

生态学入门：探索自然智慧的思维路径

Introduction to Ecology: Ecological Thinking

生态学入门：探索自然智慧的思维路径 © 2024 by 郑艾雨 is licensed under CC BY-NC-SA 4.0. To view a copy of this license, visit <https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

© Aiyu Zheng Ecol Thinking 2024

章节目录

第一讲：课程简介：什么是生态学

章节案例：《山海经》与《本草纲目》

- 1.1 学科发展历史：科学化进程中的重要生态学家、概念与事件
- 1.2 生态学的特殊性：与社会意识形态和政治思潮的紧密联系
- 1.3 简释“生态思维”：在这门课中，我们将如何学习、为何学习？

生态学方法介绍：花粉记录与古生态学

第二讲：生态学的“基本单位”——丈量自然在时间与空间上的尺度

章节案例：分形

- 2.1 时空尺度与组织层级
- 2.2 以组织尺度划分的生态学分领域
- 2.3 生态学中的整体论 vs 还原论

生态学方法介绍：规模理论

第三讲：观察者所在的世界是变化的——生态学与动力学

章节案例：斐波拉契的兔子

- 3.1 动态：观察对象在时间与空间上的变化
- 3.2 生态学中的经典动力系统模型
- 3.3 动力学的生态应用

生态学方法介绍：植被群落演替调查

第四讲：生态系统——生态学中的系统论

章节案例：鸟群作为复杂适应性系统

- 4.1 生态学中的系统理论
- 4.2 系统与种群、群落、生态系统、景观生态学的关联
- 4.3 生态系统生态学的运用

生态学方法介绍：生态系统通量

第五讲：生态学方法—量化现象格局 vs 解释过程机理

章节案例：图灵斑与模式发育

5.1 过程与格局

5.2 解释和预测

5.3 多元方法

生态学方法介绍：贝叶斯统计学

第六讲：生态思维具象化（一）—用生态思维来解构“内卷”

章节案例：复杂多样的热带雨林

6.1 进化博弈论

6.2 自然选择下的植物策略

6.3 自然的对策是“外卷”

生态学方法介绍：遥感技术的生态应用

第七讲：生态思维具象化（二）—生态学的具体应用：气候变化

章节案例：碳足迹、碳循环与人为因素导致的气候变化

7.1 气候变化与全球变化生物学

7.2 政治生态学

7.3 经济学与可持续发展

生态学方法介绍：环境 DNA 技术

第八讲：总结—生态思维可以让我们更幸福吗？

章节案例：生态文明

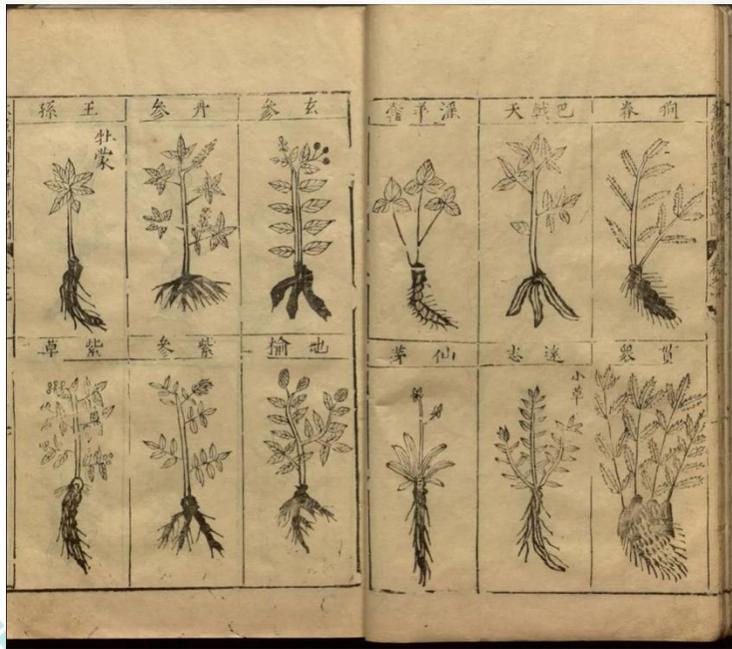
8.1 多样性

8.2 系统性

8.3 动态性

生态学方法介绍：地下生态学的方法与技术进展

第一讲：课程简介—什么是生态学？



上：新刻《山海经》全图，清末同兴木刻版画；下：《本草纲目》1596年金陵胡成龙刻本

章节案例：《山海经》与《本草纲目》

生态学的前身是以描述性研究方法为特征的博物学。我国在长期的原始和农业社会发展历程中，已积累了丰富的关于生物、地理和气候方面的人类认知，形成了我国传统的古代博物学知识体系。20 世纪初，西方科学知识被大规模移植、引进我国，逐步取代了我国有着 2000 多年历史的传统博物学，在生命科学领域形成了具有现代意义的生物学、生理学和生态学等众多分支学科。（本段摘自于贵瑞院士为《生态学反思》所作之序言）

遗憾的是，生态学作为一个相对年轻的学科领域，有关于它作为新兴科学与传统博物学的对照和讨论目前仍以西方科学史观为主导。换句话说，目前中文生态学的教材里还没有出现如《生态学反思》这样系统地回溯生态学是如何与中文语境、中国古代及近现代文化和思想系统一边交互、一边发展起来的概念手册。由于课程体量与生态学自身的限制，本课程无法深入挖掘这些内容。但在课程的开头，我们想借由两本中国古生物地理学、古分类学的巨著——《山海经》与《本草纲目》——来浅谈中国古代的生态思维逻辑（自然观）。随着本章和本课程的进行，由于大量的知识性内容都是建立在西方科学发展的知识脉络中，同学们应该能在学习过程中逐步观察到东西方自然观的差异性。我们也会在本章节的拓展资料中介绍更多与东西自然哲学相关的内容。

首先，让我们来了解反映我国古代自然观及自然描述性研究方法的两部巨著。

在刘宗迪教授看来，《山海经》不仅是中国最古老的地理学典籍，还是一部时间之书，呈现了四海八荒的空间格局和殊方异物的博物知识。《山海经》可以算是一部上古“自然资源调查报告”，类似于现在的生物多样性图鉴。《山海经》包括《山经》和《海经》两部分，两者虽有关联，但无论是内容、体例还是成书过程，都大不相同，它们原本是各自独立的两部书，因此要分开来谈。简单地讲，《山经》是一部自然地理博物志，而《海经》则是一部四海方国民族志，前者讲的主要是自然地理，后者则主要是人文地理。《山经》26 篇，分别按照特定走向，依次记述了将近 500 座山峦、200 多条河流，以及生活、蕴藏于这些山、川中的数百种兽类、鸟类、鱼类、蛇类动物和植物、矿物等，头绪分明、脉络清晰，可以说是一部典型的自然资源调查报告。如今，天文学和地理学都成为专门的学科，一般人好像不必太关心。其实，天文学和地理学是人类在这个世界上生存和发展所不可或缺的知识，天文学告诉我们时间，地理学告诉我们空间，时间和空间是我们须臾不可或缺的知识，我们知道我们是谁、我们从哪里来、我们往哪里去，离不开时间与空间，因此也

离不开天文学和地理学。可以说，离开这两门学科给这个世界确立的时间和空间秩序，不仅我们会在世界上寸步难行，生活陷入混乱，精神也会方寸大乱，陷入混沌，整个世界瞬间就会崩溃，那就是神话中所说的天崩地裂。《山海经》记载的丰富的原始天文学和地理学内容，可以让我们认识到这两门知识最初的样子。在此意义上说，《山海经》具有哲学、认识论的价值。(本段节选自东方网对北京语言大学文学院教授刘宗迪《众神的山川：〈山海经〉与上古地理、历史及神话的重建》的采访)。

另外一张图中的李时珍著作的《本草纲目》不仅是一部药物学的鸿篇巨制，也是一部博物学和自然史的经典著作。它独树一帜的分类方法和包罗万象的宏大规模，影响了后世的许多博物学家，在中西方文化研究中都拥有持久的魅力。达尔文也曾评价《本草纲目》是中国古代的百科全书并曾在其进化论著作中多次引用《本草纲目》的内容，以中国的乌鸡作为例子来探讨鸡的变种；把宋代金鱼的驯养历史作为动物被驯养的案例等。《本草纲目》最重要的贡献，是创造了“古代最完美的分类法”（李约瑟语）。通过“以纲挈目”的体例，对众多药物分门别类加以编排，做到“博而不繁，详而有要”。全书遵循先非生物后生物、先植物后动物、先简单后复杂、先低级生命后高级生命的排列顺序，共分为 16 部，即“水、火、土、金石、草、谷、菜、果、木、服器、虫、鳞、介、禽、兽、人”，相当于大纲。其下分 60 目，是对“部”的二次细分，如草部分为山草、芳草、隰草、毒草、水草、蔓草、石草等 10 目，木部分香木、乔木、灌木等 6 目，禽部分水禽、原禽、林禽、山禽 4 目。其中“金石”部收载矿物 275 种，归为金、玉、石、卤石四类，每一类的化合物排列顺序，基本符合现代药物化学无机药物分类基本原则。而对植物和动物的分类方法，更是与达尔文的进化论理念不谋而合，比 1735 年林奈提出的自然系统理论早 150 多年。《本草纲目》具有较严密的分类体系，这是它能跻身于世界科学之林的重要原因之一。通过“析族区类，振纲分目”的手段，使药物物以类从、目随纲举。由于应用了纲目体，药物的相似特征和亲缘关系被阶梯式的等级条目区别开来，使药物从品系、形态、鉴别、归类到分析比较等，眉目清楚，纲举目张，科学的药物分类法由此诞生。(本段选自陈昱良“享誉世界的博物学巨著《本草纲目》”)

然而，博物学的繁荣并不一定与基础科学的发展、科学技术的进步正相关。当我们为中国历史上丰富而灿烂的博物学成就以及它们对推动全世界的科学进程的作用自豪之时，也须得反思为何我们没有更早走上西方世界的科学启蒙之路。当然，这其中涉及许多政治、经

济与社会因素。本课程借此想要强调的只是其中的一点——中国古代的生态哲学中心是不断演变的“天人关系”，意味着我们生态逻辑非常注重关系。在随后的课程材料中，我们希望同学们去观察和反思这与西方生态学发展过程中涌现的自然观有什么异同。具体来说，在生态学的学科视野中，自然是什么，与人的关系是什么样的？

不论东方还是西方，随着工业革命与科技革命，人们发现描述性的博物自然知识已经无法满足人类探索和利用自然的需求，更无法解决工业污染、气候变化等复杂的环境问题。我们需要的是在古老、经验悠久的博物学知识体系之上发展一门可解释、预测自然规律的科学。在章节 1.1 中，通过观察生态学的历史，我们会发现生态学经历了科学化的进程——从浪漫自然观引导的有机体论与博物学逐渐过度到在空间和时间维度上对个体、种群和群落进行描述，解释和预测的科学 (Wiegand 2011)。它关注的变量是生物的分布，总量，数量，和组成 (Krebs 1995; Peters 1991)。当科学家们发现西方科学对自然的探索和工业革命后资本主义对自然资源无止境的索取终于产生了关乎人类自身存亡的代价时，生态学这一门掌握着人类在自然中的命运的经验知识领域变得尤为重要。相较于将自然视为可以被控制、预测的对象，提倡整体论的生态学者通过“生态系统”这一概念将自然视为一个大的相互关联的整体。于是悠久的“天人合一”的中国自然哲学传统到了生态危机重重的今天又再一次成为生态学的灵感源泉，在知识碰撞成型的过程中与文化、社会、历史一起将生态学塑造成多元开放的知识体系。

在章节 1.2 中，我们会探讨生态学科学化进程与社会意识形态的相互作用，比如保守主义和自由主义与不同生态概念之间的交互。我们需要政治生态学的自然观背景来恰当地理解生态学探讨的整体与个体之间的关系（并会在章节 2.3 中进一步讨论）。同时，我们会了解西方生态学受到的环境运动和政治生态学领域的影响。

在章节 1.3 中，我们会初步介绍生态学认识世界的思维途径，并简单介绍这门生态学入门课程特殊的教学形式和设计。掌握这本讲义和课程的设置将帮助你顺利地学习和评估自己的知识体系构建。

1.1 学科发展历史：科学化进程中的重要生态学家、概念与事件

我们依照《生态学反思》第七章、第九章至第十四章中提到的生态学发展阶段来梳理重要事件和生态学者，以及总结生态学重要概念的建立和演变。

(一) 从古代到中世纪（公元前 600 年到公元 1300 年）。在科学有限的发展当中，所谓的生态学更多的是博物学的知识积累，在西方局限于药用植物学和人口研究。在东方，或许早期博物学、物候等经验知识的广度和深度均高于西方，但在未经过系统的研究之前，我们无法下定论。

(二) 近代早期（15 世纪到 18 世纪中叶）。一系列的突破为之后生态学的确立创造了契机。这包括 15 世纪药草书的发展带动了对植物所在生长地点和土壤条件的观察，16 世纪开始出现的博物志，17 世纪出现将本草学和博物志结合在一起的植物地理学，17 世纪末对于自然神学的推崇。19 世纪早期-中期，美国兴起的“超验主义”也强调自然是超验的，不能被经验主义的科学所完全理解，而艾默生和梭罗等人的文学、哲学作品至今仍影响美国、后辐射至西方和全球的荒野文化。17-18 世纪现实主义的静物绘画也影响了对物种的记录，推动了林奈的分类学。从 1580 年前后开始出现了关于人口发展研究的著作，其里程碑是马尔萨斯(T. R. Malthus) 于 1798 年出版的《人口论》，提出了人口的几何增长导致饥荒和疾病。这本著作可谓是数学种群生态学的奠基石之一。数学种群生态学直到 1970 年左右都一直是一个独立于生态学发展的思想体系，其中重要的学者洛特卡 (A. Lotka) 和 沃尔泰拉 (V. Volterra) 同时、独立地提出了描述捕食者、猎物形成的动力学系统，称之为 Lotka-Volterra Equations。

(三) 启蒙时代的科学革命和 1750 年前后现代意义上的科学的诞生，使得林奈等人通过博物学的框架开始探索具有生态学意识的问题。18 世纪早期，列文·虎克的显微镜与微生物研究、布拉德利的生产生物学、德·雷奥米尔创立的生理生态学创造出观察自然的新视角与新思路。林奈的建树则是他清晰地分离了宗教和科学：林奈认为“自然平衡”不是神的智慧的体现，而是一种科学理论。林奈因为创立了“二名法”而奠定了生物分类学的基础而出名，实际上他对植物区系学、植被地理学、沼泽学、湖泊学、物候学方面都有贡献。林奈的工作对于后来的进化生物学、谱系学都有相当深远的影响。在这个时期，列文虎克、林奈等人已经开始把观察、理论和实验结合起来了。

(四) 19 世纪：重大突破—生态学逐渐成为具有自我意识的学科。但是这种自我意识的确立是基于 19 世纪前的探索上的，并且是一个持续的过程。某种意义上，这种自我意识也是经历了漫长的量变而质变后突现出的特征。大部分的生态学教材和资料也是从这个时期开始介绍生态学历史的。植物地理学在这一阶段蓬勃发展，开创性的人物则是亚历山大·冯·洪堡。



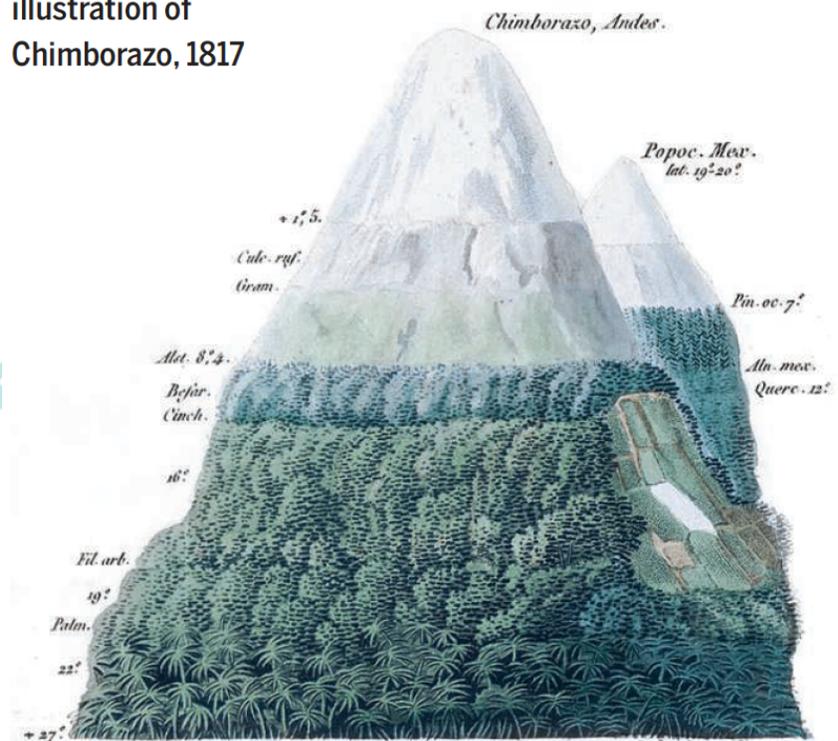
他的声望主要来自他在南美的广泛探索以及他的植物博物学知识。他试图攀登厄瓜多尔的死火山钦博拉索

(Chimborazo)，当时该火山被认为是世界上最高的山脉，他到达了约

5543 m 的海拔。他作为博物学家的能

力使他能够认识到气候对植物分布的决定性影响。他所发现的这种环境因素与物种在空间中分布的关联对后来出现的“生态位/生态龕”的概念也起了关键的推动作用。相对于植物地理学，拉特雷尔和华莱士等人进一步发展了动物地理学，但动物地理学的发展直到生态学会的确立时期（1920 年左右）才赶上植物地理学的发展。

Humboldt's illustration of Chimborazo, 1817



另一位不得不提的人物就是查尔斯·达尔文。与他同时期的关注生物如何适应环境的学者还有拉马克和华莱士。他们都为进化生物学的发展做出了杰出的贡献，使得考虑环境对于

有机体 (organism) 的持续影响成为生态学思想中不可缺失的一部分。第六章会对进化论的相关研究做更深入的介绍。

1866 年，德国动物学家海克尔提出了“Oecologie”这个词汇，及生态学 Ecology 的前身。他提出这个词汇时，并不是要建立有自我意识的一个学科，而仅仅是为了命名他自己的研究系统中的一个学科分支。有关于海克尔对“oecologie”的定义以及这个定义如何影响生态学与生物学的关系，见《生态学反思》第 10 章。毫无疑问的是，海克尔对于生态学的定义到今天仍然扎根在生态学者甚至大众对生态学的认知中：“生态学是指有机体与其周围外部世界之间关系的整体科学”。

1895 年，瓦尔明 (Johannes Eugenius Bülow Warming) 发展出了第一个生态学研究纲领。瓦尔明和安德烈亚斯·申佩尔将亚历山大·冯·洪堡的半美学、半科学的植物地理学转变为全科学，并使生理学成为生态学的植物地理学的基础。瓦尔明指出，“一个纯粹描述群落外貌的体系没有科学意义，只有从生理和生态学角度解释群落外貌学的时候，他才具有科学意义”。从生态学的科学化这一点来说，瓦尔明才算是生态学真正的奠基人。

(五) 1909-1925 年，瓦尔明提出生态学研究纲领后不久，生态学迅速分化；或者说，已经有了一定基础的研究领域开始出现生态学的思想或研究特征，比如植被科学 (克莱门茨 1916、格里森 1926)、海洋生态学 (彼得森 1913) 等等。随后，埃尔顿 (Elton 1927) 和坦斯利 (Tansley 1935) 推动生态学在概念上取得前所未有的进展。埃尔顿强调野外观察对于生态学的影响，不应该只重视实验，在书中将生态学定义为“科学的博物学”，可以理解为生态学包含博物学中可以被科学组织的知识。1935 年，坦斯利在《植被的概念和术语的使用及滥用》(The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms) 论文中首次明确提出“生态系统”概念，但生态系统(ecosystem)这个合成词可能并不是坦斯利创造的。

总的来说，在 19 世纪-20 世纪初，生态概念的主要要素在认识和实践依次就位：

- 有机体的外部生理学是生态学无可争议的核心要素，这包括有机体与非生物因子的相互作用以及有机体之间的相互作用
- 外部生理学与有机体的局部与全球性 (至少达到区域性) 分布的规律
- 生态学的基本研究对象从个体扩展到整个群落
- 博物学仍然是生态学不可或缺的一部分

(六) 第二次世界大战后：转向整体论和系统科学。随着 20 世纪中叶生态学系统论的兴起（《生态学反思》第 15 章），一些学者认为有必要对传统的以有机体为中心的生态学定义进行修改，突出系统论和生态系统作为生态学系统对象的重要性。1953 年，尤金·奥德姆(Eugene Odum)的教科书出世，从此生态系统理论深入人心，相互关系网和生态系统表现出的突现特征成为理论生态学的关注中心。尤金认为生态学的传统定义——“研究有机体与环境之间的相互作用的科学”太宽泛了，而将其定义为“研究生态系统的机构和功能的科学”。

(七) 1980 年代以来，生态学者进行了统一生态学的各种尝试。比如莱肯斯试图整合奥德姆的生态系统观和更传统的瓦尔明的思想。他认为“生态学是对影响有机体分布和丰度的过程，有机体之间的相互作用，以及有机体与能量和物质的转化和流动的相互作用的科学研究”。莱肯斯的观点体现了生态学的学科定义一直在演变之中。

《生态学反思》的第七章中只陈述了这七个阶段，然而基于这本概念手册发表的时间（约 10 年前），我在这里简单描述我个人观察下的生态学的第八个阶段（新冠疫情后的当下）。

(八) 新冠疫情的影响、人工智能与信息科技革命对当下的生态学的影响或许还需要一些时间才会充分显现出来。新冠疫情本身就是一个生态学现象——疾病的传播涉及到不同的动物种群、不同人所在的社区以及不同的社会规范、文化导致的行为差异（比如戴不戴口罩）、病毒本身对免疫系统的响应与具有的特性——这些有机体之间的相互作用与环境之间的相互作用。而人类社会对新冠病毒的响应也在某些层面上不可逆地改变了人类社会的运作模式，譬如有些公司如今全体员工都远程办公，导致数字游民群体的不断壮大，这当然会影响人口的结构和流动性。新冠疫情使大众对疾病生态学的关注前所未有地增加，或许也使得大众对于生态和环境问题的焦虑暴增。在这个新阶段，我们看到的是生态学研究从基础性研究加速转向应用性研究，比如保护生物学、农学、林学、资源管理学、恢复生态学。这的确是因为气候与其他环境问题的紧迫性，但同时也是因为基础生态学遇到了一些瓶颈。在经历了第五、第六阶段井喷式的创新发现之后，似乎很少再有同等突破性的发现。与此同时，生态学的注意力从理论转向了实验和数据。随着地理信息技术的发展，如今我们生态数据的来源变得稳定而多样——稳定是在于卫星、雷达等手段能持续不断地收集全球尺度的高精度（有的遥感影像能精确到 1m 以内）影像；多样是这些数据提供了不同的观察角度即尺度（下一章会展开讨论）。基因技术的突破也使得曾经代价高昂的测序变

得迅速和简单，使得生态学在更小的空间和时间尺度上迅猛发展。某种意义上，生态学曾经是数据匮乏的科学—因为人活在百年的尺度内，而生态学的时间尺度可能超过人的尺度。同时我们很难超越人的局限，从其他有机体生活的角度去认知 ta 们的世界。比如鸟类和昆虫的视觉如何影响他们的行为，以及动物的“语言”是如何在 ta 们的社交互动中组织形成的。因此早期生态学多依赖于理论建树。但是随着科技的进步，尤其是 AI 技术的出现，我们有更先进的手段去整合过去几十年间收集到的各种数据，去验证过去的理论，预测未来的现象。

与此同时，我们需要警惕的是一种新时代基于大数据的博物学集邮（个人观察）。所谓大数据集邮，是指的通过数据的整合来量化一些宏观的格局（patterns），再像博物馆陈列标本一样把这些格局展示出来或收藏起来。举个例子，或许我们之前并不知道全世界有多少棵银杏树以及它们都分布在哪，但如今我们不仅可以通过遥感影像和森林清查数据以极高的准确性确定它们的地理分布，还能把结果做成互动性的地图。实际上，当下更多的生态研究会探索不同格局之间的统计性关联，比如人口密度和森林碳储量之间具有的联系。但是精确的分布图和宏大的统计学关联就能够为我们提供新的生态学知识吗？光是基于数据本身进行描述性的工作，也就是大数据时代的博物学，当然有其意义，但或许并不能直接增加我们对于有机体与非生物因子的相互作用以及有机体之间的相互作用的深层理解。如同瓦尔明所说，纯粹描述现象并不具有科学意义，只有从生态学角度解释现象的时候，它才具有科学意义。所以在信息技术蓬勃发展的当下，我们更不能忘记生态学的科学意义与使命。这也是为什么本课程要强调生态学的历史。如果不了解它的发展轨迹，只是着眼于当下的热点而进行功利主义的“生态学”研究，并不见得能够找到解决气候与环境危机的生态学方法。

综上，生态学经历了一个从博物学转化为科学的动态过程，在这个过程中，我们看到生态学的内部结构存在着相互竞争的认识论（比如关注有机体还是生态系统作为一个整体）、方法论（实验、野外观测）与目的（解释、描述、预测）。发展到现在，生态学中仍然几乎没有通用的定律或者法则，也没有统一的目标、方法、理论途径；到目前为止，所有试图将各个独立的生态学分支整合成为一个融会贯通知识整体的努力都失败了。这说明生态学尚无法以范式（paradigm）形式来刻画。这也是生态学的多元内核之所在。生态

学当然也是一个不断发展的经验系统或知识系统，这一点我们会在之后的章节中逐渐展开讨论。

1.2 生态学的特殊性：与社会意识形态和政治思潮的紧密联系

在 1.1 中，我们已经提到了许多生态学与社会意识形态相互作用的例子。比如，启蒙运动对生态学发展的推动，而生态学的发展也影响了社会意识形态中对于神的智慧与自然现象的分离。又比如，在美国兴起的超验主义推动了自然的宗教意义，这又反过来影响生态学中浪漫的整体论观点，比如将自然看做一个超级有机体(superorganism)。詹姆斯·洛夫洛克的盖亚假说就是一个典型例子，他认为生物圈是一个自我调节的整体，其中的生命与环境能够通过相互作用使得地球适合生命持续的生存与发展。这种浪漫自然观将自然视为一个有机体，可以很高贵、很美丽。包含和谐宇宙的观念，小宇宙、大宇宙之间的对称关系，完整的原始状态。这种浪漫观首先是对自然的审美感知和解读 (Schwarz 2011)。

在《生态学反思》第 5 章中，有一段有趣的关于 20 世纪初社会意识形态与政治哲学的讨论 (见书 p67)：

- 在有机体的整体论中，群落被设想为一个有机社群，或者是超级有机体。有机体的整体论是一个有关发育的理论，这意味着有机体的发育是有指向和目的性的。群落的发育是一个适应环境条件的过程，也是摆脱不成熟和一些条件限制的过程。例如克莱门茨 (Clements) 的演替理论中植被群落朝着顶级群落发展——顶级群落在功能和结构上都是成熟的代表。这与保守主义哲学的结构紧密对应：对后者来说，社会也是一个有机的群体，或者说是一个更高层级的有机体。社会的发展在于积极的完善民族的内在品质和存在于自己的生存空间的自然环境的内在性质。文化是在各民族适应其生存空间中受自然环境制约、又同时摆脱自然的制约的过程中发展起来的。人们一般认为整体是静态的，而不关注整体论中关于发展的理论；这与人们对于保守政治哲学中的社会形象固有认知如出一辙 (Trepel & Voigt, 2011)。
 - 整体论是一种驱动力自然观：生物群落并非是以个体的竞争为前提，而是以适应为前提，并强调所有物种/个体之间的相互作用和相互依存关系。类似于保守的社会哲学，这种结构与超有机体的概念相对应：整体先于部分，以功能主义、目的论的方式来完成任务。见霍布斯 (Hobbes) 社会契约论观点：

当没有一套共同的，有约束力的规则来引导热情的时候，结果就是一场内战，在这场战争中每个人都与其他人作战。只有在面对至高无上的力量时的恐惧才能使人类避免一头栽进暴力和缺乏约束的境地 (Schwartz 2011) 。

- 个体论的生态学理论则与自由主义政治哲学相呼应。个体论强调生态学的基本单元是有机个体，有机体个体与其他个体建立联系是出于个体的需要而不是整体的群落或者生态系统的某种需要。社会变革不具有目标，社会变革的方向是偶然产生的。如果社会发展出现了层级的跃升，这不是因为有某种预定的目标在起作用，而只是在竞争中胜出的个体得到了 ta 们的社会环境的改善。自由主义政治哲学认为社会是个体之间的互动系统，而这些互动的形式取决于其对个体的利益和价值。社会是一个以竞争下的生存为前提，以功利的方式协调利益的系统。所以在个体论和自由主义的视角下，历史是一个由自主的主体在交互之间塑造的，由偶然力量决定的开放式过程 (Trepel & Voigt, 2011) 。
- 在这种视角下，自然是精密科学的对象，最接近于控制自然的观念。通过观察、实验和数学而被记录、操纵、预测和控制。最重要的是它不仅仅是单纯感官的自然，而是理性规则和理性思维的自然。它不仅源自经验许可的定律，它就是规律本身。控制性自然是科学技术的本质：自然规律先于经验。只有控制性自然才是与自然科学相关的概念 (Schwartz 2011) 。

从这些描述来看，生态学和政治思潮的联系是非常自然的。生态学的核心是由有机体的生命现象和活动所驱动的，而这些现象不可能脱离个体从（生物和非生物）环境中的得到的资源而实现。政治哲学所关注的个人与个人、个人与集体之间因契约而缔结的各种关系如何被应用于集体层面的活动和特性，便也可以从生态学的角度去理解。

另外一个切入的角度是环境伦理学和政治生态学，因为课程本身的局限性，在这里只能浅谈。感兴趣的同学可以参考章节末列出的其他资料。第 7 章也针对气候正义（环境正义）问题做了一些相关的介绍。我们可以去反思人与自然的关系所经历的演变——尤其是在章节 1.1 所叙述的启蒙运动下、现代科学对人类中心主义的推动是如何影响人对自然的探索与攫取的。环境伦理学也探索了人对自然的控制是如何影响了父权制度与文化、奴隶制度与殖民历史，又如何通过人类的对抗和分裂被烙印在人类命运之碑上。

我们不必多说，生态学的发展和生态学知识的积累——比如对濒危物种的认识、对气候系统的认识当然对于我们保护自然生态、实现可持续发展的经济发展有很多正面积极的作用。但是，本课程在这里想要强调的是生态学的发展并不是仅仅由科学研究推动，更不是只与生态学者有关。生态学的经验知识根植于历史悠久的博物学，也就是不同的人类文化与自然交互形成的传统知识当中。这些草根的、在地的知识往往来自于边缘的群体，比如世界各地的土著部族，而他们是被主流科学价值（和社会、经济价值）忽视的人，却往往付出与他们对环境的负面影响不成比例的环境灾难代价（他们排放了极少量的温室气体，却往往是最早失去家园的气候难民）。所以我们每个人都与生态学有关，因为我们的人生也就是我们与自然发生联系的时空经验，它既被历史塑造，又创造个人与集体的未来。

