasein nicht zwischen Raubthier und Wiederkäuer, die mit einander um ihr Leben kämpfen, sondern einerseits zwischen den Raubthieren unter sich, die gemeinschaftlich den Angriff unternehmen, anderseits zwischen den Wiederkäuern unter sich, die mit einander zur Abwehr verbündet sind. Im Pflanzenreiche vollends äussert sich die Concurrenz nicht als Kampf; sie ist hier die harmloseste Thätigkeit und zum grossen Theil ein rein passives Verhalten gegenüber den Einflüssen der Aussenwelt.

Die Rolle, welche die Pflanzenform bei dem sogen. Kampfe um's Dasein spielt, kann ich am besten durch folgendes Gleichniss anschaulich machen. Ein Landwirth erntet von seinem Gut eine gewisse Menge von Frucht (Weizen, Erbsen etc.). Der grösste Theil davon wird verkauft oder findet eine andere Verwendung. Ein kleiner Theil wird zur Aussaat aufgehoben und zu diesem Zwecke sortirt, da der Besitzer nach rationellen Grundsätzen handelt. Es werden durch ein Sieb die grösseren Samen von den kleineren, oder durch ein anderes Mittel die schwereren von den leichteren geschieden, oder es findet nach irgend welchen anderen Merkmalen eine Auswahl des Saatgutes statt. Von den ausgesäeten Samen gehen manche früher oder später durch Thiere, durch die Unbill der Witterung u. s. w. zu Grunde. Der Rest gelangt zur Blüthen- und Fruchtbildung und liefert das Saatgut für das folgende Jahr.

Wenn man diesen Vorgang ohne weitere Vermittlung einen Kampf um's Dasein zwischen der grossfrüchtigen und kleinfrüchtigen, zwischen der schwersamigen und leichtsamigen Form nennen wollte, so wäre es gewiss ein ziemlich kühnes Bild, das man eher der Poesie als der wissenschaftlichen Prosa gestatten möchte. In der freien Natur verhält es sich nun aber gerade so, wie ich es eben für die rationell behandelte Kulturpflanze geschildert habe. Ich will zum Vergleiche eine perennirende krautartige Pflanze wählen, da sie das Mittel zwischen den einjährigen und den holzigen Gewächsen hält.

Die wildwachsende Pflanze erreiche ein durchschnittliches Alter von 20 Jahren, und jeder Stock bringe jährlich durchschnittlich 100 Samen hervor. Von 2000 Samen ist es demnach nur Einem vergönnt, aufzuwachsen und zur fruchttragenden Pflanze sich auszubilden, während 1999 umkommen müssen. Davon gehen sicher wenigstens 97 Procent (von 2000 Samen etwa 1950) zu Grunde, ohne dass irgend eine Auswahl stattfindet, indem in manchen Jahren für keinen einzigen keimenden Samen Platz ist und in den anderen Jahren die meisten Samen auf Stellen gerathen, wo sie sich nicht entwickeln können. Diese 97 Prozente sind zu vergleichen dem Weizen, welchen der Landwirth verkauft oder in die Mühle schickt, die übrigen 3 Prozente (von 2000 etwa 50 Samen) dem Reste, aus welchem der Landwirth sein Saatgut auswählt. Diese 3 Prozente werden von den natürlichen Verhältnissen, unter denen sich die Samen befinden, gesiebt und gesichtet, bis zuletzt nur $^1/_{20}$ Prozent übrig bleibt. Die anderen gehen als Samen oder Keimpflanzen zu Grunde durch die Winterkälte, durch Frühlingsfröste, durch die Trockenheit des Sommers, durch Feuchtigkeit, durch Schatten und Traufe, durch Nahrungsmangel, durch Krankheiten, durch Thiere u. s. w. Derjenige von den 2000 Samen, welcher zur blühenden Pflanze aufwächst, ist nicht etwa der bestbegabte und stärkste von allen; aber er ist existenzfähig und wir können mit Sicherheit annehmen, dass er so gut oder etwas besser ausgerüstet war, als diejenigen, vielleicht nur wenigen Samen, die in der Lage waren, mit ihm zu concurriren.

Wenn wir also für den Vorgang in der freien Natur einen deckenden Ausdruck anwenden wollten, so müssten wir, statt die Pflanzen und Thiere um ihr Dasein kämpfen zu lassen, eher sagen, jedes Wesen habe unter allen übrigen die Probe seiner Existenzfähigkeit zu bestehen. Doch ist für die Wissenschaft die Wahl des Ausdruckes gleichgültig; die ungenaue Bezeichnung wird erst gefährlich, wenn sie aus den strengwissenschaftlichen Kreisen der Fachgenossen heraustritt.

Bei der Sichtung, welche die Natur fortwährend mit ihren lebenden Produkten vornimmt, bleiben nur existenzfähige erhalten und unter den existenzfähigen begünstigt die Concurrenz, soweit sie sich geltend machen kann, die den bestehenden Verhältnissen besser angepassten; die weniger gut ausgestatteten werden beseitigt. So weit müssen alle erfahrenen und denkenden Naturforscher übereinstimmen und das folgenreiche Darwin'sche Gesetz unbedingt annehmen. Damit ist aber bloss ein allgemeines und unbestimmtes Schema gegeben, welches noch verschiedene Ansichten über den wirklichen Verlauf und den Ausgang des Processes erlaubt.

Ueber jene allgemeinen und unbestimmten Angaben sind Darwin und seine Nachfolger nicht hinausgegangen. Nach denselben verdrängt die besser angepasste Lebeform die unvollkommnere auf demjenigen Gebiete, auf welchem sie die vortheilhaftere Anpassung besitzt, wobei ausdrücklich gesagt oder stillschweigend vorausgesetzt wird, dass die schwächere local gänzlich verschwinde, indem die stärkere ihre Stelle einnimmt. Nichts scheint in der That bei bloss oberflächlicher Betrachtung natürlicher, als dass von zwei concurrirenden Formen die stärkere vollständig die schwächere verdränge. Auch gibt es gewiss manche Beispiele für diesen Vorgang. Dennoch ist er, soweit es sich um wirkliche nachweisbare Beispiele handelt, im Grossen und Ganzen als Ausnahmsfall zu betrachten. Allgemeine Gültigkeit besitzt er bloss für die hypothetischen nicht existenzfähigen Formen, welche in Folge der individuellen Veränderlichkeit fortwährend entstehen und auch sofort wieder untergehen sollen.

Verwandte oder analoge Lebeformen, zwischen denen die Mitbewerbung am intensivsten zu wirken pflegt, verdrängen sich in der Regel nicht etwa so, dass jede in dem Gebiete, wo sie die stärkere ist, allein übrig bleibt. Sondern sie dulden einander auf dem gleichen Standorte oder in dem nämlichen Gebiete, indem durch die Concurrenz nur das gegenseitige Zahlenverhältniss bestimmt wird. Die Verdrängung hat man sich somit im Allgemeinen nicht als eine t o t a l e, sondern als eine p a r t i e l l e zu denken. Man könnte die beiden Begriffe als V e r d r ä n g u n g und Beschränkung unterscheiden. Doch scheint es mir zweckmässiger, den Ausdruck Verdrängung für den allgemeinen Begriff, dass eine Lebeform gegenüber ihren Concurrenten Boden gewinnt, zu gebrauchen und demselben die vollständige und die theilweise Verdrängung unterzuordnen.

Dass nahe verwandte Pflanzenformen bei der Mitbewerbung meistens sich nicht vollständig verdrängen, dass sie vielmehr sich dulden und auf dem gleichen Standorte neben einander leben, ist eine allgemeine Thatsache, wie ich in meiner letzten Mittheilung nachgewiesen habe. In wiefern die Thatsache mit Nothwendigkeit aus den bei der Verdrängung wirksamen Factoren hervorgehe, diess zu zeigen, ist meine heutige Aufgabe.

Schon vor längerer Zeit habe ich in einer Mittheilung an die math.-phys. Classe von der Art und Weise gesprochen, wie die Concurrenz bei den Pflanzen wirkt, und an einem numerischen Beispiel gezeigt, wie man sich etwa die vollständige Verdrängung einer Form durch eine andere nahe verwandte zu denken habe.[2]) Es war diess eine gelegentliche Erörterung bei der Betrachtung des Vorkommens von Arten und Varietäten innerhalb ihres Verbreitungsbezirkes. Die Frage, wie die Mitbewerbung und die Verdrängung wirken, ist aber von so grosser Bedeutung für die Formenbildung und die systematische Gliederung der Reiche, sowie für die geographische Verbreitung, dass sie eine durchgreifende und erschöpfende Behandlung verlangt.

Ich muss gestehen, dass ich mich lange vergeblich bemühte, zu einer befriedigenden Lösung der Frage zu gelangen. Erst als ich sie mathematisch zu behandeln anfing, wurde mir die Sache ganz klar. Ich werde mich auch

2) Sitzungsberichte vom 15. Dec. 1865. — Sachs, Lehrbuch der Botanik 3. Aufl. p. 827.

jetzt dieser Art der Darstellung bedienen, weil sie die kürzeste und präciseste ist. Vorher aber sind die Grundlagen für den richtigen Ansatz zu gewinnen.

Die erste Voraussetzung ist natürlich die, dass die Mitbewerbung wirklich bestehe, wozu es einerseits innerhalb gewisser Grenzen gleichartiger Pflanzen, anderseits gleichartiger äusserer Verhältnisse bedarf. So können wir z. B. nicht von einer Concurrenz zwischen Baum und Moos, Baum und Flechte, zwischen Nährpflanze und Schmarotzer sprechen; wohl aber concurriren die Bäume unter einander, ebenso die krautartigen Pflanzen, die Schmarotzer, die Moose, die einzelligen Algen, die Pilze. — Was die äusseren Verhältnisse betrifft, so müssen dieselben namentlich mit Rücksicht auf Lage, Bodenbeschaffenheit und anderweitige Vegetation in einer gewissen Ausdehnung sich gleich bleiben, und dadurch einen homogenen Standort bewirken. Aber die Gleichartigkeit des Standortes hat für verschiedene Pflanzen eine verschiedene Bedeutung. Eine Oberfläche von mehreren Morgen kann für Bäume, die ihre Wurzeln weit ausbreiten, oft als homogene Lokalität gelten, während sie für krautartige Pflanzen, deren Wurzeln innerhalb des Raumes eines Quadratfusses bleiben, mehrere ungleiche Lokalitäten darbieten kann. Dasselbe Verhältniss besteht zwischen krautartiger Pflanze und Moos oder Alge.

Eine andere Voraussetzung ist die, dass die äusseren Verhältnisse während einer gewissen Dauer die nämlichen bleiben. Wäre diess nicht der Fall, würde der Standort im Laufe der Jahre sich verändern, so könnte man irriger Weise die eintretende oder ausbleibende Verdrängung auf Rechnung der Concurrenz setzen, während sie in Wirklichkeit durch die Variation der äusseren Einflüsse bedingt wäre.

Eine dritte Voraussetzung ist noch die, dass eine Pflanzenform, nachdem die gegenseitige Verdrängung zu einem Gleichgewichtszustande gelangt ist, während einer gewissen Dauer in gleichbleibender Individuenzahl auf dem

Standorte vertreten sei. Diess ist, wenn die vorhergehende Voraussetzung erfüllt ist, in der That auch immer der Fall, und hängt damit zusammen, dass die ungestörte Bodenoberfläche ganz mit Vegetation bedeckt ist. Jede Pflanzenform erscheint darin in einer bestimmten, durch die Concurrenz geregelten Individuenzahl. Diese Zahl kann nicht zunehmen, denn für mehr Individuen mangelt Platz und Nahrung; sie kann auch sich nicht vermindern, denn die Lücken werden sofort von den in so grosser Zahl vorhandenen Keimen, die sonst wegen Mangel an Raum dem Tode preisgegeben sind, ausgefüllt.[3])

Dieser Beharrungszustand war nicht von Anfang an vorhanden und er muss aufhören, sowie irgend eine Aenderung in den bedingenden Verhältnissen, in der physikalischen oder chemischen Bodenbeschaffenheit, oder im Klima oder in der Vegetation eintritt. Wenn z. B. eine neue existenzfähige Pflanzenform einwandert, so verdrängt sie einen Theil der früheren Bewohner und stört das bisher zwischen denselben bestandene Gleichgewicht. Nach und nach bildet sich ein neuer Gleichgewichtszustand aus, in welchem jede Form mit Rücksicht auf die veränderten Verhältnisse der Bewohner mit einer neuen, aber bis zu abermaliger Störung constant bleibenden Zahl vertreten ist.

Unter stationärem Zustand darf man sich jedoch nicht vorstellen, dass die Individuenzahl einer jeden Pflanzenform absolut gleich bleibe, sondern nur, dass sie einen constanten mittleren Werth behalte, indem sie zwischen bestimmten Extremen hin und her schwankt. Diese Schwankungen in

---

3) Eine Ausnahme von der obigen Regel findet man nur da, wo die Bedingungen für das Pflanzenleben sehr ungünstig werden, — so an der Schneegrenze, wo die Vegetation, ehe sie ganz aufhört, spärlich wird und wo der kahle Boden oft nur von einzelnen weit zerstreuten Pflänzchen bedeckt ist. Dieser exceptionelle Fall würde eine besondere Betrachtung verlangen.

der Zahl werden bedingt durch die Schwankungen in den ursächlichen Verhältnissen, namentlich durch den Wechsel der klimatisch ungleichen Jahre, wodurch bald die einen, bald die andern Pflanzenformen auf Kosten der übrigen begünstigt werden.

Die durchschnittliche Individuenzahl einer Pflanzenform auf einem Standorte drückt ihre relative Stärke gegenüber allen andern Mitbewohnern aus. Sie hängt von zwei Factoren ab, von dem durchschnittlichen Alter der Individuen und von der durchschnittlichen Anzahl von jungen Pflanzen, die jährlich aufwachsen. Wenn mit z die Individuenzahl einer bestimmten Pflanzenform auf einer bestimmten Localität, mit d die Lebensdauer in Jahren ausgedrückt, mit e der jährliche Ersatz an jungen Pflanzen bezeichnet wird, so ist

$$z = d.e.$$

Wir können daher für den Fall, dass der stationäre Zustand auf einer Localität noch nicht eingetreten ist, sofort, wenigstens im Allgemeinen bestimmen, was einer Pflanzenform bei der Concurrenz mit allen übrigen und bei der gegenseitigen Verdrängung förderlich sein und ihr eine möglichst grosse Individuenzahl verschaffen muss. Günstig wirkt Alles, was die individuelle Lebensdauer erhöht, und was die Quote in dem jährlichen neuen Aufwuchs steigert.

Mit Rücksicht auf beide Factoren kommt es eben so wohl auf die inneren Anlagen als auf die äusseren Einflüsse an. Bezüglich der inneren Anlagen sind die verschiedenen Pflanzen schon von Natur zu einem ungleichen Alter und zu ungleicher Fruchtbarkeit bestimmt, und die Keime sind in mannigfaltigen Richtungen mit ungleichen Eigenschaften ausgerüstet. Ich kann hier nicht auf Einzelheiten eingehen. Die Darlegung der von Natur gegebenen specifischen Verhältnisse und ihre Reaction auf die äusseren Einflüsse wäre eine Recapitulation der ganzen Pflanzenphysiologie.

Lebensdauer und jährlicher Ersatz bedingen sich gegenseitig; sie stehen im umgekehrten Verhältniss zu einander. Der Nachwuchs kann bloss die Lücken ausfüllen, welche durch die zu Grunde gehenden Pflanzenstöcke in der Vegetation sich öffnen. Diese Lücken sind natürlich um so spärlicher, je älter die Stöcke werden. Bei perennirenden Gewächsen wird oft Jahre lang nicht ein einziger Platz für eine junge Pflanze frei, worauf dann in einem ungünstigen Jahre eine grössere Zahl von Stellen für neue Besetzung vakant wird.

Die Abgrenzung der Gebiete der beiden Factoren veranlasst mich noch zu einer Bemerkung. Beim Menschen wird der Ersatz durch die Zahl der jährlichen Geburten ausgedrückt und die mittlere Lebensdauer von der Geburt an berechnet. Bei den Pflanzen lässt sich dieses Princip der Statistik nicht anwenden, und es können selbst nicht alle Pflanzen gleich behandelt werden. Für die grosse Mehrzahl unserer einheimischen Phanerogamen dürfte es sich empfehlen die Ersatzperiode bis zur Blüthezeit auszudehnen und somit nur diejenigen Keimpflanzen zu dem jährlichen Ersatz zu zählen, welche zur Blüthe gelangen. Diess gilt für alle einjährigen und unter den perennirenden für diejenigen Gewächse, welche schon im ersten Jahre blühen. Für dieselben wird das Alter nach der Zahl der Blüthenjahre (d. h. der Jahre, in welchen sie wirklich blühen oder nach ihrem Alter blühen könnten) berechnet, und die Lebensdauer kann nie unter 1 Jahr heruntergehen. Bezüglich derjenigen krautartigen Gewächse, welche nicht schon im ersten Jahre, sondern erst später blühen, dürfte es zweckmässig sein, nur diejenigen Pflanzen als Nachwuchs zu zählen, welche den ersten Winter überdauern; denn sie haben erst jetzt eine den übrigen Individuen einigermassen entsprechende Grösse und nehmen annähernd den Raum und die Nahrungsmenge eines Individuums in Anspruch. Für Bäume und Sträucher muss die Ersatzperiode viel weiter ausgedehnt werden.

