

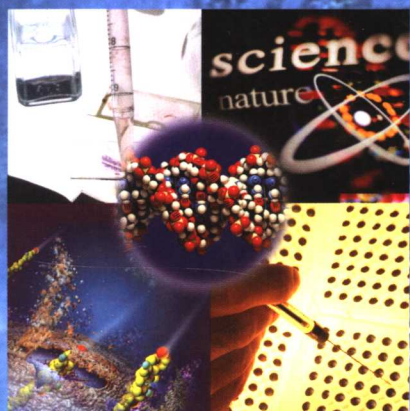
21世纪 高等院校教材

生物科学系列

生态学实验原理 与方法

付必谦 主 编

张 峰 高瑞如 副主编



科学出版社

www.sciencep.com

21 世纪高等院校教材——生物科学系列

生态学实验原理与方法

主 编 付必谦

副主编 张 峰 高瑞如

科 学 出 版 社

北 京

内 容 简 介

本教材主要为高等院校普通生态学实验课程而编写。全书共 28 个实验,内容主要侧重于生理生态、种群动态、生物群落和生态系统结构、过程和功能的定量研究。同时,绪论部分对如何进行生态学实验研究以及一些经典实例进行了专门论述。注重学生研究能力和创新能力的培养,原理与方法并重,传统调查方法与现代定量分析技术相结合,以及具有较强的实用性和可操作性,是本教材几个比较突出的特点。结合实验,书中比较详细地介绍了利用数学方法、统计学方法及 SPSS 统计软件进行生态学分析的原理、步骤及输出结果的分析,而且大多数实验均可进一步拓展,作为学生课外研究的课题。

本教材适用于高等院校生命科学、环境科学、地理科学以及农林科学相关专业的学生,也可供有关科技人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

生态学实验原理与方法/付必谦主编. —北京:科学出版社,2006

(21 世纪高等院校教材——生物科学系列)

ISBN 7-03-017529-8

I. 生… II. 付… III. 生态学-实验-医学院校-教材 IV. Q14-33

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2006)第 070807 号

责任编辑:周 辉 彭克里 刘 晶 / 责任校对:张 琪
责任印制:张克忠 / 封面设计:陈 敬

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

源海印刷有限责任公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2006 年 9 月第 一 版 开本:B5(720×1000)

2006 年 9 月第一次印刷 印张:21

印数:1—3 000

字数:401 000

定价:29.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈路通〉)

《生态学实验原理与方法》编写人员名单

(以姓氏笔画为序)

山 西 大 学	张 峰		
山西师范大学	高瑞如		
四 川 大 学	曾宗永	曾 涛	
西华师范大学	黎云祥		
首都师范大学	于志红	王忠锁	王正军
	王 琦	田 沈	付必谦
	仲雨霞	刘 萍	陈 卫
	赵文吉	胡 东	战永佳
	高思佳		

前 言

生态学是研究生物与环境相互关系及其作用机制的科学，具有鲜明的综合性和实践性特征。

由于生态学的研究对象非常复杂，研究方法和涉及的相关学科较多，生态学实验一直是制约我国高等院校生态学教育发展的难点之一。加强生态学实验课程建设，尤其是实验教材的编写，对于全面提高我国生态学教育水平具有重要意义。

在多年从事生态学实验教学实践的基础上，我们尝试编写了这本实验教材，目的在于通过实验，帮助学生加深对生态学基础知识和基本理论的理解，学习如何着手研究生态学问题并掌握相关研究方法，并为学生自主学习和研究提供条件，促进学生在研究过程中获取知识、发展技能、培养能力，特别是创新能力，同时受到科学的方法、精神和价值观的教育。

全书共分6部分：第1部分——“绪论”，重点论述生态学的研究方法，尤其是如何进行生态学实验研究，并给出了生态学中一些重要和经典的实例。第2部分——“生态学实验的统计学基础”（实验一），简要介绍如何进行生态学抽样调查、利用统计学方法设计实验和野外调查方案，以及利用统计学软件和方法进行实验结果的初步分析。第3部分——生理生态学实验（实验二～实验六），介绍了生物与水、盐、温度等非生物因子相互关系的定量分析。第4部分——种群生态学实验（实验七～实验十五），介绍了种群数量调查、数量动态和空间格局分析、种内和种间关系以及遗传多样性分析等。第5部分——群落和生态系统生态学实验（实验十六～实验二十五），介绍了群落野外调查、群落多样性和空间结构分析、群落数量分类、生态位分析、生态系统营养结构检测、生物量 and 生产力分析、生态演替分析等。第6部分——包括3个实验（实验二十六～实验二十八），内容涉及水体质量的生态学评价和3S技术在自然资源调查和制图中的应用。