1.3 简释“生态思维”：在这门课中，我们将如何学习、为何学习？

这门课程一共设置了8个章节。由于线上课程实际能讲解的时间有限，很多完整概念的介绍只能放在讲义当中。因此讲义就是这门课的教材，是阅读材料与上课讲授要点的整合。这份讲义也可以作为提纲来使用，帮助你在未来进行跨学科实践或自主阅读时迅速找到你脑海中的某个想法与生态学最契合的点，再根据讲义的脉络查找资料。每个章节开头有一个案例，这些案例往往反映了章节主题和生态学的核心关注点，希望可以借此引发大家的思考。每个章节末尾则介绍了一种生态学的研究方法，希望能将一些有趣的科学问题和生态学的工作介绍给大家。讲义的每一章分为三节，每节涵盖一个要点。每一节的体量差异很大，有的会涵盖很长的历史或很细碎的概念，而有的可能结构简单而直接。这些章节的设置是有其规律的，希望同学们在阅读时可以留意不同章节之间的关系，有问题的地方可以记录下来。

在阅读完章节 1.1-1.2 之后，你也许会觉得生态学混乱无章。毕竟这是一门还算年轻的科学（如果以生态学研究纲领确立的时间来说），但似乎又没有那么年轻，带着一些古老智慧的余韵。我们将如何在这茫茫的生态学之海中到达生态思维的彼岸呢？其实我们大可以用传统的方式来学习生态学——生态学课本都会涵盖差不多的术语、概念以及相关的自然现象和科学方法。但是单向的概念投掷并不能保证我们和这些知识性的内容建立联系，让学习成为一个反馈的循环，真正作用在我们身上。为了帮助同学们更及时地得到这种反馈，我们采用了阅读+讲义—课堂+讨论—评估+自由拓展的线上课程模式。阅读的内容是分

层次的，请大家根据自己学习这门课的目标和自己的时间安排、学科背景等自主决定（请参考教案上的建议）。为了保证大家学有所成、跟得上课程的进度，推荐大家优先阅读必读阅读材料，再对照看讲义对应的部分来整理阅读感想。这样，课堂上的讲解和讨论对大家来说就不仅是复习和印象的巩固，而是一种温故而知新的自我整理（self-organization）。在听了其他同学的感想后，我们与某些知识概念的互动会发生变化，导致新的知识出现。这些有机的收获又会继续在下一章节的阅读和课堂中延续。

但是，这种理想的、逆转“填鸭式”教育的学习模式并不能只依靠讲师的教学模式和课程设计，同样重要的是每一个参与者都充分相信并愿意花时间体验这个并不轻松的学习的过程。我们将在第四章中讨论“复杂适应性系统”——无论是老师、学生还是助教，都是我们这门课程中具有自主意志和决策能力、受他人影响也影响着他人的主体。我们是多元的个体，来自不同的地方、有着不一样的想法和视野。因此，这个课程的内容并不是静态的，而是根据参与者而变化的，这也正是文理课堂以人为中心的魅力之所在。我们会在彼此的相互影响下，去学习和反思生态思维的三个重要特征：多元性、动态性、系统性（复杂性）。

这门《生态思维》课程并不要求学生有系统学习生物、数学或物理的经验，这正是因为我们这门课学习的目标不是为了掌握生态学的方法去立马开展研究。这门课的目标是为了让不同背景的学生都找到自己生态学这一知识领域的独特视角，在与生态学思维逻辑相符的课程体验中，找到突现的生态思维。但是，对于学术经验比较少的同学，这门课在开始时可能会让你觉得非常吃力——生态学中的术语和概念非常细碎，不好把握。如果遇到阅读实在难以理解的情况，请优先阅读讲义，至少确保你能掌握每章节的开端案例和每节的要点，并在必要时寻求讲师和助教的帮助。

学习生态学不仅需要缜密的数理思维，也需要社会科学和哲学角度的深度思考去抓住现象的本质，而不仅仅停留在科学技术与量化的手段上。所以每位同学都会遇到自己已知和未知、擅长和不擅长的内容。正因如此，我们可以用合作的方式来中和我们的优势和劣势，加强我们对概念共同的理解——这门课也设置了小组课题来帮助大家实现这一点。在章节1.3的最后，我们提醒大家，学习深度和广度在有限的时间内难以两全。举个例子，数学

生态学的模型有很多种——基本的逻辑斯增长模型、种内竞争模型、捕食—猎物模型、疾病传染 SIR 模型、集合种群模型…即便记忆了所有的模型概念、数学假设和适用范围，不通过实际建模和在实际问题中运用这些模型，我们也很难真正把它们变成自己知识体系的一部分。实际上，这门入门课在第三章中介绍这些模型也不是为了让同学们一下子成为建模高手，而是去摸索这些已经成熟的模型所体现出的生态学数学方法的思维特征。对于已经能熟练运用数学模型进行生态学研究的人，往往也并不能一下子一字不差地写出这些模型所有相对应的公式。但因为他们已经知道数学建模的方法，所以能在参考基本资料后灵活构建、运用他们不熟悉的模型，并与自己熟悉的方法结合。通过《生态思维》，首先我们可以了解生态学中的世界是怎么样的，认识已经被实践的生态学方法所具有的规律和特征。等到同学们自己的方法成熟的那一天，也会获得更深入的对生态学某些概念、现象的理解。

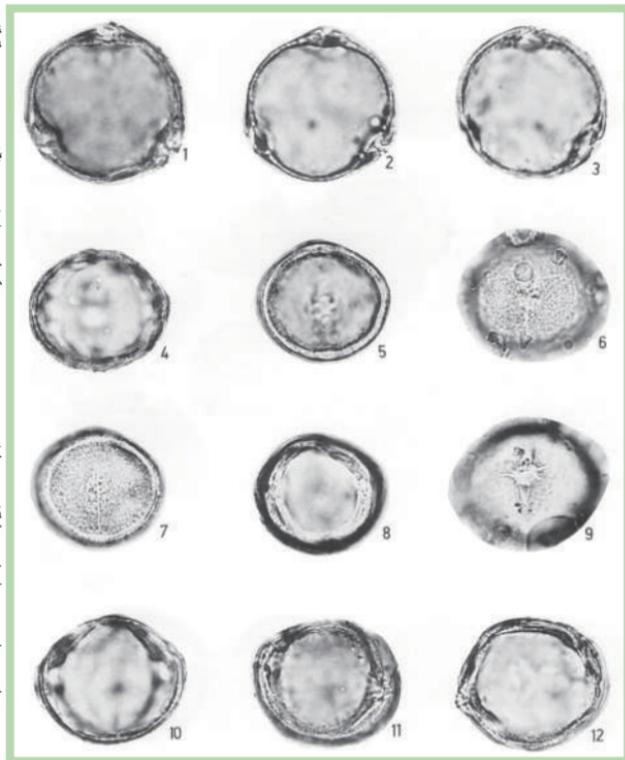
结语

生态学经历了从博物学转向现代科学的过程，但生态学内核中的博物学精神并未消失。博物学知识包罗万象的审美观或许影响了生态学对于有机体和无机体以及它们之间的互动多样性的关注。通过生态学的发展历史，我们可以了解到生态学是如何一步步成为一门具有自我意识的独特领域。这过程里既有必然的因素，也有许多偶然因素。生态学对关系的探索自然延展到社会经济、政治和文化生活中。人们的生活和自然本就不是分离和独立的，因此生态学科学化的进程和社会意识形态的改变本就是同一个过程体现出不同的相、不同的状态。随着人类对自然的控制和自然资源的无节制攫取，环境危机的愈演愈烈也使得生态学的发展方向更多地响应社会经济和政治的需求。不过正是在这样的情况下，我们更需要了解清楚生态学的来龙去脉，来帮助看清环境问题的根源，找到可持续的解决方法。这种看清复杂事物、抽丝剥茧的思维方式之一就是我们本课程探讨的生态思维。

其他资源

拓展延伸：生态学方法介绍（1） 花粉记录与古生态学

花粉是植物花中雄蕊的粉粒，主要担任植物传宗接代的角色，但大部分的花粉随风吹拂、久之掉落地面，若落在湖泊、沼泽或三角洲等地，便与空气隔绝或快速被掩埋，不被空气氧化而能在土壤中保存下来。花粉的表壁主要由类胡萝卜素所构成，较能耐酸碱作用且可留存于土壤或地层中很久。花粉学研究分为现生花粉与埋积于土壤中的花粉或称化石花粉两方面。后者常作为探讨古植被变迁及古环境、古气候变迁。由于从花粉可以定出其植物属，因此某一地层中所含的花粉化石若达一定量，这个组合就有代表地层沉积时周围植被主要成分的意义。花粉化石在地质学上可做为地层对比的工具；考古学上也以之研究古代人类与周边植物环境的关系，所以是一个可提供跨领域应用的学科（[刘平妹 2015](#)）。



宜蘭水青岡屬的花粉化石，直徑約30-35微米。

对花粉和气候研究感兴趣的同学可以读一读 [《小冰期后的北极：冰芯记录显示 80% 花粉变化，人类活动胜过气候》](#)。

引用文献

(1) [让幼年鲁迅渴慕不已的“怪物志”《山海经》，被一位学者用现代科学知识解码。东方网](#)

(2) [享誉世界的博物学巨著《本草纲目》。陈昱良，《文史知识》2018（7）。](#)

(3) [花粉学与古环境变迁研究。刘平妹。台大校友双月刊2015（101）](#)

(4) A. Schwarz and K. Jax (eds.), *Ecology Revisited: Reflecting on Concepts, Advancing Science*, 183 DOI 10.1007/978-90-481-9744-6_15, © Springer Science+Business Media B.V. 2011.

Relevant references from Ecology Revisited:

Ludwig Trepl and Annette Voigt. 2011. Chapter 5. The Classical Holism-Reductionism Debate in Ecology.

Gerhard Wiegand. 2011. Chapter 7. A Few These Regarding the Inner Structure of Ecology. Ecology Revisited.

Astrid Schwarz. 2011. Chapter 8. Dynamics in the Formation of Ecological Knowledge.

Annette Voigt. 2011. Chapter 15. The Rise of Systems Theory in Ecology.

Peters RH (1991) A critique for ecology. Cambridge University Press, Cambridge.

Krebs CJ (1995) Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. Harper Collins, New York.

© Aiyu Zheng Eco Thinking 2024

第二讲：生态学的“基本单位”——丈量自然在时间与空间上的尺度



时代杂志：从太空中看到的中国区域的分形格局

© Aiyu Zheng EC

章节案例：分形

布诺·曼德博罗 (Benoît B. Mandelbrot) 是法国裔美籍数学家，他在他的研究中提出了一个问题：如何测量英国的海岸线长度？这是一个著名的“海岸线悖论” (Coastline Paradox)，它揭示了一个有趣的现象：海岸线的长度取决于测量尺度 (Scale)。当你使用较短的测量单位时，海岸线看起来更长，因为你能够捕捉到更多的细节和弯曲。这是因为海岸线具有分形 (fractal) 特性，其复杂度在不同尺度下保持相似。传统的几何学方法无法准确描述这种自然现象。

分形具有两个特征：自相似性 (Self-Similarity) 和无尺度性 (Scale Invariance)。一个分形图形在放大或缩小后，其整体形状和局部细节仍然相似。这意味着无论你在什么尺度下观察分形，它都表现出相同的复杂度和细节。这种自相似性在自然界中广泛存在，如海岸线、山脉、树木的分支结构等。分形具有无尺度性，意味着分形的几何特性不依赖于特定的尺度。换句话说，分形在不同的尺度上表现出相同的统计特性。例如，曼德博罗分形螺旋的整体形状和其每一个分支螺旋的形状在几何上相似，这种性质不依赖于具体的测量尺度。

让我们来做一个关于套娃的思想实验。



图源搜狐

套娃是分形吗？

套娃中每个娃娃的形状与外观都与其他娃娃相似，只是大小不同，因此套娃的确具有自相似性。套娃也是一种典型的嵌套结构，较大的娃娃中可以装下更小的娃娃。分形的嵌套可以在理论上无限进行，但在实体的套娃中却不能无限进行。分形因为不具有尺度性，所以无论在什么尺度，看到的细节都是无限的。而套娃越小，能加工的细节和精美程度就会大大降低。这是因为材料是有限的。在用计算机实际生成分形时，也不可能做到绝对的自相似性与无尺度性，因为计算机有储存和计算能力的限制。因此，我们可能发现自然界中许多现象表现出分形的特征，却只在一定尺度范围内表现出分形特征：物理规律决定了物质是有尺度的（基本粒子的大小）、能量和资源限制导致复杂的结构不能稳定地维持在特定尺度并不受自然的随机因素和干扰影响。

经验科学是关于可测量的世界，而可被测量则意味着我们需要统一的“尺子”。这也是为什么我们需要全球统一的科学单位—SI 单位以便于不同的科学领域和科学家的研究结果是可比的以及可重复的，从而真正达到经验知识的累积。对于生态学而言亦然。任何可被观测到的自然现象，都存在于一定的时间与空间中，也就需要被记录其被观测到的时间和空间尺度。在章节 2.1 中，我们将探讨生态学的基本时间和空间“单位”。因为对于同是生物学下的子学科来说，生态学的尺度和古生物学、分子生物学、生理学的尺度有非常显著的差距。当生态学者描述生态学的尺度时，Ta 们指的是什么样的时间和空间范围以及现象发生的频率？

套娃的嵌套结构也让人联想到组织层次。虽然每个套娃只能套一个尺寸小一些的套娃，但这个更小的套娃里还有套娃，理论上无穷无尽，现实中套娃的确也可以被看做一种个体的集合或处于不同组织层级的集合的混合体。因此，在生态学的范畴中，除了时间和空间，我们也关注组织的尺度。在章节 2.2 中，我们将介绍按照处于不同组织尺度的生态学分领域：个体生态学、种群生态学、群落生态学、生态系统生态学、景观生态学，以及每个领域关注的生态学问题、科学方法与尺度的联系。

套娃作为一种对生态学研究 and 观察对象的隐喻，贴切的还有另外一点：套娃到底是一个整体（“套娃”本身），还是娃娃个体组成的合集？这就涉及到了生态学中的整体论、还原论之争。整体论主张事物的属性或者行为不能仅仅通过其组成部分来理解而应该考虑整

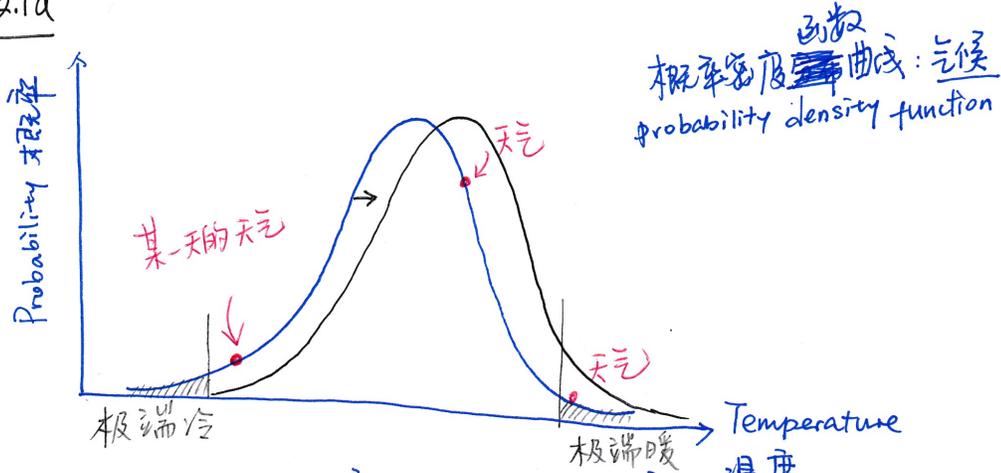
体。整体的特性不仅仅是其部分的简单组合，还包括由整体的机构产生的新的特性。还原论主张复杂系统可以被其更小、更基本的部分完全解释——一切都可以被还原到最基本的组成成分。套娃既可以展示整理性，又可以展示还原性：比如单独的一个套娃并不能完全体现出整个套娃的层次结构，每一层的套娃都相互依赖；但是套娃的确可以被一个一个拆开，“还原”到最基本的娃娃，通过理解最基本的娃娃，能一定程度上理解套娃的结构和功能。在章节 2.3 中，我们将具体讲述生态学中整体论和还原论如何带来截然不同的科学方法和实践后果。但它们是相辅相成的——只有摒除二元论而结合这两种认识论，我们才能对生态系统、生态现象有更深入的理解。

2.1 时空尺度与组织层级

尺度可以按字面意思理解为测量用的尺子的刻度，也就是某一现象或者过程在空间和时间上涉及的范围。更广义地来说，它也指代过程或者现象发生的频率。比如说，天气和气候都是指大气的状态或者运动过程中形成的现象，但两者的时间尺度不同（见图 2.1a）。天气一般指某个地区瞬时或者较短时间内（几小时到几天）的大气状态，例如温度、降水量、风速、湿度等。因此天气是瞬息万变的，有很多偶然性。而气候是指一个地区在较长时期内的平均气象状况和变化规律，可以理解为天气的概率分布，可预测性更高（更确定）。根据世界气象组织的定义，用作气候统计的参考年期为不少于 30 年。

同理，相同的生物过程或在不同的空间尺度上可能呈现出完全不同的结果（见图 2.1b）。比如在 2.1b 中比较小的空间尺度——一亩地的面积内（666.67 平方米），由于人为对森林的砍伐，我们关注的某种鸟类 A 在十年间逐渐消失，个体数跌落至零。区域甲和丙都是如此，然而在区域乙和丁还遗留着鸟类 A 的种群。因此在更大的空间尺度来看，整个森林虽然呈碎片化，但有些森林结构保存较完整的斑块仍然支持鸟类 A 生存繁衍，这些区域（乙丁）也就是保护生物学中提到的生态避难所（ecological refuge），使得在更大空间尺度上 A 不至于灭绝。这个例子说明小尺度灭绝不代表大尺度灭绝，因为小尺度能观察到的区域并不是独立于其他我们未能观察到的区域存在的。乙丁区域的鸟 A 可能会在十年后迁徙到植被恢复良好的甲和丙区域；乙丁区域的鸟 A 种群也可能局部灭绝。

图 2.1a

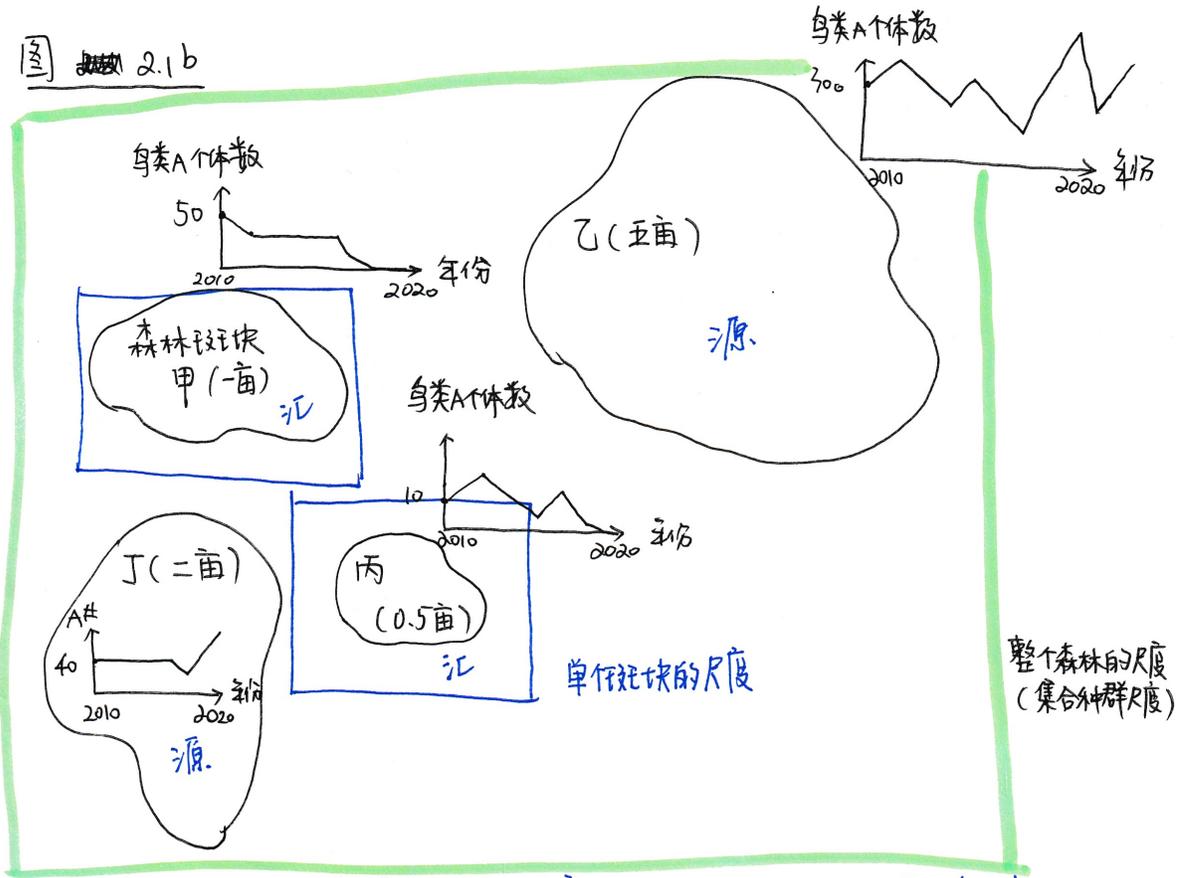


把一年中每一天的温度记录下来后, 统计温度的分布情况, 就能得到温度的概率分布曲线。

当气候变化(如图示是暖化), 指的是整个概率分布的变化, 但是造成这种宏观变化的是天气数据的显著变化。如图示, 当高温天气变得更频繁, 气候的分布曲线就会右移。

! 天气、气候的时间尺度不同; 但没有连续性的天气的时间序列数据, 我们就无法总结天气的规律。
格局与

图 2.1b



如果观察的空间尺度是斑块的尺度, 那么50%的斑块在10年内A物种完全灭绝。如果放眼到整个碎片化的森林区域, 1.5/8.5的区域没能支持A物种延续, 但平均计算来说, 这个森林有82.4%的几率维持物种A。

为什么从50%提高到82.4%? 这是因为斑块之间有栖息地环境、资源水平等差异, 比如乙区域条件就远好于甲区域。这是斑块的资源异质性 (heterogeneity) 导致的。当我们在单个斑块的尺度上观察时, 是无法考量多个斑块之间的异质性的。另外, 斑块与斑块之间可能有物质、能量、物种A个体的交换 (迁徙)。这是集合种群群的源-汇动态 (source-sink)。源是优质斑块, 支持物种A种群增长, 而汇是劣质斑块, 支持不了种群维持。但如果源产生的过量种群向汇迁移, 汇的种群也能靠“移民”存在。这些交换使得种群群的集合更不易灭绝。

当我们在自然中观察到某种事物或某种现象（发生的过程）时，我们需要留意它们对应的时间和空间尺度。比如某同学对枫树秋天叶子变红的规律感兴趣，具体来说，Ta 想知道海拔对于红叶变红时间的影响。如果空间尺度过于小，甚至小于叶子变红这一现象出现的空间范围，这种观察的结果就很难匹配原本的科学问题。只观察一棵树上的某片叶子、或者某一棵树，我们很难知道海拔因素如何在催化变红的过程中发生作用——因为我们至少需要观察到分布在一整个海拔梯度上的不同具有红叶的个体（树）。同理，如果感兴趣的过程所作用的时间尺度与观察的时间尺度不匹配，比如明明我们感兴趣的是全球变暖是否会导致红叶时间提前、整个叶子变红的速度加快，我们却在分秒的尺度上观察，这当然不能帮助我们解答科学问题。有一些科学问题涉及的时间、空间尺度是比较大的，比如某种物种的分布（生物地理学的范畴）如何受环境因子如温度、降水量、人为土地利用的影响。而另外一些问题涉及的时间、空间尺度是比较小的，比如两种不同的细菌如何在单个生物细胞中竞争——这些细菌的生活周期非常短，个体大小也非常小。

为什么不同的科学问题在尺度上差别这么大呢？这就涉及到生物学里非常重要的另一个尺度：生物组织层级的尺度(life organization level)。生态学的研究对象很广，从个体(individual)、种群(population)、群落(community)、生态系统(ecosystem)、生境(biome)到生物圈(biosphere)，但研究兴趣基本集中在个体、种群、群落和生态系统。在不同的组织层级上，生物体彼此之间的相互作用以及 Ta 们和非生物环境的相互作用共同形成了不同的过程，而这些过程赋予不同组织层级不同的时空尺度特征。按照经验法则(rule of thumb), 较低层级的空间尺度一般也低于较高层级的空间尺度，显然个体生存繁衍涉及的空间范围很少能达到生物圈的尺度——地球上的全部生物和一切适合于生物栖息的场所。但是这并非绝对——例如我们肠道里的细菌群落的空间尺度远远小于一只虎鲸个体的空间尺度。与此同时，时间尺度和组织尺度就没有明显的因果关系，因为时间主要描述过程而不是结构。比如“演替”这一核心生态学概念，是指群落在发展中物种组成和结构由于物种与环境之间的相互作用而不断发生变化的过程。有的群落从简单到复杂的功能结构只需要几十年（例如藻类群落），而有的要上百年（从苔藓地衣到温带森林），有的则只需要几天（在培养皿中观察原生动物的演替）。虽然这些演替都发生在群落尺度，但是它们的时间尺度却差异巨大。

因此作为生态学中的观察者，我们要知晓观察者本身的局限——我们无法避免权衡时间和空间，以及深度和广度。这是因为理想状况下，我们既想要数据具有空间上的连续性，也要有时间上的连续性。如果我们有每一棵树上每一片叶子每一秒的花青素浓度以及叶片周围的所有环境因素的数据，我们就能构建关于红叶的无限时间序列数据(time series data)和空间数据来分析问题。然而这在现实中是不可能的。通过大规模的合作，我们或许能提高时间和空间的连续性，但这仍是有限的。现实中最高效的做法是设计科学的采样方式并形成大规模的科研协作。比如，红叶的数据并没有必要精确到天以下的时间尺度，我们也没有必要关注没有落叶树种的森林。我们可以邀请不同温带地区的科学团队进行数据共享，共同开展研究…所以我们常见的数据收集实践可能关注一个较小的空间范围（一块实验样地）而优先实现时间尺度小的长时间观测，也可能关注一个较小的时间范围（几年内）在全球范围内采集丰富的数据来拼凑出全球空间尺度的信息，或者两者结合、以其他方式权衡时空局限。权衡时空局限的方法与我们关注的生物组织层级也紧密相关，具体见 2.2。

2.2 以组织层级划定的生态学分领域

生态学的不同领域有很多不同的划分方式，在这里我们主要介绍以组织层级的尺度来划分的几个重要领域——个体生态学、种群生态学、群落生态学、生态系统生态学。无论分领域，生态学都关注有机体与环境的相互关系，尤其关注有机体对环境（非生物环境和生物环境）的适应。非生物环境因子，或称无机环境因素或者物理环境因素，例如光照、温度等，可以通过影响有机体的基础生理过程来影响其生存（survival）、生长(growth)、繁殖(reproduction)和传播(dispersal)。为了生存和繁殖，有机体通过改变其形态(morphology)、行为(behavior)等性状来适应环境。

个体生态学因此注重生理(physiology), 比如植物如何应对低光照，动物如何在干旱和高温下保持水分。个体生态学所关注的科学问题有但不局限于：（1）个体如何从环境中获得某种资源？（2）个体如何应对环境中的干扰和不稳定因素？（种子的传播策略是一个典型的例子，如果遇旱则死亡，植物应该每年都散播种子吗？）（3）个体如何分配获得的某种资源来维持生命、生长、繁殖、修复、保卫？在个体的组织层级上，我们关注个体和环境的交互，一般用“优化”的思维来看问题——个体如何实现自己所得利益（繁殖适应度: reproductive fitness）的最大化？对生理机制的关注意味着个体生态学往往会用实验的手

段来检验假说，所以动物生理生态学和植物生理生态学都相当强调野外和室内的控制实验研究。

种群是在同一个空间区域中同种个体（同物种）组成的集合，比如 XX 山游览区有组织、有纪律地抢夺游客食物的猕猴种群。这个种群内有不同年龄、不同性别的猕猴，ta 们是一个集体——不同形状的猕猴个体的集合，所以能呈现个体层级上不具有的特征。这也是在新的组织层级上突现出的新颖特征(novel properties)。比如，我们可以通过统计每一年出生的小猴子和死去的老猴子来计算这个种群的出生率、死亡率、净增长率；我们也可以统计雌雄猴子总数来确定种群的性别比，预测未来种群内的雌雄总数。种群生态学关注一个种群在时间和空间上如何变化，尤其是通过野外观测数据和模型结合来预测种群未来的动态。我们会在第三章中具体介绍经典的动力学模型在种群生态学中的应用。种群生态学也关注种群的生活史 (life history) --猕猴从出生到死亡发生的一系列影响其生存与繁殖适应度的重要生理行为特征和事件，比如繁殖的时间和方式、生长阶段等。种群生态学对于物种保护领域是十分关键的，因为对于种群的了解构成了我们制定合理保护政策的基础。上文中提到的关于生态避难所的案例即是如此：种群生态学中的集合种群

(metapopulation)是指空间上互相隔离，但功能上又有联系的若干地方种群通过扩散和定居而组成的种群。现实中，许多濒危物种种群具有集合种群的特征。如何能够帮助这些分隔的种群加强联系，在被干扰时通过这种联系恢复种群数量，是保护区栖息地规划的重要目的（比如建设动物迁徙廊道）。通过海洋保护区的建立来恢复珊瑚种群的实践也是另一个根据集合种群特性实施有效保护的例子：珊瑚的配子在海洋中的散播规律会影响不同地方种群的相互联系。保护得当或恢复良好的珊瑚种群会为濒临灭绝的其他种群提供配子，使得在更大的空间尺度上珊瑚系统不至于完全崩溃（不幸的是，珊瑚生态系统已经经历了不可逆的退化，我们会在第四章、第七章中讲到）。

群落则是栖息在同一地域中的不同物种种群组成的集合。同样，在群落的层级，突现出个体与种群尺度不具有的新特征。因为群落中包含不只一种物种，不同的物种之间的相互作用有多种形式——竞争、合作、寄生、共生、捕食等，这些相互作用可能导致某一种或多种物种成为主要的优势种，也可能导致某些物种灭绝消失。因此，群落的物种结构是动态的，我们可以探究其空间和时间上的变化。群落生态学目前比较受关注的问题主要萦绕决

定群落组成(community assembly)和结构(community structure)的过程，以及这些群落结构的特性—物种多样性、功能、稳定性、抗干扰能力等。比如，入侵物种对当地生态的影响，往往是群落生态学关注的科学问题，因为群落生态学会指引我们去观察入侵物种种内的现象和它入侵其他物种时不同物种间发生的现象，这些现象背后的过程最终导致了入侵。

