

理论生态学研究

Researches on Theoretical Ecology

张大有等著

Edited by Da-Yong Zhang



CHEP

高等教育出版社



Springer

施普林格出版社

理论生态学研究

张大勇 等著

Researches on Theoretical Ecology

edited by
Da-Yong Zhang



CHEP
高等教育出版社



Springer
施普林格出版社

图书在版编目(CIP)数据

理论生态学研究/张大勇等著. - 北京: 高等教育出版社; 海德堡: 施普林格出版社, 2000. 3
ISBN 7-04-008700-6

I 理... II. 张... III. 生态学-研究 IV. Q14

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2000)第 06347 号

理论生态学研究

张大勇 等著

出版发行 高等教育出版社 施普林格出版社

社 址 北京市东城区沙滩后街 55 号

邮政编码 100009

电 话 010-64054588

传 真 010-64014048

网 址 <http://www.hep.edu.cn>

经 销 新华书店北京发行所

印 刷 北京民族印刷厂

开 本 787×1092 1/16

版 次 2000 年 4 月第 1 版

印 张 15.5

印 次 2000 年 4 月第 1 次印刷

字 数 360 000

定 价 28.00 元

©China Higher Education Press Beijing and Springer-Verlag Heidelberg 2000

版权所有 侵权必究

序

生态学是探讨自然模式因果关系的科学之一。通过观察,人们能够发现、鉴别出许多自然模式。但人们必须能够说明这些模式是怎样出现的、变化的和消失的,或者说,是哪些生物学和生态学过程导致了我们的观察到的模式。理论研究的目的是提出假说,解释已经观察到的,并预测尚未记录的和未来可能出现的现象。所以说,理论生态学不是普通意义上的一个生态学分支学科,它代表的是一种研究方式,与观察、实验一道构成了生态学的三个不可分割的基本途径。虽然理论生态学与生态学理论二者之间具有天然联系,但我们还是要强调理论生态学与生态学理论不是一回事,就如同理论物理学不等同于物理学理论一样。生态学理论指生态学规律、法则本身,与其发现途径(理论生态学)是有区别的。由于生态学研究对象非常复杂,其时空尺度的跨度太大,小到分子,大到整个生物圈,所以生态学实验一直是制约生态学学科发展的一个难点。许多生态学假说往往不是通过受控实验,而是通过比较各个假说的解释能力和预测能力得到验证的。理论研究因而也更显重要,并且在生态学发展历程中常常扮演领导角色。

我国生态学发展的一个显著特点是和生产与经济发展结合比较紧密。在继续保持和发扬这个传统优势的同时,我们也必须清醒地认识到,中国生态学如果忽视了理论生态学,不重视提高理论素养,中国生态学的真正腾飞、进入世界先进行列将会遇到很大的障碍。如果一个保护生物学家对生物多样性形成和维持的机制这样一些国际热点问题一无所知,将无法对受威胁物种的生存力、濒危等级、迁地保护、生物多样性的生态功能等问题给出正确的对策。解决人类当前所面临的问题也要依赖于观察、理论和实验三个途径。

国际上第一本以《理论生态学》命名的专著是由 Robert May 主编的,在 1976 年和 1981 年分别出了第一版和第二版。我国在 1980 年由科学出版社组织翻译了第一版。这本书在生态学发展历史上占有极为重要的地位,对理论生态学研究以及整个生态学都起到了很大的推动作用。但遗憾的是,它在我国并没有引起足够的重视。原因可能有很多,但我想其中重要的一条就是:当时我国生态学的研究和认识水平,由于十年文化大革命的影响,与国际比较还有很大的差距。当然,《理论生态学》一书内容对于大多数国内读者(尤其是数学基础较差的)来说过于简略、过于抽象,阅读理解起来的确有很大的困难。J. Roughgarden, R. M. May 和 S. Levin 在 1989 年编辑出版了《生态学理论展望》(Perspectives in Ecological Theory)一书,较为全面地回顾了理论生态学在生态学各个领域的发展动态;它作为科研参考书可能非常合适,但仍然过于简略。所以我们需要一本既能反映当今最新理论生态学成果又能使读者了解各种理论来龙去脉的理论生态学方面的书籍。张大勇教授主编的这本书某种程度上填补了这个空白。