在实验内容的选择上，本书主要侧重于生理生态、种群动态、生物群落和生态系统结构、过程 and 功能的定量分析，原理与方法并重，野外与实验室研究结合，传统调查方法与现代定量分析技术（包括现代数学方法、计算机统计技术、微观分析技术和3S技术等）交融。同时，教学内容具有较高的可拓展性，大多数实验均可进一步展开，成为学生课外研究的课题，为培养学生的科研能力和创新能力提供了一个平台。

本书系多位作者合力编写而成,各个实验的编写体例可能存在一定差异,但大致框架基本相同,一般包括如下几个部分:主要目的和要求,一般原理,实验材料、仪器和试剂,实验步骤,作业与思考,研究举例,主要参考文献。本书虽然是一本关于实验的教材,但作者认为结合各个实验题目为学生提供一些相关研究领域的透视材料,帮助学生了解问题的背景和进展,加深对相关生态学理论和知识的认识以及对于生态学研究方法的了解,是十分重要的。因此,一般原理部分在每个实验中均占有比较重要的地位,一些实验还要求学生依据一般原理来自主设计具体的实验内容和步骤。在实验过程的编写中,除给出比较详细的实验步骤外,对于如何利用数学方法、统计学方法和计算机统计软件分析复杂的生态学数据,也有比较详细的介绍,并给出了种群动态的计算机模拟程序及相关生物检索表,大大增强了教材的实用性和可操作性。此外,为了帮助学生了解实验所学方法和原理在生态学及相关研究领域中的应用,扩大学生的研究视野,大多数实验均设有研究举例部分,给出了一些研究实例。一些实验还以附录的形式给出了进一步研究的背景资料和相关研究技术等。

本教材系由首都师范大学、四川大学、山西大学、山西师范大学和西华师范大学的多位作者合力编写而成,具体编写分工详见各个实验。最后由付必谦和张峰负责统稿和定稿。

本书的编写和出版得到首都师范大学条件装备处、教务处和生命科学学院专项经费的资助,得到科学出版社的大力支持,得到相关院校许多老师和同学的热情帮助,在此一并表示真挚的谢意。其中,特别需要感谢蔡民华、李春林、华振玲、王录玲、李学东、杜桂森、杨秀萍、朱宝长和杨益民等老师,感谢宫兆宁博士和陈霄同学,感谢周辉、单冉东和刘晶编辑,没有他们的积极参与、热情帮助和无私的奉献,本教材不可能得以出版。

由于参考文献较多,在每章只列出了主要的参考文献。

虽然作者在编写过程中已尽心竭力,力求做到更好,但由于水平有限,书中难免存在一些不足,恳请读者提出宝贵意见,以利改进和修改,我们将不胜感激。

作者

2006年6月

目 录

前言

绪论	1
实验一 生态学实验的统计学基础	13
实验二 水分对植物的影响	30
实验三 盐分胁迫对植物的影响	42
实验四 温度对植物的影响	53
实验五 昆虫发育起点温度和有效积温常数的测定与计算	61
实验六 鱼类的温度驯化及测定	69
实验七 动物种群数量的调查与估算	81
实验八 种群空间分布格局分析	91
实验九 种群生命表的组建及分析	102
实验十 种内竞争	116
实验十一 种群的 logistic 增长	125
实验十二 种群遗传多样性的 RAPD 分析	133
实验十三 植物化感作用的研究	140
实验十四 种间关系数量分析	153
实验十五 种群动态模型的计算机模拟	164
实验十六 土壤亚系统无脊椎动物群落的多样性	173
实验十七 植物群落数量特征的调查	184
实验十八 植物群落结构分析	198
实验十九 群落排序	207
实验二十 群落聚类分析	227
实验二十一 生态位分析	242
实验二十二 植物群落生物量测定	255
实验二十三 节肢动物营养关系的检测	264
实验二十四 水生生态系统初级生产力的测定	275
实验二十五 微生物群落异养演替过程的观察和检测	285
实验二十六 以浮游植物评价水体质量	294
实验二十七 浮游动物和底栖动物的水质监测	304
实验二十八 遥感和地理信息系统技术在自然资源调查和制图中的应用	313

