

DET KONGELIGE DANSKE VIDENSKABERNES SELSKABS PJECE SERIE

GRUNDVIDENSKABEN I DAG

12



C. OVERGAARD NIELSEN

ØKOLOGIEN
SOM GRUNDVIDENSKAB

UDGIVET AF FOLKEUNIVERSITETET I KØBENHAVN

1979

Redaktion:

professor, dr. phil. MOGENS BLEGVAD
administrator, dr. phil. ERIK DAL
professor H. HØJGAARD JENSEN

CHRISTIAN OVERGAARD NIELSEN er siden 1964 professor i zoologi ved Københavns universitet. Han er født i 1918 og blev i 1949 dr. phil. på en disputats om jordbundsnematodernes biologi. I årene 1950–1952 opholdt han sig som stipendiat under Nature Conservancy ved universitetet i Oxford (Bureau of Animal Population). Fra 1952 til 1964 var han knyttet til Molslaboratoriet i Femmøller og, fra 1962, tillige professor i jordbundsbiologi ved Aarhus Universitet.

Fra 1952 til 1965 var han redaktør af tidsskriftet Oikos, Acta Oecologica Scandinavia. Fra 1978 er han redaktør af publikationsserien Greenland Bioscience. Han blev medlem af Videnskabernes Selskab i 1961.

Christian Overgaard Nielsens arbejder vedrører især jordbundsøkologiske emner. Han har desuden skrevet alment økologiske afsnit i værket Danmarks Natur, bd. 2.

Forlag:

Folkeuniversitetet i København
Købmagergade 52
1150 København K

C. Overgaard Nielsen

ØKOLOGIEN SOM GRUNDVIDENSKAB

Dr. Faust: . . . Dass ich erkenne, was die Welt
im Innersten zusammenhält, . . .

Goethe: Faust

INDLEDNING

Den tyske biolog Ernst Haeckel (1834–1919) skitserede i 1864 en ny videnskab, *økologi*, som – i ordret oversættelse – skulle studere „naturens husholdning“, dvs. analysere retning, form og omfang af de samspil mellem organismer indbyrdes og mellem organismerne og deres ydre miljø, som netop skabte naturens balance. Ud over således at have været fødselshjælper for den nye videnskab bidrog Haeckel dog ikke selv til barnets opvækst.

Denne økologiens idé hører helt naturligt hjemme her i efterklangen af den romantiske naturfilosofi, hvor man så ivrigt søgte enheden bag naturens mangfoldighed.

Man diskuterede nutidens flora og fauna og dens sammenhæng med fortidens. Lamarck (1744–1829) havde fremsat sin evolutionsteori og Cuvier (1769–1832) sin katastrofeteori. Goethe (1749–1832) var gennem botaniske og zoologiske studier selv engageret i evolutionsdebatten. Den yngste af Humboldt-brødrene, Alexander von Humboldt (1769–1859), var vendt hjem fra sine forskningsrejser i Sydamerika og Asien og cementerede nu i forelæsninger og bøger grunden under en videnskabelig plantegeografi. Ifølge den har plante- og dyrearter en veldefineret geografisk udbredelse, og indenfor de enkelte geografiske regioner bevirker samspillet mellem plantearter, klima og jordbund, at klart erkendelige vegetationstyper opstår. Her var der altså ét eksempel på naturens orden, de store, klimatisk betingede, regionale vegetationstyper med hver sit karakteristiske fysiognomi, fra pol mod ækvator: tundra, taiga (nåleskovsbæltet), tempereret løvskov og græssteppe, ørken og regnskov osv. Humboldt betragtede klimaet som årsag og vegetationstypen som virkning, bl. a. fordi bestigningen af den 6300 m høje vulkan, Chimborazo, i Ecuador havde ført ham gennem vegetationstyper som de førnævnte, nu blot i omvendt rækkefølge. Han målte da også flittigt klimaparametre, først og fremmest temperaturen, og indførte for øvrigt begrebet „isotermier“, et vigtigt redskab i al senere økologisk forskning.

Mere brænde til dette bål blev båret frem af mange andre, men især af Charles Darwin (1809–1882) og A. R. Wallace, både i form af konkrete oplysninger om den biologiske mangfoldighed på fjerne kontinenter og – endnu meget vigtigere – i form af tanker om den biologiske evolution, især som udformet i Darwins „Origin of Species“ (1859). Mens Humboldt først og fremmest havde bidraget

til at erkende en orden i vegetationen, blev det nu klart, at der til enhver vegetationstype også hørte et karakteristisk inventar af dyrearter.

Den form for orden, som de store globale vegetationstyper repræsenterede, lod sig relativt tvangsfrit forklare ved en tilsvarende global fordeling af stormklimaet som det da også fremgår af de kort over klima- og plantebælter, der findes i ethvert skoleatlas. Oversat til nutidens sprogbrug havde man dermed opbygget en global model, der fungerede, omend de kræfter, der styrede modellen, endnu i det store og hele lå indesluttet i en „black box“.

Afbildet på kort fremtræder grænserne mellem de enkelte klima- og plantebælter tiltalende skarpe, og det enkelte bælte er med bred pensel malet ensfarvet. Drømmen om enheden kompliceredes imidlertid af den voksende erkendelse af mangfoldigheden. Medens Aristoteles kendte 500 dyrearter og Theophrastus 450 plantearter, opererede allerede Linné (1707–1778) med 4235 dyrearter (1758) og ca. 7000 plantearter (1774). Hertil skal så føjes, at skibsladninger af dyr og planter fra eksotiske steder stadig strømmede ind i Europas museer og raritetskabinetter. Senere fulgte nye strømme af ubeskrevne arter fra museernes umiddelbare nærhed, fra skoven og engen udenfor. Alt dette måtte katalogiseres og navngives, så man entydigt kunne diskutere arter med sikker identitet. Man tog fat på opgaven, men det var som at fylde danaidernes kar. I 1968 skønnede Vernadsky, at 1.6 millioner dyrearter nu var beskrevne og navngivne, og i dag må det skønnes, at der i al fald findes over 3 mill. arter, hvoraf $\frac{3}{4}$ tilhører dyreriget.

I tilbageblik er det forståeligt, at Haeckels nye disciplin ikke fik nogen flyvende start. Ganske vist var der i tiden en stor fond af biologisk viden, også indenfor områder man i dag ville kalde økologi, men der var ikke tradition for den tværfaglighed, som en analyse af samspil forudsætter. Man var botaniker eller zoolog osv., og selv om også det praktiske livs folk (landbrug, skovbrug etc.) kunne bidrage med mange økologiske synspunkter, så manglede man det formaliserede beskrivelsesapparat og en arbejdsprocedure. Skulle økologien som disciplin komme nogen vegne med analysen af samspil, da måtte den naturligt tage sit udgangspunkt i botanikkens og zoologiens hastigt voksende artskendskab. Samtidigt måtte den dog på en vis måde bryde med denne tradition og udforme egne ordningsprincipper, f. eks. ved at operere med grupper af arter, der ikke nødvendigvis var nært beslægtede, men som kunne tildeles en sammenlignelig status eller funktion i en overordnet økologisk enhed, f. eks. i de Humboldt'ske vegetationstyper. Samspil er noget dynamisk, og for at analysere dynamiske situationer må der tænkes i processer og arbejdende dele. En sådan teknik til funktionel beskrivelse var ikke til rådighed.

Når økologiens udvikling, dens arbejdsmetoder og ideer skal præsenteres på så trang en plads som her, må en vis portion eftertænkning tages til hjælp. Groft kan man vel således sige, at økologerne – gennem de hundrede år siden Haeckel – har brugt tiden på kvantitativt (1) at belyse rigdommen af økologiske

detaljer, især i forbindelse med arternes tilpasning til de ydre kår, (2) at belyse „lovæssigheder“ i naturens artskonstellationer og (3) at udvikle funktionelle betragtningsmåder, som kunne bringes i anvendelse på store og små udsnit af naturen. Tyngdepunkterne i den økologiske forskning og interesse har bølget frem og tilbage, men en klassisk og en moderne fase kan dog anes, omend de kun er yderpunkter i et forskningsmæssigt kontinuum.

DEN KLASSISKE ØKOLOGI

Plante- og dyresamfund

Set i satellitperspektiv fremtræder tundraen, taigaen og de andre vegetations-typer nok som monotone flader, men nedsteget til jorden og placeret midt i dem konstaterer økologen dog, at variation er det eneste konstante. Fra Skandinavien strækker taigaen sig således som et bredt bælte gennem Sibirien og videre over det amerikanske kontinent, men den består jo ikke blot af nåletræer side om side. Der er variation i flere dimensioner: (1) fælles for hele taigaen er, at *nåletræer* er dominerende både med hensyn til fysiognomi og biomasse; (2) i forskellige geografiske områder dominerer dog *forskellige arter*, i de svenske skove således skovfyr og rødgran. I Østsibirien findes disse slet ikke, men erstattes af helt andre arter, især lærk; (3) visse steder, f. eks. på sumpet jord, er der måske slet ingen nåletræer, men kun star, kæruld og tørvemos, taigaen rummer altså mange *plantесamfund*; (4) indenfor f. eks. den europæiske taiga dominerer skovfyr ofte på sandede og rødgran på mere lerede steder, og *blandingsforholdet* mellem de to træarter kunne således tænkes at være et spørgsmål om fordeling af jordarter; (5) selv i såkaldt „ren“ nåleskov er der jo *andet end nåletræer*, først og fremmest en bundflora, artsfattig i den tætte skov, men artsrigere og frodigere i lysningerne; (6) vegetationen på den enkelte plet jord ændrer sig gennem tiden, et stort træ vælter og skaber en lysning med en opvækst, som viser et *udviklingsforløb*.

En forudsætning for at analysere en så sammensat variation er at få den opspaltet i delproblemer. Hver af de 6 her nævnte er da også i dag kardinalpunkter i økologiske deldiscipliner.

I en tid, hvor statistik endnu ikke var blevet et helt selvfølgeligt arbejdsredskab, satsede man på kausalanalysen, med dens skelnen mellem årsag og virkning. Det var centralt at forstå, hvilke ydre faktorer planter egentlig reagerer på, og hvad der kunne bringe dem i konkurrence. Det affødte imidlertid et endnu mere fundamentalt spørgsmål: Hvad lever planter egentlig af, og hvorfor bærer to pletter jord af forskellig „natur“ forskellig vegetation?

De første klare svar herpå blev givet af den tyske kemiker Justus von Liebig (1803–1873) i 1840 – altså blot 25 år før Haeckel. Han gav dermed den hidtil gængse humusteori dens dødsstød og påviste, at planter optager deres kulstof

fra luftens kuldioxyd (CO_2) og ikke, som man hidtil havde troet, fra jordens humus. Gennem rødderne optager de derimod vand og mineralske bestanddele, hvoraf de behøver et stort antal. Jordens indhold af nødvendige mineralske bestanddele bestemmer direkte plantens vækst, og hvis blot ét af dem mangler eller er i underskud, kan planten ikke vokse i den pågældende jord. Denne tese er under betegnelsen „Liebig's minimumslov“ forblevet en grundpille i senere plantefysiologisk og økologisk forskning, omend den har måttet modificeres i detaljen. (Når sandheden skal siges, var den allerede fremsat lidt tidligere af Carl Sprengel, hvilket Liebig udmærket vidste). Planterarternes forskellige krav til jordens kemiske faktorer formodedes derfor at rumme forklaringen på deres pletvise fordeling i naturen.