Die Gleichung $z = d.e$ drückt die Beziehungen zwischen Individuenzahl, Lebensdauer und jährlichem Ersatz einer einzelnen Pflanzenform aus und zwar unter einigen beschränkenden Bestimmungen, von denen ich später noch sprechen werde. Es liesse sich nun sogleich der allgemeine Fall für eine beliebige Zahl von Pflanzenformen, die zusammen auf einem Standorte wachsen, unter Berücksichtigung aller möglichen Verhältnisse behandeln. Doch ist dieses Verfahren nicht nothwendig, und ich glaube im Allgemeinen ein besseres Verständniss zu finden, wenn ich mit bestimmten einfachen Fällen beginne. Ich werde daher zunächst nur die Concurrenz zweier Formen behandeln. Dieses Problem ist auch für die Theorie von der Speciesbildung von besonderer Wichtigkeit, wo es sich um die Verdrängung zwischen Mutter- und Tochterform handelt.

Um nun den Fall zweier mitbewerbender Pflanzenformen auf's Allereinfachste zu gestalten, will ich zuerst annehmen, dass dieselben auf einem Standort, der gar keine Vegetation trägt, zusammen kommen. Die klimatischen und die örtlichen Verhältnisse seien so beschaffen, dass jede der beiden Formen, wenn sie allein da wäre, gedeihen und den Platz ganz ausfüllen würde. Nach kürzerer oder längerer Zeit wird sich der durch die gegenseitige Stärke bedingte Gleichgewichtszustand einstellen. Jede der beiden Formen, ist dann mit einer bestimmten constant bleibenden Individuenzahl auf dem vollständig besetzten Standorte vertreten, wenn nicht etwa die eine durch die andere ganz verdrängt wird. [4])

---

4) Aus dem stationären Zustand, welcher die Folge der Concurrenz ist, kann man auf die Stärke der beiden Formen schliessen. Halten sie sich genau die Waage, so sind sie gleich stark; überwiegt die eine mehr oder weniger, so ist sie die relativ stärkere; vermag

Diesem einfachsten Falle, wie er wohl selten in der Natur vorkommt, ist ganz analog ein anderer scheinbar complicirterer, der häufig beobachtet wird und der darin besteht, dass zwei nahe verwandte Formen unter einer ganzen Vegetation von andern Pflanzen leben. Die Analogie wird aus folgender Betrachtung hervorgehen. Eine Form A befinde sich unter vielen Gewächsen, die andern Gattungen und Ordnungen angehören, und sei in der durch die Concurrenz bestimmten constanten Zahl Z vertreten. Es komme eine andere mit A nahe verwandte Form B (vielleicht durch Variation aus A entstanden) auf den gleichen Standorten. In Folge ihrer nahen Verwandtschaft mit A macht sie gegenüber den Pflanzen anderer Gattungen und Ordnungen die gleichen oder nahezu gleichen Ansprüche, und concurrirt in gleicher Weise mit ihnen wie A. Die beiden Formen A und B sind daher fortan zusammen annähernd in der

---

sie die andere ganz zu verdrängen, so ist sie die absolut stärkere. Die beiden ersten Fälle bedingen die partielle, der letzte die totale Verdrängung.

Wenn die concurrirenden Formen gleiche Individuengrösse haben, so kann man die Stärke unmittelbar nach der Individuenzahl bemessen. Ist jede der beiden mit 50 Prozent vertreten, so sind sie von gleicher Stärke. Dagegen ist die mit 90 Prozent repräsentirte 9 mal so stark als die mit 10 Prozent vertretene Mitbewerberin. Da nun sehr verwandte Formen, deren Vergleichung vorzüglich von Interesse ist, gewöhnlich auch gleiche Grösse besitzen, so lässt sich bei ihnen die gegenseitige Stärke sofort aus der Zahl erkennen.

Schwieriger wird der Vergleich, wenn die beiden Pflanzen ungleich gross sind und somit einen ungleichen Raum einnehmen. Die Zahl drückt jetzt nicht mehr die Stärke aus; denn man kann eine Pflanze, welche z. B. an die Stelle von drei andern tritt, die sie verdrängt, doch nicht jeder einzelnen dieser drei gleichsetzen. Es scheint nun nahe zu liegen, die Stärke einer Form nach dem Raum zu bestimmen, den ihre Individuen zusammen einnehmen Diess ist jedenfalls das richtigere Princip, wiewohl gewichtige Bedenken bestehen, ob es das absolut richtige sei. Indessen hat die Frage vorerst nur geringe Bedeutung und mag daher unentschieden bleiben.

gleichen Individuenzahl Z vertreten, welche früher der allein vorhandenen Form A zukam. Es besteht also eine gemeinsame Concurrenz der Formen A und B gegenüber allen andern Pflanzen. Aber sie concurriren auch unter sich, und bei diesem internen Process sind sie allein betheiligt, als ob die beiden Formen wie in dem vorher erwähnten Falle allein den Standort bewohnten. Nach ihrer gegenseitigen Stärke theilen sie sich in die Gesammtindividuenzahl Z, so dass wenn ihre respectiven Zahlen mit z und z_1 bezeichnet werden, $z + z_1 = Z$ ist. Bei gleicher Stärke von A und B ist $z = z_1$; bei relativ ungleicher Stärke ist $z \lessgtr z_1$; bei absolut ungleicher Stärke wird z oder z_1 gleich Null, d. h. gänzlich verdrängt.[5])

5) Die Gleichstellung der beiden nahe verwandten Formen in der Mitbewerbung gegenüber allen andern Pflanzen ist von grosser Wichtigkeit für die folgende Deduction, so dass ich ihr noch eine Begründung beifügen muss, um so mehr als jene Gleichstellung im Widerspruche zu stehen scheint mit der Annahme, dass unter den Nächstverwandten die Concurrenz am intensivsten wirke. Diess ist aber nur ein scheinbarer Widerspruch.

Zwei Varietäten einer Art können gegenüber allen andern Pflanzen in ganz übereinstimmender Weise concurriren, und dennoch einander so feindselig sein, dass eine die andere gänzlich verdrängt. Es verhält sich eben mit den physiologischen, bei der Mitbewerbung wirksamen Eigenschaften wie mit den morphologischen, bei der systematischen Unterscheidung massgebenden Merkmalen. In beiden Beziehungen stimmen zwei Varietäten einer Art rücksichtlich einer Gruppe von Eigenschaften überein, die sie von andern Arten und Gattungen unterscheiden, während sie in einer ganz bestimmten Sphäre, die nur sie allein angeht, von einander abweichen. Als Theorie dürfte diese Behauptung unanfechtbar sein. Sie wird aber auch durch die Beobachtung vollständig bestätigt. Den schönsten Beweis geben die prosöcischen (oder vikarirenden) Varietäten und nächstverwandten Species (vgl. Mittheilung vom 15. Dez. 1865). Ist nur eine derselben (A) in einem Gebiete vorhanden, so nimmt sie einen gewissen Raum in der Vegetation ein. Kommt die andere (B) hinzu, so theilen sich beide in den Raum, indem A sich

Wenn wir nun ferner durch d und d_1 die Lebensdauer und durch e und e_1 den jährlichen Ersatz an jungen Pflanzen bei den beiden Formen ausdrücken, so hätten wir nach Analogie der früher für eine einzige Form festgestellten Beziehung die neue Gleichung

$$z + z_1 = d . e + d_1 . e_1.$$

Aber diese Gleichung gilt nur für den stationär gewordenen Zustand, nachdem die beiden Formen durch die gegenseitige Concurrenz in's Gleichgewicht gekommen sind, und entspricht daher nicht unserem Zwecke.

Es handelt sich für uns um die Frage, welchen Verlauf der Verdrängungsprozess nehme, mit anderen Worten welche Veränderungen in den beliebig angenommenen Individuenzahlen eintreten, wie sie auf einander folgen, und zu welchem Beharrungszustand sie gelangen, wenn für die Lebensdauer und für die Ersatzverhältnisse der beiden Formen bestimmte Annahmen gemacht werden. Diesem

auf den einen Standorten behauptet und B dessen Stelle auf den andern Standorten einnimmt. Damit stimmen die Thatsachen betreffend das Vorkommen der synöcischen Formen überein. In zahlreichen Fällen habe ich beobachtet, dass, wenn unter übrigens ganz gleichen Verhältnissen eine Hieracienform an einem Ort allein, an andern nahegelegenen Orten mit 1, 2 oder mehreren nächst verwandten Formen vorkommt, die Gesammtindividuenzahl ungefähr die nämliche bleibt, dass also eine Form um so weniger zahlreich vertreten ist, mit je mehr nahe verwandten Formen sie den Standort bewohnt. Ich will übrigens nicht etwa behaupten, dass zwei nahe verwandte Formen in der Concurrenz sich genau oder mathematisch gleich verhalten, wie eine derselben allein, was natürlich eine principielle Unmöglichkeit ist. Aber ihre Ansprüche im Gegensatze zu andern Gattungen und Ordnungen sind so ähnlich, dass die Differenz gegenüber allen andern Factoren, welche Einfluss auf die Verdrängung haben, verschwindet, und dass man somit in der Praxis die Wirkungen der beiden Formen als identisch betrachten kann.

Zwecke entspricht die für alle Stadien des Verdrängungsprocesses gültige Gleichung

$$\text{I)} \qquad \frac{z}{d} + \frac{z_1}{d_1} = e + e_1$$

$\frac{z}{d}$ drückt den jährlichen Verlust der Form A, $\frac{z_1}{d_1}$ denjenigen der Form B aus, $\frac{z}{d} + \frac{z_1}{d_1}$ den Gesammtverlust der beiden Formen. Diesem Gesammtverlust steht gegenüber der gesammte jährliche Nachwuchs $e + e_1$. Die Gleichung giebt uns somit eine Jahresbilanz über die numerischen Verhältnisse von A und B, indem links vom Gleichheitszeichen der Verlustconto, rechts der Ersatzconto steht. Beide sind einander gleich, weil die Lücken, die fortwährend durch den Tod einzelner Individuen von A und B entstehen, sofort wieder ausgefüllt werden durch junge Pflanzen der beiden Formen.

In der obigen Gleichung I sind z und z_1 veränderliche Grössen, indem die Individuenzahlen der beiden Formen in umgekehrtem arithmetischem Verhältnisse ab- und zunehmen, bis sie in's Gleichgewicht und damit zu einem Beharrungszustande gekommen sind. d und d_1 sind constante Grössen, indem nach der Annahme die Lebensdauer durch unveränderliche Factoren, nämlich durch die angeborenen morphologischen und physiologischen Eigenschaften und die äusseren Einflüsse des Standortes (Boden, Lage, Klima, Pflanzen- und Thierwelt) bestimmt ist. e und e_1 sind veränderlich, aber mit constantem gegenseitigem Verhältniss. Der Gesammtersatz $(e + e_1)$ verändert sich mit dem Gesammtverluste, welcher mit den wechselnden Werthen von z und z_1 entweder grösser oder kleiner wird. Aber in den variabeln Gesammtersatz theilen sich die beiden Formen nach einem constant beibenden Verhältniss $e : e_1$, welches durch die nämlichen unveränderlichen Factoren wie die Werthe von d und d_1 bedingt wird.

Es ist kaum nöthig, besonders hervor zu heben, dass alle in der Gleichung erscheinenden Grössen nur die Bedeutung von mittleren Werthen haben, indem sie innerhalb gewisser Grenzen hin- und herschwanken. Die einzelnen Pflanzen der gleichen Form erreichen ein ungleiches Alter, und das durchschnittliche Alter stellt sich bald höher bald niedriger. Der Gesammtverlust kann in einzelnen Jahren sehr bedeutend und in anderen verschwindend klein sein; er wird bald mehr von der einen, bald mehr von der anderen Form getragen. Ebenso ist beim Ersatze bald die eine, bald die andere Form begünstigt. In Folge dieser Umstände entfernen sich auch die Individuenzahlen z und z_1 mehr oder weniger von ihren mittleren Werthen. Auch die Gesammtzahl Z (oder die Summe $z + z_1$) kann beträchtliche Schwankungen zeigen, indem das eine Mal die Lücken in den Formen A und B theilweise durch andere Pflanzen, das andere Mal die Lücken in der übrigen Vegetation theilweise durch die Formen A und B ausgefüllt werden können. Alle diese Abweichungen von den Mittelwerthen werden verursacht durch die ungleichen klimatischen und Bodenverhältnisse der verschiedenen Jahre. Die Gleichung wird daher um so richtiger, je länger der Zeitabschnitt ist, auf den sie angewendet wird.

Aus der Gleichung I ersehen wir sogleich, dass wenn in dieselbe für d, d_1 und für das Verhältniss von e zu e_1 bestimmte numerische Werthe eingeführt und dann auch für z und z_1 beliebige Zahlenwerthe angenommen werden, die letzteren im Allgemeinen sich verändern, sowie die Gleichung durch eine Reihe von Jahren zur Geltung kommt. Mit andern Worten, wenn zwei Pflanzenformen, jede von bestimmter Lebensdauer der Individuen und jede mit einer bestimmten Ersatzquote zur Deckung des Gesammtverlustes berechtigt, in irgend einer Individuenzahl auf einem Standorte zusammenkommen, so erfährt im Laufe der Jahre die Zahl der einen eine Vermehrung, die der andern eine Verminderung, und diess dauert solange, bis der Beharrungszustand erreicht ist. Dieser Zustand aber ist gegeben, wenn die Quote an dem Gesammtverlust für jede der beiden Formen gleich ist ihrer Quote an dem Gesammtersatz, also wenn

$$\frac{z}{d} = e \text{ und } \frac{z_1}{d_1} = e_1.$$

Man sieht leicht ein, dass es vollkommen gleichgültig ist, in welcher Individuenzahl jede der beiden Formen A und B anfänglich vertreten sei. Das schliessliche Resultat bleibt immer dasselbe; es tritt bloss das eine Mal früher, das andere Mal später ein.

Aus der Gleichung I lässt sich ferner sofort entnehmen, welche der beiden Formen ihre Zahl vermindern oder vermehren wird. Eine Zunahme von z und eine Abnahme von z_1 wird erfolgen, wenn $\frac{z}{d} < e$ oder $z < d.e$, also wenn $\frac{z_1}{d_1} > e_1$ oder $z_1 > d_1.e_1$.

Es versteht sich, dass die Gleichung in der gegebenen Form nur richtig ist, wenn die Individuen der beiden Formen einen gleich grossen Raum einnehmen, was allerdings im Allgemeinen der Fall ist, da es sich nur um sehr nahe verwandte Formen handelt. Würden sie einen ungleichen Raum einnehmen, so müsste diess durch einen das Verhältniss ausdrückenden Coeffizienten in Rechnung gebracht werden.

Für den mathematisch weniger orientirten Leser will ich ein Beispiel in Zahlen ausführen. Die mittlere Lebensdauer der Form A betrage 10 Jahre, die der Form B

20 Jahre, also $d = 10$ und $d_1 = 20$. Der Gesammtverlust werde zu $^1/_6$ von A, zu $^5/_6$ von B gedeckt, so dass auf 5 junge Pflanzen der Form B immer nur 1 der Form A aufwächst, also $e_1 = 5e$. — Unter diesen Bedingungen ist der stationäre Zustand erreicht, wenn $\frac{z}{10} = e$ und z_1 oder, was das Nämliche ist, $\frac{Z-z}{20} = 5e$. Daraus folgt $\frac{z}{10} = \frac{Z-z}{5.20}$ und ferner $z = \frac{Z}{11}$ und $z_1 = \frac{10\ Z}{11}$. Mit Worten, die Veränderung in den numerischen Verhältnissen der beiden Formen hört auf, wenn A mit $^1/_{11}$ und B mit $^{10}/_{11}$ der Gesammtindividuenzahl vertreten ist. Beträgt die letztere 1000, so treffen im Mittel 91 Individuen auf A, 909 auf B. Fortan verliert A im Jahr durchschnittlich 9, B dagegen 45 Pflanzen und die nämlichen Ziffern geben auch den jährlichen Nachwuchs von A und B an.[6])

Wäre in Folge irgend eines Ereignisses die Individuenzahl der beiden Formen A und B einmal gleich, z. B. je 500, so würde die Veränderung sogleich und zwar in folgender Weise beginnen. Im ersten Jahre beträgt der Verlust von A $\frac{500}{10} = 50$, der von B $\frac{500}{20} = 25$. Der Gesammtverlust von 75 Pflanzen wird durch die Form A mit $\frac{75}{6} = 12{,}5$ und durch die Form B mit $\frac{5.75}{6} = 62{,}5$ Individuen ersetzt. Die Individuenzahl von A ist somit nach einem Jahr

6) Wenn in einem andern Falle $d = 15$, $d_1 = 8$, $e_1 = 10e$ und $Z = 1000$, so wird im stationären Zustande $z = 157{,}9$ $z_1 = 842{,}1$, $e = 10{,}53$ und $e_1 = 105{,}3$.

Wenn in einem dritten Beispiel $d = 60$, $d_1 = 100$, $e_1 = \frac{2e}{5}$ und $Z = 1000$, so wird im Beharrungszustande $z = 600$ und $z_1 = 400$, $e = 10$ und $e_1 = 4$.

von 500 auf 462,5 gesunken, die von B von 500 auf 537,5 gestiegen. Im zweiten Jahr beträgt der Verlust von A $\frac{462,5}{10} = 46,2$ und derjenige von B $\frac{537,5}{20} = 26,9$.