生态系统是指在一个特定环境内，相互作用的所有生物和此环境的统称。此特定环境里的非生物因子与其间的生物之间具交互作用，不断地进行物质的交换和能量的传递，并借由物质流和能量流的连接而形成一个系统。那么何为系统、系统与其他组织层级有什么关系？个体、种群和群落就不是系统了吗？关于系统的一系列复杂问题将会在第4章中展开讨论。另外，生态系统与个体、种群、群落不同的突现特征(emergent properties)又是什么？换句话说，只有在由低组织层级的集合之间不断交互而形成的生态系统层级上才能观察到的独特特征是否存在？基于对这个问题的关注，现代生态系统生态学主要关注的是生态系统的能量和物质循环。比如，一个森林系统发展的过程表现出什么样的能量特征？又比如陆地海洋的碳循环包含哪些通路(pathway：光合作用是把碳储存在植物生物量中的通路之一)、环境因素的改变对于这些通路有什么样的影响？

生态系统这一个概念的诞生和发展对于推动生态学成为独立于生物学、具有自我意识的学科领域有非常大的推动作用。在生态系统组织层级上有非常多理论的尝试，试图寻找生态学定律（有如物理学的守恒定律）。感兴趣的同学可以拓展阅读《生态学是否存在普适性定律》来了解为什么生态学和生物学“杂乱”到难以找到物理学定律般的普适性定律。但是，关于生态系统是否具有突现特征的这一议题至今仍充满了争议，而这些争议大多来源于不同生态学者对于生态系统这一概念的认知。为了充分认识生态学界对于“生态系统”的认识是如何随着历史变化的，我们需要了解整体论和还原论是如何在交互中影响生态学的发展的。

2.3 生态学中的整体论 vs 还原论

首先，我们来梳理一些术语(对应《生态学反思》第五章)：

- 还原论 (Reductionism) 是一种哲学观点，主张复杂系统可以被其更小、更基本的部分完全解释。换句话说，一切都可以被还原到其最基本的组成部分。还原论采取自下而上的策略，分析方法是“解剖”式的，对过程加以分解，深入组成部分或者阶段，尝试对它们之间的关系进行解释。对个体组成部分的性质或者相互作用的性质进行连续累加，就能推断出实体的整体性质。在某些情况下，我们通过分解和合成过程应该可以表述更普遍的理论或者规律。还原论认为特定组织层级的理论和规律可以（有时也必须）“还原”为更“基础”的科学领域的理论和规律。（生态学作为二级学科，被最终“稀释”为一级学科物理学。）
- 整体论 (Holism) 是一种哲学观点，主张事物的属性或行为不能仅通过其组成部分来理解，而应考虑整体。换句话说，整体的特性不仅仅是其部分的简单组合，还包括由整体的结构产生的新的特性。断定并不存在可以使其他科学还原的科学领域。反对将物理解释作为其他科学必须还原的基本和首选解释形式。整体论从根本上意味着现象之间内在的、结构性的、时空上的关联。这意味着自然实在或者社会实在是由时空关联的实体组成的。它的逻辑对立面是本体论层面的原子论观点。
- 突现论 (Emergenism) 是一种哲学理论，认为复杂系统的某些性质不能从其组成部分的性质中推导出来，而是“突然出现”的。这些性质被称为“突出性质”。在上文对组织层级的介绍中，每个组织层级较之其所依赖的并从中突现而来的层级，其突现性质都具有新颖性，体现了新的现象秩序。突现论认为分析是必要，但其解释力是有限的。连接不同层级的反馈回路 (Feedback) 在决定和产生突现性质上起到了极其重要的作用。在某一特定层级，上一层级与下一层级都决定了中间层级的性质。所以多层级的三元进路，是突现论方法中必要的。每个组织层级都有一个或者多个突现性质，与特定的规律和理论相关联，而这些规律和理论又被认为是本质上不可还原的。

虽然物理、化学里也强调物质的基本组成，从质子、中子、原子、分子、细胞、组织、器官到个体，生物学或者说生态学过程是否也能被抽丝剥茧、一层层还原？如果主张还原论，答案就是；如果主张是整体论，答案是否。问题是，在生态学中，我们既可以找到回答是的例子，也能找到需要回答否的例子。比如一颗种子破土而出的过程，能够被分解到具体到分子的生理机制上。然而这颗种子响应光的机制是由某基因控制的，而这个基因背

后的进化过程是无法仅仅被物理化学过程解释的。因为物理化学过程并不包含、也不能完全还原有机体的“适应”。

生态学的“世界观”从一开始就在一个整体论的框架之中（参考第一章的生态学发展历史），然而生态学的科学化并不是独立于其他经验科学的发展的，这意味着探究因果关系的、由还原论主导的实验和理论研究同时影响着生态学对于“整体”的架构。调和这两种极端观点的观点之一即是突现论——它在奥德姆兄弟确立生态系统生态学时期凝聚了生态学的发展。还原论的分析是必要但有限的，我们不仅需要把握局部，也需要把握整体。根据《生态学反思》第五章中的介绍，我们总结了一些整体论 vs 还原论中重要的生态学者及其观点：

- 恩斯特海克尔 (Ernst Haeckel) 1866：生态学是探讨有机体和环境之间关系的研究——典型的有机论世界观，它将宇宙视为一个大的、有机的、相互关联的整体。在这个观念中，各个部分与整体之间存在深刻的相互联系和依赖关系，而不是孤立和独立的。这种观念强调整体性、动态性和发展性，倡导从整体和发展的角度去理解和把握世界。
- 史蒂芬福布斯 (Stephan A. Forbes) 在《湖泊是一个微宇宙》首次提出自然界中存在平衡态，因此必须将其作为一个整体来研究。提出无机环境因素对有机体的限制。要考虑一个系统中的所有关系以及使得这些关系存在的环境因素。实质上是早期突现论。
- 亨利格里森 (Henry Gleason)：拥护个体论、还原论。
- 阿瑟坦斯利 (Arthur Tansley)：反有机论、反突现论，见第五章。提出了“生态系统”的概念，将其定义为“准有机体” (1935)。坦斯利否认克莱门茨和菲利普斯所提倡的突现论倡导的不可预测性。他坚持用原子论和个体论分析植物群丛。推动他将这些生态学实体看成是随机迁徙和环境变异的结果的根本原因是，群丛缺乏明确的边界和结构。他将不同的有机体和种群分开进行研究，他们的群丛可以还原为各种孤立的植物功能。
- 克莱门茨 (Frederic Clements) & 菲利普斯 (Philips)：认为生物群落是一个有机整体。但是他们想要强调的是生物实体内固有的有机组织化（如同器官），将有机

体过度外推到植被群落上了。克莱门茨引入了突现的观点，比如他认为群落生境的发展由群体中的个体植物做出联动反应才能实现。

- 尤金·霍华德·奥德姆兄弟 (Eugene Odum and Howard Odum)：尤金为坦斯利的自然基本单元分类赋予物理、动力学色彩。1950-60s，他们提出了一个生态学范式，把能量生态系统框架和整体论、突现论的本体论结合起来。“整合层级理论” (Theory of integrated levels)：生态系统是拥有突现性质的复杂实体（一个整体），而这些性质并不能通过严格使用分析方法就能预测出来。在任何一个层级的发现都会辅助另一层级的研究，但永远也不能完全解释那个层级发生的现象。两兄弟将系统生态学的理论核心确立在能量分析中。在他们的整体论宣言之后，生态学无论从认知还是形式上都代表了最典型的整体论科学。
 - 但是！他们的方法论并非连贯的整体论。1) 他们没有区分集体性质（用统计函数来描述群体的特征）与突现性质的区别 2) 他们的系统生态学是以物理主义为背景的，把生态系统看成有结构的物理实体，而非不能被还原到物理领域 3) 没有用三元方法论（必须要分析关注层级的上一层级和下一层级对其的影响）。总的来说，他们是一种还原论的整体论，具有整体性，但是不是对整体论的突现论之方法论和认识论的真正表达。
 - Odum 建构的功能整体论本质上是通过生态系统物理性质的系统建模来表现的。

显然，我们要找的并不是绝对的或者是二元对立的某种答案。在生态学的发展过程中，有的生态学研究注重某个整体的功能和围绕其产生的某些现象的过程，而有的生态学研究更注重某个集体的构成——整体如何由部分构成。这些侧重点很多时候根植于不同组织层级的特征和产生这些层级的过程。对整体的关注是一种由上至下的视角，而对部分的关注是一种由下而上的观察，生态学的长远发展需要结合这两种视角，以至于不断创造出更新颖的视角。

结语

让我们回顾一下章节开头介绍的分形和套娃。作为一种数学理论的分形具有无尺度的自相似性，也就是说无论在什么观察的尺度，分形都呈现着一致的信息和复杂性。但是自然现

象不是理论上的分形—雪花、树枝分叉、河流的自相似性都只存在于有限的尺度。这也使人不由得好奇，到底是什么因素使得自然现象如此复杂而不可预测？随机因素和干扰的影响有多大？可以说，套娃有一点点像分形，也有点像生态系统。不同大小的娃娃仍然具有自相似性，但是每个套娃包含的细节却相当依赖于尺度，最小的娃娃往往是最潦草的，因为空间范围小到装不下细节；套娃有着严格的嵌套结构，一个娃娃里面包着另一个，与生态系统包着群落、群落包着种群、种群包着个体有些类似。但是套娃的这种嵌套结构并不是一种组织层级。套娃的每一个娃娃是独立于彼此的，也就是说，最大的娃娃并不是由其他娃娃组成的，因此也不具有突现的性质。套娃的嵌套是严格的，最小的娃娃除了被放到比自己高一等级的娃娃中，无法被放置到其他的位置。生态系统的嵌套却可以跨越组织层级的等级，比如某个个体可以与某个群落发生直接的联系（人类个体作为宿主与自己体内的细菌群落）。有趣的是，如果我们把套娃全部套起来，把它送给一个从不知道套娃为何物的人，除了把套娃“还原”成不同大小的娃娃，Ta 并不可能了解套娃的嵌套特性。那究竟是把套娃拆开还原、还是不把套娃拆开作为一个整体，算是真正把握了套娃的规律呢？这也可以算是一个“套娃悖论”了吧。

其他资源

[澎湃新闻. 2021. 《套娃，从两亿年前就有了》](#)

拓展延伸：生态学方法介绍 (2) 规模理论

规模 (Scale) 是生物学中一个除了时间、空间之外重要的测量维度。规模理论 (Scaling theory) 研究任意宏观变量 Y 与系统的规模 X 之间的幂律关系：

$$Y = cX^{\alpha}$$

这里的 α 为幂律指数(exponent)， c 为规模法则的系数(coefficient)。这个公式刻画的是当我们用不同的比例尺 X 缩放一个复杂系统的时候，它会引起 Y 怎样的变化。该公式又被称为规模法则(Scaling law)，也称为异速生长律 (Allometric Scaling)。

例如，在城市中， X 可以用人口总量来衡量， Y 可以为城市的 GDP，则根据实证结果， $\alpha \approx 1.15$ ，也就是说城市的 GDP 会随着城市规模呈现超线性增长。而当 Y 代表城市道路总长度的时候，则 $\alpha \approx 0.85$ ，所以道路长度随城市规模呈现亚线性增长。这两种模式都揭露了城市的规模效率（[引用于集智斑图张江](#)）。以自然界现象为例，树木的高度(H)、质量(M)、树冠大小(C)都与树木的胸径(D)（树干于 1.5m 左右高度的直径）构成幂律关系：

$$H = \alpha D^{0.5}$$

$$M = \beta X^{2.5}$$

$$C = \gamma X^{1.5}$$

这些幂律指数的值会随着树种而变化，这里的理论值参照 Farrior et al. 2013，这些树的规模效率反应了树干生长结构背后的物理因素。这告诉我们通过基本的林业数据来找到符合数据的幂律生长指数和系数，可以实现对我们现实中不便观测的空间或者时间尺度的现象的估算。举个例子，森林的碳储量是以估算单个树种个体的幂律生长为基础的。我们无法直接测量一整片森林的碳储量，但我们可以通过采样调查从个体的碳储量出发，整合个体之间的相互作用来“放大”(scale up)不同树种种群层级的碳储量，进而放大到森林群落层级的碳储量。对异速生长机制模型感兴趣的同学可以详细阅读 [《幂指数异速生长机制模型综述》](#)。（[植物生态学报 2008, 32 \(4\) 951~960](#)）

Food for thought：请你思考—规模和尺度都叫做 scale，它们之间有什么联系？为什么这里说规模是时间、空间之外的维度？规模是否具有时间、空间上的尺度？

引用文献

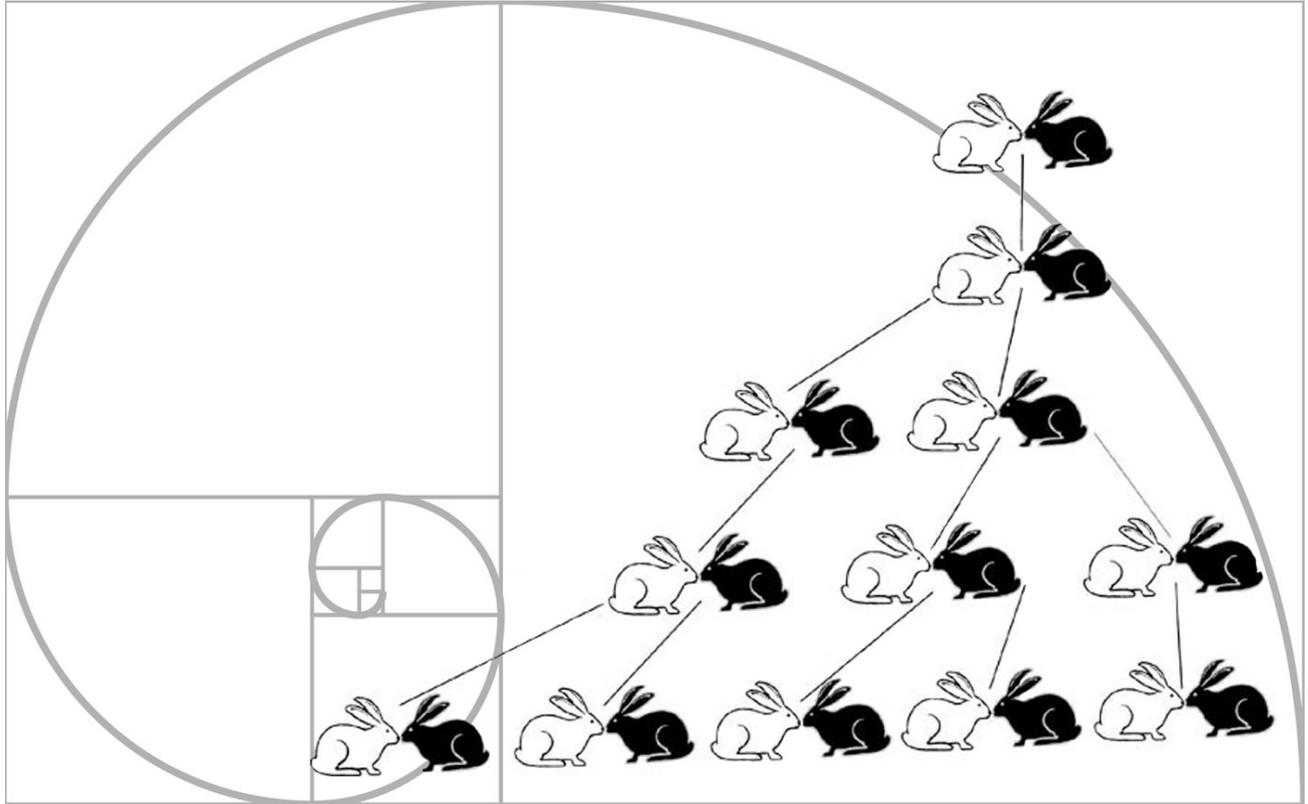
- (1) [张江. 2020. 规模理论：从入门到精通的文献荟萃。](#)
- (2) 韩文轩, & 方精云. (2008). 幂指数异速生长机制模型综述. *植物生态学报*, 32(4), 951.
- (3) [Finding Beauty: Fractal Patterns on Earth as Seen from Space. Time Magazine.](#)
- (4) A. Schwarz and K. Jax (eds.), *Ecology Revisited: Reflecting on Concepts, Advancing Science*, 183 DOI 10.1007/978-90-481-9744-6_15, © Springer Science+Business Media B.V. 2011.

Relevant references from Ecology Revisited:

Ludwig Trepl and Annette Voigt. 2011. Chapter 5. The Classical Holism-Reductionism Debate in Ecology.

© Aiyu Zheng Ecol Thinking 2024

第三讲：观察者所在的世界是变化的——生态学与动力学



兔子种群动态与斐波拉契数列。图源苏黎世联邦理工图书馆网页。

© Aiyu Zheng Eco

章节案例：斐波拉契的兔子

兔子的种群动态与斐波那契数列之间有着密切的关系，这是通过一个经典的数学模型来描述的。这个模型由意大利数学家列昂纳多·斐波那契在公元 1202 年他的著作《计算之书》（Liber Abaci）中提出，用于计算理想条件下兔子种群的增长情况。

斐波那契数列的定义

斐波那契数列是由一系列数字组成的序列，其中每个数字（从第三个数字开始）都是其前两个数字之和。数列的前两项通常定义为 1。具体定义如下：

$$\begin{aligned}F(1) &= 1, \\F(2) &= 1, \\F(n) &= F(n-1) + F(n-2) \text{ for } n > 2\end{aligned}$$

因此，斐波那契数列的前几项是：1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, ...

模型描述

斐波那契用以下假设来描述兔子种群的增长：

1. 一对新生的兔子在一个月后成熟。
2. 成熟的兔子每个月生产一对新兔子（一个雌兔和一个雄兔）。
3. 兔子永远不会死亡。

基于这些假设，斐波那契数列可以用来表示兔子的种群动态。具体分析如下：

- 第一个月：开始时有一对新生兔子。
- 第二个月：这对兔子成熟，但不繁殖。
- 第三个月：这对成熟的兔子生产一对新兔子，所以现在有两对兔子。
- 第四个月：最初的那对兔子再生产一对新兔子，而第二个月出生的那对兔子成熟，但不繁殖，所以现在有三对兔子。

- 第五个月：最初的那对兔子和第三个月出生的那对兔子各生产一对新兔子，所以现在有五对兔子。

通过这种方式，每个月的兔子总数形成一个斐波那契数列。因此，斐波那契数列的每一项都代表在理想条件下某个月的兔子总对数。

黄金比例

假设 $F(n)$ 表示第 n 个月的兔子总对数，根据模型描述可以写出以下递推关系：

$$F(n) = F(n - 1) + F(n - 2)$$

这与斐波那契数列的定义完全一致。当我们计算斐波那契数列中相邻两项的比值时，随着数列项数的增加，这些比值会逐渐逼近黄金比例。具体来说，如果 $F(n)$ 表示第 n 项斐波那契数列，则：

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{F(n + 1)}{F(n)} = \phi \approx 1.618033988749895 \dots$$

也就是说，在 n 足够大的时候，下一个月的兔子总对数将稳定地成为这个月的兔子总对数乘黄金比例 ϕ 。黄金比例不仅体现在理想兔子在时间维度上的繁殖规律上，也被普遍应用在空间结构的变化中，例如海螺、动物骨骼、叶脉等等形态学的案例，甚至是人类的建筑与美术。感兴趣的同学可以延伸阅读资料中的 [《动植物也懂斐波那契数列？这是大自然进化的隐藏技能吗？》](#)。在章节 3.1 中，我们将探讨时间和空间上的变化，即“动态”：它的含义（包括数学角度的理解）与物理学中动力学（Dynamics）的关联。在物理学中，经典动力学关注运动的变化与造成变化的各种因素。例如章节 3.1 例图中的小球与坡面——当小球受到不同方向、不同大小的力时，运动轨迹将如何改变、最终是否能达到平衡态（equilibrium）。除了力学，热力学等其他物理学领域也对生态学中的“动态”产生了颇深的影响。平衡态的种类又细分为不稳定平衡、稳定平衡、动态平衡等等，我们会在本章节中通过生态学案例来详细介绍它们的区别。

争议和批评

虽然斐波那契数列在描述理想化条件下的兔子种群动态时具有一定的教育意义，但由于其简化和理想化的假设，不能准确反映现实中的复杂种群动态。因此，在实际应用中，需要更复杂、更贴合实际的数学模型来描述和预测种群动态。在章节 3.2 中，我们将介绍生态学中的常见动力系统模型，适用范围、优势与局限。另外，我们会比较决定性与非决定性（概率论）的模型。相比于斐波那契的兔子过于理想化的假设，比如兔子有无限的生命和不变的繁殖率，栖息地的食物资源不受限制，兔子不具有多样性（基因多样性、性状多样性等），繁殖周期不变，这些现代的数学模型比斐波拉契数列更复杂，也更贴近生物现实。当模型的假设预设了不变的环境因素或者生物因素，分析模型得到的结果只在这些假设成立时是有意义的。这些简化的模型被称为“决定性”的模型 (deterministic)。生态学者往往称这些早期理论生态学创造的简单模型为玩具模型 (Toy model)。而生物现实意味着环境是变动和不确定的，也就是异质性的 (heterogeneous): 资源并不是均匀地在时间、空间中分布。比如一个花盆里的土储蓄的水分、养分，即使仅仅在一个花盆大小的空间内，其分布仍然受植物的生长、浇水对土层结构的改变、或者栽种花的方式的影响。又比如空气和阳光均给人一种均匀普遍的印象，然而考虑到空气和阳光穿过的介质和时间对它们的影响，它们其实是异质性的。这种环境的异质性会进一步影响生物体之间的相互作用，增大许多自然过程、生物行为的变化性、差异性、不确定性。

换句话说，比起绝对的决定论，我们可以用概率论 (probability theory) 的观点来看自然。概率论即是研究随机现象的数学理论。这里涉及到另一个核心概念：随机性。如果一件事物、一个过程是决定性的，这代表如果准确地重复它产生的必要条件，会产生同样的、可预测、不会改变的结果，这包括物理学中的质量守恒、能量守恒定律等。而随机的现象是不可准确预测的——在相同的产生条件下得到的结果也不会相同，知道事物的发展历史并不能担保对其未来走向的绝对认识，比如股市行情、天气系统，还有我们课程中探讨的许多自然现象。举个例子，鸟类的觅食行为受天气、同类行为、捕食者、虫子种群动态等一系列环境因素影响。这些因素并不是固定不变的，而是随机或者随特定的概率分布变化。也就是说，我们观察到的自然现象是在两个极限的不断拉扯中出现——比如鸟类觅食行为是在必然的生存压力（必须要去所在的环境中、在某种活动时间内找某些虫子）与偶然

的自然因素互动中产生的（因为某种天灾植物大面积死亡后散播种子导致吃种子的虫子的数量激增，为鸟类提供食物）。

最后，在章节 3.3 中，我们将介绍基于动力学的数学模型在生态学领域和其他相关领域的应用。比如特定的种群生态学模型如何能指导物种保护，人口学模型对预测人口动态的关键作用，疾病传染模型对于疾病防控的作用，等等。

3.1 动态：观察对象在时间与空间上的变化

数学与物理学中的动态系统（也称动力系统，dynamical system）是用函数描述几何空间中某点随时间变化情况的系统。动力系统的动态或者状态（dynamics）指的是一组可确定的实数，同时也是几何空间的坐标。所以动力系统的演化规则是一组函数的固定规律—给定一个当前的状态，我们可以推断未来状态如何产生。这种确定性的演化规则使得状态是确定性、可预测的。当然，也有动力系统的演化规则是随机的，表现为方程中含有随机项。更有趣的是，即便是一个确定性系统（方程不含随机项），系统仍然可以展示出一种类似随机的行为或状态，称之为混沌（chaos）运动，更多信息请查看章节末的其他资源。

描述和寻找给定动力系统的平衡态（又称不动点、稳态），是动力系统理论研究的重要目标。当动力系统位于平衡态时，系统的状态不会再随时间而变化。如图 3.1a 所示，具有吸引性的平衡态是稳定平衡，当系统的初始状态位于这个稳定平衡态附近时，系统将会逐

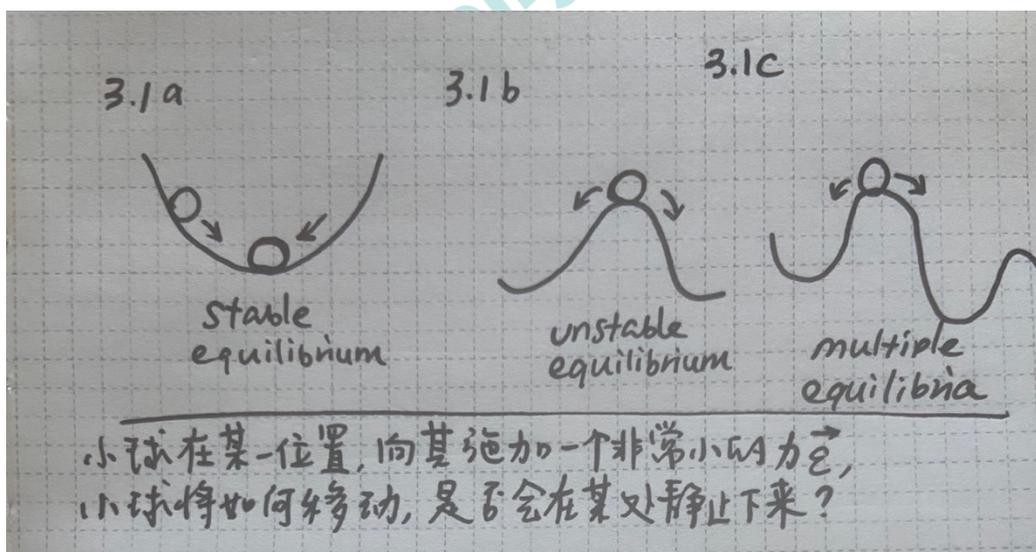


图 3.1. 小球在坡面上滚动—平衡态分析。

渐靠近这个平衡态并最终收敛于此不动点。如图 3.1b 所示，也存在具有排斥性的平衡态，当系统的初始状态与其重合时，系统不动；但一旦系统的状态与此平衡态发生轻微的偏离，系统最终会远离这个不稳定的平衡态。简单的系统可能只有一两个平衡态，有的系统可能有多个（如图 3.1c），甚至有一些更为复杂的系统存在周期性的平衡态，也就是会在一组固定的坐标之间不断循环（见后文）。

描述动力系统演化规则的方程叫做动力系统方程，只有对于极少数简单的模型可以得到精确解，使得我们完全知道系统运动的轨迹和平衡态的位置及其稳定性。我们把这些精确的解叫做分析解（又叫解析解）。更多的时候，我们依赖数值解，也即是微积分技巧无法得出分析解时利用数值算出函数对应的值。因此，对于更复杂的动力系统方程，我们一般采用定性分析法——不是求精确解，而是侧重于研究动力系统长期表现出的性质，例如是否会达到平衡态、有几个平衡态、系统长期的行为是否受初始条件影响等。

生态学中的数学模型对于推动理论生态学的发展功不可没。当然，数学生态学也从简化的玩具模型(toy model)中发展而来——它们往往具有分析解，有非常确定的动态行为，能够帮助我们厘清自然中的动力系统规律。随着计算机技术和数学的发展，如今的数学生态学也从玩具模型转向更实际的模型来关注动力系统整体性的性质。但是对这些生态学玩具模型的掌握仍然是数学建模和生态学理论的基础。因此，我们会选择一些比较经典的、位于不同组织层级的数学生态学动力系统模型来展示如何构建、分析、求解动力系统方程，以及它们如何对应到生态学现象和知识上。

动力系统方程实例

我们以一个经典的应用题来说明动态系统的数学概念。有一个水池,它分别有一个排水管道和一个进水管。当打开进水管时需要 3 个小时才能放满一池子的水,当打开排水管道时需要 6 个小时才能放掉一池子的水。请问,当水池里面没有水时,同时打开两个管道时,水池里的水会如何变化?