本书的内容包括许多当今生态学领域内的热点问题,例如生活史对策、资源分配、有性生殖、竞争与共存、捕食作用、集合种群(metapopulation,或译为异质种群)动态等。

尤其是，张大勇教授本人在这些问题上做了很多工作，体会更深，使本书的分析、评论能够避免流于肤浅，切中问题要害，因而对读者可能有更大的帮助。本书作者之一，Ilkka Hanski 教授，更是国际上集合种群研究领域的学术带头人，已出版三部享有很高声誉的关于集合种群研究方面的专著。从内容平衡布局角度来看，作者还应包括种群动态模型、食物网理论、生态系统理论和全球变化模型等方面的内容，希望今后有机会再版时能够充实进来。

这是第一部以我国学者为主撰写的理论生态学研究专著，我非常高兴地把它推荐给广大读者，既可以作为研究人员的参考，也可以作为研究生和本科生教材或教学参考书。

孙儒泳

中国科学院院士
1999年12月19日

致 谢

本书部分研究内容得到了国家自然科学基金委员会的资助，项目编号为：39893360，39670140，39500023(张大勇)，39830050(雷光春)。

作者简介

张大勇，男，1964年生。理学博士，现任北京师范大学生态学研究所教授、所长。1983年毕业于吉林大学数学系数学专业，随即考取兰州大学生物系生态学专业硕士生，并于1986年获得理学硕士学位；同年留校工作并在职攻读生态学博士学位。1990年获得博士学位后，曾多次出国访问、合作研究及讲学。1993年晋升为副教授，1995年被破格晋升为教授。主持国家自然科学基金青年、面上和重大项目子课题等；主要研究方向为理论生态学、进化生态学。通讯地址：北京师范大学生态学研究所，邮编：100875。

姜新华，女，1965年生。理学硕士，现任北京师范大学生态学研究所讲师。1987年毕业于兰州大学植物生理学专业后，考取本专业植物呼吸与代谢方向研究生，并于1990年获得硕士学位、留校工作。主要研究方向为植物生理生态学。通讯地址：北京师范大学生态学研究所，邮编：100875。

雷光春，男，1960年生。博士，现任北京大学生命科学学院生态与环境生物学系教授，世界自然基金会（WWF）长江项目主任。1985年毕业于中南林学院林学系森林保护专业并获硕士学位。1993年由国家人事部公派前往芬兰国家林业局进修，同年进入赫尔辛基大学生态学与系统学系深造，从事寄主-寄生蜂系统集成种群生态学研究；1997年芬兰赫尔辛基大学获哲学博士。曾任中南林学院林学系助教，讲师，湖南省林业厅森林资源管理保护局工程师，高级工程师，总工程师。主要研究方向为保护生物学、种群生态学。通讯地址：北京大学生态与环境生物学系，邮编：100871。

Ilkka Hanski，男，46岁。1979年在英国牛津大学动物系获博士学位后回到赫尔辛基大学动物系工作，任研究员。1988-1991期间任生态学代理教授，1993年被正式聘任为生态学教授。1995年迄今担任芬兰科学院研究教授。Hanski教授领导的种群生物学研究方向1996年被评选为芬兰科学院“杰出研究中心”。Hanski教授目前担任The American Naturalist、Oikos、Oecologia、Theoretical Population Biology等国际核心刊物的编委，为国际上集合种群生物学领域和保护生物学领域的主要学术带头人之一。通讯地址：Department of Ecology and Systematics, Division of Population Biology, P. O. Box 17 (Arkadiankatu 7), FIN-00014 University of Helsinki, Finland.