Det skulle vise sig meget mere kompliceret at overføre Liebig's og plantefysiologernes dyrkningsforsøg til naturlige forhold. I løbet af de følgende 50 år voksede der en speciel videnskab op, *pedologien*, der som forskningsgenstand netop havde jordbunden, de øvre jordlag, hvorfra planterne hentede deres næringsstoffer. Væsentlige bidragydere var russerne Dokuchaev (1846–1903) og Glinka (1867–1929) samt den danske forstmand P. E. Müller (1840–1926). Det stod herefter klart, at denne jordbund måtte betragtes som et kompliceret hele: et oprindeligt forvittringsprodukt af bjergarter iblandet planterester i mere eller mindre nedbrudt form og med en karakteristisk – kemisk, biologisk og klimatisk betinget – lagdeling og struktur. Både lerpartikler og organisk materiale frembød en stor og kemisk aktiv overflade, f. eks. med ionbytteaktivitet (Gedroiz 1912) og vandholdende evne. Jordbunden havde stor mikrobiologisk aktivitet, og den fungerede efter omstændighederne som en større eller mindre næringsstofpulje for vegetationen. Selve den kemisk bestemte næringsstofmængde var dog ikke et tilstrækkeligt grundlag for vurderingen af en jords egnethed som substrat for vegetationen. Næringsstoffernes tilgængelighed og hastigheden af deres frigørelse fra puljen var helt afgørende. Det betød, at selv om Dokuchaev (1910) kunne konstatere, at der til de Humboldt'ske vegetationstyper også svarede „zonale jordbundstyper“, så var disse dog yderst påvirkelige af helt lokale faktorer som plantedække, mikroklima, nedbør, topografi osv.

Gennem disse og talrige andre arbejder var det blevet åbenbart, at plantesamfund var dynamiske fænomener, der måtte ses i sammenhæng med en lang række faktorer. Dette var da også „budskabet“ i *den første lærebog i økologi*: „Plantesamfund. Grundtræk af den økologiske plantegeografi“, der udkom i 1895 og med den danske botaniker Eugen Warming (1841–1924) som forfatter. Den blev en art programskrift for den økologiske forskning og fik gennem sine mange fremmedsprogede oversættelser afgørende betydning for økologiens videre udvikling. Warming var selv meget optaget af formerne for planters tilpasning til ydre kår. Økologien havde sine egne problemformuleringer, men det stod ham klart, at en lang række videnskabers analysemetoder måtte tages i økologiens tjeneste til brug i den økologiske kausalanalyse: plantefysiologi,

-morfologi, fysik, kemi, klimatologi, osv. Foruden gennem disse overordnede betragtninger fik Warming's indsats stor betydning derved at han skabte et rationelt beskrivelsesapparat for vegetationsanalysen. Han bragte det selv i anvendelse i en monografisk behandling af tre danske vegetationsdækker: strandvegetationen, klitterne og skovene. Han indså nødvendigheden af et specielt økologisk inddelingsprincip for planter, men nåede selv kun til at skelne mellem vand- og sumplanter, tørhedsplanter, saltplanter og middelklassen bestående af planter, der syntes ret indifferente overfor vandfaktoren. Denne side af Warming's forskningsaktiviteter førtes videre af en anden dansk botaniker, Chr. Raunkiær (1860–1938), der udformede det vel nok mest fundamentale økologiske inddelingsprincip for plantearterne, de såkaldte *livsformer* (1907). Overalt på kloden er der mere eller mindre udprægede årstider. Visse af disse er på grund af kulde eller tørke kritiske for planters overlevelse. Overvintrings- eller oversomringsorganernes placering i forhold til jordoverfladen kan betragtes som planternes reaktion på klimastress. Dette forhold er grundlaget for de Raunkiær'ske livsformer: luftplanter, jordfladeplanter, jordskorpeplanter og jordplanter. En analyse af disse livsformers andel i et plantedække kan bidrage væsentligt til forståelsen af klimaets indflydelse på udformningen af vegetationen.

Foruden den kausalanalytiske opstod der nu også en mere statistisk-beskrivende vegetationsanalyse. Også på dette felt blev Raunkiær en af pionererne, især gennem sit arbejde „Formationsundersøgelse og formationsstatistik“ (1909).

Allerede ved dette århundredes begyndelse var væsentlige dele af planteøkologien således udformet i teorien, og mange rationelle arbejdsmetoder var tilgængelige. Vegetationen søgtes allerede da fortolket som en konsekvens af kårfaktorer (storklima, mikroklima, jordbund o. a.). Efterhånden fik man øjnene op for, at „andre planters tilstedeværelse“ i sig selv var en kårfaktor for den enkelte plante og planteart. Der udkrystalliserede sig hurtigt en særlig *plante-sociologi*, repræsenteret ved både en amerikansk og en fransk skole, den sidste med Braun-Blanquet som primus motor. I USA byggede denne videre på tidlige pionerarbejder af F. E. Clements vedrørende plantesuccession og planter som indikatorer for ydre kår. I det hele taget må man vel sige, at det udviklingsmæssige synspunkt på vegetationen har haft en særlig fremtrædende plads i amerikansk planteøkologi. I Europa blev det især den engelske botaniker A. Tansley (1871–1955) der formidlede syntesen af den amerikanske tradition og den europæiske kausale vegetationsanalyse. Tansley var for øvrigt stærkt påvirket af Warming, så meget at han i 1911, to år før han startede *det første økologiske selskab*, British Ecological Society, betegnede Warming som „the father of modern ecology“.

Som vi skal se senere, var der felter, hvor zoologerne havde været aktive indenfor det vi i dag kalder økologi, men som disciplin betragtet stod den zoologiske økologi ved århundredets begyndelse på et langt primitivere stade end den botaniske. En virkelig helhedspræget og sammenhængende zoologisk

økologi kan nok ikke dateres tidligere end 1927 med udgivelsen af den engelske zoolog Ch. Elton's bog „Animal ecology“. Den kan med forfatterens egne ord karakteriseres som „scientific natural history“, men trods dens rent verbale formuleringer har den haft umådelig betydning for økologiens teoridannelse og hele udvikling, omtrent som Warming's 30 år ældre lærebog i botanisk økologi.

Der er mange grunde til denne tidsforskydning indenfor de to parallelle discipliner. Her skal blot nævnes, at plante- og dyreriget jo ikke er sidestillede, uden planter ingen dyr. Planter er stationære og dyr omkringfarende. Dette nødvendiggør helt forskellige metoder til dataindsamling og analyse. Fællesskabet mellem de to sektorer træder først frem i fortolkningsfasen. Levevis er i dyreriget uendeligt meget mere varieret end i planteriget. Alene af disse grunde er det logisk, at etableringen af en botanisk økologi næsten er forudsætningen for en zoologisk og – dernæst – en samlet (holistisk) økologi.

For fuldstændighedens skyld må det dog nævnes, at studiet af de ferske vande var noget mere avanceret end den zoologiske økologi i bred almindelighed. Takket være schweizeren Forel, der i årene 1892–1904 offentliggjorde en række vigtige arbejder om Genfersøen, danskeren C. Wesenberg-Lund's (1867–1955) studier over danske søer og talrige ferskvandsdyr og tyskeren A. Thienemann's undersøgelser over nordtyske søer havde man allerede tidligt et rationelt inddelingsprincip for søtyper. Indenfor oceanografien havde Murray og Hjort bragt denne disciplin på en ganske rationel økologisk basis. Også Darwin's undersøgelser over koralrevenes opbygning og geografiske udbredelse (1842) og hans analyse af regnormenes betydning for mulddannelsen (1881) hører naturligt hjemme i den tidlige zoologiske økologi. Amerikaneren Shelford formulerede i 1911 sin „tolerancelov“, et supplement til Liebig's minimumslov. Han postulerede dermed, at de enkelte dyrearter har en karakteristisk optimumszone indenfor de enkelte kårfaktorers totale spillerum. I kølvandet af disse og lignende tanker opstod det meget benyttede begreb „økologisk valens“, et relativt mål for bredden af denne optimumszone.

Allerede i 1877 havde den tyske zoolog Möbius indført begrebet „biocoenose“ som betegnelse for et naturligt, mindre udsnit af naturen, i hans tilfælde en østersbanke, og alle de dermed associerede organismer, således forstået at biocönoson omfattede en gruppe organismer, hvis sammensætning med hensyn til arter og individer afspejlede et sæt kårfaktorer. Ændredes disse væsentligt, ændredes også samfundets struktur. Organismerne ansås at være gensidigt afhængige af hinanden. Dette sidste forblev gennem mange år det store, kontroversielle spørgsmål: Var dyresamfundet udtryk for gensidig afhængighed, eller var der blot tale om en gruppe organismer, der hver især fik deres miljøkrav opfyldt på stedet?

Fundamental for denne biocoenologiske forskning blev danskeren C. G. Joh. Petersen's (1860–1928) analyse af dyresamfundene i havet. Den største forskningsaktivitet indenfor området må dog nok betegnes som forsøg på at overføre

botanikernes langt mere avancerede begrebsverden på zoologiske problemstillinger. En virkelig sammenkobling af zoologi og botanik måtte imidlertid afvente økosystembegrebets udformning.

Populationen

Medens fysiologien betragter *individet* som den forskningsmæssige grundenhed, erkendte økologien tidligt, at det jo var grupper af individer, der indgik i naturens samspil, men først i den moderne økologi antog disse grupper karakter af det holistiske begreb *populationen*, som blev økologiens grundenhed, og som havde egenskaber udover summen af individernes. Populationsbegrebets vej ind i økologien fulgte en helt anden bane end det i akademiske kredse formulerede samfundsbegreb.

Som et led i den tidlige varsling af pestepidemier havde man i London siden begyndelsen af 1500'erne sammenstillet „Weekly Bills of Mortality“, hvor alle dødsfald registreredes, senere tillige dødsårsagerne og antallet af fødsler. På grundlag heraf formulerede Matthew Hale allerede i 1677 den første teori om, at en populations vækst fra et enkelt forældrepar skete som en geometrisk progression (rækken 2, 4, 8 osv.). Allerede 15 år tidligere havde John Graunt dog *beregnet*, at Londons befolkning burde fordoble sig på 64 år – den faktisk fundne fordoblingstid var 56 år. *Demografien* (populationsstatistik) var dermed etableret. Graunt brugte den for øvrigt til at gendrive tidens kronograf, Scaliger. Hvis denne havde ret i sin påstand, at Adam og Eva skulle tidsfæstes til 3948 f.Kr., burde der i 1662 have været 10^{26} mennesker på jorden. Det var der ikke, ergo havde Scaliger uret.