Der Gesammtverlust von 73,1 wird durch A mit $\frac{73,1}{6} = 12,2$ und durch B mit $\frac{5 . 73,1}{6} = 60,9$ gedeckt, und die Zahl von A hat sich nach 2 Jahren weiter auf 428,5 vermindert, diejenige von B auf 571,5 gesteigert.

In dieser Weise setzt sich die Abnahme der Individuenzahl von A und die Zunahme von B fort, bis der Beharrungszustand erreicht ist. Ich führe beispielsweise den Bestand für einige Jahre an. Es ist

im Anfange	z	$= 500$	z_1	$= 500$
nach dem 1. Jahr	„	$= 462,5$	„	$= 537,5$
„ „ 2. „	„	$= 428,5$	„	$= 571,5$
„ „ 3. „	„	$= 397,5$	„	$= 602,5$
„ „ 4. „	„	$= 369,4$	„	$= 630,6$
„ „ 10. „	„	$= 247,3$	„	$= 752,7$
„ „ 11. „	„	$= 233,0$	„	$= 767,0$
„ „ 20. „	„	$= 150,8$	„	$= 849,2$
„ „ 21. „	„	$= 145,3$	„	$= 854,7$
„ „ 30. „	„	$= 113,6$	„	$= 886,4$
„ „ 31. „	„	$= 111,5$	„	$= 888,5$.

Die Abnahme von z und die Zunahme von z_1 wird von Jahr zu Jahr geringer, und es würde eine sehr lange Zeit erfordert, bis bei mathematischem Verlaufe die stationären Zahlen von 91 und 909 erreicht wären. In der Wirklichkeit werden wegen der numerischen Schwankungen die letzten zahlreichen kleinen Etappen rasch übersprungen. — Wegen dieser jährlichen Schwankungen wäre es auch richtiger und überzeugender, wenn statt der Jahre Perioden von

Jahren, z. B. Decaden, in die Rechnung eingeführt würden. Ich habe, um die Sache nicht complicirter zu machen, hievon abgesehen.

Noch anschaulicher wird die partielle Verdrängung, wenn anfänglich der Standort bloss mit Individuen der einen Form besetzt ist, und dann auf einmal eine hinreichende Menge von Samen der andern Form hingelangt. Man hat dann

Jahr	Zahl von A	Verlust	Ersatz	Zahl von B	Verlust	Ersatz
0	1000			0		
		100	16,7		0	83,3
1	916,7			83,3		
		91,7	16,0		4,2	79,9
2	841,0			159,0		
		84,1	15,3		7,9	76,7
3	772,2			227,8		
4	709,8			290,2		
5	653,1			346,9		
6	601,6			398,4		
7	554,7			445,3		
8	512,2			487,8		

etc.

Jahr	Zahl von A	Verlust	Ersatz	Zahl von B	Verlust	Ersatz
0	0			1000		
		0	8,3		50	41,7
1	8,3			991,7		
		0,8	8,4		49,6	42,0
2	15,9			984,1		
		1,6	8,5		49,2	42,3
3	22,8			977,2		

In dem ersten dieser beiden Fälle ist anfänglich bloss A vorhanden und zwar in 1000 Individuen. Seine Zahl vermindert sich nach dem Hinzutreten von B stetig, bis sie auf 91 zusammengeschmolzen, indess sich B gleichzeitig vermehrt, bis die Zahl 909 erreicht ist. — In dem zweiten Falle hat zuerst B den Standort inne, und wird durch das hinzukommende A nach und nach theilweise verdrängt, bis die nämlichen stationär bleibenden Zahlen (91 für A und 909 für B) eingetreten sind.

In dem eben angegebenen Beispiele ist e_1 eine höchst einfache Function des ersten Grades von e. Die Beziehungen zwischen zwei concurrirenden Formen sind aber so complicirt, dass sie oft durch eine zusammengesetztere und einem höheren Grade angehörende Function auszudrücken sein werden. Ich will noch ein solches Beispiel anführen. Es sei $d = 8$, $d_1 = 25$, $e_1 = \frac{e^2 - e + 5}{2}$ und $Z = 1000$, so ergibt die Rechnung für den stationären Zustand $z = 70{,}7$ und $z_1 = 929{,}3$. In diesem Falle ist also die partielle Verdrängung vollendet, und ein dauernder Zustand erreicht, wenn die Form A in der Individuenzahl 71 und die Form B in der Zahl 929 vorhanden ist. Der jährliche Verlust und Ersatz betragen nun im Mittel 9 Individuen für A und 37 für B.

Wäre auf dem Standorte einmal bloss die Form A vorhanden (also $z = 1000$ und $z_1 = 0$) und es würde plötzlich eine hinreichende Menge Samen der Form B hergeführt, so würde der Verlust von A, welcher jährlich im Mittel 125 Pflanzen beträgt, sofort durch 15 Individuen der Form A und 109 von B ersetzt, und es wäre im folgenden Jahre, als Anfang der partiellen Verdrängung, $z = 890$ und $z_1 = 110$.

Wenn umgekehrt einmal nur die Form B sich auf der betreffenden Localität befände (also $z = 0$ und $z_1 = 1000$) und es kämen Samen von A in ausreichender Menge hin, so würde der bisherige Verlust von B, der sich auf 40 Individuen beläuft, im ersten Jahre durch 8,2 von A, und durch 31,8 von B ersetzt, und es wäre als erste Stufe der theilweisen Verdrängung $z = 8{,}2$ und $z_1 = 991{,}8$.

Die Gleichung I gestattet mathematisch bloss eine partielle, keine totale Verdrängung, denn man mag für d und d_1 jeden beliebigen möglichen Werth (d. h. jeden positiven und reellen Werth grösser als 1) und für $\frac{e}{e_1}$ jede beliebige mögliche (d. h. positive und reelle) Grösse setzen, so erhält man für z und z_1 immer positive und reelle Zahlen.[7]) Anders verhält es sich mit der physischen Verdrängung; dieselbe wird leicht total, wenn z oder z_1 im stationären Zustande eine sehr kleine Grösse darstellt. Wenn z. B. der Form A auf einem Standorte eine mittlere Individuenzahl von 992, der Form B eine solche von 8 der Concurrenz nach zukommt, so wird die letztere früher oder später gänzlich verdrängt. Denn in Folge der unvermeidlichen Schwankungen steigt die Zahl von B das eine Mal auf 14 und 15; ein anderes Mal sinkt sie auf 2 und 1 herab, und jetzt darf nur irgend ein ungünstiger Zufall dazwischen kommen, um sie ganz auszutilgen. Es können auch bei

---

7) Bei einer theoretisch mathematischen Behandlung der Gleichung I kann man natürlich für das Verhältniss e zu e_1 jeden beliebigen Werth einsetzen und man erhält für den Beharrungszustand von z und z_1 immer bestimmte Werthe. In unserem Falle aber sind die Annahmen durch die thatsächlich gegebenen Bedingungen eingeengt. Der jährliche Ersatz (e und e_1) muss durch ganze positive Zahlen gegeben sein, die Summe des Ersatzes ($e + e_1$) muss der Summe des Verlustes $\left(\frac{z}{d} + \frac{z_1}{d_1}\right)$ gleich sein, der Werth von z (ebenso derjenige von z_1) muss zwischen 0 und Z liegen. Ich habe diess als selbstverständlich vorausgesetzt und es unterlassen, bei der Gleichung I, sowie bei den folgenden allgemeinen Gleichungen die Bedingungsgleichungen für die Grenzen anzugeben, innerhalb welcher die Verdrängung möglich erscheint.

kleinen Individuenzahlen die Schwankungen nach unten bis Null selbst gehen; es können die wenigen der betreffenden Form angehörenden Pflanzen alle von den gleichen, die Schwankungen bedingenden klimatischen Einflüssen vernichtet werden.

Da $z = d.e$, so wird die kleine Individuenzahl des stationären Zustandes bedingt entweder zugleich durch eine geringe Lebensdauer und einen geringen jährlichen Ersatz oder durch einen äusserst geringen Ersatz bei nicht übermässiger Lebensdauer. Ist $d = 50$, $d_1 = 3$ und $e_1 = \frac{e}{15}$, so kommen auf 1000 Individuen von A bloss 4 von B. Ist $d = 30$, $d_1 = 10$ und $e_1 = \frac{e}{100}$ (der Nachwuchs von B mangelt fast gänzlich), so gehen auf 900 Individuen der Form A bloss 3 der Form B. Wenn es sich aber um die Concurrenz zweier nahe verwandter Formen handelt, so ist nicht sehr wahrscheinlich, dass dieselben sich rücksichtlich der Lebensdauer und rücksichtlich des Nachwuchses in der Weise ungleich verhalten, wie es erfordert wird, um die gänzliche Verdrängung der einen zu verursachen. Unter den für die Gleichung I gemachten Voraussetzungen wird also im Allgemeinen nur eine partielle Verdrängung eintreten.

Die Gleichung I beruht auf gewissen Voraussetzungen, welche sicher oft, aber jedenfalls nicht immer erfüllt sind. Sie bestehen darin, dass die Lebensdauer der beiden Formen und das Verhältniss ihrer Ersatzquoten bloss von den constant angenommenen inneren Anlagen und äusseren Einflüssen abhängen, dass die Werthe von d und d_1, e und e_1 unabhängig von einander und von z und z_1 seien. Die Pflanzen der Form A erreichen somit auf dem betreffenden Standort ein gleichbleibendes mittleres Alter, ob sie selber und diejenigen

9*

der Form B in grösserer oder geringerer Menge vorhanden seien. Ebenso bleibt der relative Ersatz für A und B der nämliche, welches auch die Individuenmengen und die individuelle Lebensdauer dieser beiden Formen seien. Man möchte vielleicht geneigt sein anzunehmen, dass die Menge der Samen oder Keime und demgemäss die Menge der Pflanzen nothwendig auf den Ersatz massgebend einwirken müsse. Diess ist jedoch nicht der Fall, wenn die Samen in grossem Uebermass erzeugt werden. Wenn z. B. jährlich bloss für 10 neue Pflanzen Raum ist, so vertheilen sich dieselben nach dem gleichen Verhältniss auf die Formen A und B, ob von A 5000 und von B 100000 oder umgekehrt von A 100000 und von B bloss 5000 Samen zur Disposition stehen, ob somit B in grosser und A in geringer Individuenzahl vertreten sei oder umgekehrt.

Die genannten Annahmen gelten aber nicht für alle Fälle. Es ist einmal denkbar, dass die Lebensdauer in gewisser Abhängigkeit stehe von der Individuenzahl der eigenen oder der concurrirenden Form. Wenn sie bloss von der Zahl der eigenen Form modificirt wird, so haben wir die allgemeine Gleichung

$$\frac{z}{f\left(\delta, \frac{z}{Z}\right)} + \frac{z_1}{\varphi\left(\delta_1, \frac{z_1}{Z}\right)} = e + e_1. \qquad \text{II)}$$

Die Lebensdauer der Individuen, welche in der Gleichung I mit den constanten Werthen d und d_1 erscheint, ist hier eine Function einer in jedem einzelnen Fall constanten Grösse (δ und δ_1), welche alle inneren und äusseren Momente begreift, die auf das Alter Einfluss haben, und einer in jedem einzelnen Falle variabeln (z und z_1), indem die Individuenzahl bis zum Eintritt des stationären Zustandes sich verändert. Dadurch, dass die Lebensdauer von der Individuenzahl abhängig ist, wird sie bald erhöht, bald erniedrigt. $f\left(\delta, \frac{z}{Z}\right)$ ist also bald grösser bald kleiner als das d der Gleichung I. Beides muss in Wirklichkeit eintreten können. Wenn z. B. ein nothwendiger Nährstoff in geringer Menge vorhanden ist, so muss er, wenn die Zahl der Individuen zunimmt, deren Alter vermindern. Ein schädlicher Einfluss dagegen, dessen Quantität und Intensität gleich bleibt, wird bei Zunahme der Individuenzahl günstig auf die Lebensdauer einwirken, weil er jetzt bei grösserer Vertheilung jedes einzelne Individuum weniger affizirt.

Zunächst will ich einige bestimmte Functionen in die allgemeine Gleichung einführen. Da das wissenschaftliche Publikum, welches sich für die Verdrängung interessirt, ein sehr ungleiches mathematisches Verständniss besitzt, so hielt ich es für zweckmässig in verschiedenen Beispielen den Einfluss der Grösse z auf die Grösse d und die Wirksamkeit der Gleichung deutlich zu machen. Der Leser wird sie nach Belieben als überflüssig überschlagen, indem sie für diesen Zweck mit kleinerer Schrift gedruckt sind.

Ich bemerke hiezu, dass die Ausdrücke für die Lebensdauer $f\left(\delta, \frac{z}{Z}\right)$ und $\varphi\left(\delta_{,}, \frac{z_{,}}{Z}\right)$ in der Form von Producten $\delta f\left(\frac{z}{Z}\right)$ und $\delta_{,}\, \varphi\left(\frac{z_{,}}{Z}\right)$ gegeben sind. Es schien mir diess der Natur der Sache am meisten angemessen. Auch dient es zur leichteren Vergleichung mit der Gleichung I, indem, wenn der eine Factor der Producte, welcher z oder $z_{,}$ enthält, $= 1$ wird, der andere Factor δ oder $\delta_{,}$ in die Grösse d oder $d_{,}$ jener Gleichung übergeht.

Ich bemerke ferner, dass die Individuenzahl in dem Ausdrucke für die Lebensdauer immer als $\frac{z}{Z}$ oder auch als $\frac{Z}{z}$ erscheint. Diess ist nothwendig, um die letztere von Z unabhängig zu machen. Wären lediglich z und $z_{,}$ in die Gleichung eingeführt, so würde das Alter der Individuen mit der Grösse von Z, also auch mit der Grösse des Standortes sich verändern, was natürlich unstatthaft ist. — Um diess zu vermeiden, könnte man unter z und $z_{,}$ auch Procentzahlen verstehen, so dass immer $z + z_{,} = Z = 100$. Ich glaubte, dass es manchem Leser anschaulicher wäre, wenn für z und $z_{,}$ unmittelbar jede beliebige Zahl gesetzt werden kann.

Die Gleichungen, welche als Beispiele für die allgemeine Gleichung II und für die folgenden allgemeinen Gleichungen angeführt werden, sind meistens solche des zweiten, einige auch des dritten, oder eines höheren Grades, bieten aber der Lösung keine besonderen Schwierigkeiten. Die schwierigeren verlangen die Anwendung der Cardanischen Regel.

1) $$\frac{z}{\delta\left(1-\frac{m\,z}{Z}\right)}+\frac{z_{,}}{\delta_{,}\left(1-\frac{m_{,}\,z_{,}}{Z}\right)}=e+e_{,}$$

m und $m_{,}$ sind Constanten mit positivem Vorzeichen; $\frac{m\,z}{Z}$ und $\frac{m_{,}\,z_{,}}{Z}$ müssen kleiner als 1 sein Der stationäre Zustand ist erreicht, wenn

$$\frac{z}{\delta\left(1-\frac{m\,z}{Z}\right)}=e \text{ und } \frac{z_{,}}{\delta_{,}\left(1-\frac{m_{,}\,z_{,}}{Z}\right)}=e_{,}$$

Setzen wir $\delta = 72$, $\delta_{,} = 36$, $m = \frac{5}{6}$, $m_{,} = \frac{5}{9}$, $Z = 1000$ und $e_{,} = 8\,e$, so erhält man nach Ausführung der Rechnung folgende Werthe[8]) $z = 252$, $z_{,} = 748$, $\delta\left(1-\frac{m\,z}{Z}\right) = 56{,}88$, $\delta_{,}\left(1-\frac{m_{,}\,z_{,}}{Z}\right) = 21{,}04$, $e = 4{,}43$ und $e_{,} = 35{,}54$. Mit Worten, im Beharrungszustande ist die Lebensdauer bei der Form A, welche ohne Einfluss von z 72 Jahre betrüge, nun auf 57, diejenige bei der Form B ist von 36 auf 21 vermindert. Die Individuenzahlen von A und B, welche ohne den Einfluss von z und $z_{,}$ 200 und 800 betragen würden, belaufen sich nun auf 252 und 748. Der jährliche Nachwuchs von A und B, der sonst 2,78 und 22,22 wäre, ist jetzt 4,43 und 35,54.

Ist die Form A einmal allein in der Zahl von 1000 Pflanzen vorhanden, so sinkt die Lebensdauer auf 12 Jahre, und es beträgt der jährliche Verlust und ebenso der Ersatz 83,33, welcher ohne den Einfluss von z bei einer Lebensdauer von 72 Jahren 13,9 betrüge. Wenn nun plötzlich eine hinreichende Menge Samen der

8) Die Gleichung als solche des zweiten Grades gibt für z und $z_{,}$ je zwei Werthe, einen positiven und einen negativen, von denen nur der erste brauchbar und möglich ist.

Form B auf den Standort von A gelangt, so wird im nächsten Jahre der Verlust, welcher 83,33 beträgt, durch 9,26 von A und 74,07 von B ersetzt, und die erste Stufe in der beginnenden Veränderung zeigt uns 926 Individuen der Form A und 74 der Form B, während ohne die Einwirkung von z auf die Lebensdauer der Verlust 13,9 durch A mit 1,5 und durch B mit 12,4 ersetzt würde, so dass nach dem ersten Jahre die Individuenzahlen von A und B 987,6 und 12,4 betrügen.