根据给出的信息，进水率是 $\frac{1}{3}$ 池水容量每时，而出水率是 $\frac{1}{6}$ 池水容量每时，进水率 $>$ 出水率，所以平均每小时水池会被填满 $\frac{1}{6}$ 的容积，在六小时后，水池装满。之后如果继

续打开两个管道，水池的水就会溢出水池的最大承载限度 (carrying capacity)。水面的高度是由进水和出水速率共同决定的。当进水率与出水率相等时，水面会达到平衡，不再变动——比如进水率和出水率都是 $1/3$ 池水容量每时。当进水率 $<$ 出水率，水面会逐步下降到零。

我们可以用常微分方程（含有函数与其一个或以上导数的方程，且未知函数只含有一个自变量）来描述这个水池系统。如果水池内水量是一个随时间变化的连续型函数， $V(t)$ ，那么我们知道它的变化率是水池水量的净增长率，进水率 I 减去出水率 O ：

$$\frac{dV}{dt} = IV - OV \quad (1)$$

公式 (1) 告诉我们函数 $V(t)$ 的导数是 $(I - O)V(t)$ ，其中 $I - O$ 是一个常数，我们简写为 r 。我们可以用分离变量的方法来解出 $V(t)$ ：

$$\begin{aligned} \frac{dV}{rV} &= dt \\ \Rightarrow \int \frac{dV}{V} &= \int r dt \quad (2) \end{aligned}$$

回顾微积分， $1/V$ 的相对于 V 的积分是 $\ln(V) + C_1$ (C 为常数)，而 $r dt$ 相对于时间 t 的积分是 $rt + C_2$ (C 为常数)。那么，我们可以把两个常数合并之后得到一个新的常数 C 来解出 V 随时间变化的函数：

$$\begin{aligned} \ln(V) &= rt + C \\ V(t) &= e^{rt+C} = e^{rt} \cdot e^C \\ \Rightarrow V(t) &= V_0 \cdot e^{rt} \quad (3) \end{aligned}$$

所以水池的水量在这个例子中会指数增长或者减少，取决于进水率和出水率之间的差值。另外，由公式 1 得知当 $V(t)$ 的变化率为 0 时，也即是 $IV^* - OV^* = 0$ ，我们可以求解平衡态 $V^* = 0$ 。需要注意的是，公式 (3) 中 V_0 代表系统水量的初始状态，如果 $V_0 = V^* = 0$ ，系统不存在出水的现象，自然也会停留在 $V^* = 0$ ，但这个平衡态到底是稳定的还是不稳定的取决于 r 的值。如果 $r > 0$ ，水量会走向无限大， $V^* = 0$ 不稳定；如果 $r < 0$ ，水量会跌落到 0，在 $V_0 > 0$ 的状况下，系统有一个稳定的平衡态 $V^* = 0$ 。

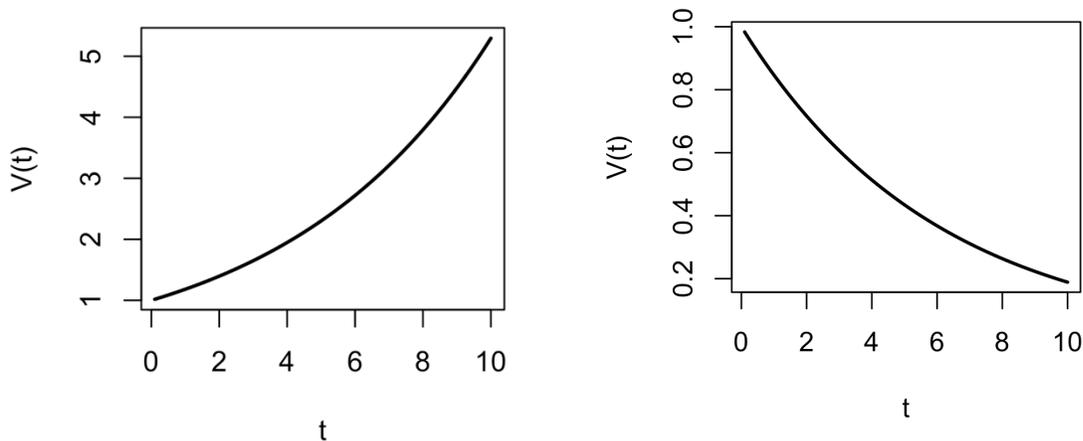


图 3.2. V 随时间 t 变化的函数曲线。左图中 $r = 1/6$, 右图中 $r = -1/6$ 。如果在 $V=0$ 时增加一点点水, 左图的水量会继续增长, 所以 0 不稳定; 而在右图中即使增加一点点水, 最终水也会全部漏掉。类比图 3.1 中的小球受到轻微的干扰是否会移动到别的平衡点, 我们因此知道在 $r < 0$ 的状况下, 系统有一个稳定的平衡态 $V^* = 0$ 。

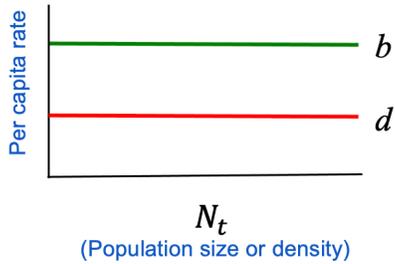
3.2 生态学中的经典动力系统模型

单个种群

A. 指数增长（非密度制约）模型

与章节 3.1 中的水池水量随时间变化的函数一样, 我们也可以指数增长模型来描述不受密度制约的人口增长或者种群增长。下面, 我们列举指数增长模型中的变量和参数:

- N 是时间 t 的函数, 写作 $N(t)$, 代表某个种群的密度 (单位面积内的个体数)
- b 是单位出生率 (per capita growth rate), 也就是一个具有繁殖能力的个体在单位时间内平均产出的新个体数。 $bN(t)$ 也就是新出生个体的总数。
- d 是单位死亡率 (per capita death rate), 也就是一个人的死亡率。 $dN(t)$ 就是新死亡个体的总数。
- $r = b - d$, 表示种群的净增长率



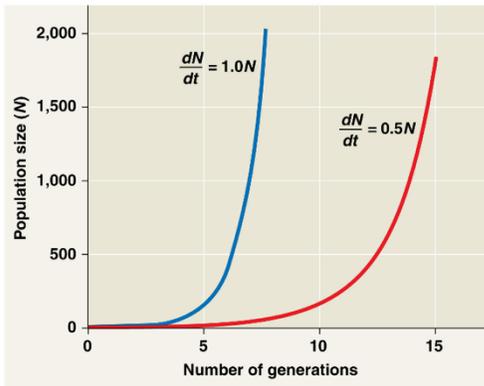
Assume density independent per capita birth b and death d rates; b and d are the number of births and deaths per individual per year

图 3.3 非密度制约性模型中的出生率与死亡率

- 如果时间是连续的，我们可以通过微分方程求解 $N(t)$

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t)$$

$$\Rightarrow N(t) = N_0 \cdot e^{rt} \quad (4)$$



If $r > 0$, the population grows

if $r < 0$, the population shrinks

If $r = 0$, the population stays the same

图 3.4. 指数增长函数

- 和水池的案例一样，我们可以通过方程 (4) 的分析解来判定它有几个平衡态以及是否是稳定的。同样，方程 (4) 有一个平衡态， $N^* = 0$ 。当 $r < 0$ 时， $N^* = 0$ 是稳定的；而当 $r > 0$ 时， $N^* = 0$ 不稳定。

- 如果时间是离散的（Discrete，被拆分成段，从今天到明天，从今年到明年…），方程的形式会有一些不同。假设在单位时间间隔内的净增长倍数是 λ ：

$$N(t+1) = \lambda N(t) \Rightarrow \frac{N(t+1)}{N(t)} = \lambda \quad (5)$$

这说明相邻两项之间的比值保持不变（等于净增长率），和章节案例开头的斐波拉契的兔子非常类似：

$$N(t+1) = N_0 \cdot \lambda^t \quad (6)$$

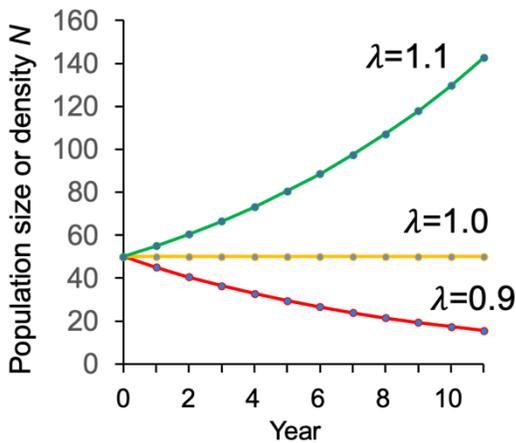


图 3.5. 离散型几何级增长函数

但这个离散系统不是以指数函数增长，而是以几何级数增长(geometric growth)。离散的动力系统处于平衡态时系统将不会再随时间变动而产生变化，所以如果 $N(t+1)/N(t) = 1$ ，也就是当 $\lambda = 1$ 时，种群数量处于平衡态。当 $\lambda > 1$ 时，种群会以几何级数增长；而 $\lambda < 1$ 时，种群会以几何级数减少。回忆我们在第一章中提到的马尔萨斯的人口论，它也假设人口以几何级数增长。

- 有些种群更适合使用连续动力系统，比如细菌、病毒、藻类等生长周期短的生物—每个新个体在出生时就已经具有繁殖和死亡的可能性；而有的种群更适合使用离散型动力系统，比如至少需要一段时间才能孕育后代的哺乳动物等。

注意：

在这个简单的指数增长/几何级数增长的模型中，有几个重要的数学假设：（1）出生和死亡率不包含迁居和移民；（2）出生和死亡率并不会因为种群数量变化而发生改变，而是作为常数。尤其是第二个假设，它导致种群可以不受限制地增长。如果出生率和死亡率

会因为种群数量改变而改变，从常数变成种群数量的函数，那么我们就需要用密度限制性模型来模拟种群动态了。

B. 逻辑斯蒂增长（密度限制）模型

- 与指数增长模型不同的是，密度限制性模型中的净增长率会随着种群数量增加而减小。出生率可能因为种群增长导致对有限资源的竞争加剧减少，同时死亡率可能因为种群增长带来的疾病等因素而增加，二者结合导致净增长率随时间而变小，如下图。

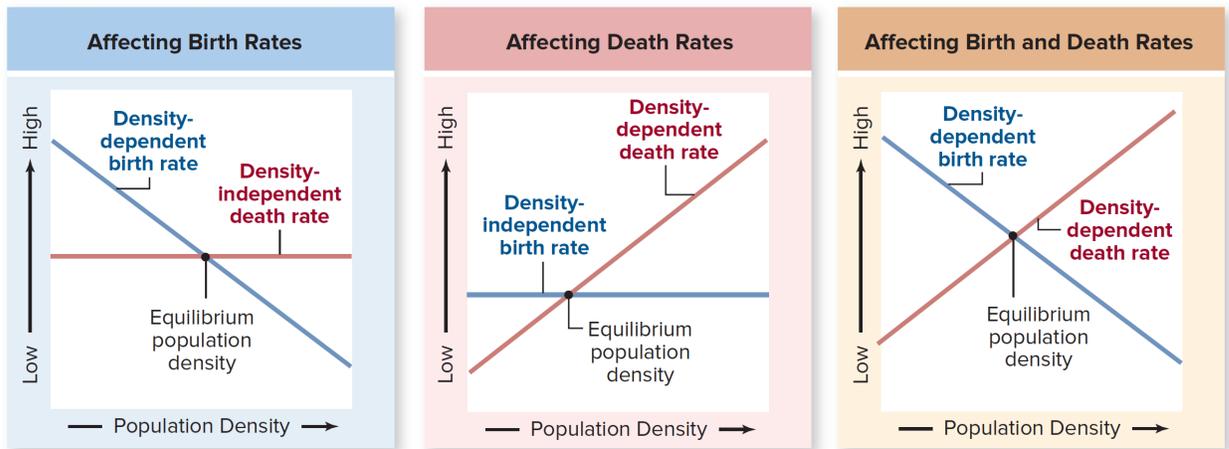


图 3.6.密度限制性种群模型中，出生率和死亡率皆可能受种群密度的调控。

- 逻辑斯蒂模型假设资源有限，因此环境有一个最大承载量(carrying capacity)— K 。下图中是净增长率 r 关于种群密度 N 变化的线性函数：

$$r(N) = r_0 - \frac{r_0}{K}N \quad (7)$$

公式 (7) 表示净增长率在初始状态下是 r_0 ，种群数量达到 K 时变为 0。

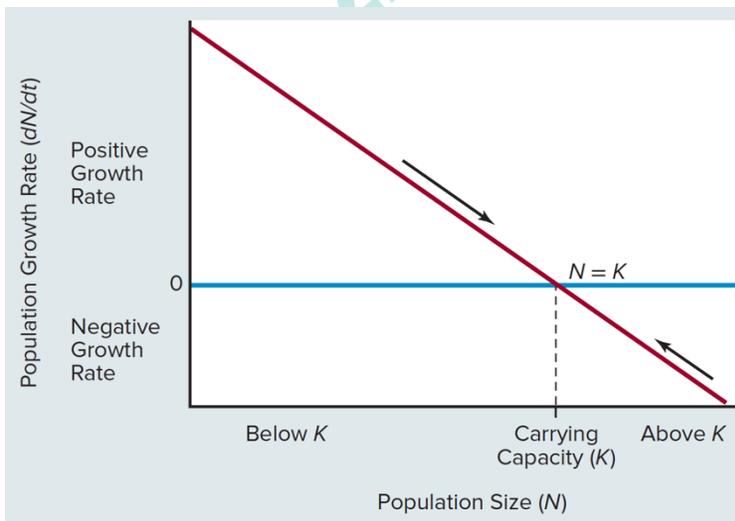


图 3.7. 公式 (7) , 直线截距即是 r_0 , 有时写作 r_{max} 。直线斜率是 $-\frac{1}{K}$ 。

- 有了 $r(N)$ 之后, 我们可以建立关于 $N(t)$ 的微分方程:

$$\frac{dN(t)}{dt} = r(N)N(t) = r_0N - \frac{r_0}{K}N^2 \quad (8)$$

- 虽然公式 (8) 的解法有些难度, 但仍然可以用分离变量的方式取得分析解:

$$N(t) = \frac{K}{1 + N_0 e^{-rt}} \quad (9)$$

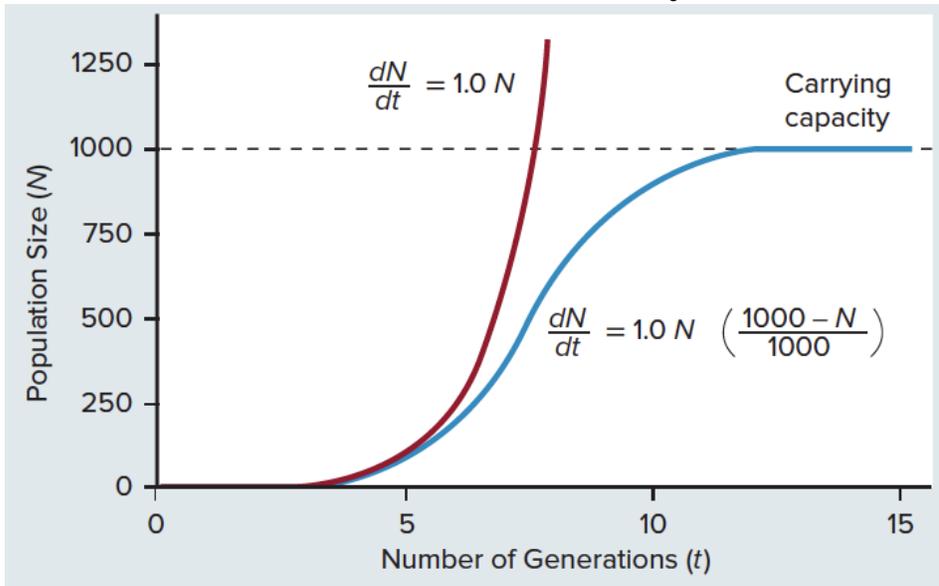


图 3.8. 公式 (9) , 当 $r_{max} = 1$, $K=1000$, 比较指数增长与逻辑斯蒂增长。

- 通过分析 $\frac{dN(t)}{dt} = 0$, 我们可以解出这个逻辑斯蒂增长模型有两个平衡态, $N^* = 0$ 和 $N^* = K$, 其中 0 是不稳定的平衡态, K 是稳定的平衡态。无论初始值是什么, 方程都会到达并稳定在 K 。
- 通过分析公式 (8) 中的函数, 我们可知 $N(t)$ 的导数是一个抛物线方程, 所以在抛物线的顶点 (对应 $N=K/2$) 时种群增长速率最快。这个点在渔业中又叫最大可持续产量 (Maximum Sustainable Yield) 。

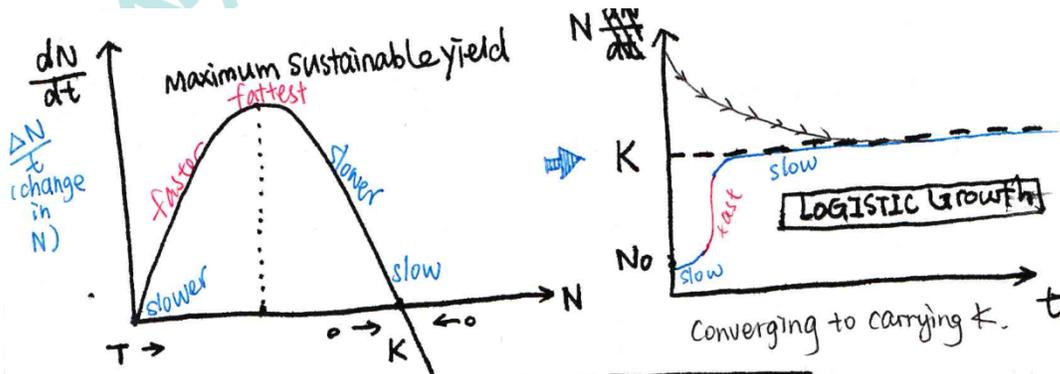


图 3.9.两个平衡态中 0 不稳定，K 是稳定的。公式 (8) 的分析解是一个抛物线方程。

注意：目前，无论是指数增长、几何级数增长，还是逻辑斯蒂增长，出生率、死亡率、净增长率都是已经预设好的、决定性的，不具有任何随机性的常数或函数。假如，在几何级数增长模型中，公式 (5) 中的 λ 是一个随机变量而非常数，那么公式 (5) 的解也会发生变化。这表示增长倍数 λ 受到随机过程的影响，比如天气的干扰、疾病的传播等等不可被精准预测的过程，但往往又展现出一些规律（已知发生频率和影响范围等）。因为涉及到概率论与统计，讲义不会深入介绍随机性动力模型或者随机模拟的方法。感兴趣的同学可以自行拓展。重点是，没有随机项的动力系统是为了还原种群过程背后的基本机制（出生和死亡是否受种群密度影响等），是一种极端的简化。这里涉及到一个模型的概念——简约性(parsimony): 如果一个结构更简单的模型能够解释我们实际观测到的规律，那么我们没有必要用更繁复的模型，因为所有的模型都是“错误的”——它们只是对观测到的现象的一种简化。所以只有在随机过程非常重要的问题中，我们才会加入随机变量。但是我们不能因此认为所有现象背后的规律都是固定不变的（决定论），而是要以概率论的眼光去看世界，去认识环境的动态与研究对象动态之间的关联。比如说，章节 2 中讲到的集合种群依赖不同空间区域的斑块之间的个体流动来保持整个集合种群的延续。那么每一个空斑块（种群数量=0）上的个体数可能并不是决定性的——比如受到灾害和人为影响，或是斑块的质量影响。此时更恰当的方式是计算一个空斑块上具有 n 个个体的概率，这就是考虑随机性的例子。关于集合种群（经典的 Levins 1969）的数学模型，大家可以阅读《生态学基础》相关的章节或者补充资料。

多个种群

当然，还有非常多的其他模型可以捕捉单个种群的动态。即使是上面两种最简单的模型，也可以衍生出复杂的变体来指导实际的研究和政策制定。接下来，我们了解最简单的两种种群模型——Lokta-Volterra 的双物种交互模型（竞争和捕食）以及分室模型（compartment model）中的 SIR 模型。

C. Lokta-Volterra 竞争模型

Alfred Lokta 与 Vito Volterra 几乎同时但独立提出了以下的物种之间竞争的模型。假设物种 A 与物种 B 在同一栖息地中依赖同一种资源，设 A 的种群密度为随时间变化的方程

$N_A(t)$, B 的种群大小为随时间变化的方程 $N_B(t)$; A 与 B 内生的种群净增长率分别为 r_A 与 r_B 。内生的净增长率不受密度制约, 可以看做物种对于资源的响应。在之前的逻辑斯蒂方程中只有一个物种, 它的种群密度受到种内竞争 (同种物种的个体之间) 的影响, 导致了最大容载量的出现。回顾公式 (8) :

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (8)$$

所以这个物种对自身的密度制约是 $1/K$ 。如果没有密度制约, $\frac{dN(t)}{dt} = rN$, 我们则回到指数增长模型。在有两个物种相互竞争的逻辑斯蒂方程中, 物种 A 不仅如同逻辑斯蒂方程中受到自己本身密度的制约, 还受到 B 的密度的制约。因此, 我们用 $\alpha_{i,j}$ 来表示物种 j 对物种 i 种群数量的影响, 又称竞争系数。因此, 我们可以列出如下的微分方程组:

$$\begin{aligned} \frac{dN_A}{dt} &= r_A N_A (1 - \alpha_{1,1} N_A - \alpha_{1,2} N_B) \quad (9a) \\ \frac{dN_B}{dt} &= r_B N_B (1 - \alpha_{2,2} N_B - \alpha_{2,1} N_A) \quad (9b) \end{aligned}$$

• 首先, 当 $\frac{dN_A}{dt} = \frac{dN_B}{dt} = 0$, 我们可以解出这个系统的平衡态:

$$1 - \frac{1}{K_1} N_A - \frac{\alpha_{1,2}}{K_2} N_B = 0 \quad (10a)$$

$$1 - \frac{1}{K_2} N_B - \frac{\alpha_{2,1}}{K_1} N_A = 0 \quad (10b)$$

当 $N_B = 0$ 时, $N_A^* = 1/\alpha_{1,1} = K_1$; 当 $N_B = \frac{K_2}{\alpha_{1,2}}$ 时, $N_A^* = 0$ 。同理, 当 $N_A = 0$ 时, $N_B^* = 1/\alpha_{2,2} = K_2$; 当 $N_A = \frac{K_1}{\alpha_{2,1}}$ 时, $N_B^* = 0$ 。当 B 种群到达的密度刚好可以使得种群 A 灭绝 (维持在 0 密度) 时, 我们称 $N_B = \frac{K_2}{\alpha_{1,2}}$ 为物种 B 对物种 A 的置换点(displacement point)。同理, $N_A = \frac{K_1}{\alpha_{2,1}}$ 是物种 A 对物种 B 的置换点。基于 K_1 、 K_2 、 $\frac{K_1}{\alpha_{2,1}}$ 与 $\frac{K_2}{\alpha_{1,2}}$ 的相对大小, 我们会得到四种不同的结果。我们可以做一个简单的相平面分析图(Phase Plane Analysis)来分析这四种不同的情况, 如图 3.10。

- 图中的两条直线分别是公式 10(a) 与 10(b) 的解, 称之为等值线(isocline)。
- 图 (a) 中 $K_1 > \frac{K_1}{\alpha_{2,1}}$ 的置换点, 而 $K_2 < \frac{K_2}{\alpha_{1,2}}$ 的置换点, 这代表物种 B 会被物种 A 替代掉, 但是 A 不会被 B 置换, 因此 A 会取代 B, 称之为 A 对 B 的竞争排斥(competitive exclusion)。图 (b) 中出现 B 对 A 的竞争排斥。图 (c) 中, $K_1 < \frac{K_1}{\alpha_{2,1}}$ 的置换点, 而 $K_2 < \frac{K_2}{\alpha_{1,2}}$ 的置换点, 这代表 A 和 B 都具有抑制对方的能力。换句话说, 当物种 B 对 A

的抑制超过对于自己种群的抑制时，物种 B 就可以抑制 A。当 A 与 B 互相抑制时，他们可以稳定共存(stable coexistence)，如图中所示，存在一个内部的稳定平衡态，也即是两条线的交点。图 (d) 中，A 与 B 都不能抑制对方，因此存在两个可能的稳定平衡态 (K_1 与 K_2) -- 究竟是 A 还是 B 占优取决于系统的初始状态。

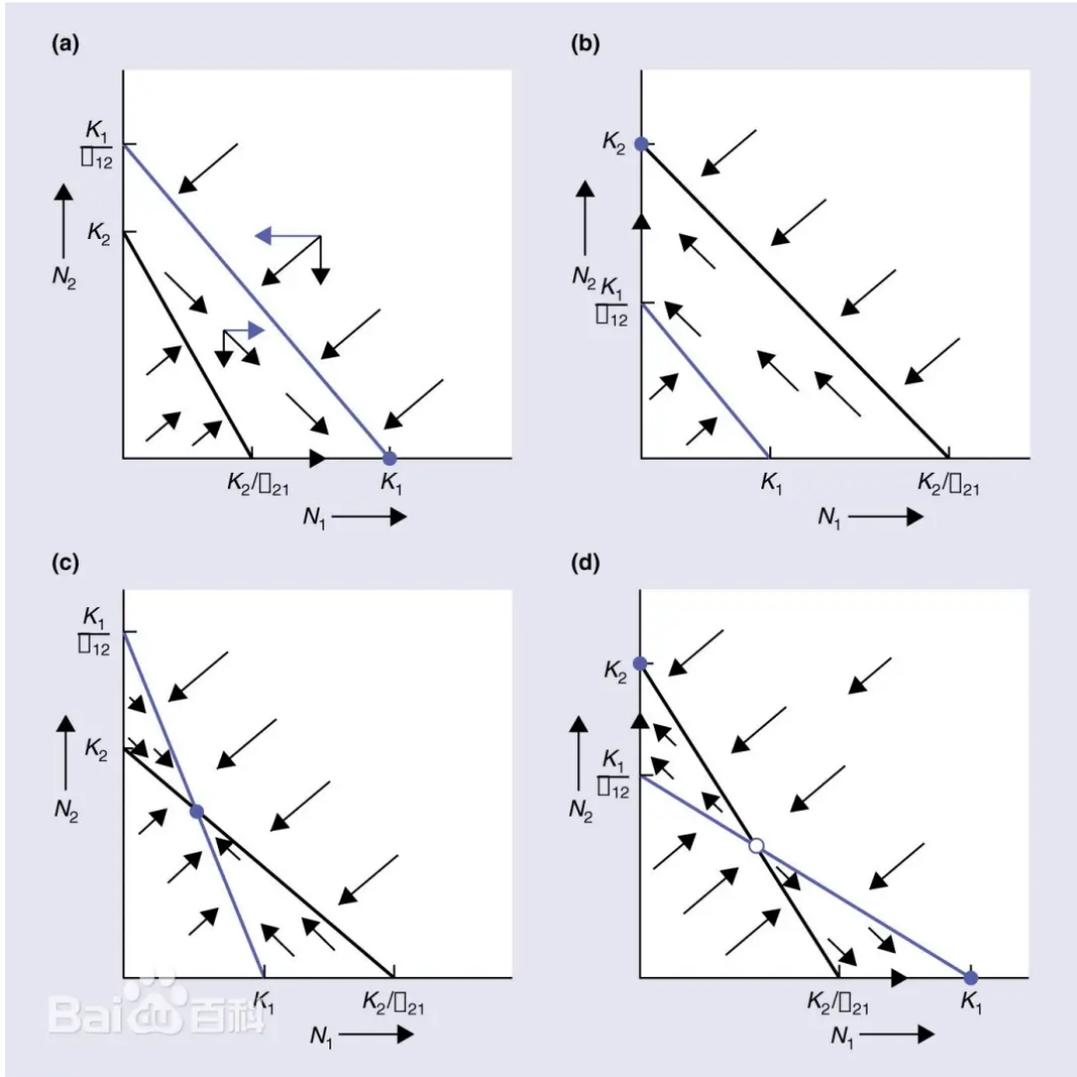


图 3.10. 四种不同种间竞争的可能情景。

- 图中的箭头和图 3.1 中的小球运动轨迹类似，代表的是物种 A (N_A ，图片上标注的是 N_1) 随时间变化的轨迹。因为 A 对应的是 x 轴，所以种群密度上升就向右移，下降就向左移。对于物种 B 来说则是看 y 轴，增长或减少对应上移下移。把物种 AB 放在一起，我们就可以画出相平面上每个区域内它们的变化情况。

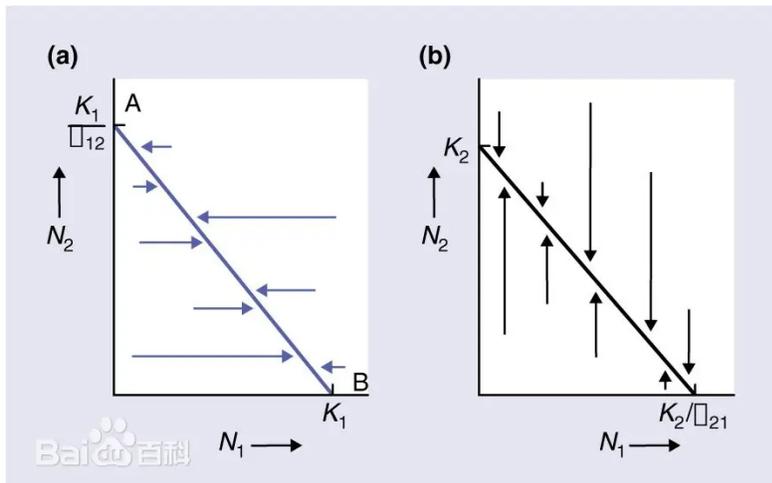


图 3.11. 相平面图分析法。

虽然经典的 Lotka-Volterra 模型只有两行公式，但我们可以通过竞争系数加入无限多的物种，进而分析这些物种之间的竞争结果。关于 n 个物种能否稳定共存的经典问题，著名理论生态学家 Robert May 在 1972 年就依据 Lotka-Volterra 模型进行了尝试 (May 1972)。直到今天，洛克塔和沃尔泰拉仍然是共存理论的先驱。

D. 捕食者—猎物模型

只需要轻微地改动上面的种间竞争模型，我们就可以用 Lotka-Volterra 公式来描述捕食者种群与猎物之间的相关联的动态。由于捕食者食用猎物后，对猎物种群来说是不利的，但对于捕食者种群来说是有利的。捕食者种群的密度下降往往也会给猎物种群时间来缓冲和恢复。这和相互抑制的种间竞争模型有许多不同之处。模型的基本假设如下：

- 当捕猎者种群密度为 0 时，猎物呈指数增长
- 当猎物种群密度为 0 时，捕猎者指数下跌
- 捕猎者可能有多种消耗猎物的方式，称之为功能性回复 (functional response)，我们在这里只介绍第一种，Type-I functional response：捕猎者可以成功捕捉、吃掉所有的猎物，猎物越多，每个捕猎者捕猎到的猎物也就越多。很显然，这不是最符合现实的假设，但确实是数学层面上最简单的假设。
- 猎物不存在任何营养价值、质量的差异，每一只猎物对于捕猎者种群增长的作用都是同样的。

接下来，我们用 $H(t)$ 代表猎物随时间变化的函数， $P(t)$ 则代表捕猎者随时间变化的函数。

根据第一、第二条假设，我们可知：

$$\frac{dH(t)}{dt} = rH, \text{ if } P = 0 \quad (11a)$$

$$\frac{dP(t)}{dt} = -kP, \text{ if } H = 0 \quad (11b)$$

r 仍然代表猎物种群自身的净增长率，而 k 代表没有猎物时，捕猎者种群减少的速率。我们可知，猎物死亡的速率应该与猎物数与捕食者数的乘积成正比，捕食者通过进食获得的增长率应该也与这个乘积相关。那么我们可以建立如下的微分方程系统：

$$\frac{dH(t)}{dt} = (r - bP)H \quad (12a)$$

$$\frac{dP(t)}{dt} = (cH - k)P \quad (12b)$$

b 与功能性回复有关，可以理解为一个捕猎者平均找到猎物、进食成功的可能性， c 可以理解为一只猎物能被转化成为多少捕猎者的种群增长。和其他的动力系统分析类似，通过求解 $\frac{dH(t)}{dt} = \frac{dP(t)}{dt} = 0$ ，我们可以解出微分方程的平衡态：

- 当 $\frac{dH(t)}{dt} = 0$ 也即是猎物增长为零时，捕猎者种群密度为 r/b ；当 $\frac{dP(t)}{dt} = 0$ 也即是捕猎者增长为零时，猎物种群密度为 k/c 。所以这个模型存在两个平衡态， $H, P = (0,0)$ 以及 $H, P = (r/b, k/c)$ 。我们知道第一个平衡态是不稳定的，而第二个平衡态的稳定性分析需要用到线性代数。想要详细了解数学方法和模型细节的同学可以阅读延伸资料。
- 我们需要用到数值求解器来解出随时间变化的函数 $H(t)$ 与 $P(t)$ 。下图是 H 和 P 的相平面分析图。

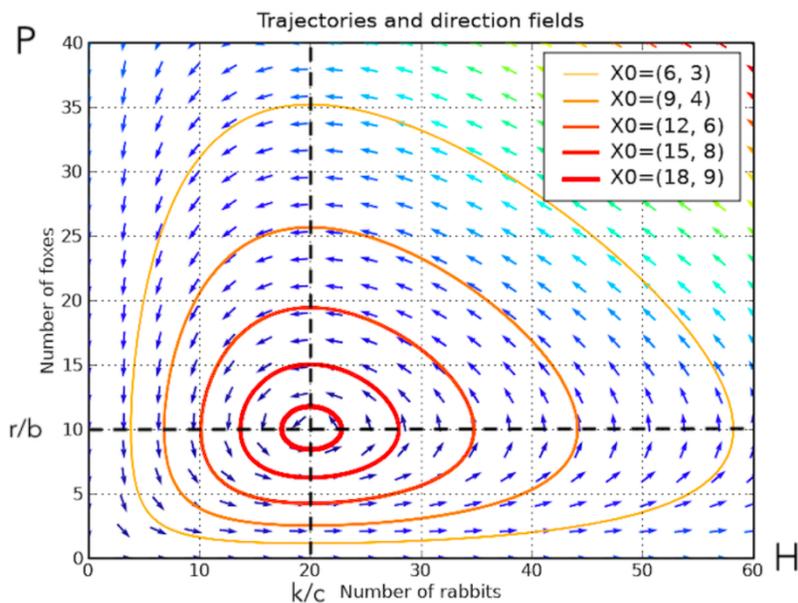


图 3.12. 捕猎者-猎物模型解的相平面图。

- 捕食者和猎物的种群变化遵循着有限的周期，会一直在某一个轨道上循环。当 P 下降，H 上升，随后 H 即下降，P 也下降，但是两者之间有一个迟滞的时间，毕竟捕猎者消耗猎物之后造成种群增长也需要一些时间。初始的捕猎者数量和猎物数量会决定两者的种群会跟随哪一条轨道，但轨道是确定不变的（与前面提到的混沌效应不同）。
- 当我们把功能性回复假设变得更贴合实际时——比如在猎物密度极低时，捕猎者可能更不容易找到它们，整个模型的动态会更复杂，详见补充资料。