责任编辑 林金安
封面设计 王凌波
责任印制 陈伟光

目 录

1 理论生态学简介 / 张大勇	1
1.1 观察、实验和理论：科学研究的三个互补途径	1
1.2 数学模型与理论	4
1.3 尺度问题	5
1.4 理论生态学的过去发展和当今热点	7
2 生活史进化 / 张大勇	21
2.1 进化生物学中的表型优化研究途径	21
2.2 成熟年龄与大小	28
2.3 生殖力、寿命与衰老	33
2.4 后代大小与数量	41
2.5 随机环境中的生活史进化：两头下注的对策	47
2.6 展望	50
3 进化稳定对策 / 张大勇	58
3.1 鹰鸽对策与进化稳定对策概念的提出	59
3.2 对称的二人博弈	61
3.3 相互利他行为与囚犯的困境	63
3.4 消耗战	66
3.5 非对称博弈	67
3.6 具有连续对策的多人博弈	69
4 性生态学 / 张大勇	75
4.1 性的进化	75
4.2 性别的进化	80
4.3 性别资源分配	87
4.4 性选择	100
4.5 亲代抚育和交配制度	108
4.6 结束语	114

5 集合种群动态：理论与应用 / Ilkka Hanski	123
5.1 引言	123
5.2 经典集合种群动态的一个实例	124
5.3 集合种群动态：模型与理论	126
5.4 集合种群动态：验证与应用	134
5.5 自然保护启示	141
5.6 结束语	144
6 竞争理论 / 张大勇 姜新华	151
6.1 竞争的定义与分类	151
6.2 似然竞争	152
6.3 竞争：相互排斥还是共存	154
6.4 植物的生态位分化与共存	156
6.5 斑块环境中的种间竞争与共存	163
6.6 极限相似性问题	172
6.7 竞争排除法则再探	174
6.8 竞争和区域生物地理过程对群落结构的影响	184
6.9 物种多样性模式与竞争理论	187
7 捕食理论 / 雷光春	201
7.1 捕食现象及捕食者类型	202
7.2 觅食理论	202
7.3 捕食过程对捕食者和猎物种群动态的影响	211
7.4 空间对于维持捕食者-猎物系统稳定性的作用	214
7.5 栖息地破坏与捕食者-猎物集合种群灭绝	223
7.6 捕食者-猎物集合种群动态与生物防治	224
索引	229
后记	233

Contents

Chapter 1 An introduction to theoretical ecology / Da-Yong Zhang	1
1.1 Observation, theory and experiment: three complementary approaches to science	1
1.2 Mathematical model versus theory	4
1.3 The problem of scale	5
1.4 The past and present of theoretical ecology	7
Chapter 2 Life-history evolution / Da-Yong Zhang	21
2.1 Phenotypic optimization approach in evolutionary biology	21
2.2 Age and size at maturation	28
2.3 Reproductive effort, lifespan and senescence	33
2.4 Offspring size versus number	41
2.5 Life-history evolution in variable environments: bet-hedging strategies	47
2.6 Perspectives	50
Chapter 3 Evolutionarily stable strategies / Da-Yong Zhang	58
3.1 Hawk-dove game and the concept of evolutionarily stable strategy	59
3.2 Symmetric two-person games	61
3.3 Reciprocal altruism and the prisoner's dilemma	63
3.4 The war of attrition	66
3.5 Asymmetric games	67
3.6 Many-person games with continuous strategies	69
Chapter 4 Ecology of sex / Da-Yong Zhang	75
4.1 The evolution of sex	80
4.2 The evolution of sexes	87
4.3 Sex allocation	100
4.4 Sexual selection	108
4.5 Parental care and mating system	114
4.5 Concluding remarks	123

Chapter 5 Metapopulation dynamics: theory and applications / Ilkka Hanski	123
5.1 Introduction	123
5.2 An example of classical metapopulation dynamics	124
5.3 Classical metapopulation dynamics: theory	126
5.4 Classical metapopulation dynamics: tests and applications	134
5.5 Conservation messages	141
5.6 Concluding remarks	144
Chapter 6 Competition theory / Da-Yong Zhang and Xin-Hua Jiang	151
6.1 Competition: definition and classification	151
6.2 Apparent competition	152
6.3 Competition: exclusion or coexistence?	154
6.4 Plant niche differentiation and coexistence	156
6.5 Interspecific competition and coexistence in patchy environments	163
6.6 The problem of limiting similarity	172
6.7 Competitive exclusion principle revisited	174
6.8 The effects of competition and regional processes on community structure	184
6.9 Species diversity gradients and competition theory	187
Chapter 7 Predation theory / Guangchun Lei	201
7.1 The phenomena of predation and the types of predation	202
7.2 Foraging theory	202
7.3 The effects of predation on the stability of predator-prey systems	211
7.4 The role of space in the maintenance of predator-prey systems	214
7.5 Habitat destruction and the extinction of predator-prey metapopulations	223
7.6 Predator-prey metapopulation dynamics and biological control	224
Index	229
Postscript	233