Tanken om populationernes geometriske vækst var således ikke ny, da Th. R. Malthus (1766–1834) i 1798 fremsatte tesen i sin – anonymt udkomne – bog „An Essay on the Principles of Population“. Malthus var ikke biolog, og han behandler kun menneskepopulationer og deres stræben mod det uopnåelige Utopia. Det i denne sammenhæng vigtige er, at han ikke erkender nogen øvre grænse for væksten. Matematisk formuleret var hans vækstligning: $N_t = N_0 e^{rt}$ eller, på differentialform, $dN/dt = rN$, hvor N er populationsstørrelsen generelt, og hvor subskripterne specielt refererer til tidspunkterne 0 og t ; r er vækstraten (= fødselsraten ÷ dødsraten, $b ÷ d$), senere betegnet som den Malthusianske parameter.

Når Malthus' betragtninger over populationsvæksten vandt så hurtig indpas i biologien, skyldes det nok især hans store indflydelse på Darwin's teoridannelser, men selvfølgelig også, at eksponentiel vækst faktisk forekommer i dyre- og plantepopulationers tidlige vækstfase.

Generelt vokser populationer dog ikke ubegrænset, der er lagt loft over væksten. Englænderen Michael Sadler indbyggede dette loft i sin „Law of Population“ (1830). Han hævder her, at menneskeslægten's frugtbarhed, alt andet lige,

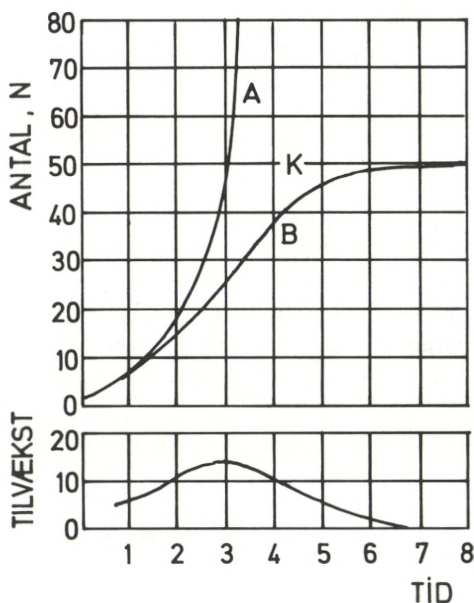


Fig. 1. Øverste figur viser en teoretisk populations størrelse (N) ved eksponentiel (A) og ved logistisk vækst (B) som funktion af tiden. K er den mætningsværdi, populationen asymptotisk nærmer sig.

Nederste figur viser nettotilvæksten som funktion af tiden for den logistiske vækstkurve (B). Bemærk, at vækstraten er størst midt på kurvens stejle stykke, og at den bliver nul, når populationsstørrelsen svarende til K er nået.

er omvendt afhængig af dens tæthed, dvs. at r i de ovennævnte udtryk ikke er konstant, men aftager, når N vokser. Med denne lov indførtes begrebet *tæthedsafhængighed*, der er central i al senere økologi.

Det blev belgieren P.-F. Verhulst (1804–1849), der i 1845 fremsatte den første simple og realistiske matematiske model for en kontinuerligt voksende populations vækst med indbygget øvre grænse. Denne model, af ham selv betegnet som *logistisk*, kom til at spille en enorm rolle i populationsøkologien, dels i sig selv og dels som udgangspunkt for utallige modifikationer. Verhulst's model gik ganske vist i glemmebogen, men blev genopdaget af amerikanerne Pearl og Reed i 1920, da de bragte den til anvendelse i deres prognoser for den amerikanske befolknings vækst og senere – for første gang – i forbindelse med analysen af eksperimentelle populationers vækst (bananfluer).

Populationsøkologien blev nu et hektisk arbejdsfelt. Man analyserede eksperimentelle og naturlige populationers vækstforløb og disses overensstemmelse med den logistiske vækst: $dN/dt = f(N)$, især dog i Verhulst's version: $dN/dt = rN(K-N/K)$, hvor K er populationsloftet, opfattet enten som grænsen for miljøets bæreevne (mætning, carrying capacity o.l.) eller som den populationstæthed, der udløser så kraftige indbyrdes påvirkninger, at naturlig livsudfoldelse hæmmes.

Den første syntese af populationsøkologiens teori, resultater og muligheder fremkom som amerikaneren A. J. Lotka's bog „The Elements of Physical Biology“ (1925). Trods vildskud og mange ret naive betragtninger blev den en

bibel for den tidlige populationsøkologi, vel især på grund af dens forsøg på eksakte matematiske formuleringer og dens stræben mod de store synteser. En ny injektion af tanker og ideer fulgte med russeren G. F. Gause's bog „The Struggle for Existence“ (1934).

Den næste landvinding kom indenfor analysen af samspil mellem to logistisk voksende populationer af samme eller forskellige arter. På det felt havde italieneren V. Volterra ydet fundamentale bidrag, der hurtigt vandt stor udbredelse i form af et appendix til amerikaneren Chapmans' bog „Animal Ecology“.

Populationsøkologien var dermed udstyret med teorier og modeloplæg, der satte den i stand til at analysere populationsvækst kvantitativt, men fortsat med kraftig skelen til udviklingen indenfor den humane demografi.

Produktionsbiologi

En tredje sektor af biologien, der nu ligeledes er opsøgt i økologien, markerede sig tidligt: studiet af forskellige former for biologisk produktion. Denne klassiske produktionsbiologi udsprang af det praktiske livs interesse i vegetabilsk og animalsk produktion, men har i sidste instans at gøre med menneskets udnyttelse og beherskelse af naturen. Af samme grund må den vel betragtes som den aller-ældste del af økologien.

Det er naturligt, at den som sin vigtigste støttedisciplin har haft fysiologien, der jo – ganske vist på individniveau – definerer produktion som tilvækst i legemsvægt (biomasse). Hovedproblemet i økologien har her været at omforme disse fysiologiske betragtninger, så de kunne bringes i anvendelse på populationsniveauet, hvor produktionen præsteres af et stort antal individer, der tilsammen udgør en population med karakteristisk fødsels-, vækst- og dødsrate. Dette er imidlertid nært knyttet til selve økosystembegrebet og vil blive omtalt i næste afsnit.

Foruden til fysiologien står økologien indenfor dette tema også i stor gæld til især landbrugets mere målrettede forsøgsvirksomhed. Det kan diskuteres, hvem der indførte markforsøget som en hjælp til udviklingen af en rationel produktionsbiologi, men da englænderne Lawes og Gilbert i 1843 grundlagde Rothamsted Experimental Station, satte det nok mere end nogen anden enkeltbegivenhed skub i tingene. Hurtigt derefter skød forsøgsstationer for planteavl og husdyrbrug op over hele verden, herhjemme oprettedes Askov Forsøgsstation i 1885. Resultaterne af disse langvarige og minutiøst kontrollerede markforsøg har gennem tiderne leveret store mængder data, der har fundet anvendelse i den økologiske analyse.

Et er imidlertid at kunne indsamle data indenfor sådanne, oprindeligt adskilte sektorer af biologien som samfundsanalyse, populationsanalyse og produktionsbiologi, noget andet at bringe dem sammen i en økologisk helhedsbetragtning.

Det er forsøgene i den retning, der mere end andet kan berettigede til at drage en grænse mellem en klassisk og en moderne fase i økologien. At der faktisk er tale om forskellige sider af samme sag, vil for de tre her nævnte discipliners vedkommende fremgå af et eksempel.

Enhver ved, at navnet på det gamle danske jordmål, 1 tønne land, hentyder til, at dette areal ved tilsåning kræver 1 td. korn. I forbindelse med den store landmåling i 1681–83 blev målet standardiseret som et rent flademål (1 td. land = 14.000 sjællandske kvadratalen = 5516 m²). Det lyder biologisk urimeligt, at man ved tilsåning af samme areal skulle bruge 1 td. korn, uanset om det var rug, havre, byg eller hvede. Før 1681 var 1 td. land da også et udsædsmål, og selve arealets størrelse varierede efter bonitet (landsdel) og kornsort. På et bestemt sted i landet var forholdet f. eks. dette: 1 td. (byg-sæde)land = $\frac{2}{3}$ td. (rugsæde)land = 213 $\frac{1}{3}$ Hamborg kvadratroder = 4485 m². Heraf følger, at 1 td. (byg-sæde)land = 4485 m², og 1 td. (rugsæde)land = 6728 m². Det giver den økologiske mening, som forsvandt med standardiseringen: byg skal erfaringsmæssigt sås tættere end rug, men hvorfor? *Erfaring på stedet* viser, at man får det største nettoudbytte, hvis kornet sås passende tæt. Sår man for tyndt, udnyttes jorden dårligt (den samme jord kunne have båret en større høst), og samspillet med ukrudt giver fordel til det sidste, der kan „kvæle“ kornet og reducere udbyttet. Sår man for tæt, kan ukrudtets (interspecifikke) konkurrence nok begrænses, men til gengæld „trykker“ kornplanterne hinanden (intraspecifik konkurrence), hvorved udbyttet også begrænses. Bondevisdommen afspejler en populationsøkologisk eksperimentering og et dertil hørende teknisk sprog, men resultaterne af disse eksperimenter med optimering af planteafstande omskrives til produktionsøkologi som forskellen mellem udbytte og udsæd (fold). Således omskrevet ses det samme problem at have sin naturlige plads i vegetationsanalyse, plantesociologi, populationsøkologi og produktionsøkologi.

DEN MODERNE ØKOLOGI

Efter nu i grove træk at have betragtet økologien i historisk perspektiv vil det være naturligt at spørge, hvad moderne økologi da er. Den er ikke radikalt anderledes. De typer økologisk forskning, der foregik tidligere, praktiseres stadigvæk, blot måske med bedre hjælpemidler og i mere raffineret udformning. Forskellen ligger mere i den overordnede idé eller filosofi end i de konkrete forskningsaktiviteter. Personligt vil jeg karakterisere den moderne økologi der- ved, at den har *økosystemet* som en overordnet referenceramme. Det indebærer langtfra, at al moderne økologisk forskning også beskæftiger sig med økosyste- met som sådant, men det fremgår næsten altid, at økologerne i det mindste *tænker sig* deres forskningstemaer placeret i en økosystemsammenhæng, og at resultaterne diskuteres på den baggrund.

Økosystemet – energistrøm og stofkredsløb

Selve begrebet „økosystem“ indførtes af Tansley (1935). Han forstod herved hele komplekset af naturligt sameksisterende organismer (planter og dyr) samt alle miljøets fysiske og kemiske faktorer (klima, jordbund osv.), alt opfattet som dele af et fysisk system. Indenfor systemet er alle disse dele faktorer i et indbyrdes samspil. Systemet opretholdes gennem disse interaktioner, og de er med tilnærmelse i ligevægt i det modne økosystem.