绪 论

一、生态学的研究方法

生态学研究的目的是要发现生物分布与数量的格局或模式 (pattern)，以及决定格局或模式的生态学过程 (process)。常用研究方法包括观察的 (observational) 方法、实验的 (experimental) 方法和理论的 (theoretical) 方法三大类。

(一) 观察的方法

生态学家常常是从观察自然史 (natural history) 开始其研究的，故对自然史的准确了解是所有生态研究的先决条件 (Krebs 2001)。自然史研究的是特定地方的气候、土壤、捕食者、竞争者和进化历史等是如何影响生物的 (Molles 2002)，通过观察得到的描述性生态学构成了基础生态学最基本的内容。观察方法在生态研究中具有极重要的价值，是最普遍使用的方法。观察的方法还可以进一步分成两类，即相关的 (correlational) 方法和比较的 (comparative) 方法。

在一个系统中，分析一个变量集 (set of variables) 中变量的变化和另一变量集中变量的变化之间有什么联系，就像生物统计学中相关分析那样，这种方法叫做相关的方法。例如，空间位置不一样时，气温和土壤湿度也不一样，把二者联系起来分析，可以发现空间位置变化与气温和土壤湿度变化之间的关联 (association)。但是，相关的方法只是对变量变化的分析 (analysis of variation)，并不能建立变量之间的因果关系，即不是因果分析 (analysis of causation) (Lubchenco and Real 1993)。

由于生物与环境关系的极端复杂性，“比较”就成为生态研究中经常应用的方法。例如，Olson (1958) 利用该方法重建了密歇根沙丘的演替过程；Reiners 等 (1971) 比较研究了美国阿拉斯加退却时间从 10 年到 1500 年不等的 8 处冰川的群落演替，得到演替过程中地衣、苔藓、低灌丛、高灌丛、乔木和鸟类的物种数的变化过程；进化生态学中的 r-K 生活史对策 (life history strategy) 理论，也是在比较了重要的种群生活史性状以后提出来的。这些都成为生态研究和教学中的经典例子。

群落生态学研究的是不同物种共同生存于同一环境中的模式和决定这些模式

的生态学过程,也就是说群落生态学是研究共存(coexistence)的生态学。Brown 和 Zeng (1989) 利用长期的标志重捕资料,对美国亚利桑那州东南 Chihuahuan 荒漠 11 种啮齿动物的种群密度和生活史性状(个体质量、运动频次和距离、处于生殖期的个体比例等)进行了比较种群生态学研究。资料显示大多数物种在各年的种群密度上表现出显著正相关,说明它们以相同方式随该生态系统中降水、初级生产和可利用食物资源的变化而变化;而密度的季节变化同时有正相关和负相关,表现出不对称性;扩散距离与个体质量呈显著负相关关系,说明能量限制使较小个体更灵活地在不同生境中运动。这些结果表明:该生态系统随环境的时间和空间变化提供了可以用不同方式利用的资源;历史生物地理事件形成一个大的区域性物种库,这个库可以提供潜在的扩散个体;在共存环境中进化形成的各个物种生活史性状的差异,使该群落中 11 个种群能利用不同资源或以不同方式利用相同资源,从而使它们能共存于同一环境之中。因为群落中的物种必须找到方法来划分有限资源以达到共存(Kingsland 1993),生活史的比较可以帮助我们找到生物划分资源的“方法”,即决定种群共存的生态学过程。

(二) 实验的方法

所谓“实验”(experiment)指实验者为了发现一些未知原则或者效应,或为了检验、建立、解释所提出的或已知的真理,在对条件有目的地控制或操作的基础上进行的研究。相关方法和比较方法可以支持生态学假设、对因果关系提出建议,却无法检验生态学假设和因果关系,只有实验才可以证实生态学中的因果关系。

著名生态学家 R. MacArthur (1972) 在《地理生态学》一书中曾经指出:科学就是探索可重复的模式或格局,而不是简单地积累事实(To do science is to search for repeated patterns; not simply accumulate facts.)。实验方法正是寻求生态学模式或格局的有效方法。

生态学实验研究又分为实验室实验和野外实验两大类,它们各有其优点与不足,分别适用于不同类型的生态学问题。

(三) 理论的方法

理论的方法指使用抽象的方法(常常是数学的方法)描述生态学中的种群或群落,其目的是阐明实验室或野外观察到的事实,揭示其生态学含义。如果仅仅是用数学的方法,如用模型说明种群或群落模式或格局的特征,那么它就是描述性的。如果通过改变模型的参数、对参数的灵敏度进行探讨,或用计算机模拟方