Machen wir die gleiche Annahme für die Form B, so erhalten wir bei einer Individuenzahl von 1000 eine Lebensdauer = 16 und einen jährlichen Verlust = 62,5 und im ersten Jahre nach der Einwanderung von A eine Individuenzahl von B = 993 und von A = 7, während ohne die Einwirkung von z, auf das Alter bei einer Individuenzahl von 1000 und einer Lebensdauer von 36 Jahren der jährliche Verlust 27,9 und im ersten Jahre nach dem Eindringen von A die Individuenzahlen 997 und 3 wären.

Die Lebensdauer bei der Form A sei ferner $\frac{\delta}{1+\frac{m\,z}{Z}}$, und diejenige bei der Form B $\frac{\delta_,}{1+\frac{m_,\,z_,}{Z_1}}$, so hat man die Gleichung

$$2)\qquad \frac{z}{\frac{\delta}{1+\frac{m\,z}{Z}}}+\frac{z_,}{\frac{\delta_,}{1+\frac{m_,\,z_,}{Z}}}=e+e_,$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_, = 8$, $m = 3$, $m_, = {}^1/_2$, $Z = 1000$ und $e_, = 10\,e$, so wird im stationären Zustande die Lebensdauer von A = 10,3 (statt 15) und diejenige von B = 5,6 Jahre (statt 8), die Individuenzahl von A = 154 (statt 158), die von B = 846 (statt 842), der jährliche Ersatz von A = 15 (statt 10,5) und der von B = 150 (statt 105).[9])

$$3)\qquad \frac{z}{\delta\sqrt{\frac{z}{Z}}}+\frac{z_,}{\delta_,\sqrt{\frac{z_,}{Z}}}=e+e_,$$

---

9) Die in ( ) eingeschlossenen Werthe beziehen sich, wie auch in der Folge, auf den Fall wo die Function von δ und z constant geworden und die Gleichung II in die Gleichung I übergegangen ist.

Wenn $\delta = 15$, $\delta_{,} = 8$, $Z = 1000$ und $e_{,} = 10\,e$; so ist im Beharrungszustande d (Lebensdauer bei der Form A) $= 2{,}75$ (statt 15), $d_{,}$ (Lebensdauer bei B) $= 7{,}86$ (statt 8), $z = 34$ (statt 158), $z_{,} = 966$ (statt 842), $e = 12{,}3$ (statt 10,5) und $e_{,} = 123$ (statt 105).

$$4)\qquad \frac{z}{\delta\,\frac{Z}{10\,z}} + \frac{z_{,}}{\delta_{,}\,\frac{Z}{10\,z_{,}}} = e + e_{,}$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_{,} = 8$ und $e_{,} = 10\,e$, so wird im stationären Zustande $d = 5$ Jahre (statt 15), $d_{,} = 1{,}16$ (statt 8), $z = 300$ (statt 158), $z_{,} = 700$ (statt 842), $e = 60$ (statt 10,5) und $e_{,} = 600$ (statt 105). Hier ist die Form B durch den Einfluss der Individuenzahl auf das Alter fast einjährig geworden, indem unter 100 Individuen z. B. 84 einjährige und 16 zweijährige sich befinden.

$$5)\qquad \frac{z}{\delta\left(1 + \frac{m\,z}{Z}\right)} + \frac{z_{,}}{\delta_{,}\left(1 + \frac{m_{,}\,z_{,}}{Z}\right)} = e + e_{,}$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_{,} = 6$, $m = \frac{4}{5}$, $m_{,} = 5$, $Z = 1000$ und $e_{,} = 8\,e$; so wird im Gleichgewichtszustande $d = 16{,}2$ (statt 15), $d_{,} = 34{,}35$ (statt 6), $z = 55$ (statt 238), $z_{,} = 945$ (statt 762), $e = 3{,}4$ (statt 15,9) und $e_{,} = 27{,}5$ (statt 127).

$$6)\qquad \frac{\frac{z}{\delta}}{1 - \frac{m\,z}{Z}} + \frac{\frac{z_{,}}{\delta_{,}}}{1 - \frac{m_{,}\,z_{,}}{Z}} = e + e_{,}$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_{,} = 8$, $m = 1$, $m_{,} = \frac{1}{4}$, $Z = 1000$ und $e_{,} = 10\,e$, so wird im Beharrungszustande $d = 17{,}6$ (statt 15), $d_{,} = 10{,}2$ (statt 8), $z = 148{,}5$ (statt 158), $z_{,} = 851{,}5$ (statt 842), $e = 8{,}4$ (statt 10,5) und $e_{,} = 83{,}8$ (statt 105).

$$7)\qquad \frac{z}{\delta\sqrt{\frac{Z}{z}}} + \frac{z_{,}}{\delta_{,}\sqrt{\frac{Z}{z_{,}}}} = e + e_{,}$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_{,} = 8$, $Z = 1000$ und $e_{,} = 10\,e$, so wird im stationären Zustande $d = 30$, $d_{,} = 9{,}2$, $z = 246{,}7$ (statt 158), $z_{,} = 753{,}3$ (statt 842), $e = 8{,}2$ (statt 10,5) und $e_{,} = 82$ (statt 105).

$$8)\qquad \frac{z}{\delta\,\frac{Z}{z}} + \frac{z_{,}}{\delta_{,}\,\frac{Z}{z_{,}}} = e + e_{,}$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_{,} = 8$, $Z = 1000$ und $e_{,} = 10\,e$, so wird im Beharrungszustande $d = 49{,}7$, $d_{,} = 11{,}5$, $z = 302$ (statt 158), $z_{,} = 698$ (statt 842), $e = 6{,}1$ (statt 10,5) und $e_{,} = 61$ (statt 105).

9) $$\frac{z}{\delta\left(1-\frac{m\,z}{Z}\right)}+\frac{z_{,}}{\delta_{,}\left(1+\frac{m\,z}{Z}\right)}=e+e_{,}$$

Wenn $\delta = 12$, $\delta_{,} = 3$, $m = \frac{9}{10}$, $m_{,} = 9$, $Z = 1000$ und $e_{,} = \frac{2e}{5}$, so wird im stationären Zustande $d = 6{,}6$ (statt 12), $d_{,} = 16{,}5$ (statt 3); $z = 500$ (statt 909), $z_{,} = 500$ (statt 91) $e = 75{,}76$ ($= 75{,}76$), $e_{,} = 30{,}3$ ($= 30{,}3$). e und $e_{,}$ haben in diesem speciellen Fall die gleichen Werthe, wie in der Gleichung mit constantem d und $d_{,}$.

10) $$\frac{z}{\delta\sqrt{\frac{Z}{z}}}+\frac{z_{,}}{\delta_{,}\sqrt{\frac{z_{,}}{Z}}}=e+e_{,}.$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_{,} = 8$, $Z = 1000$ und $e_{,} = 10e$, so wird im stationären Zustande $d = 27{,}76$, $d_{,} = 6{,}73$, $z = 292$ (statt 158), $z_{,} = 708$ (statt 842), $e_{,} = 10{,}5$ ($= 10{,}5$) und $e_{,} = 105$ ($= 105$).

11) $$\frac{z}{\delta\left(1-\frac{m\,z}{Z}\right)}+\frac{z_{,}}{d_{,}}=e+e_{,}$$

Wenn $\delta = 72$, $d_{,} = 36$, $m = \frac{5}{6}$, $Z = 1000$ und $e_{,} = 8e$, so wird im Beharrungszustande $d = 61{,}5$, $z = 175$ (statt 200), $z_{,} = 825$ (statt 800), $e = 2{,}85$ (statt 2,78) $e_{,} = 22{,}92$ (statt 22,22).

12) $$\frac{z}{\delta\sqrt{\frac{Z}{z}}}+\frac{z_{,}}{d_{,}}=e+e_{,}.$$

Wenn $\delta = 15$, $d_{,} = 8$, $Z = 1000$ und $e_{,} = 10e$, so wird im stationären Zustande $d = 29{,}1$, $z = 266{,}5$ (statt 158), $z_{,} = 733{,}5$ (statt 842), $e = 9{,}17$ (statt 10,5) und $e_{,} = 91{,}7$ (statt 105).

Für die Gleichungen 1) bis 8) wurde angenommen, dass die Individuenzahl bei beiden Formen in gleichem Sinne auf die Lebensdauer einwirke. Die letztere wird dadurch in den Gleichungen 1) bis 4) erniedrigt, in 5) bis 8) erhöht. In den Gleichungen 9) und 10) wirkt die Individuenzahl in entgegengesetztem Sinne auf das Alter bei den Formen A und B ein. In 11) und 12) ist die Lebensdauer der einen Form unabhängig von der Menge ihrer Individuen.

Rücksichtlich der Verdrängung verhält sich die Gleichung II im Allgemeinen wie die Gleichung I. Die gegenseitige Verdrängung ist bloss partiell. Es giebt für jeden einzelnen

Fall einen stationären Zustand mit constant bleibenden mittleren Individuenzahlen der Formen A und B. Ist das Gleichgewicht einmal aus irgend einem Grunde gestört, sind somit die beiden Formen in einem andern Zahlenverhältniss vertreten, so ändert sich dieses jährlich, bis das Gleichgewicht wieder erreicht ist. Der Einfluss der Individuenzahl auf das mittlere Alter giebt sich nur darin zu erkennen, dass eine Erhöhung des letzteren den Verdrängungsprocess verlangsamt, während die Erniedrigung der Lebensdauer ihn beschleunigt.

Unter den zahllosen Fällen, welche die allgemeine Gleichung II zulässt, giebt es nur einen einzigen, in welchem mathematisch eine totale Verdrängung erfolgt, nämlich wenn die Lebensdauer proportional der Individuenzahl ist, wenn also ihre Ausdrücke die Gestalt annehmen, $\frac{\delta z}{Z}$ und $\frac{\delta_1 z_1}{Z}$. Diese Voraussetzung kann aber wohl als physisch beinahe unmöglich bezeichnet werden.

Der genannte Grenzfall tritt nur ein, wenn die allgemeine Gleichung sich folgendermassen gestaltet

$$\frac{1}{\delta}\,\frac{z}{f\left(\frac{z}{Z}\right)} + \frac{1}{\delta,}\,\frac{z,}{\varphi\left(\frac{z,}{Z}\right)} = e + e,$$

und wenn zugleich hierin die mit $\frac{1}{\delta}$ und $\frac{1}{\delta,}$ verbundenen Factoren einander gleich werden, was nur dann erfolgt, wenn $f\left(\frac{z}{Z}\right) = \frac{z}{Z}$ und $\varphi\left(\frac{z,}{Z}\right) = \frac{z,}{Z}$. Man hat nun die Gleichung

$$\frac{z}{\delta\,\frac{z}{Z}} + \frac{z,}{\delta,\,\frac{z,}{Z}} = e + e, \tag{13}$$

oder was das Nämliche ist

$$\frac{Z}{\delta} + \frac{Z}{\delta,} = e + e,$$

Diese Gleichung führt im Allgemeinen die totale Verdrängung herbei. In einem besondern Falle aber bleibt die Verdrängung ganz aus; nämlich dann, wenn $\frac{Z}{\delta} = e$ und $\frac{Z}{\delta_{,}} = e$, und somit auch $\delta e = \delta_{,} e_{,}$. Da z und $z_{,}$ in diesen Bedingungsgleichungen fehlen, so folgt daraus, dass diese Grössen mathematisch unbestimmt sind, dass also die Formen A und B in jedem beliebigen Zahlenverhältniss die Gesammtsumme Z zusammensetzen können, und dass sie in dem einmal bestehenden Verhältniss fortan verharren müssen.[10])

Es sei in der Gleichung 13) $\delta = 150$, $\delta_{,} = 80$ und $Z = 1000$, ferner $e = \frac{Z}{\delta} = 6{,}67$ und $e_{,} = \frac{Z}{\delta_{,}} = 12{,}5$, so besteht Beharrung bei jeder Grösse von z und $z_{,}$. Es sei z. B. $z = 500$ und $z_{,} = 500$, so wird die Lebensdauer von A oder $d = 15$ und diejenige von B oder $d_{,} = 72$, Verlust und Ersatz von $A = 6{,}67$, von $B = 12{,}5$. Wenn $z = 6{,}67$ und $z_{,} = 993{,}33$, so wird $d = 1$ und $d_{,} = 79{,}47$ während Verlust und Ersatz von A wieder 6,67 und von B 12,5 betragen. Wenn $z = 987{,}5$ und $z_{,} = 12{,}5$, so wird $d = 148{,}125$ und $d_{,} = 1$, Verlust und Ersatz von A und B wieder 6,67 und 12,5.

Das Beharren der beiden Formen in der einmal vorhandenen Individuenzahl ist die nothwendige Folge des Umstandes, dass jede Form ihren jährlichen Verlust durch einen gleich grossen Ersatz deckt. Ist dagegen das Verhältniss des jährlichen Nachwuchses ein anderes, ist $\frac{Z}{\delta} \lesseqgtr e$ und $\frac{Z}{\delta_{,}} \gtreqless e_{,}$, so erfolgt nothwendig die totale Verdrängung der einen Form. Denn wenn z. B. $\frac{Z}{\delta} > e$, so bleibt diese ungünstige Störung der jährlichen Bilanz, bis die Zahl von A (z) Null geworden ist. Wenn dagegen $\frac{Z}{\delta} < e$, so nimmt z jährlich zu, bis es die Zahl Z erreicht hat und die Form B verschwunden ist. — Es sei in der Gleichung 13) wieder $\delta = 150$, $\delta_{,} = 80$, $Z = 1000$, aber $e_{,} = 3e$. Nun ist der jährliche Verlust von A

---

10) Diese mathematische Folgerung würde physisch insofern eine Beschränkung erleiden, als z nicht unter $\frac{Z}{\delta}$ und $z_{,}$ nicht unter $\frac{Z}{\delta_{,}}$ sinken kann. Diese Grenzwerthe geben nämlich den constanten, von der Individuenzahl unabhängigen Verlust und Ersatz an; sie sind zugleich auch die untern Grenzen für die Mengen der Individuen, deren Lebensdauer $\frac{\delta z}{Z}$ und $\frac{\delta_{,} z_{,}}{Z}$ nicht kleiner als 1 werden darf.

(unabhängig von der Grösse von z) $= 6{,}67$, der jährliche Verlust von B $= 12{,}5$. Der Gesammtverlust von 19,17 wird von A zu $^1/_4$, also mit 4,79, von B zu $^3/_4$, also mit 14,88 gedeckt. Es muss daher die Individuenzahl von A (z) jährlich um 1,88 abnehmen, diejenige von B ($z_,$) um den gleichen Betrag zunehmen, bis $z_, = 1000$ und und $z = 0$.

Wenn in der allgemeinen Gleichung II bloss die Individuenzahl der einen Form die in 13) für beide Formen eingeführte Gestalt annimmt, so besteht wie in allen andern Fällen eine theilweise Verdrängung. Das einfachste Beispiel hiefür ist folgende Gleichung

14) $$\frac{z}{\delta\frac{z}{Z}} + \frac{z_,}{d_,} = e + e_,.$$

Hierin sind z und $z_,$, ferner das Alter von A oder $\frac{\delta z}{Z}$ endlich e und $e_,$ variabel, δ und $d_,$ constant. Wenn $\delta = 15$, $d_, = 8$, $Z = 1000$ und $e_, = \frac{e}{3}$, so wird im stationären Zustande $e = 66{,}67$, $e_, = 22{,}22$, $z = 822{,}2$, $z_, = 177{,}8$ und das Alter von A $= 12{,}33$.

Ein allgemeiner möglicher Fall ist ferner der, dass die mittlere Lebensdauer der einen Form modifizirt wird durch die Individuenzahl der andern Form, während sie von der eigenen unabhängig ist. Es ist denkbar, dass die Pflanzen von A in ihrem Gedeihen beeinträchtigt werden durch diejenigen von B, weil die letzteren ein stärkeres Wurzelvermögen besitzen, und jenen die Nahrung wegnehmen, oder weil sie grösser werden und jene beschatten u. s. w. Es kann aber auch die Anwesenheit der Form B günstig auf das Wohlbefinden von A einwirken, wenn jene einen ungünstigen Einfluss, z. B. die Angriffe eines Thieres von A theilweise fern hält. Für diese Voraussetzungen gilt die allgemeine Gleichung

III $$\frac{z}{f\left(\delta, \frac{z_1}{Z}\right)} + \frac{z_1}{\varphi\left(\delta_1, \frac{z}{Z}\right)} = e + e_1.$$

Diese Gleichung verhält sich wie II, indem sie im Allgemeinen ebenfalls nur eine partielle Verdrängung gestattet.

15) $$\frac{z}{\delta\left(1+\frac{m_{,}z_{,}}{Z}\right)}+\frac{z_{,}}{\delta_{,}\left(1+\frac{m\,z}{Z}\right)}=e+e_{,}.$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_{,} = 8$, $m = 3$, $m_{,} = 1/2$, $Z = 1000$ und $e_{,} = 10\,e$, so wird im stationären Zustande $d = 21{,}35$, $d_{,} = 11{,}70$, $z = 154$ (statt 158), $z_{,} = 846$ (statt 842), $e = 7{,}2$ (statt 10,5) und $e_{,} = 72{,}2$ (statt 105).