Som først påpeget af amerikaneren Lindeman (1942) er økosystemets funktionelle identitet knyttet til dets to fundamentale processer, energistrømmen og stofkredsløbet, der er tæt kobled under passagen gennem økosystemets fødekæder (trofiske niveauer).

Af den totale solstråling afgives ca. 50 % indenfor bølgelængder (Photosynthetic Active Radiation – PAR), der kan absorberes af planternes pigment og omdannes til potentiel kemisk energi bundet i de af planterne opbyggede organiske forbindelser, primært kulhydrat. Et plantedækkes udnyttelse af solenergien er dog af mange grunde oftest langt under 1 % på årsbasis, og heraf taber økosystemet atter omkring halvdelen gennem planternes egen respiration (R_1). Den af biomassen B_1 præsterede netto primærproduktion er således en beskeden del af den potentielt mulige. Den udgør imidlertid det materielle grundlag for hele resten af økosystemet, enten direkte eller efter omdannelse til animalske produkter. Den ovennævnte kobling af energistrøm og stofkredsløb viser sig her ved, at biomasse, produktion, respiration osv. lader sig angive både som energimål og som de vægtmængder stof, hvortil energien er bundet. Hvilken af disse muligheder man ønsker at bruge, afhænger af det aktuelle problems karakter. Den overordnede regnskabsaflæggelse for økosystemets processer sker dog konventionelt i energimål (joule, kalorier etc.).

Et økosystem-diagram, som det i Fig. 2 viste, udløser mange interessante økologiske spørgsmål. Kun en smagsprøve kan gives her. Lad os se på pilen C_2 , altså omfanget af herbivorenes afgræsning af vegetationen og alle andre former for udnyttelse af vegetabilsk føde (dvs. bladlus, der suger plantesaft, sommerfuglelarver, der æder blade, egern, der æder hasselnødder, agern og granfrø). For en præcis angivelse af C_2 måtte vi altså kende alle herbivorenes samlede indhug på plantearterne i B_1 . Det er en umulig opgave i et reelt økosystem, f. eks. en skov, hvor der måske er 1000 forskellige herbivorer hver med sit specielle fødevalg. Et stykke vej kan man dog ofte komme ved at koncentrere den detaljerede analyse om de ret få arter, der er ansvarlige for den væsentligste del af energistrømmen, og som derfor kan tillægges særlig stor betydning for den betragtede proces. Under forudsætning af, at rimeligt sikre mål kan fremskaffes, udtrykker forholdet C_2/P_1 (generelt C_n/P_{n-1}) den effektivitet, hvormed et trofisk niveau (eller de betragtede populationer) udnytter (*exploiterer*) det foregående niveaus produktion eller sin nærmere definerede føderessource. Jo

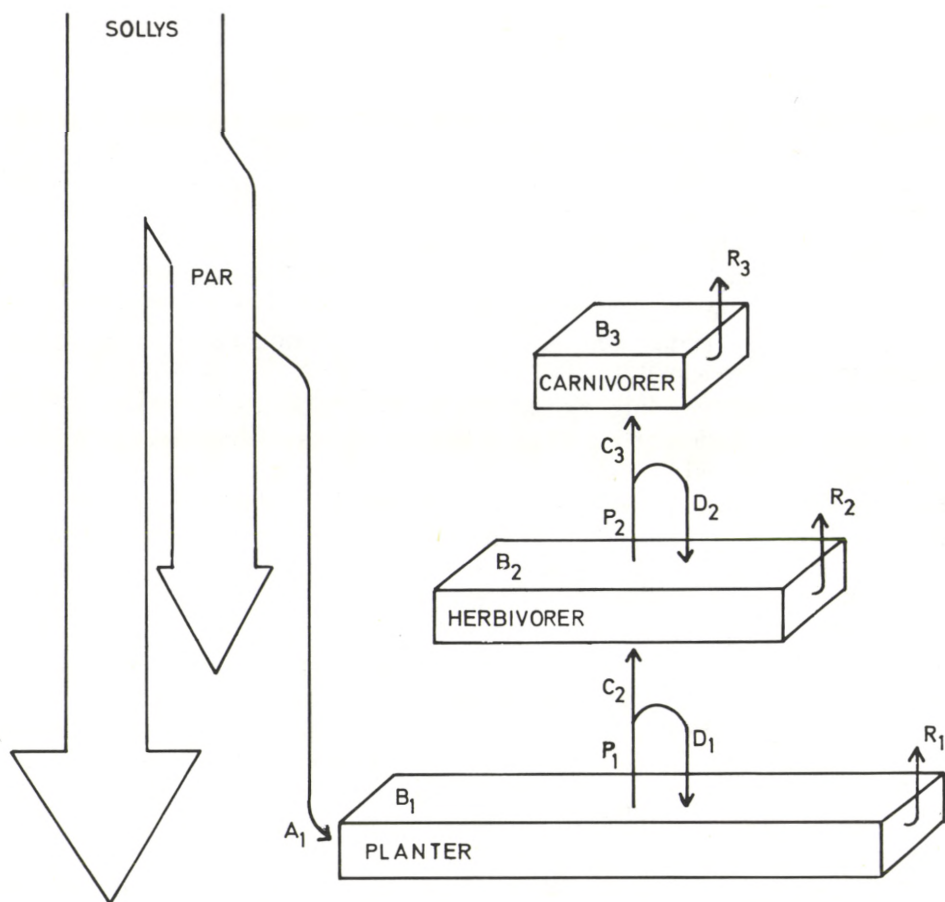


Fig. 2. Ethvert økosystem har (som her) mindst 3 men oftest 5–7 trofiske niveauer (kasserne). Disses størrelse angives ved deres gennemsnitlige biomasse på årsbasis (B) udtrykt i energi eller vægtmængde. B_1 indeholder økosystemets primære producenter, dvs. alle grønne planter; B_2 alle organismer, der lever af vegetabilisk føde (herbivorer), idet dyr, der lever af blandet kost (omnivorere) indregnes i forhold til plantekostens andel; B_3 indeholder alle dyr, der lever af animalsk føde (carnivorer). Hvis økosystemet er i ligevægt, dvs. alle puljer og strømme er konstante, må ethvert trofisk niveau's biomasse (B_n) præstere en vis produktion (P_n) og afholde leveomkostninger (R_n) ved løbende konsumtion (C_n) af det foregående niveau's produktion (P_{n-1}). Den del af et niveau's produktion, der ikke konsumeres i live, men ender som dødt materiale (løvfald, selvdøde dyr osv.) overføres som dette niveau's bidrag (D_n) til økosystemets detrituspulje, hvor det nedbrydes på analog vis. Sker der ændringer i biomasserne eller detrituspuljens størrelse, er dette udtryk for, at økosystemet er i udvikling mod en anden tilstand.

større denne brøk er, jo bedre er herbivorenes evne til at finde deres føde, eller jo større del af produktionen i B_1 foreligger i netop den form, de betragtede arter fordrer. For skovens vedkommende – i modsætning til et græsareal – sker størstedelen af den (store) produktion i form af vedmasse. Dette produkt konsumeres kun i ringe grad af dyr, men omsættes først og fremmest af mikroorganismer (svampe og bakterier). Konsekvensen er, at brøkens nævner vil være stor og C_2/P_1 dermed lille i en skov sammenlignet med et græsareal. Da P_1 imidlertid er stor, må også D_1 (bidraget til detrituspuljen) blive stor med det resultat, at en stor del af skovens produktion ender som dødt plantemateriale (detritus). Da dette omsættes langsomt, er der i skoven en stor pulje af ophobet detritus. C_2/P_1 kan altså bringes til at sige noget om forskellige økosystemers særpræg.

En del af konsumtionen (C_n) assimileres, dvs. optages gennem tarmkanalens væg (A_n/C_n). Denne *assimilationseffektivitet* siger først og fremmest noget om den indtagne fødes kvalitet. For rovdyr, der æder skært kød, er A_n/C_n ofte = 0.8–0.9, altså 80–90 %, hvorimod en græshoppe, der æder græs, kun assilerer 20–30 %. *Fødevalget* bringes hermed i økologisk perspektiv: der knytter sig en forskellig og ofte ret karakteristisk udnyttelsesgrad til forskellige former for føde: blade, græs, plantesaft, hele mus eller skært kød.

En del af den assimilerede føde medgår til produktion (P_n/A_n), resten til respiration (R_n/A_n). Forholdet mellem de to poster siger noget om prisen for at opretholde et givet organisationsniveau eller om udgifterne, der er forbundne med fødeerhvervelsen. Som alternativ til den ovenfor anførte netto produktions-effektivitet, kan brutto-produktionseffektiviteten angives ved P_n/C_n .

I en mere overordnet betragtning kunne man være interesseret i at sammenligne produktionen i to på hinanden følgende led i en fødekæde eller trofiske niveauer. Denne såkaldte *økologiske effektivitet* fremkommer som $C_n/P_{n-1} \times A_n/C_n \times P_n/A_n = P_n/P_{n-1}$. I simple (eksperimentelle) økosystemer, hvor denne relation er målt, har den vist sig at være ganske lav, 5–15 %, og i reelle økosystemer må den forventes at være betydeligt lavere, ikke mindst fordi efterspørgslen på føde ikke altid kan tilfredsstilles til ethvert tidspunkt, og fordi produktionen er så ujævnt fordelt over økosystemet, at konsumenterne ikke altid kan finde den.

Af disse sidste bemærkninger vil det fremgå, at vore hidtidige betragtninger har været stærkt forenklede. Det er ikke tilstrækkeligt at betragte totale produktioner, konsumtioner osv. Tidsforløbet af disse processer er helt afgørende, således at de alle må beskrives som produktionsrater, konsumtionsrater osv.

Det er fremgået, at biomassen kan betragtes som et produktionsapparat, og at det er den præsterede produktion, der på lang sigt udgør ressourcerne. Dette glemmes ofte, fordi vi direkte kan se biomasserne, men ikke produktionen. De to ting må imidlertid holdes skarpt adskilte. En tropisk regnskov – frodig at se på – har pr. m^2 overflade en plantebiomasse, der er ca. 5000 gange større end

Nordsøens, men den årlige produktion pr. m² er kun ca. 5 gange større. Dette groteske „synsbedrag“ skyldes de store træers langsomme vækst i sammenligning med de mikroskopiske algers mange generationer om året.

Et andet bedrag, vi ofte gør os skyldige i, er en undervurdering af detrituspuljens størrelse. Selv i en skov, der består af store træer, er detrituspuljen den største kategori af organisk materiale, større end den, der udgøres af skovens træer og alle andre levende organismer tilsammen. I denne sammenhæng er det værd at nævne, at omkring 90 % af skovens produktion omsættes i detrituskæden, medens græsningskæden (planter – herbivorer – carnivorer), det vi vel til daglig identificerer med økosystemet, kun omsætter 10 %.