法探讨种群或群落的模式或格局及决定模式或格局的生态学过程,就是数学实验了。当然它与真实的实验室或野外的实验是不一样的。

例如,Elton (1958)认为复杂性意味着稳定性。与Elton持不同观点的是理论生态学家May (1973),他对一个营养关系是随机组合的假设群落进行研究,结果说明在一般的数学模型中,增加复杂性降低了稳定性。此后生态学家就稳定性和多样性间的关系进行了长期争论。McCAAnn等(1998)构造了一套非线性的理论模型,在模型中假定捕食关系是最优觅食的,利用该模型预测的结果显示,复杂的食物网更加稳定,是食物网中的种间作用加强了稳定性。Krebs (2001)认为,May和McCAAnn的研究结果相反的原因在于,May用随机选择的物种组合成了理论群落,而自然群落是长期进化的产物,其中相互作用的物种并非随机组合。可见,理论研究是否更接近真实,与每一个假设是否接近真实有密切关系。

二、生态学中重要的实验研究

(一) 竞争关系的实验研究

竞争是最重要的种间作用。在Malthus和Darwin的著作中就已有竞争概念的痕迹。最早报道植物间竞争对物种作用的是Warming (1895),他认为竞争是使物种在生境中相互取代的“武器”,确定这个武器的本质是十分吸引人的生物学任务。苏联微生物学家Gause (1932, 1934)首先在实验室进行了草履虫竞争的实验研究,他的一系列研究结果说明相似物种不可能在简单实验条件下共存,他以后的实验力图确定有利于一个或另一个物种的条件,说明竞争排斥的机制,探讨生活史性状与竞争能力间的关系。Gause的工作被写进了许多教材。

Park (1948, 1965)在实验室关于拟谷盗(*Tribolium confusum*)和赤拟谷盗(*T. castaneum*)种间竞争的实验说明了两个物种间的竞争使一个物种消失,并可以预料谁是胜利者(但不绝对准确)。他的实验证实了竞争和其他生物因素的相互作用在物种共存中的重要性。他在继续饲养上述两个昆虫种群条件下,加入第三种*Adelina tribolii*作为寄生者,而*Adelina*的出现使竞争结果相反。Park发现*Tribolium*两个种的成虫和幼虫相互之间既有竞争,同时又都捕食对方的卵和蛹,也就是说两个种之间同时存在竞争和捕食,这种现象后来被称为“同资源物种组合内的捕食”(intraguild predation) (Polis and McCormick 1987)。现在生态学家们还在对竞争和其他种间相互作用的关系进行理论的或者实验的研究。

关于竞争的野外实验研究最早是英国生态学家Tansley (1917)进行的猪殃殃草属(*Galium* spp.)的野外竞争研究,而被认为是经典的野外实验研究则是

Connell (1961) 进行的不同藤壶的种间竞争研究。Connell 按等深梯度 (bathymetric gradient) 从一些处理中移除藤壶, 在岸边不同水位处放置有藤壶的石头, 排除捕食者, 然后跟踪每个藤壶的命运。因为实验沿海岸高度梯度进行, 其多样化的环境和是否共存的结果说明了环境对竞争结果的作用。Connell 的研究以及此后的工作对竞争理论的发展产生了重要的影响。首先, 他为沿物理梯度发生的生物相互作用的实验研究打下了良好的基础; 其次, 证实了直接干扰是产生竞争的潜在重要机制之一; 第三, 首次探讨了竞争和影响生物分布与多度的其他因素的相对重要性, 并说明了在把竞争作为决定群落结构的证据时应当严谨, 有时竞争可以决定群落结构, 但不可滥用它来作为证据。在 20 世纪 70~80 年代关于竞争的实验研究十分热门的时候, Connell (1975) 提出要重新考察竞争与捕食及物理条件的关系。由于群落结构的复杂性以及种群间相互作用的复杂与微妙, 对群落模式的普遍化是困难的 (Lubchenco 1986; Lawton 1999; Simberloff 2004)。