1 理论生态学简介

张大勇

对科学进步来说，错误的事实有着高度的危害性，因为它们往往长期以讹传讹，得不到纠正；而有一些证据支持的错误的看法则害处不大，因为人们全都有益地喜欢把这种错误指证出来，而一经指出，引向错误的途径之一便从此堵塞，而引向真理的道路往往在同一个时候开辟出来了。

—— C. Darwin (1871)

忠实的观察和严谨的逻辑是科学研究的仅有准则。

—— R. H. MacArthur (1972)

1.1 观察、实验与理论：科学研究的三个互补途径

从应用角度看，生态学与环境科学的关系就像物理学与工程学关系一样。生态学知识在物种保育、生物多样性保护、维持生态系统功能、保护土壤肥力、研究污染物效应、防止全球变暖以及确定渔业、林业、畜牧业和农业中最大可持续产量等各个方面都起着极为重要的作用(Stiling 1996)。

作为一门科学，生态学研究的是自然界中生物在分布、多度和动态等方面所表现出来的模式(或称规律、现象)(MacArthur 1972)。模式(pattern)即意味着可重复的一致性(repeated consistency)。生态学研究这些自然模式是怎样出现的，它们又怎样在时间和空间上发生改变，以及为什么一些模式比其它模式更强健(robust)?自然界中的某些模式，尤其在比较大的时空尺度上，有时是非常明显的，例如，物种多样性的纬度梯度。而另外一些较小尺度上模式的识别则需要我们比较细致耐心的观察和总结。由于自然界的极端复杂性，从大量的观察数据中识别模式经常是生态学家所面临的非常困难的挑战。在这个过程中，人们往往需要借助数学和统计学方面的知识。例如在群落生态学中，人们已经提出并使用了大量的多元统计分析技术来描述、比较生物群落。可以说在相当长一段时间里，数量分类和排序成了群落生态学发展的主流。但从本质上讲，它们都属于用简单方式描述复杂系统的这样一个范畴。

识别模式是极为重要的，但我们不能仅停留在对模式的描述上。我们需要理解这些自然模式是怎样产生的(图1.1)。或者说，是哪些生物学和生态学过程(process)导致了我们的

所观察到的模式，这是理论研究的最终目的。科学的本质就是根据内在过程来理解、认识模式，同时这也是进行有效生态管理的关键(Levin 1992)。如果没有对内在机理的理解，那么我们就只能对每一新胁迫或者每一新系统逐一进行评估，根本无法进行外推(extrapolation)。对模式的简单统计描述是我们科学工作的一个出发点，但统计相关绝不能替代机理解释。

Tilman(1989)提出，我们应该首先研究那些具有广泛一般性的模式。这不仅仅是由于这样的模式最明显、重复性最好，而且还由于它们提供了一个框架，使得相对特殊一些的模式能够在这个框架内得到更有效地研究。每一生境和每个物种都有其自身所特有的性质；那些在许多生境中或者在许多物种身上都能重复的模式不可能仅由生境或物种的特性加以解释。一般性的模式往往意味着存在着一个一般性的起因。如果确是这样，那么建立在这些过程上的生态学理论就能够预测我们在自然界中所看到的一些主要模式。生态学是一门年轻的科学。摆在生态学家面前的首要任务是理解和认识这些过程以及它们对自然界中模式的意义。每一微小的进步都能使我们解释更多一些自然界内观察到的变异。