Samspilsformer i økosystemet

Den økologiske energetik er et meget aktivt forskningsfelt i disse år. Den bygger på den i foregående afsnit omtalte trofisk-dynamiske betragtningsmåde. Den hyppige brug af denne må imidlertid ikke tages som udtryk for, at den giver en udtømmende beskrivelse af økosystemet. Den er specielt udformet til at belyse stof- og energitransport. Hvor dette ikke er målet, kan den desuden ofte være nyttig, hvis man ønsker at bringe økosystemets processer ind i en slags regnskabsbetragtning („naturens balance“). For mange problemer, især af populationsøkologisk art, er de økologiske processers energetiske slutresultat lidet oplysende eller måske ganske irrelevant. Interessen kan være knyttet til selve processernes natur eller forløb. I så fald må de naturligvis aflædes til det de er: forskellige former for samspil mellem organismer. Et eksempel kan tjene til illustration af samspilsformer.

Gennem årene 1947–59 gennemførte H. N. Southern en minutløs analyse af natuglens populationsbiologi og -dynamik i en blandingsskov, Wytham Woods, nær Oxford i England (areal 525 ha). Sideløbende registreredes bestandstæthed af smågnavere („mus“), der er uglernes helt dominerende føderessource.

Figur 3 viser resultaterne i koncentreret form. For uglernes vedkommende kan alle data betragtes som eksakte, medens de anførte data for musebestande har statistisk karakter.

Uglerne er stærkt territoriehævdende, men det fremgår, at antallet af territorier, der tilsammen dækker hele skovens areal, har været støt voksende indenfor den betragtede periode. Hvert territorium tilhører et enkelt uglepar, og det rummer en redeplads. Erhvervelsen af et territorium medfører dog ikke nødvendigvis, at ejerparret også påbegynder æglægning. Ugler lægger maksimalt 3 æg pr. kuld. En teoretisk maksimal ægproduktion for populationen som helhed ville således være 3 gange antallet af territorier. Dette teoretiske maksimum nås dog aldrig, da kun territorier med yngleaktivitet bidrager. Derved sker en reduktion til 3 gange antallet af disse. Endvidere er kun en del af ægkuldene fulltallige. Af det faktisk lagte antal æg klækkes kun en del, og nogle unger dør i

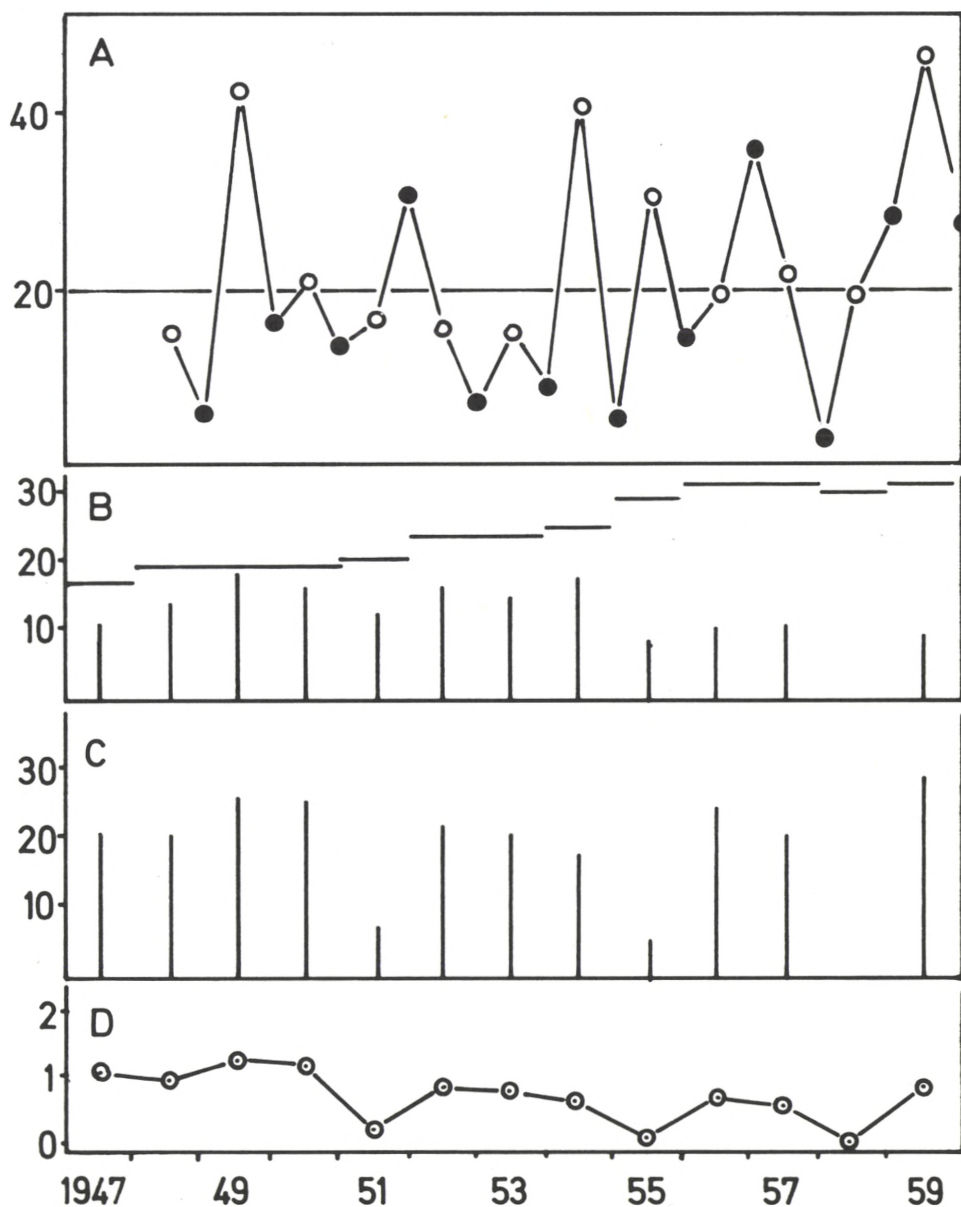


Fig. 3. Kurven A viser musetætheden som antal pr. ha sommer (○) og vinter (●) i Wytham Woods gennem årene 1948–1959. Den vandrette linie ved 20 mus pr. ha forklares i teksten. Sektion B viser dels antallet af ugleterritorier (trappen), dels antal ynglende uglepar (søjlerne) i skoven som helhed gennem årene 1947–1959. Sektion C viser antallet af flyvefærdige ugleunger produceret i skoven som helhed i årene 1947–1959. Sektion D viser ungeproduktionen udtrykt som antal flyvefærdige unger produceret pr. territorium. Se i øvrigt teksten. (På grundlag af Southern, 1970).

reden inden de bliver flyvefærdige. Antallet af producerede, flyvefærdige unger er således reduceret i forhold til de ovennævnte teoretiske maksima. Af årets produktion forbliver en del i skoven til den følgende sæson, hvor de så deltager i kampen om territorier. Resten falder som ofre for vinterdødelighed, eller de udvandrer fra skoven. Figuren viser endvidere musebestandens størrelse (tæthed) sommer og vinter gennem årene. Sommeren er den periode, hvor uglernes ressourceforbrug er størst, idet der da må skaffes føde til både forældrene og de opvoksende unger. Vinterens ressourceforbrug er væsentligt mindre, men som det ses, er musebestanden gennemgående også meget mindre.

Den her refererede undersøgelse er en af de grundigste populationsdynamiske analyser i den økologiske litteratur. Enhver tænkelig facet af uglernes populationsbiologi er godt belyst. Det samme gælder detaljerne i skovens opdeling i territorier, disses antal og grænsernes forløb. Af figuren ses, at de 525 ha blandingsskov (altså meget uensartet skov) i 1947 var opdelt i 17 territorier, og at antallet efterhånden voksede til 32. Den gennemsnitlige territoriестørrelse faldt altså næsten til halvdelen, og kampen om dem blev tilsvarende hæftigere. Musebestandens størrelse er bestemt ved statistisk bearbejdning af fældefangster, og der er tale om gennemsnitsværdier for hele den uensartede skov. Det enkelte uglepars tilgængelige ressourcer indenfor eget territorium er således strengt taget ukendt, men det antages, at musebestandens svingninger op og ned dog følges ad i hele skoven.

Fig. 3 viser, at antallet af uglepar (territorier) voksede jævnt fra 17 i 1947 til 32 i 1959, men at ungeproduktionen – bortset fra 3 magre år – lå fast på ca. 20. Hvorfor dette produktionsloft? Spørgsmål af denne type er ofte et kernepunkt i økologiske analyser, således f. eks.: Hvorfor vokser en population eller en produktion ikke så meget som føderessourcerne synes at tillade? Hvad kan man gøre for at øge produktionen? Hvor stor en del af populationen kan fjernes uden at skade bestanden, dvs. produktionsapparatet? Dette er jo Nordsøfiskeriets kardinalspørgsmål. Ofte er det indlysende at angribe sådanne problemer energetisk, men i mange tilfælde kommer energetikken til kort. Dette gælder f. eks. her og meget ofte, hvis det drejer sig om planteproduktion og styring af naturarealer.

En energetisk analyse af uglesituationen vil blot afsløre, at tilvæksten af ugler naturligvis må medføre et merforbrug af mus. Musene synes dog at dø til nærmest ingen nytte, idet uglernes ungeproduktion forbliver uændret og brutto-produktionseffektiviteten (P_n/C_n) rundt regnet halveres. Merforbruget indgår på uigennemskuelig måde i uglernes leveomkostninger, der altså øges, men hvorfor og hvordan? Grunden til at energetiken må lade disse spørgsmål henstå ubesvarede vil fremgå senere.

Kan vi da ud fra en analyse af uglernes samspilsformer gøre rede herfor og for populationsloftet? Efter en omfattende statistisk analyse af talmaterialet – som diskret udelades her – tegner der sig følgende billede, jævnfør Fig. 3.

Musebestanden har været stærkt svingende gennem årene og som regel lavest

om vinteren. Ugler er rovdyr (prædatorer) med mus som byttedyr. Det er naturligt først at se på dette prædator-bytte samspil. En analyse viser, at ungeproduktionen faktisk vokser med musetætheden, dog kun op til en tæthed på ca. 20 mus pr. ha (den vandrette streg gennem kurven). Alt i alt må det konstateres, at musetætheden i en vis udstrækning begrænser uglernes ungeproduktion, på afgørende måde dog kun i årene 1951, 1955 og 1958. Inden vi forlader dette samspil mellem to trofiske niveauer bør det dog noteres, at det jo også har en anden side, nemlig om uglernes prædation bidrager til at holde musenes antal nede. Dette spørgsmål kan ikke besvares ud fra de foreliggende data, kurvens forløb tyder dog ikke på at indflydelsen er særlig stor.

Dernæst samspil indenfor samme trofiske niveau. Er uglerne i indbyrdes konkurrence om musene? Spørgsmålet må besvares med et nej, se senere. Er de i konkurrence med andre rovdyr, der udnytter mus som bytte, f. eks. ræv, lækat, mår osv.? Sandsynligvis, men spørgsmålet kan ikke besvares konkret.