去除实验是研究种间关系时经常采用的实验技术。Brown (1981, 1985) 和 Heske 等 (1994) 从 1977 年开始, 在美国亚利桑那东南的 Chihuahuan 荒漠开展了对小型啮齿动物种间竞争的长期实验研究, 该工作至今仍在进行, 因其范围大、重复多、时间长, 得到了很好的结果。他们在 $500\text{ m} \times 500\text{ m}$ 的样地内设立了互相分离的 24 个 $50\text{ m} \times 50\text{ m}$ 的样方, 样方用密铁丝网与周围隔离。采用的实验操作有: 在不同样方铁丝网上剪出边长不等的小洞作为门, 使个体大于小洞的物种无法进出; 以不同时间间隔在固定的样方中加入份量不同的种子; 在固定样方中移除某属、某种或几种啮齿动物, 然后用标志重捕法观察各个种群的动态, 以推断食物和种间竞争如何影响群落内各种群。结果显示: 每年每个样方加入 96 kg 的种子, 个体最大的食种子啮齿动物 *Dipodomys spectabilis* 种群密度增加, 两个次大的同属物种 *D. merriammi* 和 *D. odii* 种群密度下降; 而 *D. spectabilis* 的去除则使上述两个物种种群密度增加, 证实了 *D. spectabilis* 的强竞争力减少了个体较小的啮齿动物种群数量。去除 *Dipodomys* 属的这 3 个种群, 使其余属的 4 或 5 个较小个体的食种子啮齿动物种群密度有较大增加, 对食昆虫的两个物种则无任何作用, 说明同资源物种组合中的物种间存在明显竞争作用。总体来说, 有限的食物资源和竞争在调节种群密度和决定荒漠啮齿动物群落的结构中起着主要作用。但是, 各啮齿动物种群对实验操作的反应异常复杂, 包括较长的时滞、非对称相互作用、能量消费中几乎无补偿现象等。

曾宗永等 (1997) 在成都平原对农田啮齿动物群落进行了 3 年的实验, 探讨去除优势种大足鼠 (*Rattus nitidus*) 以后, 群落物种多样性的变化。实验选择在三面环水、背靠小山的半岛上进行。开始前先对大足鼠进行 1 个月的去除操作, 然后进行了 3 年啮齿动物的标志重捕, 在以后的捕捉中, 总是去除大足鼠。实验结果证实, 2 年后就出现了过去没有的小泡巨鼠 (*Leopoldamys edwardsi*),

群落中物种数和 Shannon 物种多样性指数都明显增加,显示优势种大足鼠具有强竞争作用,限制着该群落的物种组成和数量。

(二) 捕食关系的实验研究

Gause (1934) 第一个利用实验方法研究捕食。他在 3 个小宇宙 (microcosm) 中组建原生动物捕食者-猎物系统,捕食者是 *Didinium nasutum*, 猎物是 *Paramecium caudatum*。单纯的捕食者-猎物系统中,捕食者很快吃完猎物,猎物和捕食者种群依次消失。他采用了两类实验操作,分别得到不同的结果:如果在培养基中增加燕麦,则 *P. caudatum* 种群有了避难所,种群数量增加,而 *D. nasutum* 没有了食物,种群很快消失;如果每 3 天在系统中各增加一个食物个体和一个捕食者个体,代表周期性迁入,则两个种群的数量形成稳定的振荡。Gause 的实验说明了环境复杂性和迁入对捕食结果的影响。

人们很早就认识到捕食者可使猎物中潜在的竞争者数量减少到不至于发生竞争 (Connell 1975), Paine (1966) 潮间带的实验发表后,人们才真正理解了捕食和竞争的这个关系。

Paine 为了解捕食者对局部地区物种多样性模式的效应,首先假设“局部地区的物种多样性直接与捕食者防止一个物种对主要环境资源垄断的效率有关”,预测顶级捕食者的去除会造成个别物种过度取食食物资源,造成以下营养级物种间原有关系的打破。然后他设计实验、收集数据、检验这个假设。他在华盛顿海岸上一块 8 m×2 m 的样地中去除最上层肉食者海星 *Pisaster*,再测定较大的无脊椎动物和藻的种类以及种群数量变化并设置对照。这个实验进行 2 年后,证实 *Pisaster* 的去除使样地内物种数从 15 种减少到 8 种,实验操作前高的物种多样性是 *Pisaster* 对优势竞争者贝类 *Mytilus californianus* 的选择性捕食造成的。

在此基础上, Paine (1969) 提出 “keystone species” 的概念,认为 “keystone species” 是指处于最高营养级的维持食物链稳定的物种。虽然其在群落生物量中所占比例一般很低,但它的去除却可以引起群落物种多样性和结构发生剧烈变化。