16) $$\frac{\frac{z}{\delta}}{1-\frac{m_{,}z_{,}}{Z}}+\frac{\frac{z_{,}}{\delta_{,}}}{1-\frac{m\,z}{Z}}=e+e_{,}$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_{,} = 8$, $m = 3$, $m_{,} = 1/2$, $Z = 1000$ und $e_{,} = 10\,e$, so wird im Beharrungszustande $d = 26{,}05$, $d_{,} = 14{,}67$, $z = 151{,}5$ (statt 158), $z_{,} = 848{,}5$ (statt 842), $e = 5{,}81$ (statt 10,5) und $e_{,} = 58{,}1$ (statt 105).

17) $$\frac{z}{\delta\sqrt{\frac{Z}{z_{,}}}}+\frac{z_{,}}{\delta_{,}\sqrt{\frac{Z}{z}}}=e+e_{,}.$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_{,} = 8$, $Z = 1000$ und $e_{,} = 10\,e$, so wird für das Gleichgewichtstadium $d = 15{,}3$, $d_{,} = 43{,}4$, $z = 34$ (statt 158), $z_{,} = 966$ (statt 842), $e = 2{,}22$ (statt 10,5), $e_{,} = 22{,}2$ (statt 105).

18) $$\frac{z}{\delta\left(1-\frac{m_{,}z_{,}}{Z}\right)}+\frac{z_{,}}{\delta_{,}\left(1-\frac{m\,z}{Z}\right)}=e+e_{,}.$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_{,} = 8$, $m = 1$, $m_{,} = 1/4$, $Z = 1000$ und $e_{,} = 10\,e$, so wird im stationären Zustande $d = 11{,}8$, $d_{,} = 6{,}8$, $z = 147{,}5$ (statt 158), $z_{,} = 852{,}5$ (statt 842), $e = 12{,}5$ (statt 10,5) und $e_{,} = 125{,}0$ (statt 105).

19) $$\frac{\frac{z}{\delta}}{1+\frac{m_{,}z_{,}}{Z}}+\frac{\frac{z_{,}}{\delta_{,}}}{1+\frac{m\,z}{Z}}=e+e_{,}.$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_{,} = 8$, $m = 1$, $m_{,} = 1/4$, $Z = 1000$ und $e_{,} = 10\,e$, so wird im stationären Zustande $d = 12{,}37$, $d_{,} = 6{,}95$, $z = 151{,}1$ (statt 158), $z_{,} = 848{,}9$ (statt 842), $e = 12{,}21$ (statt 10,5) und $e_{,} = 122{,}1$ (statt 105).

$$20)\qquad \frac{z}{\delta\sqrt{\frac{z_,}{Z}}} + \frac{z_,}{\delta_,\sqrt{\frac{z}{Z}}} = e + e_,.$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_, = 8$, $Z = 1000$ und $e_, = 10\ e$, so wird im Beharrungszustande $d = 13{,}02$, $d_, = 3{,}97$, $z = 246{,}7$ (statt 158), $z_, = 753{,}3$ (statt 842), $e = 18{,}95$ (statt 10,5), $e_, = 189{,}5$ (statt 105).

$$21)\qquad \frac{z}{\delta\,\frac{z_,}{Z}} + \frac{z_,}{\delta_,\,\frac{z}{Z}} = e + e_,.$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_, = 8$, $Z = 1000$ und $e_, = 10\,e$, so wird im Gleichgewichtszustande $d = 10{,}47$, $d_, = 2{,}42$, $z = 302$ (statt 158), $z_, = 698$ (statt 842), $e = 28{,}84$ (statt 10,5), $e_, = 288{,}4$ (statt 105).

Es wurde bei den Gleichungen 15) bis 21) die Annahme gemacht, dass die Individuenzahl in gleichem Sinne die Lebensdauer der beiden Formen modifizire, und zwar vermehrt sie dieselbe bei 15) bis 17) und vermindert sie bei 18) bis 21). Die fernere Annahme, dass die Lebensdauer bei den beiden Formen in ungleicher Weise durch z und $z_,$ verändert werde, oder dass sie bei der einen derselben von diesen Grössen unabhängig sei, würde ebenfalls nur Beispiele für die partielle Verdrängung ergeben.

Es giebt auch für die allgemeine Gleichung III unter den zahllosen besondern Fällen, deren sie fähig ist, nur einen einzigen, welcher die totale Verdrängung zulässt, nämlich wenn die Lebensdauer jeder der beiden Formen im umgekehrten Verhältniss steht zur Individuenzahl der andern Form, wenn also die Ausdrücke dafür die Form erhalten $\frac{\delta\ Z}{z_,}$ und $\frac{\delta_,\ Z}{z}$.

Für diesen Grenzfall muss die Gleichung III die Gestalt annehmen

$$\frac{1}{\delta}\,\frac{z}{f\left(\frac{z_,}{Z}\right)} + \frac{1}{\delta_,}\,\frac{z_,}{\varphi\left(\frac{z}{Z}\right)} = e + e_,$$

und es müssen ferner die mit $\frac{1}{\delta}$ und $\frac{1}{\delta_,}$ verbundenen Factoren einander gleich werden. Damit aber diess geschehe, muss $f\left(\frac{z_,}{Z}\right) = \frac{Z}{z_,}$ und $\varphi\left(\frac{z}{Z}\right) = \frac{Z}{z}$ werden. Man erhält somit die Gleichung

$$22)\qquad \frac{z}{\delta\,\frac{Z}{z_,}} + \frac{z_,}{\delta_,\,\frac{Z}{z}} = e + e_, \text{ oder}$$

$$\frac{1}{\delta}\frac{z\,z_{\prime}}{Z} + \frac{1}{\delta_{\prime}}\frac{z\,z_{\prime}}{Z} = e + e_{\prime}.$$

In dieser, wie in allen andern Gleichungen, kann je nach den numerischen Werthen von δ und $\delta_{\prime}$ und dem Verhältniss von $e : e_{\prime}$ der jährliche Verlust und der jährliche Ersatz jeder einzelnen Form alle möglichen gegenseitigen Verhältnisse zeigen. So kann der Verlust von A grösser sein als der Ersatz, wobei dann nothwendig der Verlust von B kleiner ist als der Ersatz, also

$$\frac{1}{\delta}\frac{z\,z_{\prime}}{Z} > e \text{ und } \frac{1}{\delta_{\prime}}\frac{z\,z_{\prime}}{Z} < e_{\prime}, \text{ somit}$$

$$\frac{z\,z_{\prime}}{Z} > \delta\, e \text{ und } \frac{z\,z_{\prime}}{Z} < \delta_{\prime} e_{\prime} \text{ und ferner}$$

$$\delta\, e < \delta_{\prime} e_{\prime} \text{ oder } e_{\prime} > \frac{\delta\, e}{\delta_{\prime}}$$

d. h. es erfolgt totale Verdrängung der Form A, wenn $e_{\prime} > \frac{\delta\, e}{\delta_{\prime}}$ indem der Verlust für jede Grösse von z und $z_{\prime}$ den Ersatz überwiegt.

Wenn der Verlust von A kleiner ist als der Ersatz und der Verlust von B grösser als der Ersatz, wenn

$$\frac{1}{\delta}\frac{z\,z_{\prime}}{Z} < e \text{ und } \frac{1}{\delta_{\prime}}\frac{z\,z_{\prime}}{Z} > e_{\prime}, \text{ somit}$$

$$\frac{z\,z_{\prime}}{Z} < \delta\, e \text{ und } \frac{z\,z_{\prime}}{Z} > \delta_{\prime}\, e_{\prime} \text{ und daher}$$

$$\delta\, e > \delta_{\prime}\, e_{\prime} \text{ oder } e_{\prime} < \frac{\delta\, e}{\delta_{\prime}},$$

so wird die Form B vollständig verdrängt.

Sind aber Verlust und Ersatz für jede der beiden Formen sich gleich, ist

$$\frac{1}{\delta}\frac{z\,z_{\prime}}{Z} = e \text{ und } \frac{1}{\delta_{\prime}}\frac{z\,z_{\prime}}{Z} = e_{\prime}, \text{ somit}$$

$$\frac{z\,z_{\prime}}{Z} = \delta\, e \text{ und } \frac{z\,z_{\prime}}{Z} = \delta_{\prime}\, e_{\prime} \text{ und ferner}$$

$$\delta\, e = \delta_{\prime}\, e_{\prime} \text{ und } e_{\prime} = \frac{\delta\, e}{\delta_{\prime}},$$

so erfolgt keine Verdrängung; die beiden Formen dulden sich in jedem beliebigen Verhältniss der Individuenzahlen.

Es sei $\delta = 15$ und $\delta_{\prime} = 8$, so wird A vollständig verdrängt, wenn $e_{\prime} > \frac{15\,e}{8}$; B wird vollständig verdrängt, wenn $e_{\prime} < \frac{15\,e}{8}$ und die Verdrängung bleibt ganz aus, wenn $e_{\prime} = \frac{15\,e}{8}$. Es sei

z. B. $e_1 = 3e$, also $e_1 > \frac{15e}{8}$, so verliert die Form A, wenn sie mit 900 Individuen vertreten ist, 6 und gewinnt durch den Ersatz bloss 4,31, während die Form B 11,25 verliert und dafür 12,94 gewinnt. Sind beide Formen in der Zahl von 500 vorhanden, so ist der Verlust von A = 16,67 und sein Ersatz 11,97, dagegen der Verlust von B = 31,25 und sein Ersatz = 35,92. Ist $z = 100$ und $z_1 = 900$, so verliert A 6 und gewinnt 4,31, indess B 11,25 einbüsst und dafür einen Zuwachs von 12,94 erhält.

Damit (wenn $\delta = 15$ und $\delta_1 = 8$) keine Verdrängung erfolge, muss $e_1 = \frac{15e}{8}$ sein. Ist nun $z = 900$ und $z_1 = 100$, so wird der Verlust von A = 6 und der Ersatz ebenfalls = 6, der Verlust von B = 11,25 und der Ersatz ebenfalls = 11,25. Ist $z = 500$ und $z_1 = 500$, so wird der Verlust und Ersatz von A = 16,67 und derjenige von B = 31,25. Ist $z = 100$ und $z_1 = 900$, so wird der Verlust und Ersatz von A = 6 und derjenige von B = 11,25.

Es kann die mittlere Lebensdauer jeder Form endlich auch bedingt werden durch die Individuenzahlen der beiden Formen zugleich, sei es, dass dieselben beide in gleichem Sinne aber in ungleichem Maasse, sei es, dass sie in entgegengesetztem Sinne, die eine erhöhend, die andere erniedrigend einwirken. Man hat nun die allgemeine Gleichung

$$\text{IV} \qquad \frac{z}{f\left(\delta, \frac{z}{Z}, \frac{z_1}{Z}\right)} + \frac{z_1}{\varphi\left(\delta_1, \frac{z}{Z}, \frac{z_1}{Z}\right)} = e + e_1$$

Von den zahllosen speciellen Fällen mögen hier nur wenige Beispiele folgen.

$$23) \qquad \frac{z}{\delta\left(1 + \frac{mz}{Z} + \frac{m_1 z_1}{Z}\right)} + \frac{z_1}{\delta_1\left(1 + \frac{m_2 z}{Z} + \frac{m_3 z_1}{Z}\right)} = e + e_1$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_1 = 8$, $m = 3$, $m_1 = 1$, $m_2 = \frac{1}{3}$, $m_3 = \frac{1}{6}$, $Z = 1000$ und $e_1 = 10e$, so wird im stationären Zustande $d = 38,5$, $d_1 = 9,7$, $z = 284$ (statt 158), $z_1 = 716$ (statt 842), $e = 7,37$ (statt 10,5) und $e_1 = 73,7$ (statt 105).

25) $$\frac{z}{\delta\sqrt{\frac{z_,}{z}}} + \frac{z_,}{\delta_,\sqrt{\frac{z}{z_,}}} = e + e_,$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_, = 8$, $Z = 1000$ und $e_, = 10\,e$, so wird im Beharrungszustande $d = 22{,}8$, $d_, = 5{,}3$, $z = 302$ (statt 158), $z_, = 698$ (statt 842) , $e = 13{,}26$ (statt 10,5) und $e_, = 132{,}6$ (statt 105).

26) $$\frac{z}{\delta\sqrt{\frac{z}{z_,}}} + \frac{z_,}{\delta_,\sqrt{\frac{z}{z_,}}} = e + e_,$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_, = 8$, $Z = 1000$ und $e_, = 10\,e$, so wird im stationären Zustande $d = 6{,}49$, $d_, = 3{,}46$, $z = 157{,}9$ (= 158), $z_, = 842{,}1$ (= 842) , $e = 24{,}31$ (statt 10,5) , $e_, = 243{,}1$ (statt 105). Die Individuenzahlen sind die nämlichen wie für die Gleichung I, aber Lebensdauer und Ersatz sind verschieden.

27) $$\frac{z}{\delta\sqrt{\frac{z_,}{z}}} + \frac{z_,}{\delta_,\sqrt{\frac{z_,}{z}}} = e + e_,$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_, = 8$, $Z = 1000$ und $e_, = 10\,e$, so wird im Gleichgewichtsstadium $d = 34{,}6$, $d_, = 18{,}5$, $z = 157{,}9$ (= 158) , $z_, = 842{,}1$ (= 842) , $e = 4{,}56$ (statt 10,5) , $e_, = 45{,}6$ (statt 105). Die Individuenzahlen sind die nämlichen wie für die Gleichungen 26) und I.

28) $$\frac{z}{\delta\frac{z_,}{Z}\sqrt{\frac{Z}{z}}} + \frac{z_,}{\delta_,\frac{z}{Z}\sqrt{\frac{Z}{z_,}}} = e + e_,$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_, = 8$, $Z = 1000$ und $e_, = 10\,e$, so wird im Beharrungszustande $d = 17{,}05$, $d_, = 3{,}33$, $z = 338{,}6$ (statt 158) , $z_, = 661{,}4$ (statt 842) , $e = 19{,}86$ (statt 10,5) , $e_, = 198{,}6$ (statt 105).

29) $$\frac{z}{\delta\frac{z}{z_,}} + \frac{z_,}{\delta_,\frac{z_,}{z}} = e + e_,$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_, = 8$, $Z = 1000$ und $e_, = 10\,e$, so wird im stationären Zustande $d = 80{,}0$, $d_, = 1{,}05$, $z = 842{,}1$ (statt 158) , $z_, = 157{,}9$ (statt 842) , $e = 10{,}5$ (= 10,5) und $e_, = 105$ (= 105).

Die allgemeine Gleichung IV gestattet, wie die Gleichungen II und III, in der Regel blos eine theilweise Verdrängung. Doch kann auch hier ausnahmsweise unter bestimmten Voraussetzungen sowohl partielle als totale Verdrängung eintreten und zwar in einer ganzen Reihe von Grenzfällen.

Jene Voraussetzungen sind nämlich, wie bei II und III, einmal, dass die Gleichung IV die Form annnehme

$$\frac{1}{\delta}\,\frac{z}{f\left(\frac{z}{Z}, \frac{z_{,}}{Z}\right)} + \frac{1}{\delta_{,}}\,\frac{z_{,}}{\varphi\left(\frac{z}{Z}, \frac{z_{,}}{Z}\right)} = e + e_{,}$$

und ferner, dass die mit $\frac{1}{\delta}$ und $\frac{1}{\delta_{,}}$ verbundenen Faktoren $\frac{z}{f\left(\frac{z}{Z}, \frac{z_{,}}{Z}\right)}$ und $\frac{z_{,}}{\varphi\left(\frac{z}{Z}, \frac{z_{,}}{Z}\right)}$ einander gleich werden. Es kann nun jede Function von z und $z_{,}$ in die Form dieser Factoren zerlegt werden, und daher giebt es zahllose besondere Fälle für die totale Verdrängung; aber jeder einzelne derselben ist nur der Grenzfall einer unendlichen Reihe, indem jedesmal die mit $\frac{1}{\delta}$ und $\frac{1}{\delta_{,}}$ vereinigten Factoren in unendlich vielen Fällen ungleich und nur in Einem Falle gleich sind.

Beispiele für solche Gleichungen, welche die totale Verdrängung bedingen, sind folgende

30) $$\frac{z}{\delta\sqrt{\frac{z}{z_{,}}}} + \frac{z_{,}}{\delta_{,}\sqrt{\frac{z_{,}}{z}}} = e + e_{,} \text{ oder}$$

$$\frac{\sqrt{zz_{,}}}{\delta} + \frac{\sqrt{zz_{,}}}{\delta_{,}} = e + e_{,}$$

31) $$\frac{z}{\delta\sqrt{\frac{zz_{,}}{Z^2}}} + \frac{z_{,}}{\delta_{,}\sqrt{\frac{z_{,}^3}{zZ^2}}} = e + e_{,} \text{ oder}$$

$$\frac{Z}{\delta}\sqrt{\frac{z}{z_{,}}} + \frac{Z}{\delta_{,}}\sqrt{\frac{z}{z_{,}}} = e + e_{,}$$

32) $$\frac{z}{\delta\sqrt{\frac{Z^2}{zz_{,}}}} + \frac{z_{,}}{\delta_{,}\sqrt{\frac{z_{,}Z^2}{z^3}}} = e + e_{,} \text{ oder}$$

$$\frac{\sqrt{z^3z_{,}}}{\delta Z} + \frac{\sqrt{z^3z_{,}}}{\delta_{,}Z} = e + e_{,}$$

$$33)\quad \frac{z}{\delta\,\dfrac{z}{1+\dfrac{mzz_{,}}{Z^2}}} + \frac{z_{,}}{\delta_{,}\,\dfrac{z_{,}}{1+\dfrac{mzz_{,}}{Z^2}}} = e + e_{,}\ \text{oder}$$

$$\frac{1}{\delta}\left(1+\frac{mzz_{,}}{Z^2}\right) + \frac{1}{\delta_{,}}\left(1+\frac{mzz_{,}}{Z^2}\right) = e + e_{,}$$

Für jede dieser Gleichungen können die bei der Gleichung 22) besprochenen verschiedenen möglichen Fälle eintreten. Es findet immer vollständige Verdrängung von A statt, wenn $e_{,} > \frac{\delta e}{\delta_{,}}$, — vollständige Verdrängung von B, wenn $e_{,} < \frac{\delta e}{\delta_{,}}$, — und Beharren der beiden Formen in ihrem einmal bestehenden numerischen Verhältniss, wenn $e_{,} = \frac{\delta e}{\delta_{,}}$.