E. SIR 传染病模型

SIR 模型是最经典、最基础的疾病传染模型，也是一种典型的分室模型。SIR 模型虽然模拟的是病毒在宿主中传播的多种群动态，但实际上模型中体现的还是人这个种群中的若干亚群。这种模型将人群分为若干个“分室”，并根据人群在这些分室间的流动来描述疾病的传播动态。S 代表 Susceptible，表示易感者，尚未感染但有可能被感染的人群。I 代表 Infectious，表示感染者，已经被感染且能够传播疾病的人群。R 代表 Recovered，表示康复者，已经从疾病中恢复并且获得免疫力的人群。SIR 模型假设人群可以从易感状态转变为感染状态，然后转变为康复状态。因此我们可以像章节开头介绍的水池问题一样来看待 S、I、R 三个池子是如何彼此流入、流出的，就可以推演整个疾病扩散的状况。

SIR 模型的基本假设如下：

- 总人口 $N = S(t) + I(t) + R(t)$ 是常数，即没有出生、死亡、移民等因素影响。
- 易感者通过与感染者接触而被感染，传染率为 β ——表示每个易感者在单位时间内与感染者接触并被感染的概率。
- 感染者以速率 γ 康复并流入康复者分室。 γ 表示每个感染者在单位时间内康复的概率。

SIR 模型的动态变化可以用以下微分方程描述：

$$\frac{dS}{dt} = -\beta SI \quad (13a)$$

$$\frac{dI}{dt} = \beta SI - \gamma I \quad (13b)$$

$$\frac{dR}{dt} = \gamma I \quad (13c)$$

在 SIR 模型中，平衡态是指系统达到稳定状态，即各个分室的人数不再随时间变化：

$$\frac{dS}{dt} = \frac{dI}{dt} = \frac{dR}{dt} = 0 \quad (14)$$

从微分方程得出：

$$-\beta SI = 0 \quad (15a)$$

$$\beta SI - \gamma I = 0 \quad (15b)$$

$$\gamma I = 0 \quad (15c)$$

分析这组方程，可以得出两个平衡态：(1) 无疾病平衡态, $I = 0$ 。在这种情况下，所有人群都在易感者或康复者群体中，没有感染者存在。(2) 流行病平衡态： $S^* = \frac{\gamma}{\beta}$ 。如果 $\beta SI > \gamma I$ (简化公式后我们得到 $S > S^*$), 说明感染者多于康复者，疾病仍然将会传播。如果 $\beta SI < \gamma I$ ($S < S^*$), 说明感染者少于康复者，疾病会逐渐平息。这里涉及到基本传染数的概念：基本传染数 R_0 是一个重要的流行病学参数，表示一个感染者在完全易感人群中平均能够传染的二级病例数。一个感染者的感染周期是感染率的倒数，也即是 $\frac{1}{\gamma}$ ；那么在感染期间，一个感染者平均能感染到 $\frac{\beta}{\gamma}$ 个易感者，因此 $R_0 = \frac{\beta}{\gamma}$ ， $S^* = 1/R_0$ 。当传染率越高， R_0 也增大；康复率越高，传染期越短，导致 R_0 减小。如果一个感染者在感染周期内能感染至少 1 人，当这个感染者康复时，还有新的感染者来延续疾病的种群增长；但当感染者在感染周期内平均感染 1 人以下，疾病自然就会慢慢消失，所以当 $R_0 > 1$ 时，传染病能够在群体中传播。当 $R_0 < 1$ 时，传染病将逐渐消退。

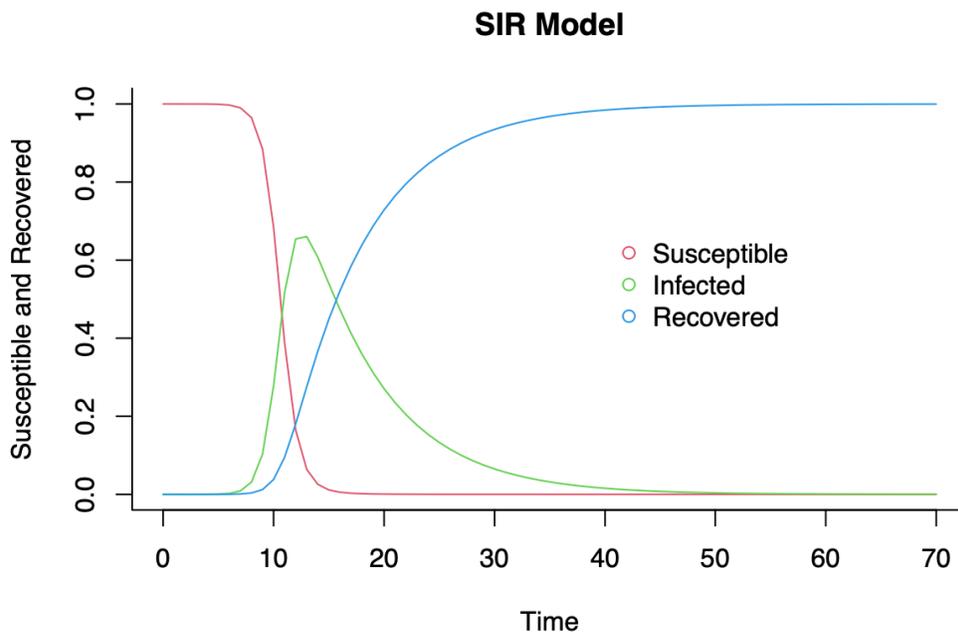


图 3.13. SIR 模型动态。

综合来说，SIR 模型的动态行为通常可以分为以下几个阶段（如上图）：（1）初始阶段：当感染者数量较少时，易感者数量迅速下降，感染者数量快速上升；（2）爆发阶段：感染者数量达到峰值，之后由于易感者数量减少，感染者数量开始下降；（3）消退阶段：感染者数量逐渐减少，最终达到平衡态。

SIR 模型衍生出的模型变体非常丰富，比如我们可以加入人口的出生、死亡率，加入疫苗的作用或再增加一个疫苗接种对应的免疫分室。我们也可以让痊愈的人再度回到感染的分室，或加入一些随机项来模拟现实中疾病传染的随机因素。除了传染疾病，SIR 类型的分室模型也可以被用来模拟土地利用类型的转化、预测森林火灾等等涉及状态变化的动态系统。分室模型对于生态系统层面的能量流动、物质循环也非常重要——比如碳循环中，碳可能从植物的储存中通过凋落物的形式被移到土壤中。

3.3 动力学的生态应用

这些动力学模型被广泛应用于濒危物种保护、可再生资源的管理和利用（畜牧业的放牧政策，渔业的禁渔期与 MSY，林业的采伐期等）、对传染疾病的防控和干预（疫苗研发、隔离政策…）等生态学、环境科学直接相关的领域，也被广泛应用于其他学科，如医学、经济学、社会科学等。以下是一些跨学科应用的例子：

医学·癌症生长与治疗：肿瘤生长模型利用生态学中的种群动力学理论，描述肿瘤细胞的生长、扩散和与宿主免疫系统的相互作用。Lokta-Volterra 竞争模型也被用来描述不同类型的癌细胞在同一环境中的竞争和共存，这有助于我们理解肿瘤的异质性和耐药性。

经济学·市场竞争：Lokta-Volterra 竞争模型在经济学中可以用于描述市场中不同企业和产品之间的竞争，预测市场份额的变化。通过模拟不同企业对有限资源的竞争，可以帮助优化企业的分配策略。同时，捕猎者-猎物模型也被用来解释经济周期的繁荣和萧条——通过模拟投资、消费等指标的波动来预测经济上类似捕食者-猎物之间的动态规律。

社会学·舆论传播：或许你也听过谣言比病毒传播更快的说法，这的确使得社会舆论和网络上的信息传播成为理想的疾病传染模型的运用对象。这可以帮助我们理解两极化舆论、

信息茧房（一个茧房可能是一个吸引子或稳定性平衡态）等现象的形成，也帮助我们制定有效的网络安全政策。

结语

回顾本章节介绍的许多数学模型，它们共同的特点是什么？目的又是什么？在第一章节中，我们描述了生态学科学化的进程；在第二章节中，我们介绍了生态学科学化所必须要统一的量化方法中必要的基础概念—尺度；有了时间、空间、组织尺度来描述生态学过程，我们可以开始用“还原”的科学方法来解释观察到的各种现象规律，但仍然尊重各个组织层级突现的特征以及研究对象的整体性。本章节介绍的动力学模型就是这种生态学视角的体现—动力学模型的物理学根源、相对简单的假设使得经典的数学生态学模型乍一看好像只是对真实复杂的大千世界拙劣的模仿，但是这些模型的目的本就不是静物摹写和复刻，也不是为了博物学而记录。它们的目的正是锁定研究对象展示出的整体性动态规律背后的核心机制，是为了解释过程如何发生、产生什么样的后果、应当如何预测。我们可以通过更改模型的假设和结构去检验随机性、环境异质性对于某种生态过程的影响，也可以根据实际数据调整模型的参数值，再模拟未来的各种生态情景。动力系统的平衡态概念不仅深入到现代科学的各个方面，也影响了我们看待自然环境的价值观，比如“自然需要到达其平衡”这一观念。那么在这一章节中，我们初步展示了生态学中的“平衡”究竟是什么，种群、群落层级稳定与不稳定的平衡态又有何区别。在未来章节中，我们将继续探讨复杂系统的稳定性，以及生态过程究竟能否到达平衡态。不同的动力模型告诉我们，生态学是解释动态规律的科学，但我们仍然依赖对平衡态等静态特征的数学分析去构建完整的动态。这并不矛盾—因为重要的是我们如何取得对系统整体性的认识。

其他资源

推荐使用 R 语言来搭建章节中涉及到的生态学模型。R 代码见附件。

[植物中隐藏的数学—斐波拉契数列是什么？李永乐老师讲神奇的斐波拉契数列](#)

[《混沌之谜》纪录片](#)

[种群动态模拟网站](#)

[物理新知—什么是混沌？香港中文大学物理园网站。](#)

拓展延伸: 生态学方法介绍(3) 植被群落演替调查

在介绍克莱门茨对生态学的贡献时，我们提到了演替 (succession) 这一概念。初生演替指的是未发展出植被的栖息地，在经过某种干扰后，岩石风化、土壤形成、植被慢慢发展的过程；而次生演替指的是原有植被的栖息地被干扰后，植被从头再发展的过程。演替中的“演”，指的是不同的植物种群与环境交互，改变了环境条件后，使得环境条件不适宜自己种群的生存，反而更适宜其他物种种群的生存，推动了群落物种结构的演变。而“替”指的就是这一过程中新占优势的物种种群替代掉原来占优势的物种种群。在生态学研究中，植物生态学者常会构建研究地区（比如某山脉、某保护区等）的演替序列，也就是在演替的时间顺序上依次出现并占优势的物种，从早到晚为早期演替物种（先锋物种）、中期演替物种、晚期演替物种。以光竞争或者结构性竞争为主要演替动力的系统为例（也有在其他资源维度上演替的系统），在美国东岸的温带落叶林中，在大干扰之后最先出现的物种往往是侵占空间能力特别强、生长快速但不耐荫蔽的灌木或树木，比如黑槐树。又比如美国山区的落叶林中，山火后山杨树可以通过无性萌蘖的方式快速占领空地。但是逐渐地中期演替物种会慢慢占优——因为类似枫树这样的生长速度稍慢于早期物种，但更耐阴的树种可以在早期演替森林的林荫下面生存，一旦长大，就能够将早期物种不耐阴的种子和幼苗抑制在林下。同理，后期演替的树种一般可以在林下生存很长的时间，直到它们有机会可以长大到达森林顶部——它们往往是最高大、能制造最多阴影的树木，可以有效地通过高竞争抑制其他速生树种的生长。早期演替的树种积累土壤中的养分，利益了中期演替植物，然而中期演替植物的兴盛意味着早期物种的衰落。中期物种的兴盛同样慢慢让渡给后期演替，直到森林群落达到一个相对稳定的状态。所以森林生态学中很看重原始森林——我们只有到干扰比较小的森林群落才可能知道“演替后期”的状态。植被的演替少则百年，多则数百年甚至更长，那我们要如何才能通过野外调查了解演替的动态呢？一种常见的调查手段叫做空间代替时间——这个假设认为物种或群落对空间上土地利用变化的反应代表了它们随着时间的推移对相同变化的反应。因此我们可以通过在不同空间上对同一类型位于不同阶段的群落进行采样，再通过分析不同生长阶段的物种大小（森林上部有什么物种，林下是什么种等等）与物种结构（物种丰度占比）来得出演替序列。不过，目前只有非常少的地区已经有比较完整的演替序列。关于演替理论的历史，以及尺度对于演替的重要性，可以阅读这篇[博文](#)。我们会在之后的章节中再具体介绍什么是“阻断演替”。

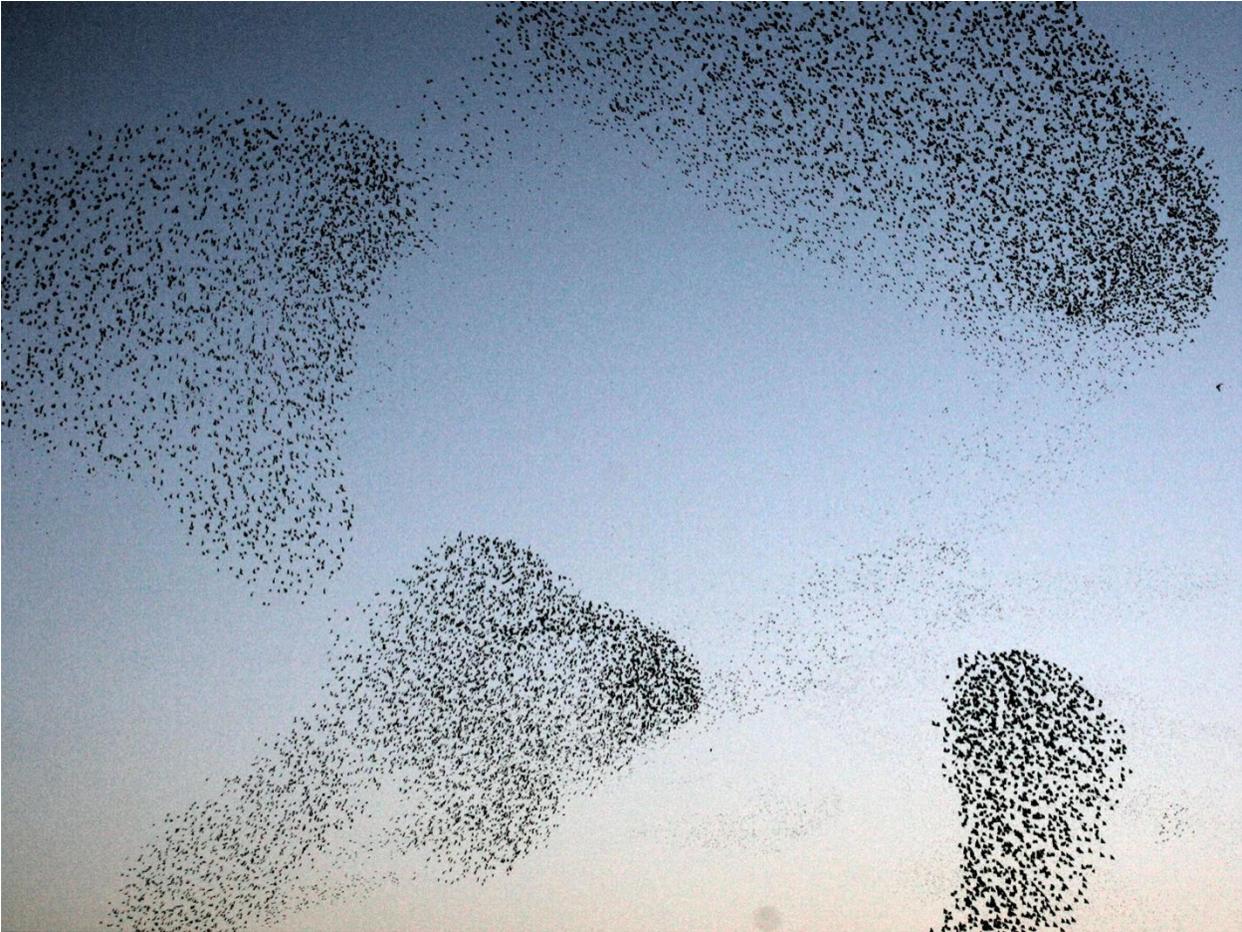
引用文献

Levins, R. (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15, 237 – 240.

May, Robert M (1972). Will a large complex system be stable? *Nature* 238: 413-414.

© Aiyu Zheng Ecol Thinking 2024

第四讲：生态系统—生态学中的系统论



[Cobbs Lab. How bird flocks are like liquid helium. \(鸟群如何像液态氮\)](#)

© Aiyu Zhou

章节案例：鸟群作为复杂适应性系统

图中鸟类集体飞翔时呈现出的壮观景象是一种常见的自组织现象 (Self-organization)。自组织在社会学领域又称自发秩序，是指一种起源于初始无序系统的部分元素之间的局部相互作用、所产生出某种形式的整体秩序的过程。当有足够的能量可用时，该过程可以是自发的，不需要任何外部主体进行控制。它通常是由看似随机的波动触发，并由正反馈放大。最终形成的自组织是完全分散的，分布在系统的所有组件中。因此，自组织通常是具有鲁棒性 (robust, 强健、稳定) 的，能够自我修复严重的干扰。自组织发生在许多领域，在生物学中从分子到生态系统，这一概念已经被验证。从蛋白质和其它生物大分子的自发折叠 (Spontaneous folding)，磷脂双分子层 (Lipid bilayer) 的形成，发育生物学的斑图形成 (Pattern formation, 详见第五讲) 和形态发生 (Morphogenesis)，人体运动的协调，群居昆虫如蜜蜂，蚂蚁，白蚁和哺乳动物的社会行为，到鸟类和鱼类的群集行为 Flocking behavior，都可以观察到自组织现象 (本段改编自 [集智俱乐部词条介绍](#))。

关于自组织理论的历史演变，可以详细阅读上一段段末引用的科普文章。自组织现象的特点如上文所说，不具有外部或者集中化的控制，而是通过组织内的个体 (agent) 相互作用来决定。在鸟类集体飞翔的例子中，它们展现出的复杂队形其实来源于一些简单、局部的规则，例如每只鸟都和旁边的鸟保持距离，避免碰撞来调整自己的位置和速度。尽管每只鸟都只有局部的信息，整个群体却能形成协调、复杂的规律或格局 (patterns)。这个集体展示出来的格局或特性就是涌现的 (emergent)。涌现即是说明系统的整体行为和特性超越了其组成部分的简单组合 (sum is greater than parts)，系统复杂的、全局的行为在单个个体层面上无法预见或解释。鸟群形成的这个复杂系统同时是动态的，其机构和模式因为单只鸟的飞翔和鸟之间的相互作用在不断变化之中。这个系统也是鲁棒 (robust) 和适应性的，比如刮风下雨时若有一只鸟脱离队伍，这个集体飞翔中的其他鸟也能很快调整队形继续行动。但是，如果干扰过于强烈，鸟类的队形可能会被打散而后形成新的稳定结构，例如分散的小队。

综上，如果鸟类的集体飞行是我们关注的一个复杂适应性组织 (Complex Adaptive System) 产生的自组织现象，导致此现象产生的机制 (Mechanism) 包含了 (1) 组织内

个体的相互作用 (interactions) (2) 维持组织稳定性的负反馈机制 (Negative Feedback Mechanism) (3) 非线性动态 (non-linear dynamics)。

首先，鸟之间的相互作用可能有非常多种，比较直观的是鸟之间通过某一些动作或者叫声（信号）提醒彼此调整速度和位置。这些相互作用对于每一只鸟和周围相邻的鸟既保持距离、又保持速度来说是非常关键的。但这些个体与个体之间的相互作用仍然是局部的，需要反馈机制才能被放大到整个自组织系统的尺度，调节其涌现的“行为”。我们可以用反馈 (feedback) 在生活中的意涵来理解正反馈机制与负反馈机制。当我们的某种行为，比如随处乱丢垃圾收到外界的反馈时（比如批评、罚款），这些反馈来源于我们的输出（丢垃圾的行为），又重新被输入进我们的价值体系，影响未来的行为。假如我们乱丢垃圾受到了惩罚，未来继续乱丢垃圾的可能性就会降低，也就是负面的反馈使得未来的输出（乱丢垃圾）相较于之前的输出减弱了，这被称为负反馈。相反，如果丢垃圾被表彰，丢垃圾的行为会愈演愈烈，正向的反馈使得未来的输出相比过去的输出更高了，这被称为正反馈。正反馈常被称为恶性循环，请不要与负反馈混淆。接下来我们以鸟类集体飞行和其他生态学的例子来辨析正反馈、负反馈与恶性循环。

反馈机制是理解全球变暖的关键，因为我们需要理解一个局部的小变化如何被放大到全球。例如，温室气体排放和极地冰川消融之间存在一个因果关系，前者为因，后者为果。但是冰川消融会导致地表反射率 (surface albedo) 降低（冰雪的反射率更高），地表因此吸收更多的太阳能，导致冰川融化加剧。在这个场景里面，地表反射是一个正反馈机制，因为它导致了恶性循环——冰川融化输出的“反射率降低”导致了输出加强，也即是更多融化。但是，地表反射率在某些情况下也能成为负反馈机制。当融化的冰川增加大气湿度形成更多云层时，这些云层可能会加强对太阳能的反射，反而降低地表温度。这时反射率降低导致冰川融化变弱，抑制冰川消融——这说明负反馈机制有助于维持系统的稳定（否则冰川会一直融化直到消失。不过，这里面涉及到一个有趣的概念，系统突变/相变，详情我们将在本章第三节介绍）。同时说明判断一个系统与环境之间的反馈过程到底是正还是负，不能从局部的单个特征、单个作用而进行。对于鸟类集体飞行也是如此：每只鸟都会根据邻近鸟类的位置和速度来调整自己的飞行姿态和方向来防止掉队。如果某只鸟稍微偏离了理想位置，它的邻居会做出相应调整，这种调整会进一步影响其他邻近的鸟，最终鸟的队形会从一只鸟掉队的“不稳定”中恢复到稳定的队形。这说明鸟与鸟之间的局部信

号传递对于队形有一种负反馈作用。但从另一个角度来说，当掉队的鸟多了起来，或者队形的偏离到了一定程度之时，鸟与鸟之间的局部信号传递可能导致新队形出现、或者新队形与原来的队形完全不同——这可以理解为每只鸟之间的相互牵制反而导致当队形发生改变时，引发的连锁效应使得这些改变愈演愈烈，成为“恶性循环”的正反馈。

最后，与非线性动态相对的是线性动态，线性动态代表着鸟群的行为是简单的，可预测的——一只鸟的改变对整个群体行动造成的改变是成比例的。然而非线性就代表着由于鸟与鸟之间相互作用，形成了反馈机制，一只鸟位置的改变可能会被其他受影响改变位置的鸟放大到系统层面，导致系统出现旋转、漩涡等更复杂的队形。非线性的系统还具有对初始条件的敏感性：每只鸟的初始位置一旦变化，形成的队形也会变化，类似于“蝴蝶效应”。

在章节 4.1 中，我们将整理 1-3 讲中涉及不同组织层级的知识，探讨生命系统的自组织性 (self-organization)、稳定性 (stability)、可塑性 (plasticity) 以及它展现出的动态行为。在了解生态系统的状态与行为之后，我们将于章节 4.2 中复习前三讲中有关生态系统的知识，更加具体地从复杂适应性系统的角度探究生态系统与其他更低组织层级（个体、种群、群落）与更高层级（景观）之间的关联。最后，我们将在章节 4.3 中详述系统论影响下的生态学是如何被应用生态修复、环境政策、医疗服务等公共领域的。

4.1 生态学中的系统理论

4.1.1 系统的八个特征

首先，我们简述一下系统论中对系统特性的基本认识，再将生态系统作为一个案例来剖析。系统论的基本原理包含八个方面：（1）整体性（2）层次性（3）开放性（4）目的性（5）突变性（6）稳定性（7）自组织（8）相似性（上海生命科学研究所）。这些层面有的我们已经详细讲解过，比如（1）（2）（5）（7），有的我们已经提出过，比如（4）（5）（6）。在这里，我们会一一展开介绍。¹

- 整体性 (holistic) 指的是系统具有组成它的子单元(在生物学中，有机体子单元一般称作 agent)所不独立具有的性质和功能，所形成的新的整体的性质与功能。这种性质与

¹ 以下八个特性的介绍是在《系统论的基本原理》（上海生命科学研究所，2021）的基础上，结合其他案例编写而成。

功能不等于各个要素性质和功能的简单相加，也就是我们在鸟群集体飞翔的例子中提到的“非线性”。

- **层次性 (hierarchical)** 指的是组成系统的诸要素以集合、嵌套等不同组合的方式结合成为具有不同等级秩序性结构与功能的系统。嵌套结构就是第二章开头案例中套娃所强调的：一个系统是由很多更小的子系统组成，且同时又是更高层级系统的子系统。所以高层次和低层次之间的关系，是整体与部分的关系；低层次的系统受制于高层次 (top down control)，但同时具有一定的自主/独立性。如果低层次的系统不具有独立性，它们也无法通过相互影响形成反馈机制，让高层次的系统具有整体性。比如在鸟群的例子里，如果鸟不是具有飞翔能力的独立个体，鸟群作为一个系统自然会崩溃。因此，系统的不同层次，往往发挥不同层次的系统功能，就好比鸟群集体飞翔形成的这个系统涉及从感官器官的层面到种群的层面。
- **开放性 (open)** 指的是系统具有不断地与外界环境进行物质、能量、信息交换的性质和功能。系统向环境开放是系统得以向上发展的前提 (bottom-up processes)，也是系统得以稳定存在的条件。相对应的，封闭性系统无法与环境发生联系，因此也不可能有生物学中所强调的有机体与环境之间的相互作用。系统的质变和量变都需要系统向环境开放。由于上一节里提到的层次性，对环境的开放意味着低层次系统向高层次系统开放，因为环境也是相对的。同时，高层次系统也对低层次系统开放 (环境对于系统是开放的)，系统内部因此可能发生多层次的变化，层次的差异反而使得系统的结构在物质流动、能量使用效率上更加优化，更好地使得系统作为一个整体与环境协调运作。
- **目的性 (aim)**：系统在与环境的相互作用中，在一定的范围内其发展变化不受或较少受到条件变化、途径经历的影响，表现出趋向于预先确定的某种状态的特性。在第一二章中，我们有讲到许多支持整体论的生态学家认为生态系统或者自然是一个超级有机体，是有目的地朝成熟的方向发展。但在早期，这种过于强调整体的观念也将有机体的概念过度外推，缺少科学性。系统科学的兴起改变了人们对目的的认识——不仅是有有机体的行为可以有目的的，非生物系统的行为也可以是有目的性的，因为目的行为可以被理解为受到负反馈控制的行为 (控制论观点)。负反馈的机制我们在章节开头鸟类集体飞翔的例子中已经讲明，在这里指的是系统与环境之间存在物质、能量、信息的交换，使得系统能够对环境做出调整，反馈到自身。这样一来，系统又要

对于受到影响后发生了改变的环境的输入作出新的反应，于是，在这种周而复始的开放、交换之中，系统的潜在的发展能力得以表现，所谓目的性也就表现于其中了。这里补充一个概念，可塑性 (plasticity) :值的是系统内部的这些要素或者子单元在适应环境变化的同时通过改变自身，进而改变系统结构和发展轨迹的能力。因此，所谓的系统的潜在的发展能力并非某种超自然的神秘的力量，而是由系统内部的复杂的反馈机制发挥作用的结果。另外，请注意这种系统表现出的朝某种确定方向发展的特性和机械论的决定性完全不同 (后者是给定条件下一定会产生一样的结果)，因为它是一种在变化、发展中展现出的确定性，就像蝴蝶效应的洛伦兹吸引子一样 (如下图)。

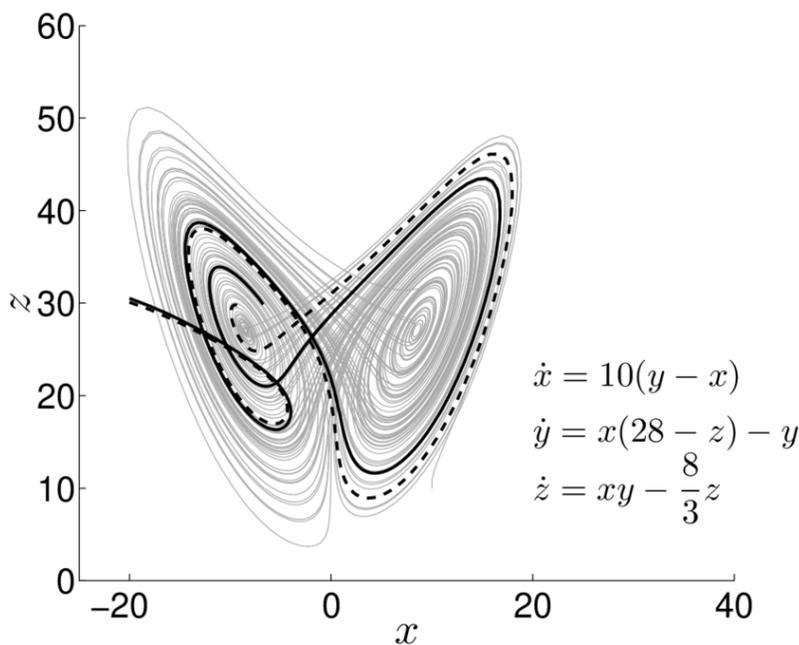


图 4.1 Kabiraj & Sujith 2012. 通过解洛伦兹方程组 (如图)，我们可以获得洛伦兹吸引子 (灰色的轨迹)。黑色实线和黑色虚线是两条在初始状况下相邻的两条轨道，但因为洛伦兹系统具有混沌特性，两条轨道随系统的运动发展越来越远，但是却仍然在整个灰色的吸引子区域内。

- **突变性 (abrupt)**：指的是系统突然从一种稳定的状态进入另一种状态的过程，可以被更通俗地理解为“质变”。这种突变往往是连续作用导致的不连续结果：以鸟群飞行的例子来说，可能受到天气干扰，不断地有鸟掉队，鸟群也会相应地调整队形。一开始的时候，掉队的鸟还比较少，鸟群这一系统表现出的整体性的队形也相对稳定；但当掉队的鸟越来越多时，在某一只鸟也掉队时，突然整个队形也散掉了。甚至我们平时感觉到的突如其来的崩溃，可能只是长时间累积的压力造成我们身体、心理系统的突变 (abrupt change)。在系统论的术语中，系统的质变称作相变 (phase change)—比如