关于 “keystone species” 一词的中文名称,国内一般译为 “关键种”。但作者认为, Paine 把海星 (顶级捕食者) 比喻为石拱桥正中上方的那块石头即冠石,冠石不仅对维持石拱稳定是关键,还有处于 “顶部” 的意义。要说 “关键”,每块拱石对维持石拱稳定都是关键的,但 “关键” 并没有处于顶部的意思。因此,将 “keystone species” 翻译为 “冠石种” 似乎更能反映 Paine 的原意。

(三) 岛屿生物地理的实验研究

MacArthur 和 Wilson (1963, 1967) 提出的岛屿生物地理平衡理论假设, 任何一个岛屿上的物种数都与该岛屿面积的大小和离物种源的距离有关, 并由定居与消失之间的平衡点决定, 而岛屿上物种的准确组成则随时间而变化。Wilson 等 (Simberloff and Wilson 1969) 在 Florida 礁上分别用大棚包围了几个红树林岛, 再用溴甲烷杀死大棚内的全部无脊椎动物 (溴甲烷对植物没有危害), 此后几年内监测这些岛上的生物的种类和数量。结果发现节肢动物最早进入, 一年内除最远岛屿, 生物全部恢复到去除动物前的种类和数量。对平衡理论最有力的证据是达到平衡后, 物种组成的迅速周转。

(四) 生物多样性和生态系统稳定性关系的实验研究

Tilman 等 (1982) 最早开始群落稳定性和多样性间关系的实验研究。他们在 4 类草地上的 200 个样地中进行了长期实验研究, 发现物种数多的草地生产力能更快地从干旱中恢复; 当物种数增加到某一数字, 生产力的增加会达到一个饱和点。在这些实验生态系统中, 前 10 个物种对稳定性的效应最大, 再增加物种的数量, 对稳定性的影响就不明显了。Tilman 的研究和其他类似的研究表明, 如果用群落生物量标准差除以平均生物量所得到的变异系数表示植物群落的变化程度, 则植物群落的多样性与其稳定性成正相关。他 (1996) 还在 207 块自然生长的草地上进行了 11 年的实验研究, 在不同地块中施不同份量的化肥来降低物种多样性, 每年夏末统计物种和种群数量, 用收割法监测生物量变化。研究进行的中期当地发生了一场持续两年的干旱, 物种丰富的地块总生物量下降较少, 使得这些地块中每一具体物种生物量的年间变化小于物种数少的地块。在生物量变异系数和物种多样性之间存在显著的负相关关系 ($r = -0.39$)。两个实验的结果都证明群落多样性 (或物种丰富度) 增加使稳定性也增加。

Pfisterer 和 Schmid (2002) 在草地样方中组合不同物种和不同物种数进行实验, 测定各个组合的生物量生产, 以检验生态系统稳定性的“保险”假设, 即多样性是否带来稳定性。他们发现, 在利用实验操作人为引起干旱时, 物种少的群落都比物种多的群落有更高的抗性 (resistance) 稳定性和恢复 (resilience) 稳定性, 虽然多样性高的群落生产力可能较高, 但在遭遇干旱后抗干扰性和恢复性都较差, 刚好与保险假设相反。不过他们认为这种现象源于生态位补偿 (niche complementarity) 的理论机制, 即群落物种的生态位相互补充, 使各个物种比在单一种植情况下能够更为有效地利用资源。

(五) 生物多样性和生产力关系的实验研究

生物多样性和生产力是什么关系?这也是近年来研究的热点,研究中也更多地采用了实验的方法。

Naeem 等(1993)从16个物种库中,随机选择2、5或8个一年生植物作为一组,在同样的条件下种植在宽敞的温室中,共150余组。结果发现物种数增加使得生态系统中空间结构多样化,能生产更多的有机物。产量最高的组合是含有最多功能类型植物的组合。农业实践早已说明单一高密度种植玉米不如玉米与瓜、树和固氮的豆类一起种植时生产力高。Naeem 等的实验结果说明生态系统的功能多样性与生产力有关系。