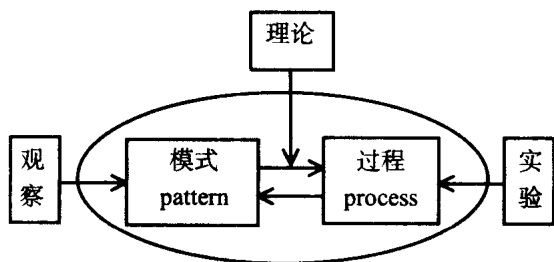


图1.1 科学研究的三个基本途径。

确定哪些内在过程可以导致观察到的模式(假说形成)是摆在理论生态学家面前的首要任务。即使最热衷的经验工作者(empiricist)也必然是某种意义上的理论工作者(theoretician)，因为生态系统中生物与生物和生物与环境之间的相互作用不可能都被研究，必须有所取舍。选择哪些并忽略哪些就代表着在头脑中对模式起因已形成了假说。然而，我们必须强调证明哪一个特定机理(或称过程)在理论上可以导

致观察到的模式并不意味着该过程确实是这些模式产生的真正原因。可能并不等于现实。一般地说来，对于任何一组模式都有许多可以想象到的机制。理论本身所能做到的无非是把所有可能的机制都找出来。也就是说，理论本身的作用在于把可能的和不可能区分开。每个理论都是由一组假设条件和在这些假设条件基础上演绎出来的一些推论所组成的。有时，从逻辑上可以很直观地看出假设的过程是否可以导致观察到的模式，但更多的情形是需要借助模型来实现。

当人们提出某个“假说”或“理论”时，第一步是必须证明它在逻辑上成立。这是一个必不可少的理论化(theorizing)步骤；缺少这一环节，人们往往不能接受这些新提出的“假说”。一个最好的例子就是Zahavi(1975, 1977)的累赘原理(handicap principle)。在没有构造出模型说明累赘原理成立之前，人们普遍地对它持怀疑态度。但当Grafen(1990a, b)和Maynard Smith(1991)分别以不同的模型证实了它之后，累赘原理迅速地被行为生态学家所广泛接受，并认为它是一个可以和Fisher的“脱缰过程”(runaway process)鼎足而立的性间选择机制(参见第4章4.4.2节)。Grafen和Maynard Smith通过建立模型发现，Zahavi的累赘原理需要一些原来没有被重视的条件，即累赘是可变的：雄体只在条件优越时才完全表现累赘。这是通过模型研究而得到的一个重要进展。早期人们不能

接受累赘原理的主要原因是认为雄性个体无论在任何条件下都得携带累赘，因为累赘被看成是一成不变的性状。建立模型的一个最大好处是可以强迫人们把各种假设条件都明确地表达出来，避免语言描述所带来的模棱两可、含混不清。

科学研究通常的次序是先观察，识别模式，后进行理论化解释。而且一旦理论解释已经建立，它就可以引导人们进行有目的的观察或实验。或者说根据一定前提条件，经理论化逻辑推导，能促使人们发现一些以前没有注意到的现象；而发现这些现象又反过来说明了理论解释的正确性。所以，理论研究的功效不仅在于解释已有的模式，而且还可以引导人们得到新的发现，同时对这些新观察到的模式也给出了相应的机理解释。但我们需要注意，很多情形下，理论、实验和观察交织在一起，不一定有明显的先后顺序，有的甚至在一开始就需要理论的介入。例如，现代遗传学中的孟得尔学说。英国伟大遗传学家、生物统计学家R.A. Fisher爵士曾怀疑孟得尔的实验结果是伪造的，因为得到那么好拟合的概率非常小；尽管人们对此争议很大，但有一点可能是明确的，即在实验之前孟得尔的头脑中就已经有了“颗粒式”遗传概念，并据此对实验结果有了自己的猜测。

在达尔文时期，当时流行的科学上正统观念是培根式的哲学方法，认为有意义的新理论只能建立在事实的坚实基础上。在他的伟大著作《物种起源》中，达尔文也相应地把自己描述为，“…如果耐心地收集和思索可能与这个问题有关的各种事实，也许可以得到一些结果。经过五年工作以后，我专心思考了这个问题，并写出一些简短的笔记”（达尔文 1859）。但是，达尔文的笔记告诉我们的却是另外一回事(Gruber & Barrett 1974)。在这些笔记中，我们看到达尔文尝试并放弃了许多理论，而且历经了许多错误。自然选择理论根本就不是从贝格尔号航行期间收集的事实中归纳出来的(古尔得 1980)。自然选择是有意识的创造性探索的产物。伟大科学家出色的地方就在于他们的预感和综合能力，而不是他们的实验或者观察的技巧。