水在温度的连续变化下忽然从固体的冰变成液体的水，或从液体变成气体的蒸汽。生态系统和生物中的复杂系统和形成固定结构的水不同，而是一种活结构：这是因为在非平衡相变下形成的活结构只能在开放的系统中依靠物质、能量的耗散

(Dissipation) 来维持自身的稳定性。我们提到了系统具有层次性，因此突变也可以发生在不同的层级。较低层级的突变时常发生，而当子系统相互响应这种突变时，这种改变会通过反馈被放大到更高层次的系统，称之为“通过涨落达到有序。”

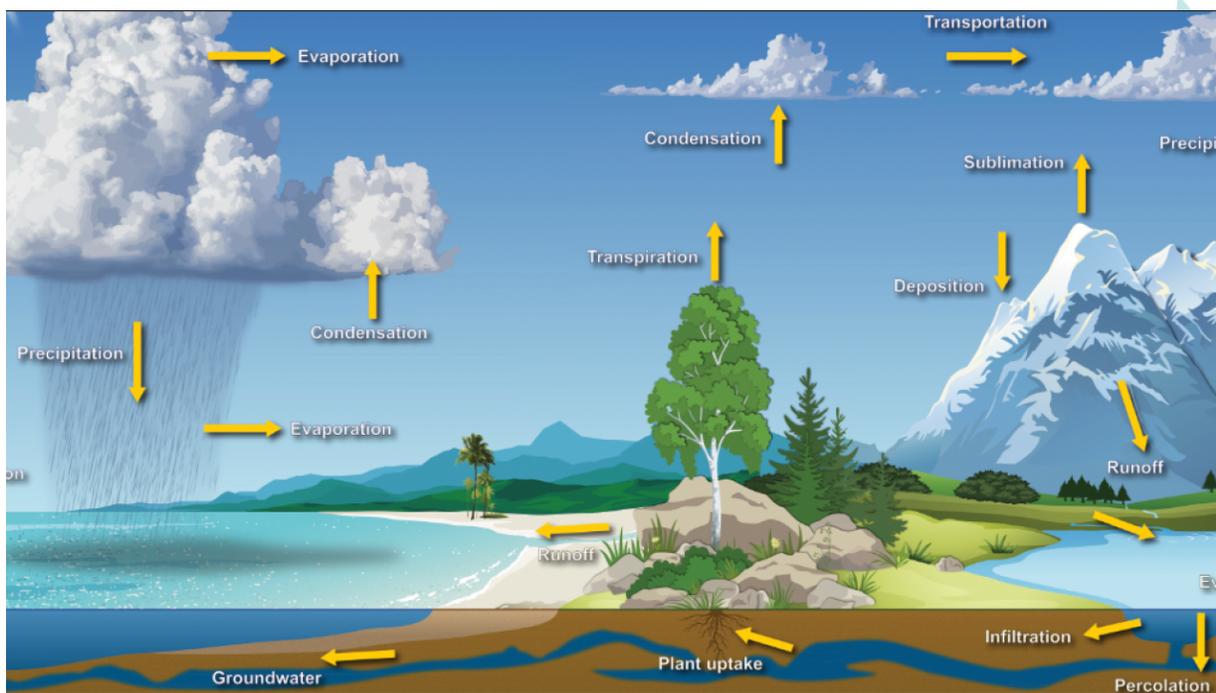
- **稳定性 (stable) :** 系统能在一定范围内自我调节，从而保持和恢复原来的有序状态 (系统行为) 与功能。第三章中，我们有区分静止的平衡态所衍生出的稳定和动态之中有进有出的稳定 (稳态)。系统是开放的，因此系统的稳定性也是在与环境的不断交换之间保持的，这种稳态的背后是负反馈机制。这里需要再次注意：系统的稳定不是绝对的，而是在稳定中具有不稳定，就好像基因突变是任何生态系统中长期存在的不稳定因素，是一种子系统或者局部蕴含的不稳定性。当基因突变产生的变化在一定条件下被放大时，破坏了系统原本保持稳定行为和功能的条件，系统就会转换至新的稳定态。这些局部的不稳定性反而推动了系统的演化和发展以适应新的环境，形成新的稳定态。
- **自组织性 (self-organization) :** 系统中的内部要素或者子系统自发组织起来使得系统从无序到有序的特征。鸟类集群的案例已经充分说明了自组织系统的运作方式。在第二章中，我们也讲组织层次，但这个组织作为名词指的是系统内部的相互联系及其表现——是一种对结构的描述，并强调系统具有整体性。组织作为动词，是指系统自发地形成组织结构。与此相对的，有一些组织结构的形成是完全受到外部的指令和干预的。不过生物学中的自组织系统大多是在自发运动中仍然响应环境，两者相互作用的——所以也没有绝对的“自发。”总结来说，开放是系统自组织演化的前提条件，非线性相互作用是自组织系统演化的内在动力，涨落成为系统自组织演化的原初诱因。
- **相似性 (similar) :** 系统具有某种相似性——这是我们构建普遍性的系统理论的基础。系统具有结构、演化过程的相似性——从无序到有序，又从有序到混沌。这一点又体现于前面七点特性之中。

了解了系统的基本特性之后，我们可以再来剖析，生态系统以及其中的子系统——个体、种群、群落是否具有这些特性。每一个系统的特殊性肯定是大于它们之间的相似性的，但我

们也需要考虑我们观察的局限在我们对系统的认识上的作用。总的来说，每一个系统都有其最突出的特征，我们会在 4.2 中通过具体系统的介绍来说明。个体及以下组织层级的案例我们在讲义中暂不讨论，因为那不是生态学中的系统论重点关注的范畴。但从细胞的衰变、器官的协作、动植物个体的功能等多种案例出发，我们都能够观察到它们的系统特性。接下来，我们会通过一些例题的方式，加强大家对反馈机制的理解。

4.1.2 反馈机制

下图是水循环的例图，可以作为答题的参考。



Source: The water cycle. (Dennis Cain/NWS, NOAA)

图 4.2 水循环是一个包含许多不同过程的复杂系统。液态水蒸发成水蒸气，凝结形成云，然后以雨和雪的形式降回地面。水以不同的形态在大气中移动（运输）。液态水在地面流动（径流），渗入地下（渗透），并通过地下流动（地下水）。地下水进入植物（植物吸收），然后从植物中蒸发到大气中（蒸腾）。固态的冰和雪可以直接转化为气体（升华）。当水蒸气变为固体时，反过来的过程也会发生（沉积）。

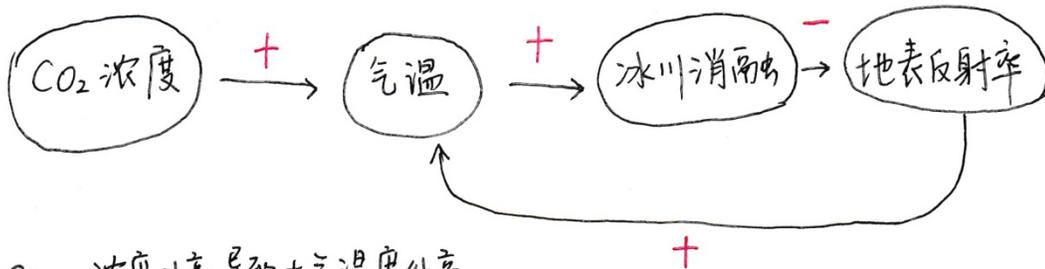
1. 请用加号和减号判断以下反馈机制是正反馈 (+) 还是负反馈 (-)
2. 最终判定每一组反馈是正反馈循环还是负反馈循环
3. 这一组反馈循环对例题中相关系统的某一特性是增强还是减弱其稳定性？

习题 1: 气候变化中关于水循环的反馈机制 [生态系统/系统层面]

第一组: 认识反馈机制及其影响 (feedback mechanisms)

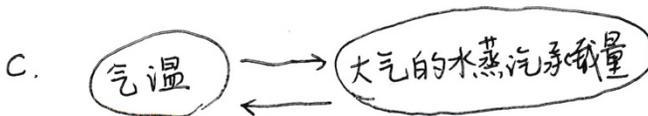
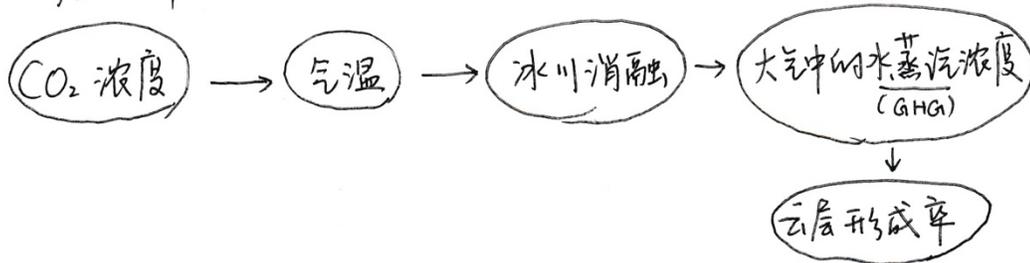


a. 冰雪反照率 (Albedo): [例]



CO₂ 浓度升高导致大气温度升高,
 导致冰川融化速度加剧,
 导致地表反射率降低 (白色 → 更低), : 恶性循环, 气温越来越高
 导致更多辐射被吸收, 导致气温又升高

b. 云层反照率

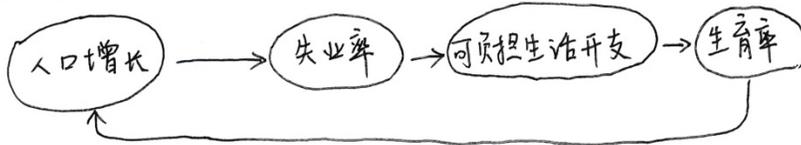


d. 请思考什么机制及反馈作用导致全球暖化下湿的地方更湿 (洪涝、暴雨等), 干的地方更干 (干旱、饥荒、野火)? 提示: 请参考水循环的示意图。

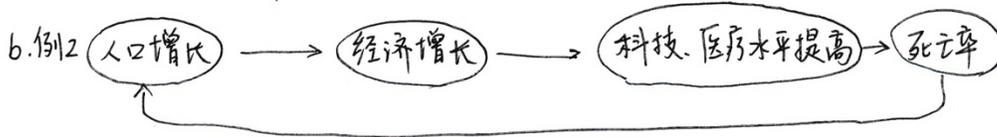
习题2：种群动态中的反馈机制 [种群层面]

第二组

a. 种群动态例1



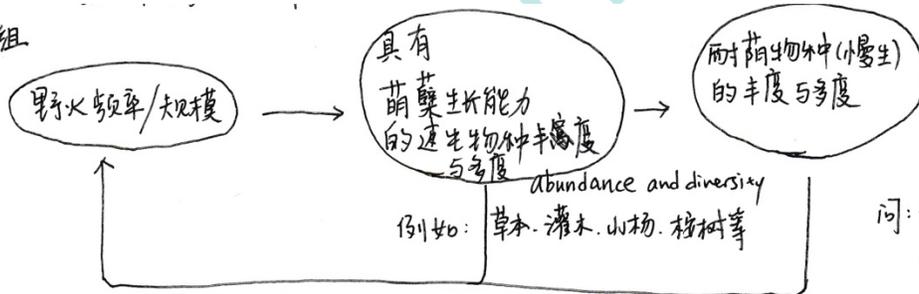
注：除了经济机制外，人口增长与生育率之间有众多其它机制，比如女生的受教育率、医学资源、公共卫生等等。



同样的机制-反馈循环也可以用来分析非人种群的动态。

习题3：生态群落中的反馈机制 [群落层面]

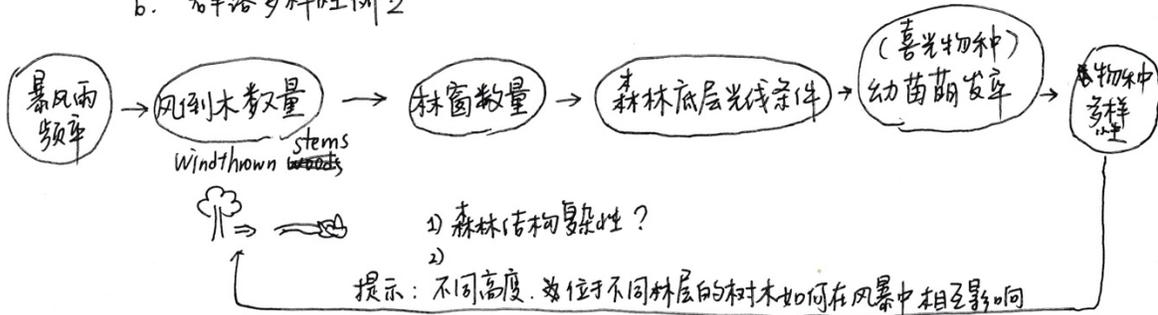
第三组



问：群落多样性如何变化？

注：如果早期演替阶段占优的物种在某种干扰下形成大规模优势区，并影响向原本更有竞争力的后期演替物种正常生长、更新，我们称这种现象为阻碍演替。(Arrested Succession)

b. 群落多样性例2



其实习题2与习题3是对章节3中数学生态学模型的复习，我们已经通过逻辑斯蒂模型与物种竞争模型了解了大部分习题中涉及到的机制。这里需要强调一下，第三题中出现了野火和暴风雨，这两者往往被认为是景观尺度 (landscape-level) 的过程，目前我们还没有讲解。“景观”是指由一系列相互作用的生态系统或土地利用类型组成的空间区域。这些生态系统和土地利用类型通过各种生物、物理和化学过程相互连接，形成一个整体。景观的特征和动态受到自然和人为因素的共同影响。比如在章节2中我们提到了斑块化的栖息地与集合种群的联系，而“斑块化”就是一种景观特征。同理，因为野火和暴风都能刮倒树木或者导致一些大树死亡，森林因此会出现林窗和空地使得新的树种幼苗、草本和灌木迅速生长起来。这些空地和未被干扰的森林共同构成了一种景观。

4.2 系统与种群、群落、生态系统、景观生态学的关联

其实通过之前的三个章节以及上面的三道例题，我们不难看出在种群、群落、生态系统、景观层级的生态过程都可以从以下几个角度来理解：(1) 正反馈机制推动系统走向状态转变 (regime shift) 甚至突变 (abrupt transition)，而负反馈机制推动系统趋于稳定 (2) 种群、群落、生态系统、景观都是系统，因为它们都与环境交换能量、物质、信息，有进有出；同时它们又都是子系统，是更高层级系统的组成部分。(3) 这些系统的稳定都是相对它所处的环境之中的（所以对于种群来说，这个环境因素就包括群落、生态系统等更高级的系统），当环境改变，系统的稳定性自然也会变化。

4.2.1 种群：种群的动态平衡

我们对种群的关注主要是在生育率、死亡率、感染率等等种群尺度的生态学特征如何导致种群数量或者内部结构（性别比例、年龄结构）的变化，而这些变化又会与其他层级的过程发生相互作用。这一部分的内容在第三章中已经通过数学生态学模型讲解过，在此不再重复。种群也可以产生突变，比如种群内某种特征/行为/策略的持有率，或者死亡率的骤降等等，这些突变往往也会和进化过程有关（我们会在之后的章节中介绍）。

4.2.2 群落：替代性稳态与演替

替代稳态 (Alternative Stable States) 是群落生态学 (也包括生态系统生态学, 区别只是在稳态是关于物种组成、结构还是生态系统的功能, 我们在这里先谈结构, 也就是群落的物种组成) 非常关注的一个特征, 它与我们在 4.1 中讲的系统突变有紧密的联系。

系统突变

在生态学中, "tipping point" (临界点或拐点) 指的是一个生态系统发生突变的临界阈值。当环境条件或系统内部的某些变量超过这个阈值时, 生态系统可能会经历快速和不可逆的转变, 从一种状态转变为另一种状态。这种变化通常是非线性的, 意味着小的变化可能会引发巨大的影响。

例 1: 湖泊的富营养化 (eutrophication)

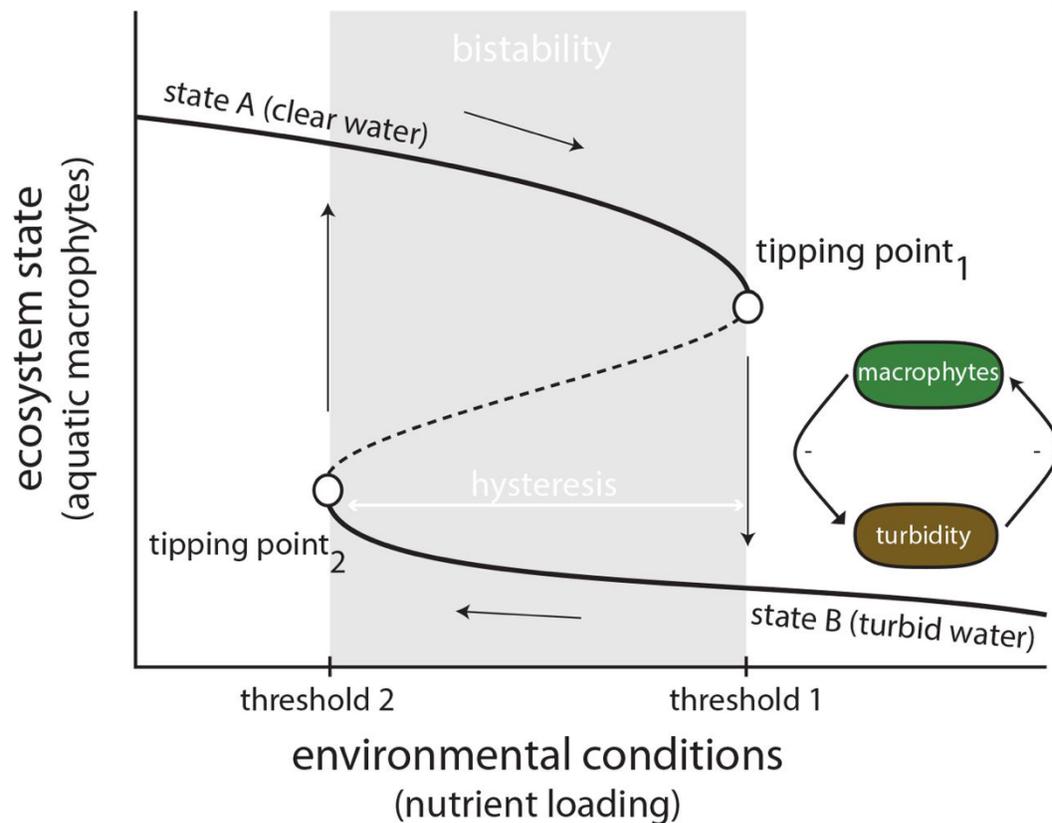


图 4.3 当营养物质 (如氮和磷) 超过一定浓度 (x 轴), 湖泊可能迅速从清澈状态变为藻华泛滥、缺氧和水质恶化的状态, 导致鱼类和其他浮游动物大量死亡。

Dakos, Vasilis, et al. "Ecosystem tipping points in an evolving world." *Nature ecology & evolution* 3.3 (2019): 355-362.

图中涉及到的几个术语分别是:

State A/State B：指的是系统（水质）的清澈状态和富营养化状态。随着x轴上营养物质浓度增加，一旦浓度超过 threshold 1（阈值 1），系统会经过拐点 1，从清水变为富营养化的浑水 (turbid water), 如图中右边的箭头所示。如果系统一开始就是非常严重的浑水（于x轴右端），如果大幅度降低营养物质直达 threshold2（阈值 2），系统就会恢复为清水，如图中左边的箭头所示。请留意阈值 1 与阈值 2 中间的这段距离—Hysteresis(滞后现象)指的是系统在经历外部条件变化后，其状态或行为仍然依赖于历史路径的现象。滞后现象通常意味着一个生态系统在遭受干扰或压力后，即使外部条件恢复到原来的状态，系统也不会立即恢复，而是停留在一个新的状态。所以在富营养化非常严重的时候，光降低一点营养物质浓度是无法恢复水体健康的。在这个灰色区域内，系统具有两个同等可能的状态（清水与富营养化污水），所以我们一般称它们为系统的 alternative stable states（替代稳态）。互为替代稳态的两个状态到底哪一个能成为系统的状态呢？这取决于初始条件，请查阅章节 3 中 Lotka-Volterra 种间竞争模型的不同竞争结果。请注意，上图中的突变一般会被称作是不可逆的变化(irreversible), 这是因为需要极大的外部扰动和干预才能使其转换。这正是来源于系统内部的正反馈机制(小图中的浑水与水生植物 macrophytes 的正反馈循环—恶性循环)。

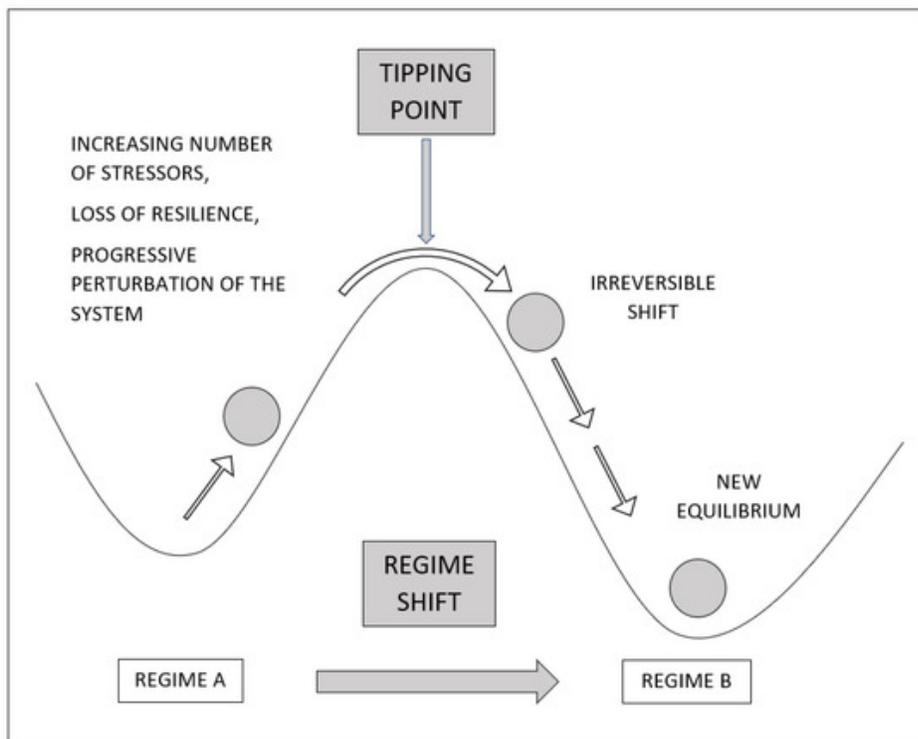
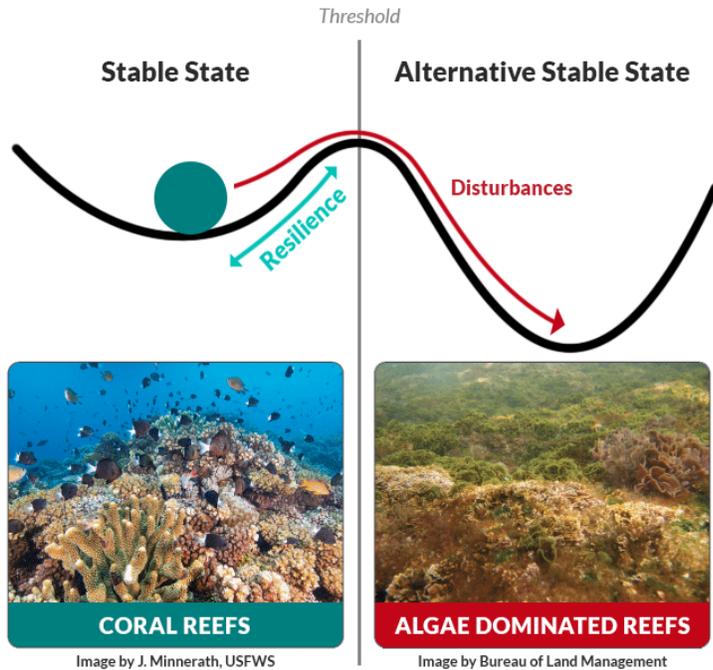


图 4.4

不断增加的压力因素可能导致系统恢复力的丧失和系统的扰动，达到一个关键阈值（临界点），从而破坏当前状态并引发不可逆的状态转变，进入一个新的平衡状态（从状态 A 转变为状态 B）。

Cianconi, Paolo, et al. "Human responses and adaptation in a changing climate: a framework integrating biological, psychological, and behavioural aspects." *Life* 11.9 (2021): 895.



我们之前提到的珊瑚礁生态系统或者珊瑚礁栖息地的群落也具有替代稳态：以珊瑚为优势种的群落和与藻类为优势的群落。由于海水温度升高和酸度升高，与珊瑚共生的光合藻类死亡，导致珊瑚白化被藻类覆盖。大量藻类和数量骤降的珊瑚导致珊瑚很难再找到合适的落脚处，以及珊瑚卵的减少，会加强藻类的优势以抑制珊瑚的再生。

图 4.5 (左)

还有一个典型的例子是热带稀树草原作为热带森林与草原的替代性稳态。阅读下图，你能总结出草原的稳态和森林的稳态是通过什么反馈机制维系的吗？两者又是在什么情况下发生转化的（受什么因素驱动）？

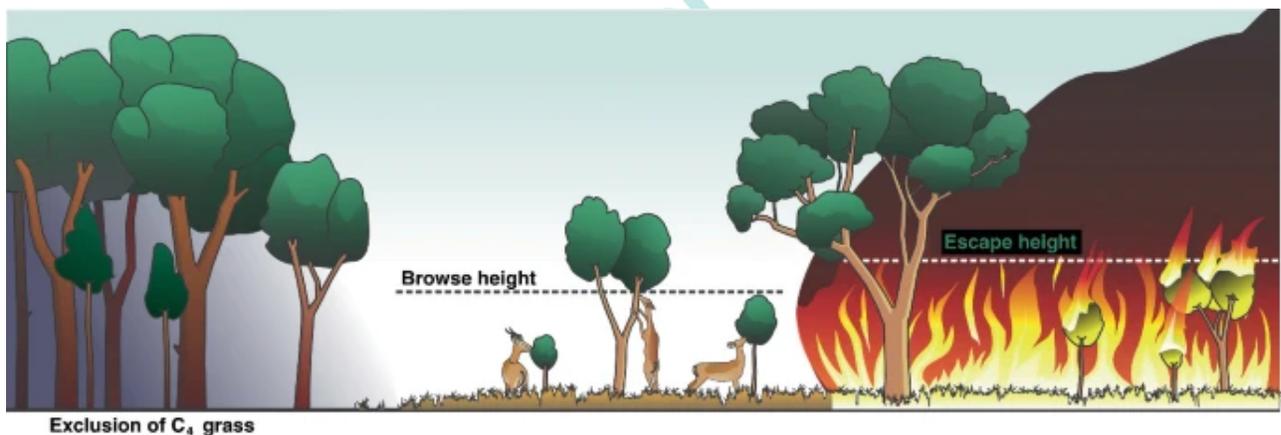


图 4.6 稀树草原中树草共存的机制。火灾和啃食导致树木在草层中的更新出现瓶颈，这种啃食的限制导致了树木幼苗“逃逸高度”的涌现。当树木超过这些高度时，它们不再受到火灾或啃食的压制，并可能达到成熟大小。在封闭的树冠下，大多数 C4 草类由于不能耐受遮阴而被排除，这是抑制火灾的机制。这些反馈机制都是正反馈机制，导致系统出现临界点，超出临界点后生态系统迅速转变为另一种稳定状态。Osborne et al. (2018) *New Phytologist*, 220: 10–24.

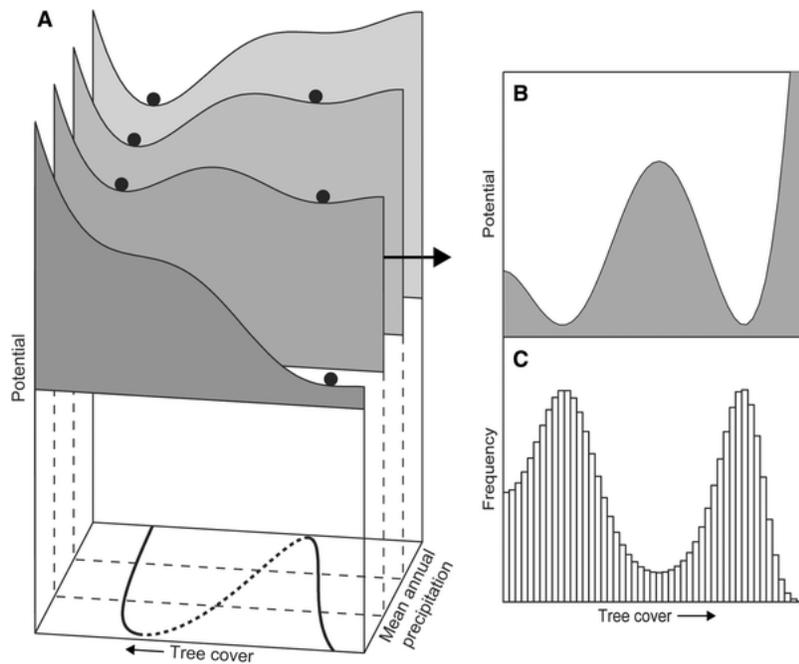
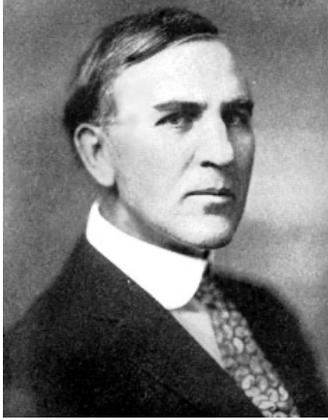


图 4.7 Staal, Arie, et al. "Bistability, spatial interaction, and the distribution of tropical forests and savannas." *Ecosystems* 19 (2016): 1080-1091.