Tilman 等(1997)更进一步用实验说明生态系统中的植物多样性、功能组成和功能多样性对生态系统的功能都有显著的作用。实验选用289块样地,每块 169 m^2 ,撒播多年生热带草原的禾本科植物种子,物种数分别为0、1、2、4、8、16、32。这些物种分别代表1、2、3、4、5个功能组数,功能组是根据草本植物内部生理特征和外部形态划分的,生理和形态特征决定植物对光、水、 CO_2 等营养物的需求、生长的季节性和生活史。实验中,由人直接操作控制不同样方内不同物种数、功能组数和功能组的类型。经过生物统计学方法分析,发现物种数和功能组数对植物生产力有十分显著的作用;而植物功能组的类型在很大程度上决定着生态系统的过程,特别是 C_4 植物和豆科植物对生产力有显著影响,在物种多样性较高的样地中, C_4 植物物种高产使得它们的生产力大大地增加。因此物种组成对生态系统过程影响很大,但每个物种的作用不一样。

Hector 等34人(1999)在欧洲8个国家的23个地点通过实验控制草地多样性。所有地点都得到了同样的普遍结论,即生物多样性丧失导致生产力显著下降。这一里程碑式的研究证实了多处实验、多组科学家实验的力量,揭示了“人类中心”论对生态系统造成的影响,以及自然生态系统的效益对人类生存的重要意义。他们的实验结果表明,多样性减半会导致生产力下降 $10\%\sim 20\%$,多样性高的样地比生长得最好的单一种植样地有更高的生产力,而且,平均来看,仅有1种植物的样地的生产力是有 $24\sim 32$ 种植物的样地的一半。本项研究的样方大小是 $2\text{ m}\times 2\text{ m}$,在决定多样性如何影响生产力时这个大小是合适的,因为多样性的效率来自不同物种个体间的相互作用。但要将这样小面积上得出的结果应用于大空间尺度,就必须要知道局部地区多样性和大的区域中多样性的关系。

三、如何进行生态学实验

(一) 生态学实验研究的一般流程

生态学实验研究的一般流程为：①观察生物如何在形态、生理和行为 3 个方面适应气候、土壤、与其他生物的相互作用、进化历史；②形成假设，预测在假设成立的情况下可能观察到的生态学现象；③针对预测设计和进行实验、收集资料；④分析资料，比较实测资料和预测结果，对假设是否为真进行检验（常常会用到生物统计学方法）；⑤如果为真，假设被接受，就可以得到一个生态学的模式或格局；如果假设被否定，再重新观察、形成新的假设（Krebs 2001）。

(二) 对生态学实验研究的基本要求

(1) 进行野外实验需要的假设应该是可以检验的，它要求实验设计者掌握足够的生态学基础理论、目标生物与环境关系的初步信息，了解自然的复杂性。

(2) 要充分了解实验开始前实验对象观察变量的初始属性，以便正确识别实验操作的效应。例如，Connell 在做藤壶实验前调查了实验对象的种群密度，Brown 在开始实验前多次量度了样方中将要去除的啮齿动物的种群密度。

(3) 实验中必须有控制或操作，没有控制就无法决定一个实验处理是否有效。Tansley 竞争实验中的控制是在酸性和碱性土壤中种植了选择的每一个潜在竞争者。在啮齿动物的实验研究中，Brown 的控制是用铁丝网把样地圈了起来，在铁丝网上剪开了与实验啮齿动物个体大小相适应的洞，根据需要让目标动物自由通过或不能通过。没有合适的控制，就得不到去除大型啮齿动物后小型啮齿动物种群密度增加的结论。曾宗永等的控制是每次去除捕捉到的大足鼠，否则就无法排除大足鼠强竞争能力对别的种群的影响。

(4) 实验必须要有重复。由于生物的多样性和生态系统的复杂性，同样的实验在不同时间进行，或在相同时间、不同样方中进行，都可能得到不同的结果。随着时间和空间的不同，生态系统和环境条件是不一样的，重复可以捕捉到实验效应中的这些变化。实验者关心的是，能否把实验的效应与生态系统和环境条件的变化相分离（Molles 2002）。用生物统计学方法分析也要求数据有重复，有重复的数据在分析中才可能把实验操作或控制的效应与抽样误差区别开来。

(三) 实验室实验与野外实验的差别

在实验室里,研究者除了感兴趣的因素以外,还要控制其他所有的因素;而在野外,研究者没有办法控制绝大多数因素,只能让它们自然变化,控制或者操作的是感兴趣的因素。与实验室实验相比,设计和实施良好的野外实验,对自然群落产生的干扰最小,对于揭开自然界中复杂的相互作用的效果最理想。野外实验的结果可以更直接地用来解释自然,因为实验中包含了与其他生物的相互作用及非生物环境中的自然变化。