Som nævnt „burde“ uglerne kunne producere 3, hvor de gennemsnitligt kun har præsteret 1 unge pr. par. Blandt årsager til denne manko må nævnes, at der lægges færre end tre æg, at nogle lagte æg ikke klækkes, at nogle klækkede unger dør tidligt i reden. Den manglende klækning er af en vis betydning, men i øvrigt spiller disse forhold ikke nogen stor rolle. Af Fig. 3 fremgår derimod, at påfaldende mange uglepar overhovedet ikke lægger æg, i 1958 gjaldt dette hele bestanden. Denne *manglende æglægning* viser sig at være den vigtigste enkeltårsag til den reducerede ungeproduktion, og den har sin forklaring i uglernes territoriale adfærd, hvis begivenhedsforløb er dette: I det sene efterår bekrieger uglerne hinanden, og de sejrrige tilkæmper sig ejendomsret over et territorium. I løbet af december måned er denne fase afsluttet, derefter begynder redebygning og forberedelse til eventuel æglægning. Her viser det sig imidlertid, at de ugler, der gennem territoriekrigen kun blev ejere af de mindste eller „dårligste“ territorier, ofte undlader at bygge rede og lægge æg. Fig. 3 viser, at territoriernes antal i løbet af 12 år ændredes til det dobbelte og deres gennemsnitlige størrelse derfor til ca. halvdelen. Heraf følger, at jo flere territorier der opstår, jo flere uglepar undlader da også at yngle. Dette er grunden til, at ungeproduktionen ikke stiger, men låses fast ved et produktionsloft. Hvorledes uglerne når frem til „beslutningen“ om ikke at bygge rede eller ikke at lægge æg, får stå hen i det uvisse, men en eller anden form for „kvalitetsbedømmelse“ må vel ligge til grund. Det var nærliggende at foreslå „musetæthed“ som et kriterium for kvalitet. Det rummer dog sine problemer. På det tidspunkt, hvor æglægning finder sted, er musebestanden normalt nær sit årlige minimum, medens toppen nås i sensommeren. Opføringen af ungerne kommer således til at finde sted ved en musetæthed, der er meget forskellig fra den, der gjaldt, da æggene blev lagt. En vurdering af territoriets muligheder under spidsbelastningen om sommeren synes vanskelig at foretage i marts.

Endnu et samspil må nævnes: I år, hvor ungeproduktionen er lav, opsuges

de fleste eller alle ungerne i skovens egen uglebestand. Er produktionen derimod stor, kan kun et fåtal af årets unger tilkæmpe sig et territorium, medens resten må udvandre til andre lokaliteter. Dette afslører et problem i den energetiske analyse af økosystemer, nemlig at intet økosystem er lukket mod sine omgivelser, og at eksport og import fra det betragtede økosystem må indgå i slutregnskabet. Dette er jo netop forklaringen på at begrebet „biosfære“ er en realitet, nemlig et samspil mellem alle eksisterende økosystemer, især formidlet gennem vor klodes interne stofkredsløb.

Afsluttende kan vi altså sige om vor uglebestand, at den er eksempel på en population, hvis afkomsproduktion er mindre end det maksimalt mulige, men dog stor nok til, at den kan opretholde sig selv og endog afgive individer til omverdenen. Den er gennem en række samspil underkastet en næsten perfekt naturlig regulering. Musetæthed er i en vis udstrækning begrænsende for dens størrelse, men uglernes territoriale ufordragelighed medfører, at musebehovet må dækkes indenfor eget territorium, således at uglerne kun i ringe grad kommer i direkte konkurrence om musene. Kommer den territoriale adfærd til kraftig udtryk, da bliver en større del af territorierne små. Dette resulterer i reduceret ungeproduktion og dermed i stabilisering af bestanden. Skulle produktionen skyde over populationsloftet på ca. 30 par, fungerer ungeudvandringen som en ventil til finjustering af systemet.

Økologien på parameterform

Den tidligere nævnte, direkte eller indirekte, binding af den moderne økologi til økosystembegrebet har givet den en ny drejning. Den mere i det konkrete arbejdende økologi trives fortsat og er en forudsætning for yderligere fremskridt, men den har fået en stor og hastigt voksende overbygning i form af et hierarki af abstraktionsniveauer. Denne mere abstrakte økologi stræber mod synteser og generaliseringer, og af samme grund er det især dem, der har kunnet notere betydelig interesse udenfor økologernes egen kreds. Generaliseringerne nås i princippet derved, at de konkrete organismer i en vis, biologisk acceptabel, udstrækning aflædes deres mest specielle særpræg og reduceres til aktører i de økologiske processer.

For forståelsen af at ethvert økologisk udsagn er af statistisk natur og i øvrigt umådelig sammensat, må vi gøre en afstikker ind i de økologiske arbejds-metoders verden. Lad os betragte et økosystem (S_0), stort eller lille, en skov eller et akvarium. Lad os endvidere antage, at systemet har ændret sig med tiden, og at det specielt er disse ændringers art, retning og hastighed, der interesserer os. Systemets nuværende tilstand (S_0) er med andre ord en konsekvens af en tidligere tilstand, og vi ønsker at forudsige tilstanden (S_τ) et tids-interval (τ) senere, hvor τ kan være 1 time, uge, år eller århundrede, alt efter problemets art.

Ændringen $S_0 \rightarrow S_\tau$ opfattes som resultat af visse kræfters påvirkning. Vi må derfor have formuleret visse *transformationslove*, der som en *operator* (O) kan bringes til anvendelse på S_0 og derved transformere dette til S_τ . I denne operator må i al fald indgå (1) visse elementer af en *tilstandsbeskrivelse* af systemets øjeblikkelige tilstand, (2) et *historisk element* (t), der afspejler systemets tidsmæssige afhængighed af en tidligere tilstand, (3) det tidsinterval (τ), over hvilket vi ønsker at udstrække prognosen, samt (4) nogle *parametre* (P), der selv er uafhængige af både S og t. O kan dermed betragtes som det maskineri, der med S_0 som input giver S_τ som output.

Hele denne procedure forudsætter, at den tilstandsbeskrivelse af systemet, som er vort udgangspunkt, er udformet på en sådan måde, at den er *dynamisk tilstrækkelig*, dvs. at man med den som grundlag kan konstruere en dertil svarende operator $O(S, P, t, \tau)$, der kan transformere systemet og give de nuværende tilstandsvariable de værdier, der hører til den fremtidige tilstand. Med en analogi fra geometrien kan systemets ændring i tid opfattes som en ændret placering i et mangedimensionalt rum, hvor hver variabel har sin akse. Operatoren bliver dermed den ligning, der beskriver systemets bane.

Sagt i al korthed er den moderne økologis indhold mest af alt bestræbelsen på at udforme tilstandsbeskrivelser og dermed forenelige operatorer til brug for analyse af økologiske processer. Denne opgave er stor, selv for små og simple systemer, og den vanskeliggøres af at tilstandsbeskrivelse og operator er komplementære begreber. Man kan ikke udforme en dynamisk tilstrækkelig tilstandsbeskrivelse, før man kender strukturen af den operator, der skal bringes i anvendelse, og den kan man, omvendt, ikke strukturere, før man kender den tilstandsbeskrivelse, den skal operere på. („Først bagefter ved man, hvad man skulle have gjort“). Heri ligger en stor del af forklaringen på atomiseringen af den moderne økologi. Den selvsamme situation kan give anledning til mange forskellige tilstandsbeskrivelser, der kræver hver sin operator. Da en enkelt person ikke kan være fuldt fortrolig med alle discipliners teori og praksis, tvinges økologen til at formulere tilstandsbeskrivelser og operatorer, hvis variable lader sig beskrive og måle ved hjælp af de metoder, der er gængse indenfor de grunddiscipliner, som den pågældende behersker eller lærer sig at beherske. Det er i høj grad sådanne menneskelige begrænsninger, der er årsagen til at økologien udfolder sig i form af pedologiske, marinbiologiske, botaniske, zoologiske, fysiologiske, biokemiske, kemiske, matematiske og mange andre underdiscipliner. Det er slet ikke underligt, at økologien ikke er nået så langt endnu med de mere holistiske betragtninger. Opgaven er formidabel og erfaringen så ringe, bl. a. fordi økologien som arbejdende, holistisk disciplin er så ung, at den *første internationale økologiske kongres* blev afholdt i 1974 og for øvrigt med hovedtemaet: Unifying Concepts in Ecology. Heller ikke er økologien så skråsikker, som mange tror.

Det er vigtigt at erkende, at dynamisk tilstrækkelige tilstandsbeskrivelser og

realistiske operatører er uløseligt sammenknyttede, og at begge må indeholde alle de momenter, man ønsker inddraget i betragtningen af systemet. De simpleste (ofte = de mindste) systemer leverer ofte de mest realistiske operatører. Som leverandør af operator-komponenter har selv tilsyneladende „ligegyldige“ detailstudier meget stor betydning. Hundreder af eksempler kunne nævnes, og det fremgår med al tydelighed deraf, at den nyere tids økologiske teoridannelser først og fremmest er udformet ved at drive minedrift på den eksisterende litteraturs mikrobiologiske, botaniske og zoologiske detailstudier suppleret med teori-orienteret eksperimentelt arbejde. En god introduktion til denne økologi på parameterform gives af May (1976).

For større systemer, f. eks. en skov, må man, alene på grund af arbejdets omfang, renoncere på detaljer i tilstandsbeskrivelser og operatører. I den allernyeste tid har man søgt nye veje bl. a. til at bevare en vis detailrigdom ved at etablere systemøkologisk forskning som teamwork. Et større antal specialister leverer hver sine professionelle bidrag til dataindsamlingen og deltager i udformningen af de fælles tilstandsbeskrivelser og operatører. På initiativ af ICSU (International Council of Scientific Unions) startede således i begyndelsen af 1960'erne det såkaldte International Biological Programme (IBP). Over hele jorden etableredes et antal forskningsområder (herhjemme bøgeskovsprojektet i Hestehaven ved Rønne), alle repræsenterende landskabselementer, der er typiske for de pågældende regioner. Resultaterne af disse samarbejdsprojekter er begyndt at komme, men de er dog endnu for størstedelens vedkommende på bearbejdningsstadiet. Som et biprodukt af bestræbelsen på at standardisere analysemetoder og anden teknik er der udkommet en allerede lang serie af metodologiske monografier, IBP Handbooks, der utvivlsomt vil spille en stor rolle for den videre udvikling af økologien og dens metoder.

For de allerstørste systemer, de globale, er det hverken muligt eller ønskeligt at operere med stor detailrigdom i tilstandsbeskrivelserne, bl. a. af den grund, at man helst overlader det til atmosfæren eller havet at udjævne mest muligt af variationen, før måling foretages. De væsentligste bidrag til denne sektors modelformuleringer og de tilhørende analyser kommer især fra discipliner som geologi, geokemi, geofysik, meteorologi, klimatologi og oceanologi. Ikke mindst satellitdata og andre former for fjernmonitoring spiller en stor rolle.