- a) 在一个控制参数（如年均降水量）的范围内，森林和稀树草原的替代稳态现象出现。稳定状态用实线表示，不稳定状态用虚线表示。通过构建一个基于潜在能量物理概念的稳定性景观，稳定性也得以可视化。状态的潜力由山谷的深度表示；系统趋向于寻找较低潜力状态的趋势用小球（系统状态）滚下山谷来表示。
- c) 森林和草原的稳态可以通过森林覆盖率（森林的概率密度分布）来展现：两个峰值从左至右代表草原和森林。中间的凹槽是迟滞区域的稀树草原（两个稳态）。**图(b)的内容涉及物理，与讲义要点无关。

演替

群落的演替 (Succession) 是群落有规律地更替的过程。生态演替大多数是经过长期的变化积累，在量变过程中发生质变，最后通过物种的更替表现出来。所以生态演替的主要标志是群落在种类组成上发生质的变化，即优势种或全部种类的改变。这也符合我们之前描述的系统特征。



Frederic Clements (克莱门茨, 左) 与 Henry Gleason (格里森, 右) 在演替的机制上各持己见, 是整体论与还原论两个阵营的代表人物。克莱门茨的观点认为“演替”是群落作为一个整体性的系统为了实现自身的目的而经历的过程, 趋向“顶级状态”——意味着演替的最终状态会与气候条件达到平衡与协调, 同时系统内部的结构变得最成熟、最复杂, 物种从“低等”向“高等”转变。物种之间的相互作用是为这个发展过程而服务的。而格里森认为群落只是由随机组合的个体构成, 在群落中共同出现的物种是因为能够忍受(tolerate)彼此竞争相同的限制性资源而共存, 并不代表它们的共存是为了实现某种目的或者推动系统的变化。也就是说, 格里森认为演替是以随机过程(物种是偶然相遇组合在一起)为主导的。在具体的物种交互上, 克莱门茨认为早期演替的物种能更好地忍耐干扰后的环境, 在生长中为后来的物种创造更优的条件, 称之为协作(Facilitation)。同时, 由于早期物种将环境变得利于晚期物种的生长, 这对于它们本身而言并不利, 因为早期物种的竞争力弱于晚期物种。晚期物种于是抑制(inhibition)早期物种, 并最终竞争排斥早期物种, 走向顶级群落(climax)。格里森则认为早期物种对后来者没有影响, 物种组成的变化仅仅是因为不同物种占领空间速率的不同。随着时光推移, 越来越多的研究以实验数据指出演替可能更倾向于克莱门茨的观点, 而格里森的假设更多被作为一种零模型(null-model)被用于分析演替中随机过程是否占主导。真实的演替可能是这两种极端观点的某种结合。

克莱门茨的“胜利”使得演替长期以来被看做是一个决定性的, 单向的过程, 一个群落会朝着“顶级”发展。然而, 新的研究表明演替中同样存在不可逆的变化和替代稳态, 使得一个“顶级”的群落回落成早期演替物种占优势的群落, 并无法轻易回到晚期演替/顶级的状态, 这也就是习题 3b 中提到的阻断演替(Arrested Succession)。下图是 Clements 传统观

点下的演替次序和阻断演替的场景。请大家思维：阻断演替的物种何以在自己是劣势种的情况下延续自己对演替的“阻断”？



图 4.8 注意左图中的 Aspen(山杨)是演替次序中树种的先锋树种，会被更耐阴的水青冈 (beech) 取代。这是 Clements 传统观点下的演替。

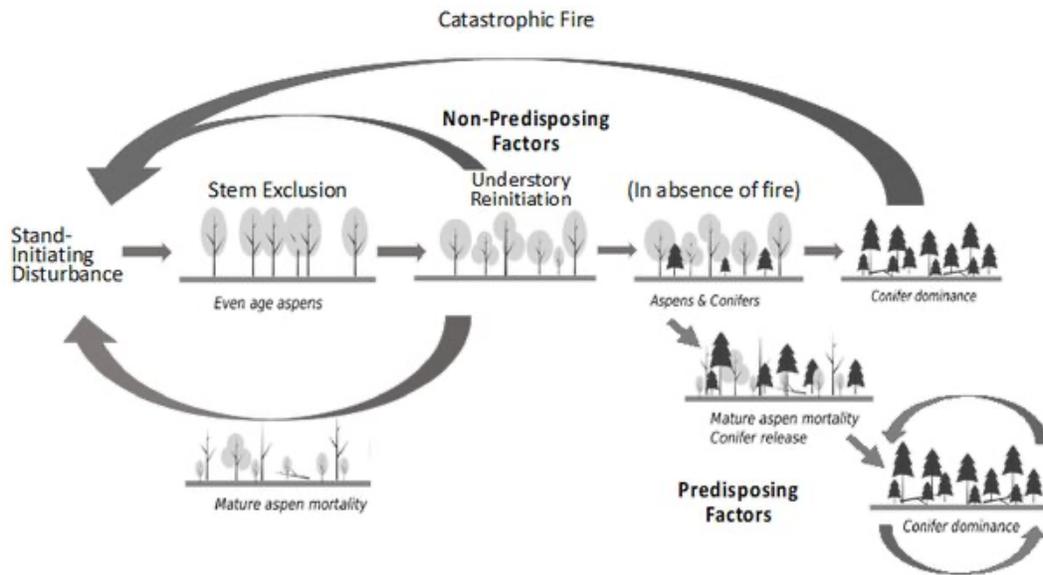


图 4.9 落基山脉中山杨林的可能演替轨迹。山杨在大规模的初始扰动后发展为同龄林。山杨之间的茎干竞争造成茎排除后，从地下根系萌蘖出的根蘖 (root suckers) 也会受到抑制，使得林下的草本层形成。在山杨能够维系自己无性系群的肥沃土壤，或在某些强烈扰动 (如火灾) 的情况下，林分会返回到山杨为主要优势种的初始阶段。在没有火灾的情况下，针叶树的侵入可以将林分转变为永久的 (右下角的自我维系针叶树林) 或临时的，在另一次火灾后返回到山杨为主的状态。侵入的针叶树种在山杨的分布范围内可以有所不同，包括在较干燥地点的松树和杜松，以及在高海拔地区的云杉和冷杉。Singer, Jack A., et al. "Sudden aspen decline: a review of pattern and process in a changing climate." *Forests* 10.8 (2019): 671.

补充知识：你看到的一片山杨林，可能是一个山杨个体克隆出的无性系！这是因为山杨具有很强的萌蘖能力，从根出芽，直接形成新的个体。萌蘖更新是指植物的原有根系系统依然持久存在、只将受到伤害的主干或其他地上部分替换的过程。克隆子株之间通过根系可能传递水分和其他养分，这也使得山杨可以快速在山火或者其他干扰后占领空地。



图 4.10 美国犹他州的潘多：一棵杨树形成的超级无性系：47000 棵子株，80000 岁

4.2.3 生态系统：系统功能的稳定性

在之前的章节中我们已经强调过，生态系统生态学更多关注在群落尺度上一个群落与环境组成的系统的能量与物质流动，也因此更关注生态系统的功能。生态系统的功能有很多，比如生产 (productivity) —植物通过光合作用生产并为消费者提供食物和氧气；分解 (decomposition) —分解者将死去的生物，植物的凋落物等有机质分解成无机质回到元素循环中；调节 (modification) —亚马逊雨林之所以被称作地球之肺，在于它通过蒸腾作用调节空气温度和湿度。实际上，生态系统所具有的功能更多来自于人的价值赋予—我们将这些功能称为生态系统服务(ecosystem services), 因为生态系统直接或者间接地通过行使这些功能而为人类创造了福祉。我们从生态系统中获取各种丰富的自然资源以发展经

济，以及文化资源以发展我们的社会与文明。《千禧年生态系统评估报告》中，生态系统服务被划分为供给、支持、调节与文化。

在这里，我们选择一个最常见的生态系统功能——生产，来阐述一个复杂系统的功能稳定性与其内部结构复杂性、多元性之间的关联。简单来说，一个生态系统中的生物多样性与其生产力（及其稳定性）有什么关联？

首先，我们举一个自然中的生态系统，森林为例。在季节性雨林等存在旱季、雨季的系统之中，既有能快速响应雨季丰富降雨，迅速生长并散播种子的喜湿物种，也存在耐旱、能更持久地通过储蓄的水源应对旱季的物种。这些喜湿物种不耐旱，耐旱的物种不耐湿，也就是说长期的演化导致了季节性系统中物种的生态龛（niche）减少重叠。虽然两种树很少在单个时间点、同一地点共同具有优势，但在更长时间的尺度上，它们的确是共存于系统之中。假设系统仅仅只有喜湿的物种，如果偶然出现一次旱灾，那么这些物种会全灭，导致整个森林的生产力跌入谷底。但是如果系统里有耐旱物种，在喜湿物种优势减弱时，它们自然会慢慢占优，弥补生产力上的缺口，因此整个系统的生产力能够维持相对稳定。在实际的情况中，不同的树种的抗旱、抗洪涝灾害的能力是在一个连续的梯度上的，所以当更弱的某一些物种下去，另一些更强的会起来，形成“涨落”，或者说是此消彼长。但这正是因为系统内部的多元性为系统应对外部压力起到了缓冲作用。

其次，我们举一个人造的生态系统——农业。在现代农业发展的开端，单一物种种植的玉米田、水稻田等被视为科学和效率的集合。但是这种单一物种种植正是牺牲了自然生态系统的多样性。不仅仅是物种多样性，也包括结构的多样性和更低层级的个体多样性、基因多样性。以咖啡豆种植为例，最早的传统咖啡种植是以遮阴咖啡（shade coffee）形式进行，这是因为原生境的咖啡灌木是耐阴的，长在其他高大树木的林荫下。这些遮阴树为咖啡提供遮荫、调节温度、保持土壤肥力与湿度，并支持生物多样性。然而，随着咖啡需求的增加和商业化进程，部分种植者转向了“sun coffee”（全日照咖啡）的种植方式，这种方式更靠近单一物种种植：通过砍伐遮荫树木，增加种植密度和施肥量，试图提高咖啡产量。虽然全日照咖啡可以在短期内提高产量，但也带来了众多环境问题：土壤退化、病虫害增加、农药使用量上升。这些同时也反应到咖啡农的经济收入与健康问题中。回到我们

分析的“生产”功能：通过砍树和农药维系的高产可持续吗？答案很简单。我们砍树，破坏的是群落中的物种多样性和结构复杂性。当自然灾害发生时，结构更复杂的森林往往能够通过不同植物的相互协作而展现出鲁棒性。去掉荫蔽，咖啡的生长也会受到影响。喷洒农药，这个系统中的昆虫多样性和微生物多样性降低，导致养分的循环受到影响。更重要的是，许多昆虫能够以生物方式控制咖啡的虫害。单一物种种植的田地更容易遭受植物疾病的影响——因为它们的基因多样性是有限的。一旦出现某种新型疾病，一整片区域就全灭了。在更多样的系统中，各种各样的异质性环境更容易积累基因突变等有助于系统应对紊乱的因素。所以近年来，随着人们对环境保护和可持续农业的重视，遮荫咖啡再次受到关注和推广。咖啡是农林生态学中非常有趣的一个系统，感兴趣的同学请参考章节末其他资源中提到的 John Vandermeer 和 Ivette Perfecto 的著作。

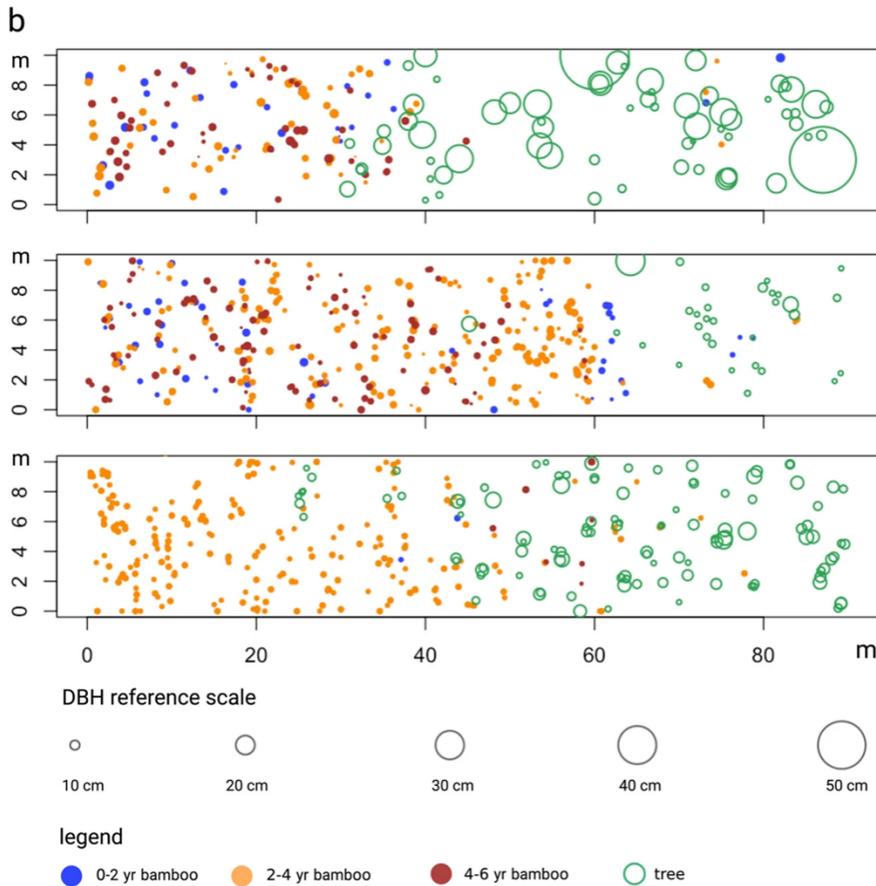
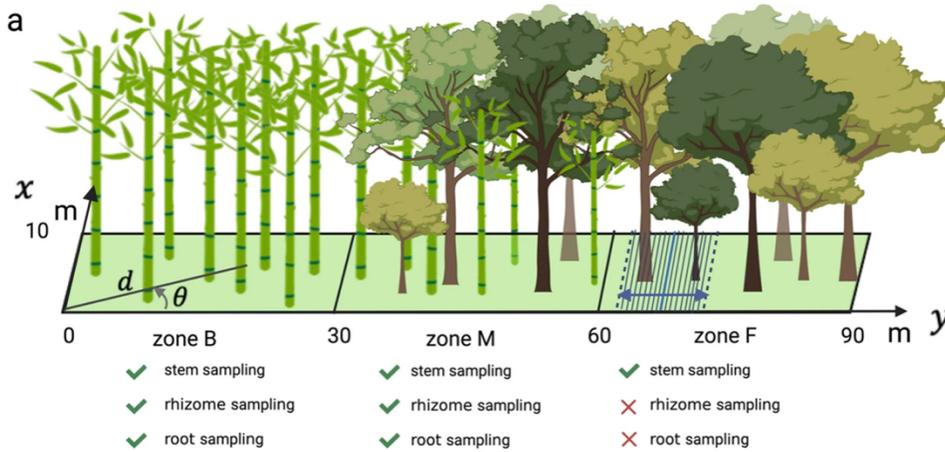
当然，我们提倡生物多样性保护，并不是只有生产力这一个原因。在这里，我们需要理解的是生物多样性不仅是物种多样性，也是结构、特征多样性，是一个跨尺度的议题。

4.2.4 景观生态学：系统的不同分层

景观生态学关注的是在系统不同分层上推动一个格局/规律(patterns)形成的不同机制。举个例子，我们熟知的竹海——不论是人工的还是天然的竹林，往往都是大面积的单一物种林，竹子几乎是唯一的林冠层物种，林下偶尔有些灌木、草本，并几乎全是竹叶的落叶。尤其是毛竹林在不断地拓展其边界以“入侵”周围的落叶林、针阔混交林。作为多年生植物，竹子不是树木，是一种巨大的草（禾本科竹亚科），大都具有地下根状茎。通常通过地下匍匐的根茎成片生长。也可以通过开花结籽繁衍。节明显，各节生芽，地下茎各节的芽可萌发成地下横走的竹鞭或地上的竹竿（维基百科）。这些竹鞭的游走与竹子的克隆繁殖正是竹子得以扩张进入阔叶林的重要机制。所以竹子扩张所形成了一种景观：我们可以在大尺度上，比如站在某座山的山顶或者能够远望整座山的路边，看到竹子统领了一大片山，但仍然和原生森林有一些边界。这些边界区很可能就是竹子下一步占领的区域，因此是一个生态过渡区（ecotone），也是我们去理解竹林扩张机制（竹子到底怎么扩散进入低光照、树木都比竹子高的森林的？）的关键。景观生态学即是强调，我们需要理解在不同层级上发生的过程以及其中的机制去充分解释类似竹林-树林边界或者竹林扩散这种景观。所以相应的层级有哪些呢？在 Zheng & Lv (2023) 中，研究者们关注了三个不同的

层次：(1) 个体的层级，单个的竹竿与树木在空间上的分布，相应的大小与年龄；在这个层次，主要是竹子竹鞭的生长和扩散驱动竹林的扩张 (2) 生态过渡区的层级，从竹林到过渡区到树林；在这个层级，更多考虑整个竹林具有的特性，比如在过渡区的竹子与纯竹林中的竹子相比是否因为扩张的需求多储存了养分和水分；(3) 群落的层级（生态系统），通过遥感影像可以确认竹子在一段时间内移动的状况，评估扩张的范围和速度。

所以景观生态学关注的是系统的某种表征、行为背后的驱动因子，以及格局形成的过程中起作用的层级是如何相互影响的。景观生态学涉及到宏观的现象与规律，所以常常会 and 地理学尤其是遥感 (remote sensing) 联系紧密。



T1 图 4.11 Zheng & Lv (2023).
 (a) 中是生态过渡区尺度的竹林过渡到森林；(b) 是在这个过渡区域对个体审查进行的绘图，每一个点代表一根竹竿或者一颗树的茎干的位置。空心圆是树，实心是竹竿。颜色代表单个竹竿的年龄。我们可以用统计学的方法去重构竹子生长、扩散的过程，以及这种过程是否受到树木的分布以及大小的影响，来验证竹子的扩散机制。

4.3 生态系统生态学的运用

生态系统生态学在生态、环境领域的运用自不必多说，我们在这里主要罗列一些生态学中系统论的跨学科应用。这些介绍不会很详细，旨在为大家提供一个探索的方向。在课程最后的小组课题中，大家需要分组进行一个跨学科调查的汇报，调查的主题就与 4.3 中提出的这几个大方向有关。

- 方向 1：自然与社会中临界点/不可逆的变化 (tipping point/abrupt transition)

这个方向对应的是 4.2.2 中的替代稳态和突变，例如珊瑚礁系统从珊瑚主导的多样性更高的状态转变为海藻占优势的多样性更低的状态，又比如森林-草原作为替代稳态形成的萨瓦纳稀树草原。在人类社会活动中也有数不胜数的突变现象，因为经济、文化、不同的社群都可以通过复杂适应性系统或者系统论的角度来被解读。比如，从历史的角度来看，某些社会和政治系统在面临长期的压迫、经济不平等和资源短缺时，可能达到一个临界点，导致大规模的社会动荡和革命。这种变化往往是不可逆的，会彻底改变社会结构和政治格局——除非一些不可抗力造成某种巨大的干扰，人类社会大范围内应该不再会回到旧社会完全封建的意识形态与经济政治运作。但我们在更长的时间尺度上来，又会看到系统在替代稳态之间不停切换，中国的朝代更迭就是很好的例子。如果不仅仅是看一个朝代的兴起与覆灭，而是一千年或者更长的时间尺度，我们就会发现和生态学中的替代稳态类似的是，这种社会转型的背后往往是社会在兴与衰、统一与分裂的两个替代状态中不断切换，因而展现出一种周期性。所以某种临界点的崩溃不见得是坏事，而是推动系统向新的更加适应时代环境的方向转变。又比如，科技革命彻底改变了社会生产方式、经济结构与人们的价值观，我们很难在全球的尺度上恢复到近代、中世纪甚至古代的生产方式与经济模式。新冠疫情对于人们生活方式的影响也是不可逆的——如今在全球，出行时戴口罩的人都更多了，这从根本上形成了新的疾病传染动态，影响病毒的进化与适应性；也推动医疗系统、疾控系统的改革，以及人们生活方式的改变——许多的会议和工作转为线上，数字游民增加……随着科技对远程参与的支持，我们的生活看似如常，但我们已经无法回到新冠前的社会了。还有更多造成经济、政治、社会、文化突变的因素——战争、冲突、互联网，我们需要针对具体的现象和问题，通过本章节展示的方法具体分析。

- 方向 2：自然界的阻断演替与社会经济发展中的阻断演替 (arrested succession/development)

其实阻断演替与方向 1 中的替代稳态有一些相似之处，因为被阻断者阻断后的群落就掉入了非“顶级稳态”的另一个稳态，且往往也是一个不可逆的过程。但是这个概念不强调系统的转变，而更多地强调原本具有某种更高发展潜力的系统搁浅在一个更低水平的浅滩，无法前进的状态。比如我们在 4.2.4 中提到的竹林，实际上就是森林系统被阻断的“浅滩”稳态。原因是竹子作为草本植物，虽然它进化出了与乔木十分相似的木质结构，使得竹子长得又高又大，但竹竿是空心的，这代表它的固碳能力和真正的实木树相比还是有些差距，也就导致了生产力的差距。加之没有次生生长（茎干加粗）的能力，竹子只能长到水力因素限制的高度就无法再长，这使得它在一般情况下容易被更高大的林木取代（竹子喜光）。但是一旦竹子在某种干扰后占据了森林里的林窗和空地，有了足够的时间发展自己地下的竹鞭开始养笋，它就能一发不可收拾地在林窗/空地里的树苗长大之前比它们先到达森林顶部，再抑制树木的更新从而实现竹子对整个区域的控制，慢慢通过竹鞭扩散渗透开来。大家可以注意观察，这种纯竹林的物种多样性相比于同气候条件下的森林是低很多的，但是我们不能完全否认竹林的生态效益——竹林是很多昆虫、鸟类甚至大熊猫、小熊猫这类濒危动物重要的栖息地。“浅滩”是指以竹子为优势种的森林和以乔木为主的森林相比，其生态系统的核心功能（生产、分解）的降低。但有趣的是，竹林的生态系统服务价值甚至高于许多原生森林，因为竹子全身都是宝，如今我们的建筑、科技、衣食住行都离不开竹纤维，各地的竹笋也一直是美味又具有营养价值的经济作物。不仅是在亚洲，在非洲和南美洲的竹子资源也很丰富，且竹子与当地的土著部族与文化有着漫长的共同演化历史。

那么经济、政治、文化、社会中是否有阻断演替的现象呢？当我们用发展的概念来理解演替，或者用生态学的演替规律来观察一切与系统发展、变化有关的现象时，我们就会发现许多平行的案例。比如城中村的存在——如果乡村和城市是基础设施建设、经济发展、医疗教育资源的两个稳态，那么为什么在高度城市化的区域，有一些地区或者社区无法城市化，搁浅在“乡村”的状态中呢？又比如许多国家都有的工业衰退现象——在曾经有着集中工业、就业资源的地区，在科技改革后经历下岗潮和经济萧条，并在其后一直无法成功地恢复发展的活力，而是被阻断在了一种发展迟滞的稳定态。又比如在美国的种族隔离历史

下，即使是废除奴隶制度多年后的今天，这种社会性的不平等造就的有色人种为主的社区仍然无法摆脱贫穷和高犯罪率。这些社区因为历史上白人人口少，医疗资源、教育资源、就业机会也少，因此有色人种被困在其中，在低教育水平、失业（无业）、犯罪的恶性循环中维系着这些被搁浅社区的状态。在社会和政府不干预的情况下，我们会看到这种边缘社区与白人社区、其他中产社区的发展差距越来越大。我们应该分析的是，究竟是什么样的反馈机制导致了这种搁浅？我们是否有办法帮助这些社区转向更好的发展状态？阻断演替的关键是要理解干扰之后被阻断的状态如何形成并通过反馈维系下去——那么这些干扰可能是政治经济上的，也可能是文化意识上的。

- 方向3：自然与城市中生态系统的能量流动 (natural vs urban/man-made ecosystems)

这个方向是希望大家以自然生态系统的角度去观察、分析城市生态系统的运作。自然中的生态系统所具有的八个特征，城市生态系统是否也有体现？比如城市是如何应对干扰与自然灾害？城市作为一个开放的系统，能源从哪里来，消耗后的能源又去到哪里？比如图4.2中的水循环图，城市的版本应当如何？现代的城市中也有更多的非人类种群——比如常在垃圾场找吃食的浣熊，过度繁殖的鹿（北美），鸽子、鸟群，各种更加适应城市生活环境的无脊椎动物（比如蚊子和其他可能传播疾病的昆虫）…这些种群对于城市作为生态系统的功能与生态服务有什么影响？

在更大的尺度上（景观），大家可以思考，城市和乡村的分布表现出什么样的规律？为什么城市和乡村不是均匀地分布，这些分布在各个生态层级的产生机制是什么？这种分布又如何影响其他物种的迁徙和流动？

一个帮助我们快速切入城市生态学的案例是城市的垃圾——就像自然中的垃圾是植物的凋落物和动物死亡后的尸体一样，城市的垃圾也会有一部分在填埋过程中被分解掉，一部分仍保留在系统内部，一部分被回收利用…那么不同人口等级的城市在垃圾的产生和处理上是否存在规律？又比如不同城市以及城市中的不同社区，是否可以用集合种群的优质资源斑块和劣质资源斑块去理解经济资源的分配与人口的流动？这样的角度还有很多，就贯穿在大家每一天的生活当中。我们可以尝试用生态学的视角来重新审视它们。

拓展延伸: 生态学方法介绍(4) 生态系统通量

在流体运动中，单位时间内流经某单位面积的某属性量，是表示某属性量输送强度的物理量。在大气科学中，包含动量通量、热通量、物质通量和水通量（百度百科词条）。所以生态系统通量(ecosystem flux)也就是进出生态系统的物质与能量的输送强度。在陆地生态系统的土壤-植物-大气系统的物质和能量交换过程中，许多物理量都是通过某种界面进行：比如土壤根系界面、细胞-细胞界面、叶片-空气界面、土壤-大气界面等。这种物质循环和能量交换过程的定量描述都是以通量密度为基础。生态学关注并可以直接通过通量塔测量的通量主要是生态系统的能量输入和输出（土壤-大气或植被-大气界面的辐射通量、显热通量、潜热通量）以及气体交换通量（比如 CO₂、CH₄、水蒸气等温室气体）（张旭东等，2005）。对于通量的具体定义，可以参考张旭东等(2005)的《生态系统通量研究进展》。我们的气象模型以及定量气候预测离不开通量——基于对这些界面物质能量交换的理解，我们才能预测大气温度的走向，以及土壤、植被的功能如何受到气候的影响。



通量塔及通量塔测量网络是测量通量的必须，也是生态系统生态学的学生在课程中、学者在研究中要么实地探访，要么下载相关数据分析而一定会接触到的生态学方法。Source: 中国通量观测研究联盟 chinaflux

有时候，研究者也会借助通量塔的结构进行创新性的数据收集工作，比如清华大学王焱教授课题组在高塔上架起轨道和小车，来回采集树木呼吸的数据以及标本进行生理指标的检测，感兴趣的同学可以阅读[小云杉 LPICEA](#) 的博文。

其他资源

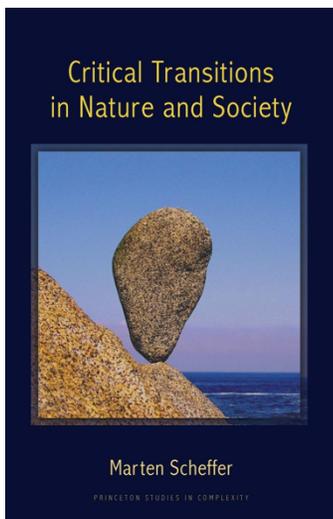
[《什么是弹性》 Reef Resilience Network.](#)

[《野外有神明》 2024. 小云杉 LPICEA 微信公众平台。](#)

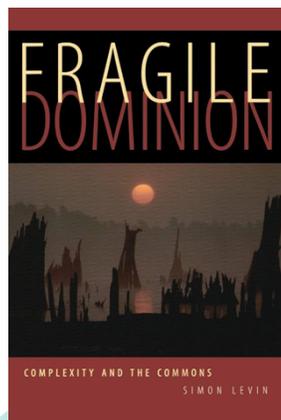
[《2020年气候变化指标和影响恶化》 世界气象组织](#)

[Ecological Tipping Points and Warning Signs. Nathan Justice, 2015. Harvard Forest.](#)

[What is ecological succession. Texas Gateway.](#)

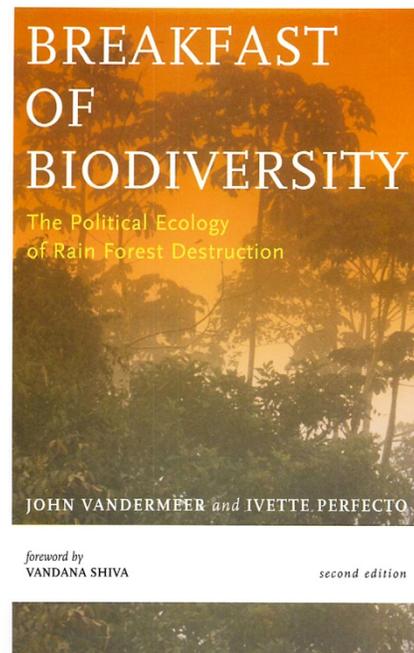


《自然及社会系统中的突变》：Scheffer, Marten. *Critical transitions in nature and society*. Vol. 16. Princeton University Press, 2020.



《脆弱的统治》呼吁人们认识到生物圈内错综复杂的联系，以及为了缓解持续的生态危机，需要进行信息丰富和适应性的管理策略。Levin, Simon A. "Fragile dominion: complexity and the commons." (1999).

《生物多样性的早餐：雨林破坏的政治生态学》深入分析了导致全球热带雨林破坏的多种因素，特别关注中美洲热带咖啡种植对森林生态系统的影响以及许多相关的社会问题。Vandermeer, John, and Ivette Perfecto. *Breakfast of biodiversity: The political ecology of rain forest destruction*. Food First Books, 2013.



引用文献

[《系统论的基本原理》 2021 .上海系统科学研究院](#)

[张旭东, et al. "生态系统通量研究进展." 应用生态学报 16.10 \(2005\): 1976-1982.](#)

Cianconi, Paolo, et al. "Human responses and adaptation in a changing climate: a framework integrating biological, psychological, and behavioural aspects." *Life* 11.9 (2021): 895.

Dakos, Vasilis, et al. "Ecosystem tipping points in an evolving world." *Nature ecology & evolution* 3.3 (2019): 355-362.

Kabiraj, L. I. P. I. K. A. *Intermittency and route to chaos in thermoacoustic oscillations*. Diss. Ph. D. Thesis, Indian Institute of Technology Madras, India, 2012.

Osborne et al. (2018) *New Phytologist*, 220: 10–24.

Singer, Jack A., et al. "Sudden aspen decline: a review of pattern and process in a changing climate." *Forests* 10.8 (2019): 671.

Staal, Arie, et al. "Bistability, spatial interaction, and the distribution of tropical forests and savannas." *Ecosystems* 19 (2016): 1080-1091.