四、生态学实验研究的不足

生态学中关于竞争、捕食、岛屿生物地理、多样性和生态系统稳定性关系、多样性和生态系统生产力关系等方面的实验是成功的,但从实验的普遍性和其影响来看,还是不如自然科学中的其他学科。形成这个现状的原因有两个:生命系统各个层次的多样性和复杂性;生态学研究的是生物与生物的关系和生物与环境的关系。

生物的基本特征就是它的多样化(曾宗永 2002),种群、群落和生态系统也多种多样、变动频繁。任何物种的任何个体其基因型、性别、年龄、大小、环境或过去的历史都不相同,个体不同、环境不同,种间关系就不相同(Lubchenco 1986)。某个物理因子对生物有时有作用,有时没有作用;在一个尺度上观察到的变化,在另一个尺度上可能会以全新的面貌出现;在一个实验研究中证实了的结果,对一个系统有效,对另一个系统就可能无效。生态学面对的就是生物的多样性的问题,这个多样性使得生态学实验结果很难具有普遍性。在物理学、分子生物学中,关键实验对这些领域里的理论有重要贡献,如 Michaelson-Morely 的实验证实了光速在各个方向上的不变性, Messelsohn-Stahl 的实验证实了 DNA 的半保留复制。这两个例子中的研究对象(光速、DNA 的螺旋形结构)的共同特点是它们处处相同。生态学中的系统却完全不是这样,相同的物种种群或类似的群落,在不同地方都有不一样的特征。生态学研究的一个特点就是它面对系统丰富的多样性,正是这个多样性限制了我们,使我们的实验结果无法具有带普遍意义的应用价值。这种现象甚至使得 Lawton (1999) 感叹群落生态学是一堆乱麻 (community ecology is a mess)。

另一方面,关系是生态学要研究的主要内容。任何学科的实验总是受条件控制的,研究中的客体总会遇到“隔离-相互作用”效应。在物理学中研究气体时,只要把容器做得足够大,就可以忽略分子与容器壁的相互作用,容器中心的分子

就基本上可以看成是隔离的,这样就简化了研究,降低了难度。类似地,分子生物学家可以从细胞中分离 DNA 分子以探讨其特性。然而生态学研究的就是生物与生物的相互作用、生物与环境之间的关系,不但不能回避相互作用和关系的问题,而且要专门研究它们。同时,关系和相互作用越复杂,对系统的实验研究就越难于进行。这种困难是一种挑战,它使许多生态学家把毕生精力贡献给了生态学模式和过程的研究。

尽管生态学实验实施起来有诸多困难,生物与生物间、生物与环境间关系的复杂性也使得结果的解释很难具有普遍意义。但是,迄今为止,实验对生态学的发展仍是最基本的科学方法之一,在当前生态学知识体系构成中,起着不可替代的作用。

高等学校本科生态学的基础教学中,理论教学和实验教学对于培养学生基本的生态素养、了解基本的生态学模式及决定这些模式的生态学过程、了解生态学对人类生存的重要意义是同等重要的,也是相辅相成的,本实验教材正是在这个背景下产生的。实验教材中的实验,既有观察的方法,也有实验的方法。这些实验可以帮助学生掌握基本的实验原理和技能,为他们将来从事生态学或者相关学科的教学、科研、应用等提供最基本的训练。

五、主要参考文献

- 曾宗永, 罗明澍, 杨跃敏等. 1997. 川西平原农田啮齿动物群落的试验操作: 去除优势种. 兽类学报, 17: 189~196
- 曾宗永. 2002. 人类生存的基础——生物多样性. 上海: 上海科学技术出版社
- Bonner J T. 1965. Size and cycle: an essay on the structure of biology. Princeton: Princeton University Press
- Brown J H, Z Zeng. 1989. Comparative population ecology of eleven species of desert rodents in the Chihuahuan Desert. Ecology, 70: 1507~1525
- Cody M. 1968. On the methods of resource division in grassland bird communities. American Naturalist, 102: 107~148
- Connell J H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of barnacles, *Chthamalus stellatus*. Ecology, 42: 710~723
- Connell J H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: A model and evidences from field experiments. In: Cody M L, Diamond J. Ecology and Evolution of Communities. Cambridge: Harvard University Press. 460~490
- Elton C S. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen
- Fenchel T. 1974. Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size. Oecologia, 20: 19~32