Uanset niveau i hierarkiet af tilstandsbeskrivelser er det ikke givet, at selv den perfekte kombination af tilstandsbeskrivelse og operator også vil resultere i acceptable eller nyttige prognoser. Foruden at være dynamisk må de også være *empirisk tilstrækkelige*, dvs. at de må bygge på variable, der lader sig måle på tilfredsstillende måde, specielt således at den statistiske usikkerhed, der knytter sig til prognosen, ikke er så stor, at den kan tilsløre systematiske fejl af betydning. I forbindelse med ugle-situationen konstateredes det, at en energetisk analyse ikke ville kunne føre til den klaring af begreberne, som blev opnået ved at analysere samspillene. Årsagen hertil var netop, at den energetiske model

ikke var empirisk tilstrækkelig, idet vi ikke ville kunne måle, hvilket merforbrug af energi der knyttede sig til uglernes deltagelse i territorialkampene.

Af ovenstående fremgår, at økologien aldrig vil kunne udtale sig med fuld sikkerhed om ret meget, mest fordi økologernes *fortolkning* af resultaterne udgør så stor en del af det samlede udsagn, at selv fuldstændigt korrekte data teoretisk kan føre til forkerte konklusioner. Selv i de tilfælde, hvor det økologiske udsagn kun er formuleret i ord, betjener man sig næsten altid af en model, og modellen må verificeres, før den kan antages at afspejle virkeligheden.

Biosfæren

Mange aktuelle, økologiske problemer har global karakter, dvs. de er knyttet til *biosfæren*, summen af alle klodens økosystemer med tilhørende stofkredsløb.

Vi har hidtil betragtet energetiske og populationsøkologiske processer, der er knyttet til et enkelt økosystem, f. eks. *en skov*. Vi har også konstateret at tilstandsbeskrivelser og operatorer, der udformes til den anvendelse, trods stor forenkling hurtigt bliver meget komplicerede. Tænkte vi os analysen udstrakt til at omfatte f. eks. *alle bøgeskove*, ville klima- og vækstparametre blot blive gennemsnitsværdier, der ikke har gyldighed noget enkelt sted. Skulle vi yderligere sammenfatte *alle skove* eller endog alle landjordens, de ferske vandes og verdenshavenes økosystemer og analysere dem under ét, ville vi blive kvalt i detaljer, så vi end ikke kunne vurdere eller verificere modellens output.

Modeller for biosfærens totale funktion må angribes „ovenfra“, og vi må benytte tilstandsbeskrivelser og operatorer, der er bygget op ved hjælp af data hentet fra helt andre discipliner end dem der betjener lokale økosystemanalyser.

Princippet i opbygningen af en model som den i Fig. 4 viste er, at man først indsætter de pålideligste tal, der dog immervæk er skøn, og „skubber“ usikkerheden eller uvidenheden foran sig til andre sektorer i modellen. Derved opnår man det bedste fodfæste og provokerer samtidig til fornyet vurdering af de mest usikre poster, således at modellen kan revideres og forbedres. For denne models vedkommende vil denne revisionsproces fortsætte i al fremtid.

Vi skal her blot se på en enkelt facet af modellen. Forskere med speciel indsigt i atmosfærekemi og -fysik, hævder, at denne indeholder ialt 670×10^9 ton kulstof (C) i form af kuldioxid (CO_2), men at koncentrationen af CO_2 er voksende, i perioden 1957–1971 således fra 312 til 322 milliontedele (ppm). Af andre kilder fremgår, at også menneskehedens brændselsforbrug har været stigende, og at det på modelleringstidspunktet androg et årligt udslip til atmosfæren på 3.6×10^9 t C i form af CO_2 . Disse to vækstforløb betragtet i sammenhæng førte til den (sandsynlige) *teori*, at det øgede brændselsforbrug også var *årsag* til atmosfærens øgede CO_2 -koncentration. Som resultat af prøvesprængningerne af atombomber omkring 1960 modtog atmosfæren et tilskud af kulstofisotopen ^{14}C , og under benyttelse af dette „mærkede“ atom i forbindelse med

andre vidnesbyrd har CO_2 molekylerne gennemsnitlige opholdstid i atmosfæren kunnet *beregnes*. Med kendskab til den atmosfæriske CO_2 -puljes størrelse, den gennemsnitlige opholdstid for CO_2 i atmosfæren, tilvæksten i CO_2 -koncentrationen og den via brændsel tilførte CO_2 -mængde kunne det beregnes, at hvis teorien var korrekt, så var stigningen i atmosfærens CO_2 -koncentration kun halvt så stor som forventet. Da teorien opretholdtes, følger logisk, at halvdelen af de $3.6 \times 10^9 \text{ t C}$ ($= 1.8 \times 10^9 \text{ t C}$) hurtigt forlader atmosfæren igen. Men hvorhen? En *supplerende teori* går ud på, at denne mængde optages i havenes overfladelag. I *konsekvens* heraf viser modellen da også, at havets optagelse af C fra atmosfæren er $1.8 \times 10^9 \text{ t}$ større pr. år end afgivelsen af C.

Uden at fortsætte den detaljerede optrævling af modellen vil vi dog kort betragte økosystemernes andel i C-kredsløbet. Det fremgår af figuren, at atmosfæren årligt modtager 201.8 og afgiver $200 \times 10^9 \text{ t C}$ henholdsvis fra og til jordklodens overflade ligeligt fordelt mellem land og hav (husk dog på, at $\frac{3}{4}$ af jordens overflade er hav). For havets vedkommende er der et mellemregnskab mellem organismer og vand, fordi organismerne lever i vand med opløst CO_2 ; dette komplicerer forholdene, lad os derfor kun betragte diagrammets venstre halvdel. Det fremgår her, at *hele* eksporten af CO_2 fra atmosfæren går gennem den totale biomasses bruttoproduktion (A). Halvdelen vender derefter tilbage efter at have passeret planternes egen respiration (R_A), medens den anden halvdel har været transporteret kortere eller længere op gennem økosystemernes trofiske niveauer for derefter at sive tilbage til atmosfæren langs alle de pile, der i Fig. 2 er betegnet med R.

Umiddelbart kan det måske være lidt overrumplende, at diagrammets fir-kantede orden står for noget så diffust som åndingsluftens udsivning fra ethvert punkt på jordens overflade, men vidnesbyrdene herom er overbevisende.

Når det ovenfor konstateredes, at atmosfærens CO_2 -koncentration var steget fra 312 til 322 ppm, så bygger det ikke på nogen simpel måling. Ændringen har kun kunnet konstateres gennem langtidsmålinger udført gennem hele året og efter en påfølgende statistisk bearbejdning af måleresultaterne. Fig. 5 viser de beregnede månedsgennemsnit (punkterne), den deraf beregnede årskurve (bugtet) samt en kurve visende årsgennemsnittet. Det er denne sidste kurve, der viser den omtalte stigning i CO_2 -koncentration. Den bugtede kurve viser imidlertid, at CO_2 -forbruget (autotrofe planter) og udskillelsen (planter og dyr) ikke følges ad gennem året, men at de forårsager en tydelig årstidsrytmik. Økosystemernes årstidsrytmik med hensyn til produktion og respiration påvirker altså atmosfærens CO_2 -koncentration så stærkt, at variationen indenfor et enkelt år er omtrent af samme størrelse som ændringen af årsgennemsnittet gennem hele perioden 1959–71. Der kan herefter ikke være tvivl om, at det er økosystemernes funktion, der dominerer den atmosfæriske CO_2 -puljes rytmik. Alt tyder således på, at økosystemmodellen i Fig. 2 er rimelig. Den er muligvis også dynamisk tilstrækkelig. I global sammenhæng vil den imidlertid aldrig kunne gøres empirisk til-

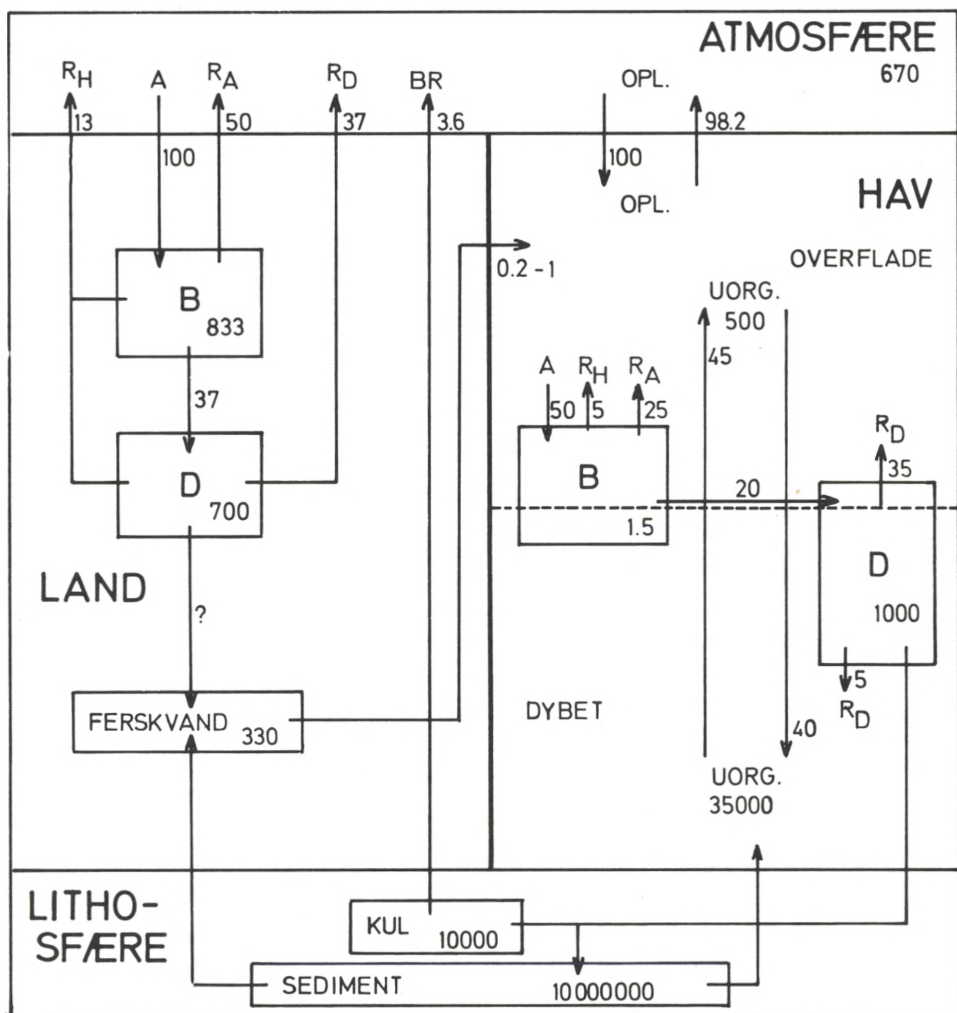


Fig. 4. Model af det globale kulstofkredsløb. Systemet tænkes opdelt i 4 komponenter: (1) atmosfæren, (2) landjorden (incl. ferskvandet), (3) havet (ved den punkterede linie opdelt i 2 underafdelinger, overfladelagene og dybet) samt (4) lithosfæren, dvs. de geologiske aflejringer i form af karbonatholdige sedimenter samt kul og olie.