对于任意一组模式，可能的过程往往有许多。鉴别这些过程中的哪一个(或哪一些)在自然界中是真正起作用的机制往往需要我们采用受控实验的研究途径(Tilman 1989; Levin 1992)。众所周知，生态学实验无论在时间和空间上还是在生物组织层次复杂性上都往往难以操作，造成生态学中假说盛行、争论激烈而学科本身真正进展却非常缓慢的现状；并且在人类社会迫切需要解决的实际问题面前往往又束手无策。我们生态学家，做为一个群体，在主观上确实应负一部分责任，但客观上实验能力方面的限制也是一个显而易见的因素。生态学实验研究可分为实验室实验、野外实验和自然实验三大类。它们各有其优缺点，各适用于不同类型的生态学问题。由于在很多情形下实验室实验和受控野外实验的不可操作性，人们往往采用自然界提供的“自然实验”使得人们可以通过进一步的观察来检验假说。在这里，生态学和进化生物学等宏观生物学与以分子生物学为代表的微观生物学形成了鲜明的对照。当然我们必须强调，“自然实验”是迫不得已的替代解决方案；能够采用直接的受控实验检验方法还是尽量采用受控实验来检验假说。

对于任何一门科学，实验都是极端重要的，这一点毋庸置疑。但是对实验途径的过度强调也可能会带来另外一种风险。许多生物学家被灌输了只相信实验科学的传统教育，他们被错误地告知科学进步只能依靠实验。我们知道，许多科学进步是从一种学说起步的，而且许多假说的验证并不完全依靠实验方法，例如天文学、地质学。此时，对假说的验证

是通过解释已经获得的资料和预测尚未记录在卷的新发现而实现的。这种研究方法在生态学、进化生物学、分类系统学、生物地理学、古生物学等宏观生物学领域内恐怕都是常见的,并且也确实取得了成功。也许,这是宏观生物学和微观生物学之间的最大区别?

以上我们概略地说明了生态研究的三个主要途径。很明显,没有哪个途径是最重要的或者是最不重要的。三个途径互相重叠、互相补充,缺一不可。理论的价值体现在解释观察到的模式和做出进一步能够检验的预测;观察的价值在于产生假说和检验理论预测;而实验的价值就是检验假说和理论预测。生态学的健康发展依赖于这三个途径更进一步有机地结合。在这一点,达尔文为我们提供了生物学中最成功的一个典范。

1.2 数学模型与理论

生态学理论当然可以有多种形式,其中许多完全是语言的,根本不是数学的。达尔文自己公开承认他的数学知识非常有限,但这并未妨碍达尔文提出他的进化学说,成为当今世界上最有影响的进化和生态学理论家。虽然如此,生态学理论的准确、清晰的表达大都依赖于某些形式的数学符号与公式。严谨的逻辑推理经常需要有数学模型作为手段,因为人类的数量直觉能力非常差,需要建立模型来确定甚至非常简单假设的定量逻辑后果(Pacala 1997)。数学公式化还可促使我们条理化各种前提假设条件,从而也使结论及其适用范围相应地变得更为清晰。或者用 Joel Cohen 的话说,“数学是使常识精确化的一个手段”(参见Roughgarden et al. 1989)。任何一个学说都是由一组假设和这些假设的逻辑后果(推论)所组成的。模型只是帮助人们正确推导这些假设的逻辑后果,是理论化(theorizing)过程的有力工具。因此,数学模型既不等于理论,理论也不等于数学模型,尽管二者有非常紧密的天然联系。正像前面已经强调过的那样,数学模型只是理论研究途径的非常重要的工具。生态学的一个显著特点就是大量使用数学模型。所以说,与其他领域的生物学家相比较,生态学家必须具备相对更多的数学知识。