Es sei in der Gleichung 30) $\delta = 15$ und $\delta_{,} = 8$, so bleibt die Verdrängung aus, wenn $e_{,} = \frac{15\,e}{8}$. Ist A mit 900 Individuen vertreten und B mit 100, so beträgt der Verlust und der Ersatz für A 20, derjenige für B 37,5. Ist $z = z_{,} = 500$, so wird der Verlust und der Ersatz für A = 33,3 und derjenige für B = 62,5. — Es erfolgt dagegen Verdrängung von A, wenn $e_{,} > \frac{15\,e}{8}$. Ist z. B. $e_{,} = 3\,e$, so verliert die mit 900 Individuen vertretene Form A 20 und gewinnt nur 14,4, während die mit 100 Individuen vertretene Form B 37,5 verliert nnd 43,1 gewinnt; — die 500 Individuen zählende Form A verliert 33,3 und gewinnt 23,9, indess die 500 Individuen zählende Form B 62,5 einbüsst und 71,9 als Ersatz erhält.

Wie die Lebensdauer kann auch der jährliche Ersatz durch die Zahl der Individuen modificirt werden. Zunächst kann diess durch die Individuenzahl der eigenen Form geschehen. Die Menge der Pflanzen wird dann einem zahlreicheren Nachwuchs förderlich sein, wenn verhältnissmässig nur wenige keimfähige Samen erzeugt werden, oder wenn die alten Pflanzen irgend einen schädlichen Einfluss von den Keimpflänzchen abwenden. Andererseits kann die grössere Individuenzahl nachtheilig auf den jungen Aufwuchs einwirken, wenn sie demselben z. B.

gewisse spärlich vorhandene Nährstoffe entzieht. Unter diesen Voraussetzungen besteht die allgemeine Gleichung

$$\text{V} \qquad \frac{z}{d} + \frac{z_1}{d_1} = f\left(\varepsilon\,,\,\frac{z}{Z}\right) + \varphi\left(\varepsilon_1\,,\,\frac{z_1}{Z}\right)$$

Der Ersatz ist in den Gleichungen I bis IV durch e und e_1 ausgedrückt, welche Grössen in einem bestimmten Verhältniss zu einander stehen und durch alle inneren und äusseren constanten Momente bedingt werden, die auf den Nachwuchs Einfluss haben. In der Gleichnng V haben ε und ε_1 die gleiche Bedeutung, und sie werden zu e und e_1 sowie die Functionen unabhängig von z und z_1 werden.

$$34) \qquad \frac{z}{d} + \frac{z_,}{d_,} = \varepsilon\left(1 + \frac{mz}{Z}\right) + \varepsilon_,\left(1 + \frac{m_,z_,}{Z}\right)$$

a) Wenn $d = 15$, $d_, = 8$, $m = 3$, $m_, = \frac{1}{2}$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_, = 10\varepsilon$, so wird im stationären Zustande $z = 165$ (statt 158), $z_, = 835$ (statt 842), e (Ersatz von A) $= 11$ (statt 10,5) und $e_,$ (Ersatz von B) $= 104$ (statt 105).

b) Wenn $d = 15$, $d_, = 8$, $m = \frac{4}{3}$, $m_, = 5$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_, = 8\varepsilon$, so wird im Beharrungszustande $z = 55{,}4$ (statt 189,9), $z_, = 944{,}6$ (statt 810,1), $e = 3{,}7$ (statt 12,7) und $e_, = 118{,}1$ (statt 101).

$$35) \qquad \frac{z}{d} + \frac{z_,}{d_,} = \varepsilon\left(1 - \frac{mz}{Z}\right) + \varepsilon_,\left(1 - \frac{m_,z_,}{Z}\right)$$

a) Wenn $d = 15$, $d_, = 8$, $m = 1$, $m_, = \frac{1}{4}$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_, = 10\,\varepsilon$, so wird im Beharrungszustande $z = 165$ (statt 158), $z_, = 835$ (statt 842), $e = 11$ (statt 10,5), $e_, = 104$ (statt 105). Die Werthe von z, $z_,$, e und $e_,$ sind genau die gleichen wie in Gleichung 34 a.

b) Wenn $d = 72$, $d_, = 36$, $m = \frac{5}{6}$, $m_, = \frac{5}{9}$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_, = 8\,\varepsilon$, so wird im Beharrungszustande $z = 252$ (statt 200), $z_, = 748$ (statt 800), $e = 3{,}5$ (statt 2,78) und $e_, = 20{,}8$ (statt 22,22).

$$36) \qquad \frac{z}{d} + \frac{z_,}{d_,} = \frac{\varepsilon}{1 + \frac{mz}{Z}} + \frac{\varepsilon_,}{1 + \frac{m_,z_,}{Z}}$$

Wenn d = 15 , $d_{,}$ = 8 , m = 3, $m_{,} = \frac{1}{2}$, Z = 1000 , $\varepsilon_{,} = 10\,\varepsilon$, so wird im Gleichgewichtszustande z = 154 (statt 158) , $z_{,}$ = 846 (statt 842) , e = 10,3 (statt 10,5) und $e_{,}$ = 105,5 (statt 105).

37)] $$\frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \frac{\varepsilon}{1 - \frac{mz}{Z}} + \frac{\varepsilon_{,}}{1 - \frac{m_{,}z_{,}}{Z}}$$

Wenn d = 15 , $d_{,}$ = 8 , m = 1 , $m_{,} = \frac{1}{4}$, Z 1000 und $\varepsilon_{,} = 10\,\varepsilon$, so wird im Beharrungszustande z = 148,5 (statt 158), $z_{,}$ = 851,5 (statt 842) , e = 9,9 (statt 10,5) und $e_{,}$ = 106,4 (statt 105).

38) $$\frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \varepsilon\sqrt{\frac{z}{Z}} + \varepsilon_{,}\sqrt{\frac{z_{,}}{Z}}$$

Wenn d = 15 , $d_{,}$ = 8 , Z = 1000 und $\varepsilon_{,} = 10\,\varepsilon$, so wird im Beharrungszustande z = 33,96 (statt 158) , $z_{,}$ = 966,04 (statt 842) , e = 2,26 (statt 10,5) und $e_{,}$ = 120,76 (statt 105).

39) $$\frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \varepsilon\sqrt{\frac{Z}{z}} + \varepsilon_{,}\sqrt{\frac{Z}{z_{,}}}$$

Wenn d = 15 , $d_{,}$ = 8 , Z = 1000 und $\varepsilon_{,} = 10\,\varepsilon$, so wird im Gleichgewichtszustande z = 246,7 (statt 158) , $z_{,}$ = 753,3 (statt 842) , e = 16,45 (statt 10,5) und $e_{,}$ = 94,16 (statt 105).

40) $$\frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \varepsilon\,\frac{Z}{z} + \varepsilon_{,}\,\frac{Z}{z_{,}}$$

Wenn d = 15 , $d_{,}$ = 8 , Z = 1000 und $\varepsilon_{,} = 10\,\varepsilon$, so wird im stationären Zustande z = 302 (statt 158) , $z_{,}$ = 698 (statt 842), e = 20,1 (statt 10,5) und $e_{,}$ = 87,25 (statt 105).

41) $$\frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \varepsilon\left(1 - \frac{mz}{Z}\right) + \varepsilon_{,}\left(1 + \frac{m_{,}z_{,}}{Z}\right)$$

Wenn d = 12 , $d_{,}$ = 3 , $m = \frac{9}{10}$, $m_{,}$ = 9 , Z = 1000 und $\varepsilon_{,} = \frac{2\,\varepsilon}{5}$, so wird im Beharrungszustande z = 500 (statt 909) , $z_{,}$ = 500 (statt 91) , e = 41,67 (statt 75,76) und $e_{,}$ = 166,67 (statt 30,3).

42) $$\frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \varepsilon\sqrt{\frac{Z}{z}} + \varepsilon_{,}\sqrt{\frac{z_{,}}{Z}}$$

Wenn d = 15 , $d_{,}$ = 8 , Z = 1000 und $\varepsilon_{,} = 10\,\varepsilon$, so wird im Beharrungszustande z = 292 (statt 158) , $z_{,}$ = 708 (statt 842) , e = 19,5 (statt 10,5) und $e_{,}$ = 88,5 (statt 105).

43) $$\frac{z}{d} + \frac{z_,}{d_,} = \varepsilon\left(1 - \frac{mz}{Z}\right) + e_,$$

Wenn $d = 72$, $d_, = 36$, $m = \frac{5}{6}$, $Z = 1000$ und $e_, = 8\,\varepsilon$, so wird im Gleichgewichtszustande $z = 165$ (statt 200), $z_, = 825$ (statt 800), e (Ersatz für A) $= 2{,}43$ (statt 2,78) und $e_, = 22{,}92$ (statt 22,22).

44) $$\frac{z}{d} + \frac{z_,}{d_,} = \varepsilon\sqrt{\frac{Z}{z}} + e_,$$

Wenn $d = 15$, $d_, = 8$, $Z = 1000$ und $e_, = 10\,\varepsilon$, so wird im Beharrungszustande $z = 266{,}5$ (statt 158), $z_, = 783{,}5$ (statt 842), e (Ersatz für A) $= 17{,}8$ (statt 10,5) und $e_, = 91{,}7$ (statt 105).

In allen speciellen Gestalten, welche die allgemeine Gleichung V annehmen kann, ist die Verdrängung mit einer einzigen Ausnahme jedesmal nur eine partielle. Es giebt für jeden Fall einen Beharrungszustand, in welchem die Individuenzahlen einen constanten mittleren Werth behalten. Sind die beiden Formen einmal in einem anderen numerischen Verhältniss vorhanden, so verändern sie dieses fortwährend, bis jener stationäre Zustand wieder hergestellt ist. — Der Ausnahmsfall, welcher die totale Verdrängung bedingt, ist dann gegeben, wenn der Ersatz jeder der beiden Formen proportional mit der Individuenzahl sich verändert, wenn also die Ersatzausdrücke $\varepsilon\,\frac{z}{Z}$ und $\varepsilon_1\,\frac{z_1}{Z}$ werden.

Damit der genannte Grenzfall eintrete, müssen die Grössen z und $z_,$ aus dem Verhältniss, das zwischen dem Verlust und dem Ersatz besteht, verschwinden. Diess ist nur dann der Fall, wenn die Gleichung die Gestalt annimmt

45) $$\frac{z}{d} + \frac{z_,}{d_,} = \varepsilon\,\frac{z}{Z} + \varepsilon_,\,\frac{z_,}{Z}$$

Diese Gleichung verhält sich analog wie 13). Sie gestattet folgende 3 Fälle:

1) Der Verlust der Form A ist grösser als der Ersatz, womit nothwendig verbunden ist, dass der Verlust von B kleiner ist, als der Ersatz; also

$$\frac{z}{d} > \varepsilon \frac{z}{Z} \text{ und } \frac{z_,}{d_,} < \varepsilon_, \frac{z_,}{Z} \text{ somit}$$

$$\frac{1}{d} > \frac{\varepsilon}{Z} \text{ und } \frac{1}{d_,} < \frac{\varepsilon_,}{Z} \text{ und}$$

$$d\varepsilon < d_,\varepsilon_, \text{ oder } \varepsilon_, > \frac{d\varepsilon}{d_,}$$

Unter diesen Umständen geht die Form A, sie mag in irgend einer Individuenzahl vorhanden sein, ihrer totalen Verdrängung entgegen, weil bei jedem Verhältniss von z und $z_,$ der Verlust von A immer den Ersatz überwiegt. Wenn z. B. d = 9, $d_,$ = 15 und $\varepsilon_, = \frac{4\varepsilon}{5}$ (also grösser als $\frac{d\varepsilon}{d_,}$ oder $\frac{3\varepsilon}{5}$), so verliert A, welches mit 900 Individuen vertreten ist, 100 und gewinnt 98,0, während B mit 100 Individuen 6,7 verliert und 8,7 gewinnt. — Ist $z = z_, = 500$, so beträgt der Verlust von A 55,55 und der Ersatz 49,38, der Verlust von B 33,33 und der Ersatz 39,50. — Ist z = 100 und $z_,$ = 900, so beträgt der Verlust von A 11,11 und der Ersatz 8,67, der Verlust von B 60 und der Ersatz 62,44.

2) Bei der Form A übertrifft der Ersatz den Verlust, während bei B das Umgekehrte stattfindet; also

$$\frac{z}{d} < \varepsilon \frac{z}{Z} \text{ und } \frac{z_,}{d_,} > \varepsilon_, \frac{z_,}{Z} \text{ somit}$$

$$\frac{1}{d} < \frac{\varepsilon}{Z} \text{ und } \frac{1}{d_,} > \frac{\varepsilon_,}{Z} \text{ und}$$

$$d\varepsilon > d_,\varepsilon_, \text{ oder } \varepsilon_, < \frac{d\varepsilon}{d_,}$$

Aus diesen Bedingungen folgt die vollständige Verdrängung von B. — Wenn d = 9, $d_,$ = 15 und $\varepsilon_, = \frac{2\varepsilon}{5}$ $\left(\text{also kleiner als } \frac{d\varepsilon}{d_,} \text{ oder } \frac{3\varepsilon}{5}\right)$, so verliert A mit 900 Individuen 100 und gewinnt 102,2, während B mit 100 Individuen 6,7 verliert und 4,5 gewinnt — Ist $z = z_, = 500$, so beträgt der Verlust von A 55,51 und der Ersatz 63,5, dagegen der Verlust von B 33,3 und der Ersatz 25,4 — Ist z = 100 und $z_,$ = 900, so beträgt der Verlust von A 11,1 und der Ersatz 15,5, der Verlust von B 60 und der Ersatz 55,6.

3) Der Ersatz ist bei jeder Form gleich gross wie ihr Verlust; also

$$\frac{z}{d} = \varepsilon \frac{z}{Z} \text{ und } \frac{z_{,}}{d_{,}} = \varepsilon_{,} \frac{z_{,}}{Z} \text{ somit}$$

$$\frac{1}{d} = \frac{\varepsilon}{Z} \text{ und } \frac{1}{d_{,}} = \frac{\varepsilon_{,}}{Z} \text{ und ferner}$$

$$d\varepsilon = d_{,}\varepsilon_{,} \text{ oder } \varepsilon_{,} = \frac{d\varepsilon}{d_{,}}$$

In diesem Fall findet überhaupt keine Verdrängung statt, indem jede der beiden Formen ihren Verlust vollständig deckt. — Wenn $d = 9$, $d_{,} = 15$ und $\varepsilon_{,} = \frac{3\varepsilon}{5} \left(= \frac{d\varepsilon}{d_{,}}\right)$, so verliert A bei einer Individuenzahl von 900 jährlich 100 und gewinnt ebenfalls 100, während B mit 100 Individuen 6,7 verliert und gewinnt. — Wenn $z = z_{,} = 500$, so beträgt der Verlust und der Ersatz von A 55,5, der Verlust und der Ersatz von B 33,3. — Wenn $z = 100$ und $z_{,} = 900$, so beträgt der Verlust und der Ersatz von A 11,1, der Verlust und der Ersatz von B 60.

Eine andere allgemeine Möglichkeit besteht darin, dass **der Ersatz der einen Form verändert wird durch die Menge der anderen Form**, indem diese dem jungen Nachwuchs bald einen günstigen Einfluss entzieht, bald auch einen schädlichen Einfluss von ihm abwendet. Diess wird durch die allgemeine Gleichung ausgedrückt:

$$\text{VI} \qquad \frac{z}{d} + \frac{z_1}{d_1} = f\left(\varepsilon, \frac{z_1}{Z}\right) + \varphi\left(\varepsilon_1, \frac{z}{Z}\right)$$

Dieselbe verhält sich wie die Gleichung V, indem sie im Allgemeinen blos eine partielle Verdrängung bedingt.

$$46) \qquad \frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \varepsilon\left(1 + \frac{m_{,}z_{,}}{Z}\right) + \varepsilon_{,}\left(1 + \frac{mz}{Z}\right)$$

Wenn $d = 15$, $d_{,} = 8$, $m = 3$, $m_{,} = \frac{1}{8}$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_{,} = 10\varepsilon$, so ist $z = 130$ (statt 158), $z_{,} = 870$ (statt 842), $e = 8{,}7$ (statt 10,5) und $e_{,} = 108{,}7$ (statt 105).

$$47) \qquad \frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \varepsilon\left(1 - \frac{m_{,}z_{,}}{Z}\right) + \varepsilon_{,}\left(1 - \frac{mz}{Z}\right)$$

Wenn $d = 15$, $d_{,} = 8$, $m = 3$, $m_{,} = \frac{1}{4}$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_{,} = 10\varepsilon$, so wird im stationären Zustande $z = 147{,}5$ (statt 158), $z_{,} = 852{,}5$ (statt 842), $e = 9{,}83$ (statt 10,5) und $e_{,} = 106{,}6$ (statt 105).