Systemet fungerer gennem udveksling af kulstof mellem puljerne, hvis størrelse er angivet. Transporten sker langs pilene, der symboliserer transportprocesserne. Transportens årlige omfang samt puljestørrelser er angivet i milliarder (10^9) ton kulstof.

Øvrige betegnelser: B: summen af alle biomasser; D: den totale detrituspulje; UORG: havets indhold af opløst uorganisk kulstof, fordelt som en overfladisk og en dyb underafdeling med indbyrdes udveksling; OPL: den opløsningsproces af CO_2 i vand hvorved atmosfære og hav udveksler kulstof; R: respiration, dels fra autotrofe planter (R_A), dels fra heterotrofe dyr, bakterier osv. (R_H); en del af respirationen stammer fra detrituspuljerne (R_D) og for havets vedkommende er heri tillige indregnet kulstof, der opløses i vandet i anden form end CO_2 . Jævnfør i øvrigt Fig. 2.

(modificeret efter Reiners, 1973)

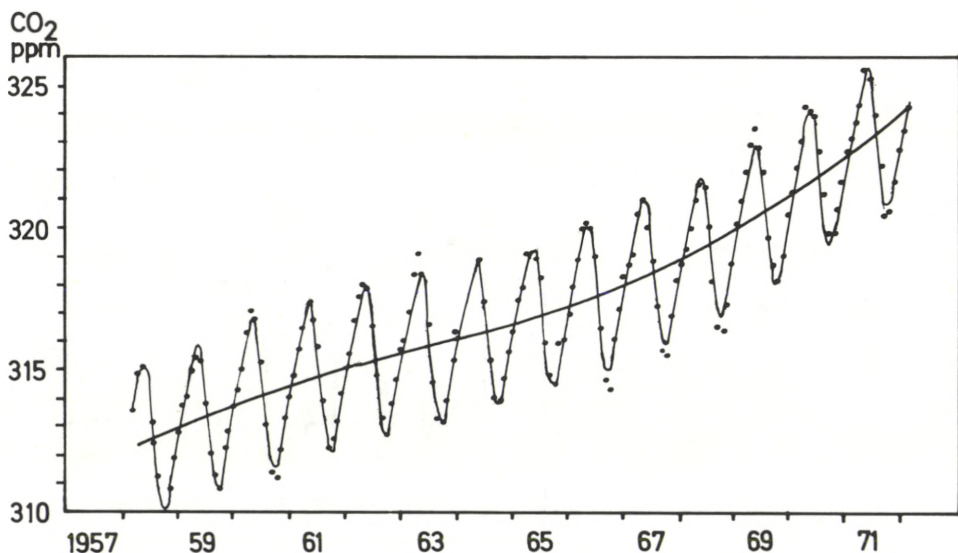


Fig. 5. Ændringen i atmosfærens CO_2 -koncentration gennem årene 1957–1971 registreret ved Mauna Loa Observatoriet på Hawaii. Punkterne er de månedlige gennemsnitsværdier. Den bugtede linie viser årstidsforløbet og den jævne kurve årsgennemsnittets ændring. Se i øvrigt teksten. (Modificeret efter Ekdahl & Keeling, 1973).

strækkelig, fordi vi i praksis ikke vil kunne måle den diffust udsivende CO_2 . Dette er netop grunden til, at globale modeller må opbygges „ovenfra“.

Nu kunne man spørge, hvor mange målinger af den type, der er vist i Fig. 5, der er foretaget. Svaret er: kun to samt nogle brudstykker, den ene på Sydpolen, den anden (den her viste) på Hawaii. Nu ved man en del om atmosfærens opblanding, således at mangt og meget kan udledes af disse to kurver, men unægteligt havde det været værdifuldt at have lidt mere fast grund under fødderne i den standende diskussion om årsagerne til øgningen af atmosfærens CO_2 -koncentration. Et lille problem af direkte betydning for modellen kan nævnes her. Når man i modellen har *vedtaget*, at halvdelen af den fra brændselsforbruget stammende CO_2 hurtigt ender i havet, så kunne det jo måske netop skyldes, at udgangsmaterialet for hele diskussionen stammer fra Hawaii, der er en lille prik langt ude i Stillehavet. Ville man være kommet til samme modeludformning, hvis de oprindelige data havde stammet fra Centralasien? Engang, ifølge sagens natur dog først om en årrække, vil også det spørgsmål blive besvaret. I nogle af de tidligere nævnte IBP-projekter har man dog søgt at belyse, hvorvidt også massive skovområder eventuelt kunne overtage havets rolle som dræn for CO_2 stammende fra det øgede brændselsforbrug.

Den kulstoftransport, der sker indenfor økosystemerne, og som ender med den heterotrofe respiration, er skønsmæssigt fordelt med henholdsvis 13 og 37×10^9 t på græsnings- og detrituskæden. I betragtning af den usikkerhed, der knytter sig til en direkte måling af respirationens omfang i et enkelt økosystem, må det jo nok betegnes som dristigt at hæfte faste tal på disse pile i et globalt diagram. Hertil kun denne bemærkning: Diagrammet viser jo ikke biosfærens kulstofkredsløb. Den er en *model* af dette kredsløb og bygger på de bedste skøn, vi kan præstere i dag. I næste udgave af modellen vil alt være anderledes – og så fremdeles indtil økologien gennem mange små skridt forhåbentlig får nedkæmpet væsentlige dele af dens store mangel på konkret viden.

Galileo: Eine Hauptursache der Armut in den Wissenschaften ist meist eingebildeter Reichtum. Es ist nicht ihr Ziel, der unendlichen Weisheit eine Tür zu öffnen, sondern eine Grenze zu setzen dem unendlichen Irrtum.

Bertolt Brecht: Leben des Galilei

Litteraturhenvisninger

Den økologiske originallitteratur offentliggøres i tidsskrifter.

De vigtigste er:

- Journal of Ecology (især botanisk orienteret)
- Journal of Animal Ecology
- Ecology
- Oikos (især nordiske bidrag)
- The American Naturalist (især teoretisk økologi)

Økologiske lærebøger belyser økologiens principper og modeller ved hjælp af eksempler, ofte hentet fra de *organismer*, forfatteren er mest fortrolig med (planter, dyr, pattedyr, fugle, insekter, mikroorganismer osv.), fra specielle *miljøer* (landjorden, jordbund, skov, ferskvand, havet osv.) eller med speciel *disciplinorientering* (fysiologisk, biokemisk, matematisk, evolutionært osv.). Et bredt udvalg af lærebøger anføres her, (orienteringen angivet i parentes, såfremt den ikke fremgår af titlen):

Alexander, M.: Introduction to Soil Microbiology. Wiley, 1977.

Andrewartha, H. G.: Introduction to the Study of Animal Populations, Methuen, 1970.

Colinvaux, P.: Introduction to Ecology. Wiley, 1973.

Collier, B. D., Cox, G. W., Johnson, A. W. & Miller, P. C.: Dynamic Ecology. Prentice/Hall, 1974.

Cushing, D. H. & Walsh, J. J.: The Ecology of the Seas. Blackwell, 1976.

Etherington, J. R.: Environment and Plant Ecology. Wiley, 1975.

Krebs, Ch. J.: Ecology, The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. Harper & Row, 1978.

MacArthur, R. H.: Geographical Ecology. Patterns in the distribution of Species. Harper & Row, 1972.

May, R. M. (ed.): Theoretical Ecology. Blackwell, 1976.

Pianka, E. R.: Evolutionary Ecology. Harper & Row, 1974.

Wetzel, R. G.: Limnology. Saunders, 1976.

Whittaker, R. H.: Communities and Ecosystems. Macmillan, 1975.

Dansksproget litteratur:

Fenchel, T.: Almen økologi. Akademisk Forlag, 1973. (vægt på populationsdynamik, -energetik og økosystembegrebet.)

Nielsen, B. O.: Stof og energi i naturen. Haase & Søn, 1969.

Nielsen, E. S.: Hydrobiologi. Polyteknisk Forlag, 1973.

Danmarks Natur, bd. 1–12. Politikens Forlag, 1967–72. Heri beskrivelse af alle danske landskabstyper med vægt på den økologiske betragtningsmåde. Bd. 2 indeholder en introduktion til økologien.

Grundvidenskaben i dag er navnet på en række af 30 foredrag, som Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab begyndte i efteråret 1976 og afslutter februar-april 1979. Formålet er at bidrage til en større forståelse af den forskning, der ikke direkte stiler mod praktisk anvendelse, men mod forøget indsigt i sammenhængen i verden.

Pjeceserien bygger på disse foredrag. Forfatterne er fremtrædende forskere hentet såvel i som uden for Selskabets medlemskreds. Fremstillingen er gjort så almen, at det enkelte hæfte kan tjene som udgangspunkt for en videre beskæftigelse med de behandlede fag og emner. Hertil hjælper også omfattende litteraturhenvisninger.

Behandlingen af de enkelte naturvidenskabelige og humanistiske videnskabsgrene sigter mod at give et indtryk af forskningens udvikling i den sidste menneskealder. Det drejer sig ikke alene om metoder og resultater; også spørgsmålet om grundforskningens praktiske betydning og de farer, den kan rumme, berøres. I det første hæfte drøftes den grundvidenskabelige forskning som helhed samt dens samfundsmæssige rolle.

Foredragene er under trykning i 30 hæfter (3 bind). De ti første (à 13,10 kr.) udkom 1977-78, og titelark findes i hæfte 10. Nr. 11 udkom sidst i 1978, mens 12-15 publiceres to og to i vinteren 1979 (à 14,25 kr.).

Hæfterne kan købes i boghandelen, eller man kan abonnere ved henvendelse til forlaget og sikrer sig derved fortløbende portofri tilsendelse.

Titlerne er følgende:

1. Mogens Pihl: Hvad er grundvidenskab?
2. Erling Bjøl: Politik som videnskab.
3. Søren Egerod: Det fjerne Østens sprog – sammenhænge og påvirkninger.
4. C. Møller: Omvæltninger i fysikernes tankesæt i vort århundrede.
5. Arne Noe-Nygaard: Jordens nye ansigt.
6. Olaf Pedersen: De eksakte videnskabers historie.
7. P. Nørregaard Rasmussen: Økonomisk vækst.
8. Erik A. Nielsen: Hvad kan litteraturvidenskaben?
9. Ingmar Bengtsson: Musikvidenskab - nu og i fremtiden.
10. Ole Maaløe: Biologiens molekylære grundlag.
11. Bernhard Gomard: Retsvidenskabens opgaver og særpræg.
12. C. Overgaard Nielsen: Økologi som grundvidenskab.
13. Arild Hvidtfeldt: Religionssociologiens plads blandt humaniora.
14. Hans H. Ussing: Om årsagerne til elektriske fænomener i levende organismer.
15. Niels Thomsen: Historisk forskning omkring opinions- og meningsdannelse.

Pris kr. 14,25 incl. 20,25 % moms.

ISBN 87-87696-14-2