理论研究的最终目的是寻求模式背后所隐藏的,发生在不同的时间、空间或生物组织层次尺度上的内在过程。为了构造模型我们必须学会怎样进行归并(aggregate)和简化;我们只应保留必须的信息而避免陷入不必要细节的泥潭之中。对理论研究来说,数学建模所应遵循的原则是通过抽象化和纳入最低量的细节而产生出观察到的模式。一个好的理论模型并不试图去复制真实生物系统的每一细节,因为生物系统本身就是它自己最详细的模型(Levin 1992)。理论建模的目标应该是忽略多少细节后所得到的结论仍和特定尺度上的观察没有发生矛盾。也就是说,数学模型的建立以及假说形成应当遵循奥卡姆剃刀原则——若无必要,勿增实体。这也就是牛顿自然哲学数学原理中所列举4条推理原则(rules of reasoning)中的第1条:如果已经成功地解释了自然事物就不要再纳入更多的原因。

气象学中的大气环流模型(general circulation models)所考虑的空间尺度比绝大多数生态研究所考虑的尺度高出许多数量级。它们必须把功能生态类群合并为一些非常粗略的集合。例如,把一个区域的植被看成为一个“大叶片”。在大气环流模型中,许多生态学的细节都被隐去了,但是它仍不失为气象学和预测全球气候变化的最佳基础模型。在种

群生物学中,人们经常假定种群内个体是随机交配的。而事实上,不可能种群内每个个体与种群内其它(异性)成员之间都有等同的交配可能性。但在许多情形下,随机交配做为一种理想化的逼近经常可以满足人们的要求。在研究生物种群的空间扩散运动时,人们经常使用随机游走模型来描述生物个体的散布。其基本考虑是,尽管有机体的运动肯定是非随机的,但大量个体的集合所表现出的整体行为却可以安全地由随机运动假设而获得(Levin 1992)。这些例子都说明这样一个事实:在建模过程中人们必须省略掉一些不必要的细节。知道哪些细节是可以省略的、哪些是不可以省略的才是建模艺术的真正体现。

根据需要回答的生物学问题的不同,模型可分为一般模型与具体模型两大类。很明显,一般和具体仅是相对意义上的,它们的适用范围只是大小之分。理论生态学更倾向于使用一般模型回答一些普遍存在的生物学问题,例如,为什么许多物种的性比率都是1:1?而具体模型则用来回答一些特定情形下的具体的生物学问题,例如,为什么粪甲的交配时间是36 min(Parker & Stuart 1976)?如果我们不知道性比率是1:1或者不知道粪甲的交配时间是36 min,那么对等地这些问题可相应变为:由自然选择作用所最有可能产生的性比率是什么?以及,作为雄性竞争的结果,粪甲应该交配多长时间?然后,我们再来比较这些理论预期值与实际观测的结果是否相符。不管问题是以何种方式提出的,它们的共同之处是都假定问题有一个适应性答案,即某些特定的适应性过程可以导致我们观察到的结果。值得注意的是,科学研究中经常是理论预测走在了实际观察的前面并因而理论研究带动了经验研究的发展。生态学和进化生物学的发展历史较好地说明了这一点(图1.2)。

1.3 尺度问题

在生态学中,正如上面已经提到的,人们可以从各个不同尺度上描述自然系统。并且,在不同的尺度上模式也不尽相同。对于自然现象的描述与我们所选择的尺度有很大关系。不能说哪个尺度上的模式最值得研究。同样重要的一点是,没有任何机制(过程)能够解释所有尺度上的模式。

对不同尺度上的系统模式起主导作用的内在过程往往并不一致。例如,荒漠灌木的空间分布格局在细小尺度上可以表现为均匀型而在较大尺度上又表现为聚集型(Zhang 1990)。细小尺度上的均匀分布可能是由个体间水分竞争或生化他感作用所导致的,而较大尺度上的聚集分布则可能是由环境条件的空间异质性或者种子空间散布的局限性所产生的。这个例子还说明,即使对一个尺度上的模式也可能有多个生态学过程能够导致产生这样的模式。例如,水分竞争和他感作用两个过程都可产生小尺度上的均匀分布。每一物种(包括人)都是在一定范围的尺度上感受其所处的环境。例如,对于大型哺乳类动物是均一的环境对于昆虫来说却可能是非常异质的。我们不应试图决定哪一个尺度是“正确的”尺度,而应把精力投注于认识和理解系统描述如何在不同尺度上发生改变。可能这就是为什么人们近来对分维几何理论特别感兴趣的原因;分维几何理论特别强调数据和现象描述的尺度依赖性。