48) $$\frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \frac{\varepsilon}{1 + \frac{m_{,}z_{,}}{Z}} + \frac{\varepsilon}{1 + \frac{mz}{Z}}$$

Wenn $d = 15$, $d_{,} = 8$, $m = 1$, $m_{,} = \frac{1}{4}$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_{,} = 10\varepsilon$, so wird im Gleichgewichtszustande $z = 151{,}1$ (statt 158), $z_{,} = 848{,}9$ (statt 842), $e = 10{,}08$ (statt 10,5) und $e_{,} = 106{,}11$ (statt 105).

49) $$\frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \frac{\varepsilon}{1 - \frac{m_{,}z_{,}}{Z}} + \frac{\varepsilon_{,}}{1 - \frac{mz}{Z}}$$

Wenn $d = 15$, $d_{,} = 8$, $m = 3$, $m_{,} = \frac{1}{2}$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_{,} = 10\varepsilon$, so wird im Beharrungszustande $z = 151{,}5$ (statt 158), $z_{,} = 848{,}5$ (statt 842), $e = 10{,}1$ (statt 10,5) und $e_{,} = 106{,}6$ (statt 105).

50) $$\frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \varepsilon\sqrt{\frac{z_{,}}{Z}} + \varepsilon_{,}\sqrt{\frac{z}{Z}}$$

Wenn $d = 15$, $d_{,} = 8$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_{,} = 10\varepsilon$, so wird für den Gleichgewichtszustand $z = 246{,}7$ (statt 158), $z_{,} = 753{,}3$ (statt 842), $e = 16{,}45$ (statt 10,5) und $e_{,} = 94{,}16$ (statt 105).

51) $$\frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \varepsilon\sqrt{\frac{Z}{z_{,}}} + \varepsilon_{,}\sqrt{\frac{Z}{z}}$$

Wenn $d = 15$, $d_{,} = 8$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_{,} = 10\varepsilon$, so wird im Gleichgewichtszustande $z = 33{,}96$ (statt 158), $z_{,} = 966{,}04$ (statt 842), $e = 2{,}26$ (statt 10,5) und $e_{,} = 120{,}75$ (statt 105).

52) $$\frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \varepsilon\frac{z_{,}}{Z} + \varepsilon_{,}\frac{z}{Z}$$

Wenn $d = 15$, $d_{,} = 8$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_{,} = 10\varepsilon$, so wird im Beharrungszustande $z = 302$ (statt 158), $z_{,} = 698$ (statt 842), $e = 20{,}1$ (statt 10,5) und $e_{,} = 87{,}25$ (statt 105).

Die angeführten Beispiele enthalten, mit Ausnahme von 51, nur solche Fälle, wo die Individuenzahl bei beiden Formen in analoger Weise und in gleichem Sinne modificirend einwirkt. Andere Beispiele, wo die Modification in verschiedener Weise oder in entgegengesetztem Sinne erfolgt, zeigen das nämliche Ergebniss, nämlich eine theilweise Verdrängung.

Auch für die allgemeine Gleichung VI giebt es einen einzigen speciellen Fall, in welchem totale Verdränguug der einen oder andern Form eintritt. Er ist dann gegeben, wenn der Ersatz jeder der beiden Formen umgekehrt proportional der Individuenzahl der andern Form sich verändert, wenn also die Ausdrücke für den Nachwuchs

$\varepsilon \frac{Z}{z}$ und $\varepsilon_1 \frac{Z}{z}$ werden.

Die Bedingungen für diesen Grenzfall sind auch hier, dass die Grössen z und z, aus dem Verhältniss, welches zwischen dem Verlust und dem Ersatz der beiden Formen besteht, verschwinden. Zu diesem Behufe muss die Gleichung die Gestalt annehmen

53) $$\frac{z}{d} + \frac{z_,}{d_,} = \varepsilon \frac{Z}{z_,} + \varepsilon_, \frac{Z}{z}$$

Wenn $\frac{z}{d} > \varepsilon \frac{Z}{z_,}$ und $\frac{z_,}{d_,} < \varepsilon_, \frac{Z}{z}$ somit

$zz_, > d\varepsilon Z$ und $zz_, < d_,\varepsilon_,Z$ daher

$d\varepsilon < d_,\varepsilon_,$ und $\varepsilon_, > \frac{d\varepsilon}{d_,}$,

so wird unter allen Umständen die Form A vollständig verdrängt. Wenn d = 9, $d_,$ = 15 und $\varepsilon_, = \frac{4\varepsilon}{5}$ (also grösser als $\frac{d\varepsilon}{d_,}$ oder $\frac{3\varepsilon}{5}$), so verliert z. B. A bei einer Individuenzahl von 900 jährlich 100 und gewinnt dafür 98, während B mit 100 Individuen seinen Verlust von 6,7 durch 8,7 ersetzt.

Wenn $\frac{z}{d} < \varepsilon \frac{Z}{z_,}$ und $\frac{z_,}{d_,} > e_, \frac{Z}{z}$ somit

$zz_, < d\varepsilon Z$ und $zz_, > d_,\varepsilon_,Z$ daher

$d\varepsilon > d_,\varepsilon_,$ und $\varepsilon_, < \frac{d\varepsilon}{d_,}$,

so wird die Form B vollständig verdrängt. Es sei wieder d = 9, $d_,$ = 15, aber $\varepsilon_, = \frac{2\varepsilon}{5}$ (also kleiner als $\frac{d\varepsilon}{d_,}$ oder $\frac{3\varepsilon}{5}$), so verliert z. B. A mit 900 Individuen 100 und gewinnt dafür 102,2, während B mit 100 Individuen auf einen Verlust von 6,7 blos einen Ersatz von 4,5 hat.

Wenn $\frac{z}{d} = e \frac{Z}{z_,}$ und $\frac{z_,}{d_,} = \varepsilon_, \frac{Z}{z}$ somit

$zz_, = d\varepsilon Z$ und $zz_, = d_,\varepsilon_,Z$ daher

$d\varepsilon = d_,\varepsilon_,$ und $\varepsilon_, = \frac{d\varepsilon}{d_,}$, so bleibt alle Verdrängung aus, indem jede Form in ihrer Individuenzahl beharrt. Es sei $d = 9$, $d_, = 15$ und $\varepsilon_, = \frac{3\varepsilon}{5}$, so beträgt für die mit 900 Individuen vertretene Form A der Verlust und der Ersatz 100 und für B mit 100 Individuen 6,7.

Endlich kann der jährliche Ersatz jeder Form durch die Mengen der beiden Formen zugleich verändert werden, indem jede derselben günstig oder ungünstig den jungen Aufwuchs beeinflusst. Für diesen Fall besteht folgende allgemeine Gleichung

$$\text{VII} \quad \frac{z}{d} + \frac{z_1}{d_1} = f\left(\varepsilon, \frac{z}{Z}, \frac{z_1}{Z}\right) + \varphi\left(\varepsilon_1, \frac{z}{Z}, \frac{z_1}{Z}\right).$$

54)
$$\frac{z}{d} + \frac{z_,}{d_,} = \varepsilon\left(1 + \frac{mz}{Z} + \frac{m_, z_,}{Z}\right) + \varepsilon_,\left(1 + \frac{m_2 z}{Z} + \frac{m_2 z_,}{Z}\right)$$

Wenn $d = 15$, $d_, = 8$. $m = 3$, $m_, = 1$, $m_2 = \frac{1}{3}$, $m'_2 = \frac{1}{6}$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_, = 10\varepsilon$, so wird im Beharrungszustande $z = 284$ (statt 158) , $z_, = 716$ (statt 842) , $e = 18{,}93$ (statt 10,5) und $e_, = 89{,}5$ (statt 105).

55)
$$\frac{z}{d} + \frac{z_,}{d_,} = \varepsilon\sqrt{\frac{z_,}{z}} + \varepsilon_,\sqrt{\frac{z}{z_,}}$$

Wenn $d = 15$, $d_, = 8$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_, = 10\varepsilon$, so wird im Beharrungszustande $z = 302$ (statt 158) $z_, = 698$ (statt 842) , $e = 20{,}1$ (statt 10,5) und $e_, = 87{,}2$ (statt 105).

56)
$$\frac{z}{d} + \frac{z_,}{d_,} = \varepsilon\frac{z_,}{Z}\sqrt{\frac{Z}{z}} + \varepsilon_,\frac{z}{Z}\sqrt{\frac{Z}{z_,}}$$

Wenn $d = 15$, $d_, = 8$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_, = 10\varepsilon$, so wird im Gleichgewichtszustande $z = 338{,}6$ (statt 158) , $z_, = 661{,}4$ (statt 842) , $e = 22{,}6$ (statt 10,5) und $e_, = 82{,}7$ (statt 105).

57)
$$\frac{z}{d} + \frac{z_,}{d_,} = \varepsilon\frac{z}{z_,} + \varepsilon_,\frac{z_,}{z}$$

Wenn $d = 15$, $d_, = 8$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_, = 10\varepsilon$, so wird im Beharrungszustande $z = 842{,}1$ (statt 158), $z_, = 157{,}9$ (statt 842,) $e = 56{,}14$ (statt 10,5) und $e_, = 19{,}74$ (statt 105).

Die allgemeine Gleichung VII führt, wie V und VI, im Allgemeinen nur eine partielle Verdrängung herbei. Ausnahmsweise erfolgt totale Verdrängung, und zwar nicht wie bei V und VI nur in einem einzigen, sondern wie bei IV in einer ganzen Reihe von Grenzfällen.

Diese Grenzfälle können nur dann eintreten, wenn die allgemeine Gleichung die Form zeigt

58) $$\frac{z}{d} + \frac{z_,}{d_,} = \varepsilon\, f\left(\frac{z}{Z}, \frac{z_,}{Z}\right) + \varepsilon_,\, \varphi\left(\frac{z}{Z} + \frac{z_,}{Z}\right)$$

und wenn die mit ε und $\varepsilon_,$ verbundenen Functionen sich so gestalten, dass das Verhältniss zwischen dem Ersatz und dem Verlust der beiden Formen unabhängig von z und $z_,$ wird. Dieses Verhältniss ist (wie bei V und VI)

$$\frac{z}{d} \gtreqless \varepsilon\, f\left(\frac{z}{Z}, \frac{z_,}{Z}\right) \text{ und } \frac{z_,}{d_,} \lesseqgtr \varepsilon_,\, \varphi\left(\frac{z}{Z}, \frac{z_,}{Z}\right) \text{ somit}$$

$$\frac{z}{f\left(\frac{z}{Z}, \frac{z_,}{Z}\right)} \gtreqless d\, \varepsilon \text{ und } \frac{z_,}{\varphi\left(\frac{z}{Z}, \frac{z_,}{Z}\right)} \lesseqgtr d_,\, \varepsilon_,.$$

Hierin muss nun $\frac{z}{f\left(\frac{z}{Z}, \frac{z_,}{Z}\right)} = \frac{z_,}{\varphi\left(\frac{z}{Z}, \frac{z_,}{Z}\right)}$ sein, also die nämliche Function $\psi\left(\frac{z}{Z}, \frac{z_,}{Z}\right)$ darstellen. Somit wird

$$\psi\left(\frac{z}{Z}, \frac{z_,}{Z}\right) \gtreqless d\, \varepsilon \text{ und } \psi\left(\frac{z}{Z}, \frac{z_,}{Z}\right) \lesseqgtr d_,\, \varepsilon_, \text{ und daher}$$

$$d\, \varepsilon \lesseqgtr d_,\, \varepsilon_, \text{ und } \varepsilon_, \gtreqless \frac{d\, \varepsilon}{d_,}.$$

Es erfolgt nun totale Verdrängung der Form A, wenn $\varepsilon_, > \frac{d\,\varepsilon}{d_,}$, totale Verdrängung von B wenn $\varepsilon_, < \frac{d\,\varepsilon}{d_,}$ und überhaupt keine Verdrängung, wenn $\varepsilon_, = \frac{d\,\varepsilon}{d_,}$. Es sind hier ebenso viele specielle Fälle möglich wie bei der allgemeinen Gleichung IV (pag. 146). Beispiele dafür sind

59) $$\frac{z}{d} + \frac{z_,}{d_,} = \varepsilon \sqrt{\frac{z}{z_,}} + \varepsilon_, \sqrt{\frac{z_,}{z}}$$

60) $$\frac{z}{d} + \frac{z_,}{d_,} = \frac{\varepsilon}{Z} \sqrt{z\, z_,} + \frac{\varepsilon_,}{Z} \sqrt{\frac{z_,^3}{z}}$$

61) $$\frac{z}{d} + \frac{z_,}{d_,} = \frac{\varepsilon\, Z}{\sqrt{z\, z_,}} + \varepsilon_,\, Z \sqrt{\frac{z_,}{z^3}}$$

$$62)\quad \frac{z}{d} + \frac{z_,}{d_,} = \frac{\varepsilon\, z}{1 + \frac{m\, z\, z_,}{Z^2}} + \frac{\varepsilon_,\, z_,}{1 + \frac{m\, z\, z_,}{Z^2}}$$

Es sei in der letzten Gleichung $d = 15$, $d_, = 8$, $m = 100$ und $\varepsilon_, = 4\varepsilon$, also grösser als $\frac{d\,\varepsilon}{d_,}$ oder $\frac{15\varepsilon}{8}$, so hat A bei einer Individuenzahl von 900 einen Verlust von 60 und einen Ersatz von 50,2 und B mit 100 Individuen einen Verlust von 12,5 und einen Ersatz von 22,3. — Ist dagegen unter übrigens gleichen Annahmen $\varepsilon_, = \frac{\varepsilon}{2}$ also kleiner als $\frac{d\,\varepsilon}{d_,}$ oder $\frac{15\varepsilon}{8}$, so verliert A mit 900 Individuen 60 und gewinnt 69,0, indess B bei einem Verlust von 12,5 einen Ersatz von 3,5 hat. — Ist endlich $\varepsilon_, = \frac{d\,\varepsilon}{d_,} = \frac{15\varepsilon}{8}$, so beträgt der Ersatz und der Verlust für A mit 900 Individuen 60 und für B mit 100 Individuen 12,5.

Der jährliche Ersatz kann, statt durch die Zahl, *auch durch die Lebensdauer der Individuen modifizirt werden.* Diess muss dann der Fall sein, wenn junge und alte Individuen sich mit Rücksicht auf die Fortpflanzung anders verhalten; denn in einer Form mit geringer Lebensdauer befinden sich verhältnissmässig mehr junge, in einer solchen mit grösserer Lebensdauer mehr alte Pflanzen. Es ist aber denkbar, dass bald die kräftige Jugend, bald das reifere Alter günstig auf die Lebenskräftigkeit der Samen und das Gedeihen des Nachwuchses einwirkt. Für diese Beziehungen gilt die allgemeine Gleichung

$$\mathrm{VIII}\quad \frac{z}{d} + \frac{z_1}{d_1} = f\Big(\varepsilon, d\Big) + \varphi\Big(\varepsilon_1, d_1\Big)$$

$$63)\quad \frac{z}{d} + \frac{z_,}{d_,} = \varepsilon\Big(1 + m\, d\Big) + \varepsilon_,\Big(1 + m_,\, d_,\Big)$$

Wenn $d = 15$, $d_, = 8$, $m = \frac{1}{5}$, $m_, = \frac{1}{16}$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_, = 10\varepsilon$, so wird im Beharrungszustande $z = 333,3$ (statt 158), $z_, = 666,7$ (statt 842), $e = 22,22$ (statt 10,5) und $e_, = 83,33$ (statt 105).

64) $$\frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \varepsilon\left(1 - m\,d\right) + \frac{\varepsilon_{,}}{1 + m_{,}\,d_{,}}$$

Wenn $d = 15$, $d_{,} = 8$, $m = \frac{1}{30}$, $m_{,} = \frac{1}{2}$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_{,} = 10\,\varepsilon$, so wird im stationären Zustande $z = 319,1$ (statt 158), $z_{,} = 680,9$ (statt 842), $e = 21,3$ (statt 10,5) und $e_{,} = 85,1$ (statt 105).

65) $$\frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \varepsilon\sqrt{m + d} + \varepsilon_{,}\sqrt{d_{,} - m_{,}}$$

Wenn $d = 15$, $d_{,} = 8$, $m = 10$, $m_{,} = 4$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_{,} = 10\,\varepsilon$, so wird im stationären Zustande $z = 319,1$ (statt 158), $z_{,} = 680,9$ (statt 842), $e = 21,3$ (statt 10,5) und $e_{,} = 85,1$ (statt 105).

66) $$\frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \varepsilon\sqrt{d} + \varepsilon_{,}\sqrt{d_{,}}$$

Wenn $d = 15$, $d_{,} = 8$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_{,} = 10\,\varepsilon$, so wird im Beharrungszustande $z = 204,3$ (statt 158), $z_{,} = 795,7$ (statt 842), $e = 13,6$ (statt 10,5), $e_{,} = 99,5$ (statt 105).

67) $$\frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \frac{\varepsilon}{\sqrt{d}} + \frac{\varepsilon_{,}}{\sqrt{d_{,}}}$$

Wenn $d = 15$, $d_{,} = 8$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_{,} = 10\,\varepsilon$, so wird im stationären Zustande $z = 120,4$ (statt 158), $z_{,} = 879,6$ (statt 842), $e = 8,03$ (statt 10,5) und $e_{,} = 109,9$ (statt 105).

68) $$\frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \varepsilon\,d + \varepsilon_{,}\,d_{,}$$

Wenn $d = 15$, $d_{,} = 8$, $Z = 1000$ und $\varepsilon = 10\,\varepsilon$, so wird im Beharrungszustande $z = 260,1$ (statt 158), $z_{,} = 789,9$ (statt 842), $e = 17,3$ (statt 10,5) und $e_{,} = 92,5$ (statt 105).

69) $$\frac{z}{d} + \frac{z_{,}}{d_{,}} = \frac{\varepsilon}{d} + \frac{\varepsilon_{,}}{d_{,}}$$

Wenn $d = 15$, $d_{,} = 8$, $Z = 1000$ und $\varepsilon_{,} = 10\,\varepsilon$, so wird im Beharrungszustande $z = 90,9$ (statt 158), $z_{,} = 909,1$ (statt 842), $e = 6,06$ (statt 10,5) und $e_{,} = 113,6$ (statt 105).

Die allgemeine Gleichung VIII gestattet in allen Fällen bloss eine partielle Verdrängung. Es giebt keinen Grenzfall, in welchem totale Verdrängung eintreten kann.[11])

11) Der mathematische Grund hievon liegt darin, weil die Grössen z und $z_{,}$ nie aus dem Verhältniss zwischen Verlust und Ersatz der beiden Formen verschwinden, wie diess bei den allge-

Es wäre endlich möglich, wenn auch sehr unwahrscheinlich, dass *der Ersatz durch die Lebensdauer der Individuen der andern Form beeinflusst würde*, oder dass dieser Einfluss noch zu der Einwirkung hinzukäme, welche die Lebensdauer der eigenen Form verursacht. Diesen Voraussetzungen entsprechen die allgemeinen Gleichungen

$$\text{IX} \qquad \frac{z}{d} + \frac{z_1}{d_1} = f(\varepsilon\,,\, d_1) + \varphi(\varepsilon_1\,,\, d)$$

$$\text{X} \qquad \frac{z}{d} + \frac{z_1}{d_1} = f(\varepsilon\,,\, d\,,\, d_1) + \varphi(\varepsilon\,,\, d\,,\, d_1)$$

Auch diese beiden Gleichungen bedingen ohne Ausnahme nur die theilweise Verdrängung. Es ist überflüssig spezielle Beispiele dafür anzuführen.

Ich habe bisher verschiedene Annahmen gemacht, einmal, dass die mittlere Lebensdauer und der mittlere jährliche Ersatz blos von der innern Natur der beiden concurrirenden Formen und von der sie umgebenden Aussenwelt, also von constant gedachten Factoren abhänge (Gleichung I), ferner, dass die Lebensdauer ausserdem noch durch die (bis zum Eintritt des Beharrungszustandes variirende) Individuenzahl (Gleichungen II, III, IV) beeinflusst werde, dann dass der jährliche Ersatz durch die Individuenzahl eine Modification erfahre (Gleichungen V, VI, VII), endlich dass derselbe von der Lebensdauer abhängig sei (Gleichungen VIII, IX, X).

Es können nun aber auch zwei dieser Modificationen oder alle drei gleichzeitig wirksam werden. Es wäre jedoch vollkommen überflüssig, diese complicirteren Fälle noch be-

meinen Gleichungen II—VII geschah, wo jenes Verhältniss in den Grenzfällen nur durch Constanten bestimmt wurde. In dieser Beziehung stimmt die Gleichung VIII und ebenso IX und X mit der Gleichung I überein.

sonders zu behandeln, weil sie das nämliche Resultat ergeben wie die einfacheren. Ich will blos noch den allgemeinsten Fall, wo alle Factoren modificirend auf Lebensdauer und Ersatz einwirken können, kurz berühren; er wird durch die Gleichung ausgedrückt:

$$\text{XI}\quad \frac{z}{f\left(\delta\,,\,\frac{z}{Z}\,,\,\frac{z_1}{Z}\right)}+\frac{z_1}{f_1\left(\delta_1\,,\,\frac{z}{Z}\,,\,\frac{z_1}{Z}\right)}$$
$$=\varphi\left(\varepsilon\,,\frac{z}{Z}\,,\,\frac{z_1}{Z}\,,\,\delta\,,\,\delta_1\right)+\varphi_1\left(\varepsilon_1\,,\,\frac{z}{Z}\,,\,\frac{z_1}{Z},\delta\,,\,\delta_1\right)$$

Diese Gleichung gibt im Allgemeinen, vorausgesetzt, dass von vornhinein keine unmöglichen Annahmen gemacht wurden, für z und z_1 immer positive und reelle Werthe, und bedingt daher blos partielle Verdrängung zwischen den beiden Formen. Die totale Verdrängung der einen Form findet blos ausnahmsweise statt, nämlich in einer ganzen Reihe von Fällen, von denen aber jeder nur der Grenzfall einer ganzen Reihe ist.

Wie schon bei der Gleichnng VII und früher angegeben wurde, können diese, eine totale Verdrängung herbeiführenden Grenzfälle nur dann eintreten, wenn die allgemeine Gleichung die Form hat

$$70)\quad \frac{z}{\delta\, f\left(\frac{z}{Z}\,,\,\frac{z_{\prime}}{Z}\right)}+\frac{z_{\prime}}{\delta_{\prime}\, f_{\prime}\left(\frac{z}{Z}\,,\,\frac{z_{\prime}}{Z}\right)}=\varphi\,(\varepsilon\,,\delta\,,\delta_{\prime})\,\psi\left(\frac{z}{Z}\,,\,\frac{z_{\prime}}{Z}\right)$$
$$+\varphi_{\prime}\,(\varepsilon_{\prime}\,,\delta,\delta_{\prime})\,\psi_{\prime}\left(\frac{z}{Z}\,,\,\frac{z_{\prime}}{Z}\right)$$

Vergleichen wir hierin den Verlust und den Ersatz jeder der beiden Formen mit einander, so haben wir

$$\frac{z}{\delta\, f\left(\frac{z}{Z}\,,\,\frac{z_{\prime}}{Z}\right)}\gtreqless\varphi\,(\varepsilon\,,\,\delta\,,\,\delta_{\prime})\,\psi\left(\frac{z}{Z}\,,\,\frac{z_{\prime}}{Z}\right)\text{ und}$$
$$\frac{z_{\prime}}{\delta_{\prime} f_{\prime}\left(\frac{z}{Z}\,,\,\frac{z_{\prime}}{Z}\right)}\lesseqgtr\varphi_{\prime}\,(\varepsilon_{\prime}\,,\,\delta\,,\,\delta_{\prime})\,\psi_{\prime}\left(\frac{z}{Z}\,,\,\frac{z_{\prime}}{Z}\right)\text{ somit}$$
$$\frac{z}{f\left(\frac{z}{Z}\,,\,\frac{z_{\prime}}{Z}\right)\psi\left(\frac{z}{Z}\,,\,\frac{z_{\prime}}{Z}\right)}\gtreqless\delta\,\varphi\,(\varepsilon\,,\,\delta\,,\delta_{\prime})\text{ und}$$

$$\frac{z_{,}}{f_{,}\left(\frac{z}{Z}, \frac{z_{,}}{Z}\right) \psi_{,} \left(\frac{z}{Z}, \frac{z_{,}}{Z}\right)} \lesseqgtr \delta_{,}\, \varphi_{,}\, (\varepsilon_{,}\, , \delta\, , \delta_{,}).$$

Es müssen nun, um den Bedingungen des Grenzfalles zu genügen, die beiden letzten Ausdrücke links der Gleichheitszeichen einander gleich werden, woraus dann folgt

$$\delta\, \varphi\, (\varepsilon\, , \delta\, , \delta_{,}) \gtreqless \delta_{,}\, \varphi_{,}\, (\varepsilon_{,}\, , \delta\, , \delta_{,}).$$

Es tritt jetzt vollständige Verdrängung der Form A ein, wen $\delta\, \varphi\, (\varepsilon\, , \delta\, , \delta_{,}) < \delta_{,}\, \varphi_{,}\, (\varepsilon_{,}\, , \delta\, , \delta_{,})$, vollständige Verdrängung der Form B, wenn $\delta\, \varphi\, (\varepsilon\, , \delta\, , \delta_{,}) > \delta_{,}\, \varphi_{,}\, (\varepsilon_{,}\, , \delta\, , \delta_{,})$, und es unterbleibt jede Verdrängung, wenn $\delta\, \varphi\, (\varepsilon\, , \delta\, , \delta_{,}) = \delta_{,}\, \varphi_{,}\, (\varepsilon_{,}\, , \delta\, , \delta_{,})$.

Für die partielle Verdrängung führe ich nur ein Beispiel an

$$71)\quad \frac{z}{\delta \sqrt{\frac{z_{,}}{z}}} + \frac{z_{,}}{\delta_{,} \sqrt{\frac{z}{z_{,}}}} = \varepsilon \frac{z_{,}}{z} \sqrt{\delta \sqrt{\frac{z_{,}}{z}}} + \varepsilon_{,} \frac{z}{z_{,}} \sqrt{\delta_{,} \sqrt{\frac{z}{z_{,}}}}$$

Wenn $\delta = 15$, $\delta_{,} = 8$ und $Z = 1000$, so wird im stationären Zustande $z = 425{,}0$ (statt 158), $z_{,} = 575{,}0$ (statt 842), d (Lebensdauer von A) $= 17{,}45$ (statt 15), $d_{,} = 6{,}88$ (statt 8), e (Ersatz für A) $= 24{,}36$ (statt 10,5) und $e_{,} = 88{,}60$ (statt 105).

Für die totale Verdrängung möge folgendes Beispiel dienen

$$72)\quad \frac{z}{\delta \sqrt{\frac{z}{z_{,}}}} + \frac{z_{,}}{\delta_{,} \frac{z}{Z} \sqrt{\frac{z_{,}^{3}}{Z^{3}}}} = \varepsilon \frac{z}{Z} \sqrt{\frac{Z}{z_{,}} \frac{\delta}{\delta_{,}}} + \varepsilon_{,} \sqrt{\frac{Z^{4}}{z\, z_{,}^{3}} \frac{\delta_{,}}{\delta}}$$

$$\frac{z}{\delta \sqrt{\frac{z}{z_{,}}}} \gtreqless \varepsilon \frac{z}{Z} \sqrt{\frac{Z}{z_{,}} \frac{\delta}{\delta_{,}}} \text{ und } \frac{z_{,}}{\delta_{,} \frac{z}{Z} \sqrt{\frac{z_{,}^{3}}{Z^{3}}}} \lesseqgtr \varepsilon_{,} \sqrt{\frac{Z^{4}}{z\, z_{,}^{3}} \frac{\delta_{,}}{\delta}}$$

Die Ausführung ergiebt

$$\varepsilon\, \delta \sqrt{\frac{\delta}{\delta_{,}}} \lesseqgtr \varepsilon_{,}\, \delta_{,} \sqrt{\frac{\delta_{,}}{\delta}} \text{ oder } \varepsilon_{,} \gtreqless \varepsilon \frac{\delta^{2}}{\delta_{,}^{2}}$$

d. h. es erfolgt die totale Verdrängung von A, wenn $\varepsilon_{,} > \varepsilon \frac{\delta^{2}}{\delta_{,}^{2}}$, die totale Verdrängung von B, wenn $\varepsilon_{,} < \varepsilon \frac{\delta^{2}}{\delta_{,}^{2}}$, und es findet nicht die geringste Verdrängung statt, wenn $\varepsilon_{,} = \varepsilon \frac{\delta^{2}}{\delta_{,}^{2}}$.

Es sei $\delta = 16$ und $\delta_{,} = 50$, so wird A vollständig verdrängt, wenn $\varepsilon_{,} > \frac{256\,\varepsilon}{2500}$. Wenn z. B. $\varepsilon_{,} = \frac{\varepsilon}{2}$, so beträgt der Verlust für die Form A mit 900 Individuen 18,7 und der Ersatz 4,5, während die Form B mit 100 Individuen 70,8 verliert und 84,5 gewinnt; die Lebensdauer von A ist 48, die von B 1,4. — A mit 100 Individuen verliert 18,7 und gewinnt 4,1, indess B mit 900 Individuen einen Verlust von 210,8 und einen Ersatz von 225,4 hat; die Lebensdauer von A wird 5,3, diejenige von B 4,3.

Dagegen wird B vollständig verdrängt, wenn, unter gleichen Annahmen für δ und $\delta_,$, $\varepsilon_, < \frac{256\,\varepsilon}{2500}$. Wenn z. B. $\varepsilon_, = \frac{\varepsilon_,}{50}$, so verliert die Form A mit 900 Individuen 18,7 und gewinnt dafür 51,4 indess der Verlust für die Form B mit 100 Individuen 70,3 und der Ersatz 37,6 beträgt; die Lebensdauer von A ist 48 und diejenige von B 1,4. — A mit 100 Individuen hat einen Verlust von 18,7 und einen Ersatz von 72,0, während B mit 900 Individuen 210,8 verliert und 157,5 gewinnt; die Lebensdauer von A ist 5,3 und diejenige von B 4,3.

Ist unter übrigens gleichen Annahmen $\varepsilon_, = \frac{256\,\varepsilon}{2500}$, so beharren beide Formen in ihren Individuenmengen. A mit 900 Individuen gewinnt und verliert 18,7, B mit 100 Individuen 70,3. Verlust und Ersatz betragen für A mit 100 Individuen 18,7 und für B mit 900 Individuen 210,8. Im ersten Falle ist die Lebensdauer von A 48 und diejenige von B 1,4, im zweiten Fall 5,3 und resp. 4,3.

Mit den vorstehenden Annahmen sind alle Möglichkeiten, welche für die gegenseitige Verdrängung zweier Pflanzenformen bestehen, erschöpft. Ihre Individuenmengen werden bedingt durch die mittlere Lebensdauer und den jährlichen mittleren Ersatz. Lebensdauer und Ersatz aber sind abhängig in erster Linie von den constant bleibenden inneren und äusseren Verhältnissen. Die dadurch gegebenen Werthe können in zweiter Linie durch die beiden Individuenzahlen, und die Ersatzwerthe, überdem noch durch die Lebensdauer erhöht oder erniedrigt werden. Andere mögliche Annahmen giebt es nicht.

Rücksichtlich der mathematischen Consequenzen kommt es vor Allem aus auf die durch die constanten Verhältnisse (klimatische und Bodeneinflüsse, Thierwelt und Pflanzenwelt, wozu auch die Anwesenheit der concurrirenden Form gehört) bedingten Coeffizienten der Lebensdauer und des jährlichen Ersatzes an, wobei immer vorausgesetzt wird, dass jede der beiden Formen, wenn allein vorhanden, der vollen Gesammtindividuenzahl fähig ist. Wird einer der genannten Coeffizienten für eine Form Null, so versteht es sich, dass dieselbe unter allen Umständen verschwindet. In der grossen Mehrzahl der Fälle wird diese Voraussetzung aber nicht eintreten, sondern es werden die Coeffizienten für die Lebensdauer und den Ersatz positive und reelle Werthe haben. Ist letzteres der Fall, so gibt es unter allen möglichen Verdrängungsgleichungen einige (I, VIII, IX, X), welche bloss eine partielle Verdrängung gestatten, vermöge welcher die beiden Formen sich gegenseitig in einem bestimmten numerischen Verhältniss dulden. Alle übrigen Verdrängungsgleichungen bedingen die partielle Verdrängung zwar nicht absolut aber doch als allgemeine Regel, indem die totale Verdrängung, sofern sie überhaupt stattfinden kann, immer als der einzelne Grenzfall einer Reihe von unendlich vielen Fällen mit partieller Verdrängung erscheint.

Etwas abweichend von der mathematischen Verdrängung muss sich die physische gestalten. Was ich darüber bei Anlass der Gleichung I gesagt habe, gilt ganz allgemein. Eine partielle Verdrängung mit sehr geringer Individuenzahl der einen Form schlägt für diese Form leicht in eine totale um wegen der Schwankungen, welche die natürlichen Verhältnisse der Aussenwelt nothwendig mit sich führen.

Die theoretische Betrachtung zeigt uns also, dass die allgemeine Annahme, die stärkere oder vortheilhafter angepasste Lebeform verdränge vollständig die weniger günstig ausgestattete, ungegründet ist. Wenn wir die Zahl der möglichen Fälle zu einem Schlusse benützen, so verlangt die theoretische Wahrscheinlichkeit, dass gleiche Stärke (mit gleicher Individuenzahl der beiden Formen) unendlich selten, ungleiche Stärke mit partieller Verdrängung und ungleicher Individuenzahl als herrschende Regel, und endlich ungleiche Stärke mit totaler Verdrängung der einen Form ziemlich selten vorkomme. Mit dieser Probabilitätsrechnung befindet sich der thatsächliche Bestand im Pflanzenreiche in vollkommenster Uebereinstimmung, besonders das in der Regel gemeinschaftliche Vorkommen der Varietäten der nämlichen Art und der nächst verwandten Arten, wie ich in meiner letzten Mittheilung gezeigt habe.