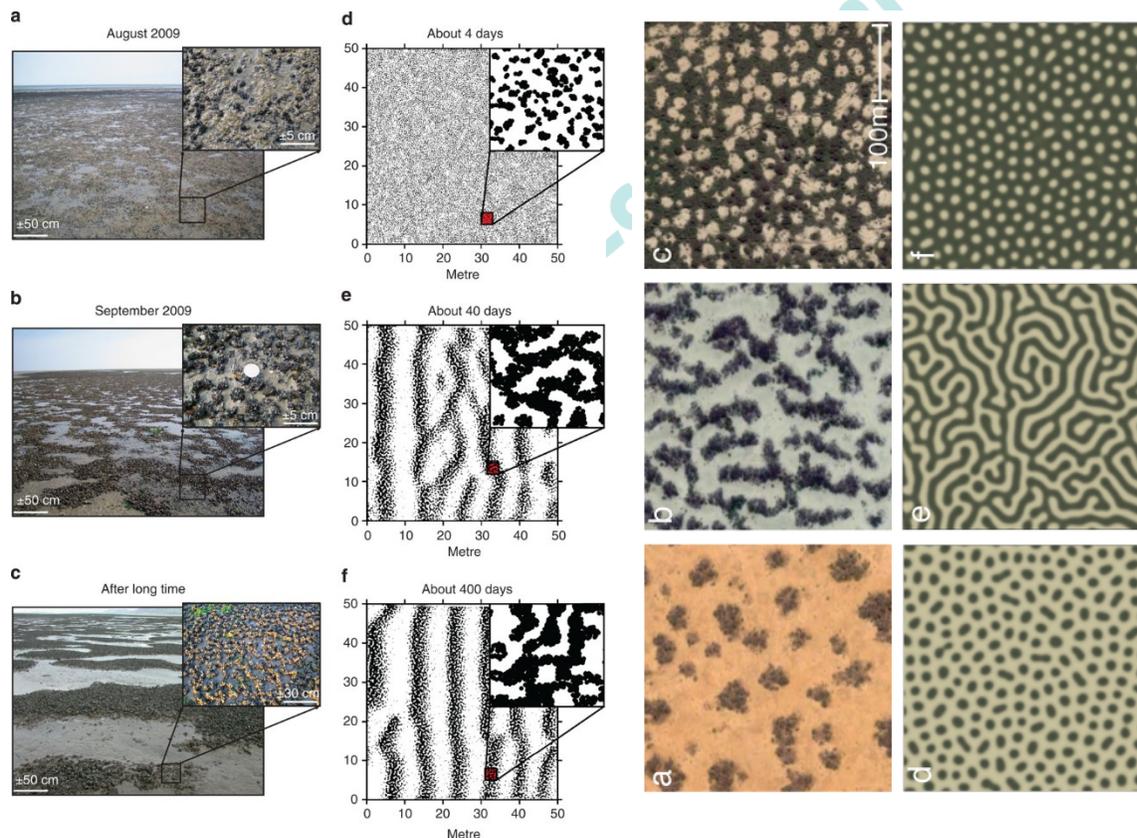
Zheng, Aiyu, and Jianhua Lv. "Spatial patterns of bamboo expansion across scales: how does Moso bamboo interact with competing trees?." *Landscape Ecology* 38.12 (2023): 3925-3943.

© Aiyu Zheng et al. Thinking 2024

第五讲：生态学方法—量化现象格局 vs 解释过程机理？



不同的动物斑纹。Credit: Hermes Gadêlha. [The reaction-diffusion basis of animated patterns in eukaryotic flagella.](#) (真核生物鞭毛动态模式中的反应-扩散基础).



在更高的空间尺度上的例子有 (左) 青口贝床的斑图形成 ([Liu et al. 2014](#)) (右) 半干旱区植被的斑图形成 ([Gowda, MPE](#))

章节案例：图灵斑与模式发育

在上一章中，我们有提到发育生物学的斑图形成和形态发生是自组织现象。阿兰图灵是计算机科学、人工智能之父，然而他在生物学方面的成就却鲜为人知。他在 1952 年发表了论文《形态发生的化学基础》，解释了图灵斑形成的机理/机制 (mechanism)。何为图灵斑？图灵使用扩散-反应方程来描述自然界中老虎和斑马的纹路等格局 (patterns)。后来，能够用同类反应-扩散方程描述的斑图就被后人称为图灵斑。最初吸引图灵研究形态发生的其实是胚胎发育问题——为什么相同细胞组成的胚胎能发育成不同特征的有机体呢？生物体如何从均匀对称的状态自组织而分化成不同结构呢（对称性破缺）？

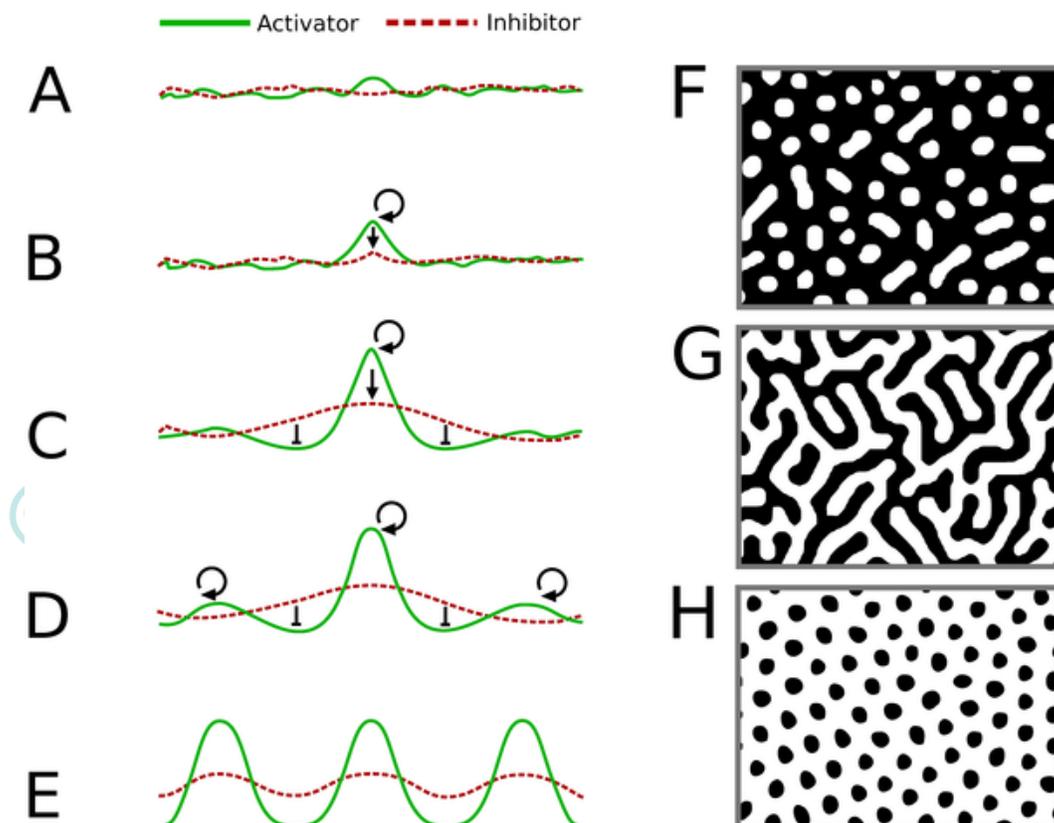
图灵在他的论文中，提出了科学假设 (hypothesis)：他认为存在一种形态发生素 (morphogen) 的化学物质在细胞和组织中扩散，像墨水在纯净水中扩散，形态发生素和细胞内其他物质扩散速率不同，从而将胚胎塑造成不同结构。这一扩散过程 (process) 具有扩散不稳定性 (diffusive instability)，当系统中的化学物质通过扩散相互作用时，会导致系统的均匀状态变得不稳定，从而形成复杂的时空图案（请参考下一页的具体案例）。但图灵并没有指出形态发生素到底是什么，科学家在很长的时间内也没能找到某种具体的物质来验证图灵的假说。在不了解图灵的成果的情况下，德国马普所 (Max Planck Institute) 病毒研究所的发育生物学家独立提出了一种生物模式形成理论。我们所说的斑块图案可以仅仅由两种相互作用的成分产生：自催化的激活剂 (Activator) 来促进图案生长（联系我们在第四章中学习的正反馈循环），抑制剂 (Inhibitor) 则又抑制激活剂的作用（负反馈）。抑制剂的扩散速率大于激活剂，因此将激活剂限制在局部区域，阻止相邻斑块联结拓展（见下一页）。当我们把这两个理论放在一起来看，就会发现激活剂或者抑制剂就是图灵假设中的形态发生素。这两种理论都预测根据形态发生素的反应-扩散机制将会形成完美的点阵、条纹等图案，但现实中资源的异质性 (heterogeneity) 和随机性 (stochasticity) 会打破这种完美，产生有序却又错落的“不完美”、多样的图案。

如今，科学家已经找到了多种形态发生素。不仅仅在分子生物的层面，生态学家也在更高的组织层级找到了图灵斑。比如沙漠中的波纹——沙堆由风吹的沙粒沉积而成，随着一道沙堆变大，会从空气中吸收更多沙子，从而进一步促进自身生长。不过在长大过程中，大沙

堆本身对沙的吸引也抑制了其他沙堆在近距离形成。这个过程类似于一种激活-抑制系统，确保一道道沙堆之间的距离大致均匀（更多例子可以阅读[集智俱乐部科普文章](#)）。

以下的图详细解释了扩散-反应机制与图灵斑（格局）形成的过程。学有余力的同学可以仔细阅读，也可以自行搜索相关视频，从实际展现出的动态去理解（比如这个[视频](#)）。

Spontaneous generation of pattern by short-range autocatalysis and long-range inhibition ([Nogare & Chitnis, 2017](#)). The fundamental idea here can be intuitively understood by imagining a situation in which an inhibitor is capable of diffusing farther than an activator. In this situation, a small difference in the initial amounts of the activator and the inhibitor (A) can become amplified due to the self-catalyzing nature of the activator (B). This activity is relatively localized due to the short diffusion range of the activator. At the same time, production of the inhibitor will also increase at this location (C). As this inhibitor diffuses more rapidly to surrounding regions, it will have the effect of inhibiting the formation of more activator in more distant regions, while remaining insufficient to effectively overcome the autocatalytic production of the activator in the central region. In this manner, a single, stable peak can form (C). Further peaks can form at a distance, where the concentration of the inhibitor is sufficiently low (D, E). If the effective range of the rapidly diffusing inhibitor is comparable to the size of the field, then only one peak and a monotonic activator gradient will result. However, if the inhibitor's effective range is small compared with the size of the field, then basal production of the activator would allow additional peaks of activator to build up outside the effective range of inhibitor. (F–H) Examples of patterns formed by a local activation–long range inhibition mechanism.

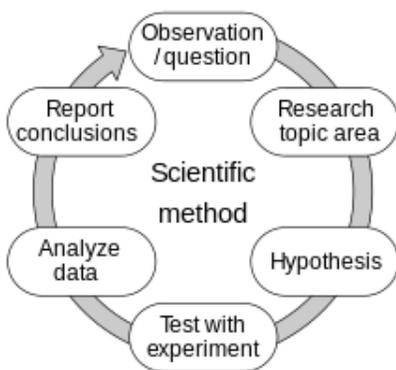


中文翻译：通过短程自催化和长程抑制自发生成格局 (Nogare & Chitnis, 2017)。我们可以通过设想一种情况来直观理解这个基本概念：抑制剂比激活剂扩散得更远。在这种情况下，激活剂和抑制剂的初始量之间的小差异 (A) 可以由于激活剂的自催化特性而被放大 (B)。但这种效应由于激活剂的短扩散范围而相对局限。当激活剂不再在远距离有效扩散时，在该位置 (它距离激活剂的中心较远，所激活剂浓度低) 抑制剂的产生也会同时增加 (C)。由于抑制剂更迅速地扩散到周围区域，它将在更远的区域抑制更多激活剂的形成，而在中心区域，抑制剂仍不足以有效克服激活剂的自催化生产。这样单个稳定的峰值就可以在中间形成 (C)。在抑制剂浓度足够低的远处也可以有进一步的峰值形成 (D, E)。如果迅速扩散的抑制剂的有效范围与实验场域的大小相当，那么结果只会产生一个峰值和一个单调的激活剂梯度。然而，如果抑制剂的有效范围与实验场域的大小相比较小，那么激活剂的基本生产将允许在抑制剂的有效范围之外形成额外的激活剂峰值。(F-H) 展示了通过局部激活-长程抑制机制形成的图案示例。

又比如章节案例图中的青口分布和半干旱区的植被分布形成的空间斑块。它们形成的过程是如何的？是否也依靠扩散-反应机制？在章节 5.1 中，我们会详细探讨过程与格局之间的联系，导致格局形成的必要机制，与随机性的过程。

经过前四章的学习，相信你已经对生态研究的问题有了初步的认识。我们将在这一章中更系统地总结生态学的科学方法。首先，我们需要正确认识什么是科学方法。下面这段介绍引用自[维基百科](#)：

科学方法 (scientific method) 是检查自然现象、获取新知识、修正与整合先前已得知识，所使用的一整套技术；为了合乎科学精神，这方法必须建立于收集可观察、可经验 (empirical)、可度量的证据，并且合乎明确的推理原则。梅里亚姆-韦伯斯特辞典如此定义：科学方法是一种有系统地寻求知识的程序，涉及了以下三个步骤：问题的认知与表述、实验数据的收集、假说的构成与测试。(图 5.1)



首先，观察自然现象，总结问题。第二步，确定相关的研究领域，一般情况下科学家会进行背景研究和调查，例如阅读相关文献。第三步，提出科学假设。这个假设与统计分析时的假设不同。这一假设是根据具体的科学问题做出的假设。其次，我们通过实验的方式收集数据，再分析数据以验证假

设。最后，我们得出结论，决定是否需要推翻或者更新假设，以及未来研究的方向。

需要指出的是，不同的科学问题决定了不同的研究手段。虽然步骤不尽相同，但所有科学方法都遵循科学方法的程序。在章节 5.2 中，我们将探讨解释性的生态学问题（解释现象如何发生、为何发生）以及预测性的生态学问题（预测某观察对象未发生之动态等等）之间的关联，还有生态学多元的科学方法的历史/哲学原因。在章节 5.3 中，我们会谈到生态学者用什么样的研究手段来处理这些问题—包括理论（机制）驱动与数据驱动的预测模型，因果关系推理的实验，量化现象的野外调查。另外，我们将了解在人工智能和大数据浪潮下的生态学如何受到机器学习等数据驱动模型的冲击，以及这些方法是否能够使生态学完成它被赋予的预测气候危机下生态系统功能结构变化等一系列复杂问题的严峻使命。

5.1 过程与格局

经过之前章节的学习，我们可以阐明过程和格局之间的关系：

通俗地讲，过程是事物随时间而发展的一系列变化，有时这也同时映射在空间的变化之中。从数学的角度来讲，我们通过第三章中不同数学生态学的模型向大家展示了过程指的是一个以时间为自变量的因变量的集合（也可能是以时间和空间为两个自变量的因变量的集合）。取决于我们观察的角度（尺度）和组织层级，这些过程可能发生在不同的有机体或有机体相互联系的集合中，不断塑造它们自组织形成的系统结构与功能。比如，种群发展变化的过程可以是种群密度的随时间而增长与减少，也可以是种群内性别比、年龄比的改变；群落发展变化的过程可以是演替；生态系统变化的过程可以是系统的净生产力随着干旱和火灾减弱，之后随着物种迁移、更新又逐渐回升…

格局就是指我们关注的对象经过了过程或者在过程中展现出的时间、空间上的规律。时间上的规律很好理解，比如捕猎者-猎物模型里面捕猎者和猎物在时间上呈现出交错的涨落—猎物多导致捕猎者增多，而后抑制猎物种群增长。猎物的减少又进一步抑制捕猎者本身的种群增长，这反而降低了猎物的生存压力，开始有一些恢复性的种群增长…又比如在简单的逻辑斯蒂模型中，种群密度无论一开始的状态如何，最终都会稳定在最大容载量 (Carrying Capacity)。在很多数学模型中，我们关注的变量都会随着时间达到与环境交互

的稳态—因为进和出达到了平衡。以群落演替这个概念为例，过程就是指的每一个群落从最初干扰后在每一个时间点上的物种组合，格局就是指的这种组合变化在时间上形成什么样的规律—比如投资更多资源到高度/结构竞争的乔木种会逐渐代替灌木和草本，直到物种组成到达与当地气候环境、资源相对平衡的稳态（但是物种、个体仍然要应对干扰和物种之间的交互，所以是有进有出的）。

空间上的规律或者格局就更好解释了—我们看到的章节案例里的所有图案都是格局，都是背后的扩散-反应过程产生的结果。在第二章里我们已经强调过，我们观察的尺度局限非常重要。所谓格局，简单来说就是在尺度的窗子里，你看到了什么景观。好比“会当凌绝顶，一览众山小”，当你登高远望，你看到连绵起伏的山野之间是斑块状的农田、村庄、工业区，大路小路，河流池塘将不同的这些斑块联系在一起称为你视野中的景观。但当你下山，走到田里去，你看到的格局就成为了一株一株按照特定方式栽种、培育的玉米。它们的大小、高度、结构，都是更小层级和更高层级的过程所塑造的。

我们再反思第一章的历史所告诉我们的生态学是如何成为一门具有独立意识的科学领域的。一开始，博物学更像是一种静物风景画般对格局的描述—在某处分布着某些物种，它们分别是什么样的，彼此之间有什么联系…渐渐地，当积累的观察增多，观察者开始不满足于“是什么”而是开始问“为什么”的时候，生态学就开始慢慢从描述转为解释。瓦尔明说，“一个纯粹描述群落外貌的体系没有科学意义，只有从生理和生态学角度解释群落外貌学的时候，他才具有科学意义”。解释自然会涉及到格局形成的过程—最初的解释或许是定性的，因为这种解释往往来自于对过程的观察。定性分析对理解和把握现象背后的核心过程意义重大，往往能帮助科学问题、科学假设的提出。但是验证这些科学假设意味着假设需要被证明是正确或者错误的，也就是我们常说的经验科学具有的可证伪性

(falsifiable)。一个定性 (qualitative) 的问题或假设关乎观察者/提问者的主观判断，而人的感官和记忆并不完全可靠，尤其是对于研究非人的有机体。我们总是很容易将自己种群的认识投射到其他动物身上，尽管 ta 们的社会运作、沟通与感官功能和我们完全不同。与此同时，我们也很容易将偏见带入到定性假设之中。与许多社会科学学科依赖采访和文字的定性研究中不同，这些学科的学者一开始就阐明了研究是建立在自己的阐述和实证主义(empiricism) 两者结合的基础之上；基础科学的研究强调其客观性（科学到底是不是完全客观，我们在这里先略过不谈），正是为了避免我们自身的局限带来偏见。同时，

也是因为经验科学不仅需要可以被验证或者证伪，也需要这些结果能被不断重复

(replicability) — 毕竟一次、两次被验证成功具有太多的偶然成分，我们需要系统性的控制实验确保假设被接受或推翻。为了尽可能减少这些偶然成分，科学假设需要非常具体。这种对具体的要求自然推动了定量 (quantitative) 分析的发展：在假设中提出某种格局形成的原因或者格局形成的过程，也就涉及到了关注的变量如何、为何变化，蕴含因果关系 (causal relationship)。然后再通过量化的手段对这些作为果的格局和假设中的因进行测量分析，从而接受或拒绝假设中所提出的因果关系。有了系统化的数学工具（比如数学推理与演绎、统计），我们就可以弥补人的感官局限，通过对变量严格而精确的操作来揭示变量之间的因果关系。定量分析首先要求的就是可以被量化的数据 (quantitative data)，这自然地推动了生态学对格局和过程的量化。我们会分别介绍生态学中建立量化假设的方法（概率论与统计；机制模型）、取得量化数据的方法（野外调查与长期监测；实验数据的收集）以及验证因果关系的方法（实验室实验与野外实验）。另外，如果我们从整体论和还原论的角度来审视过程和格局：格局是现象整体性的特征，而了解过程是还原现象形成过程必要的步骤。了解过程就意味着了解推动过程的机制以及对因果关系的演绎。

讲到定量研究，就必定涉及统计学的应用，所以我们也在这里简单谈谈。统计学和生态学中（以及许多其他基础科学学科领域）的数学建模是一体两面的。统计学不只是一种“测试”工具（只是某种测试来确认数据分析结果的显著性），而是一种数学地描述随机现象并从中寻找规律的学科。乍一听好像有点矛盾，随机现象怎么能有规律呢？

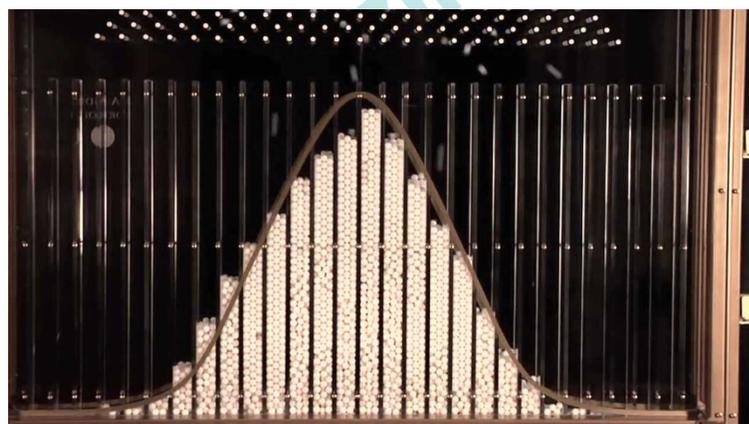


图 5.2. 高尔顿板为一块竖直放置的板，上面有交错排列的钉子。让小球从板的上端自由下落，当其碰到钉子后会随机向左或向右落下。最终，小球会落至板底端的某一格子中。假设板上共有 n 排钉子，每个小球撞击钉子后向右落下的概率为 p （当左、右概率相同时 p 为 0.5），则小球落入第 k 个格子概率为二项分布。根据中心极限定理，当 n 足够大时，该分布近似于正态分布。

此时，将大量小球落至格中，格子中的小球数量即近似于正态分布的钟形曲线 (Wikipedia)。

这就涉及到一个尺度的问题。回到我们在第二章就用过的天气和气候的例子（图 2.1a），一个地方每天的平均温度是一个随机变量，但是在更长的时间上（比如一年、多年，几十年），这个随机变量的变化就有很明显的规律，我们可以用概率密度函数/概率分布来描述这种规律。所以我们在试图从对自然现象定性的描述转向为定量的、对数据的描述时，同样需要一个长期观测、收集的过程；其中的每一个观测点都是从某种（或多种）随机过程 (stochastic process) 中产生的，通过合理的样本收集，我们也能够对这些随机过程有整体性的认识。下面我们列举一些生态学领域常见的随机过程，以及它们产生的格局。

伯努利过程 (Bernoulli Process)

是由有限或无限个独立的随机变量 $X_1, X_2, X_3, \dots, X_i$ 所组成的离散时间（时间被分成时间步骤）随机过程。其中每一个随机变量满足如下条件：

1. 对于任意整数 i , $X_i = 0$ 或者 1
2. 对于任意整数 i , $P(X_i = 1) = p, P(X_i = 0) = 1 - p$ 。也就是说， $X_i = 1$ 的概率是 p , 等于 0 的概率是 $1 - p$ 。

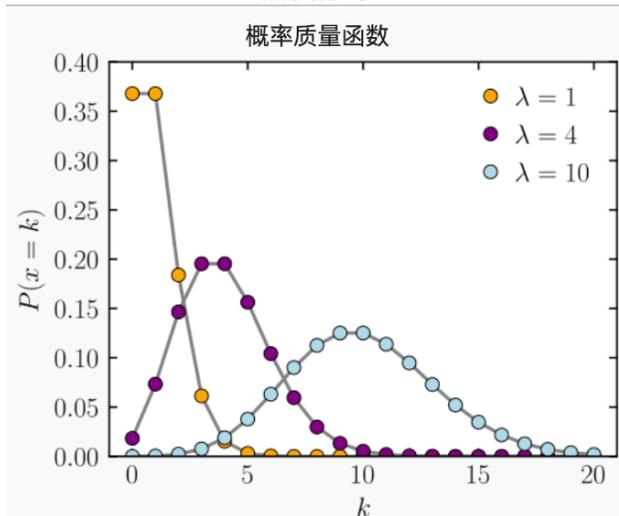
我们也可以说，在这相同的随机过程中产生的这些随机变量构成了一个伯努利分布，因为它们是在同样的条件下由相互独立进行的试验(trial)所产生。每一次试验就是一次随机过程，因为我们观测到了随机变量的一个值。这种试验只有两种可能的结果，就好像投硬币头朝上还是尾朝上——发生或者不发生。单个的伯努利试验是没有太大意义的，只有足够大的样本量，也即是将伯努利试验进行的次数越多，我们才能离我们观测的随机变量更近（大数定律）。生态学中的伯努利过程有很多，比如种子有 p 的概率萌发——这意味着在相同的环境条件下，每一颗种子平均有 $p * 1 + (1 - p) * 0$ 的概率萌发。比如个体的死亡率、感染率，集合种群里一个斑块的被占有率……这些都是经过伯努利过程体现出的伯努利分布的特征。我们再进一步用这个分布的规律去研究其他相关的问题。

泊松过程 (Poisson Process)

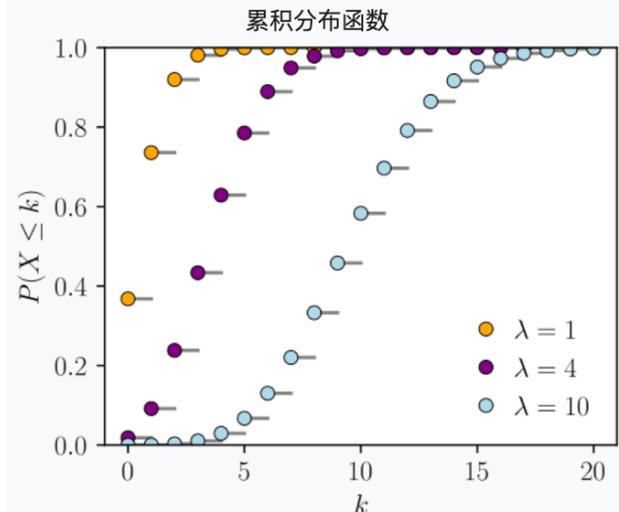
泊松过程是描述在某个时间段或者某个空间范围内事件发生频率的随机过程。此分布适用于涉及计算在给定的时间段、距离、面积等范围内发生随机事件的次数的应用情形。应用泊松分布的例子包括每小时走入商店的人数，网络上每分钟的丢包数 ([Mathworks](#))，每小时到站的人数。随着观察时间增长，事件发生的次数也会累积增长。这是因为生活/自

然中大量的事件有固定的发生频率，但发生的时间是随机的。我们通过长时间的观测和数据收集得知某个珍稀物种在某保护区平均五年出生 10 只幼崽，但这可能是因为某一年一次性出生了 10 只，也可能是因为每年都出生了 2 只。换句话说，我们不知道幼崽具体出生的时间，但是我们知道这一种群的平均出生率和方差。假设幼崽出生的过程是泊松分布的，也就是说如果这些幼崽是独立且随机地出现（这不一定是符合生物现实的假设，但是可以作为一种估算、估计的基础），我们就可以用泊松分布的概率函数来计算在给定的一段时间 t 年内，出生了 k 只幼崽的概率：

泊松分布



横轴是索引 k ，发生次数。该函数只定义在 k 为整数的时候。连接线是只为了指导视觉。



横轴是索引 k ，发生次数。CDF 在整数 k 处不连续，且在在其他任何地方都是水平的，因为服从泊松分布的变量只针对整数。

$$P(N(t) = k) = \frac{(\lambda t)^k}{k!} e^{-\lambda t}$$

其中 $N(t)$ 就是我们关注的泊松变量— t 年内出生的幼崽数，它的期望值是 λt ，方差也是 λt （泊松分布的方差和期望值一致）。根据已知信息， $\lambda = 2$ 。那么如果 $k = 1$ ， $P(N(t) = 1) = \frac{2^1}{1!} e^{-2} \approx 0.27$ ，也就是说在一年内有且只有一只幼崽出生的概率是 0.27。但是， $P(N(t) = 0) \approx 0.13$ ，就说明至少会有一只幼崽出生的概率是 0.87。

左图（图 5.3）来自维基百科。上方的图是泊松分布的概率质量函数(probability mass function)，下方的图是累积分布函数(cumulative distribution function)。上方图中的横轴就是随机变量 $N(t)$ 对应的实现次数—产生 k 个新幼崽，纵轴就是这个事件在观测时间内对应的概率。下方的图中横轴一致，而纵轴是累积性的，也就是说至少发生 k 次事件（至少产生 k 个新个体）的概率。

注意，泊松分布在时间上是不连续的！

泊松分布的例子在生态学中比比皆是——单位面积上植物散播出的种子数量，资源在时间或空间上的分布等。更重要的是，它与指数分布(Exponential Distribution)来源于相同的随机过程。

指数分布 (Exponential Distribution)

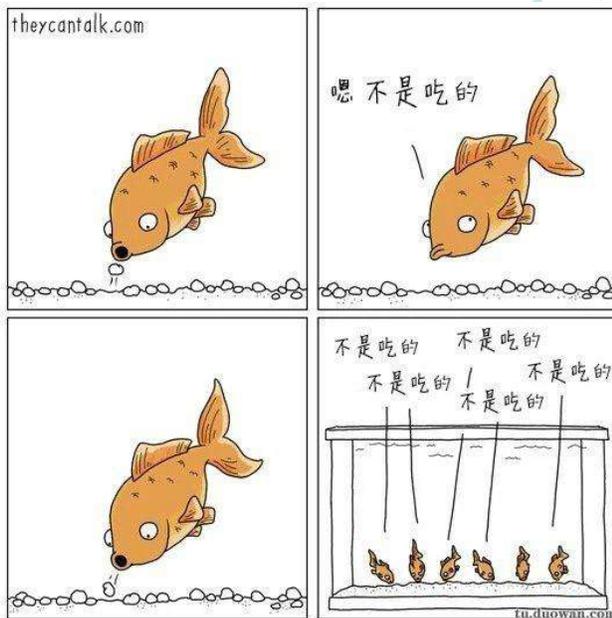
一般不会说指数过程，因为指数分布和泊松分布来自同一个过程。指数分布与泊松分布不同之处在于它是连续时间上的概率密度分布。如果说泊松分布关注的是同一过程下一段时间范围内累积的（事件）次数，那么指数分布则关注这些恒定、连续、独立的随机事件发生的间隔时间长短。换句话说，泊松过程中，第 k 次随机事件与第 $k+1$ 次随机事件出现的时间间隔服从指数分布。而根据泊松过程的定义，在第 k 次随机事件之后，长度为 t 的时间段内，第 $k+n$ 次随机事件出现的几率等于 $1 - e^{-\mu t}$ ，也就是指数分布的累积分布函数。

$\mu = \frac{1}{\lambda}$ ，是指数分布的参数 (rate)。这是因为没有随机事件出现的概率等于 $P(X = 0) = \frac{(\lambda t)^0}{0!} e^{-\mu t} = e^{-\mu t}$ ，出现随机事件的概率就是 $1 - P(X = 0) = 1 - e^{-\mu t}$ 。这说明泊松过程是无记忆性的，所以选择任何一个时间点开始的同样的时间段 t 内，不出现随机事件的概率和出现随机事件的概率都是一样的。就好像金鱼的记忆只有7秒一样（图5.4），指数分布的重要局限也在于它假设随机变量“永远年轻”，没有改变和损耗。在现实生活中，一个个体的死亡率常常随着个体的年龄而增大。但在许多简单的生物学模型中，我们会将单位

时间内的死亡数看做是一个泊松变量。因此在同一个死亡（泊松）过程下，每个个体每一时刻的死亡率是一致的，是泊松过程的预期值 λ 的倒数， $\mu = \frac{1}{\lambda}$ 。

但是，如果我们换一个角度来想——这个个体能存活到第1年，第2年，…第 n 年的概率是多少？也就是说，如果我们要计算的是一个个体到第 n 年也没有死亡的概率：

$$P(T \geq n) = 1 - e^{-\mu n}$$



如果 $n = 10$ ， $\lambda = 10$ ，这意味着在单位时间内（也就是一年），死亡的概率是 $1/10$ ，所以这个个体十年都不死的概率是 $1 - e^{-1} = 0.63$ 。

我们在这里只能通过简单的例子向大家展示概率论与随机过程是应用统计和数学工具对自然界复杂格局的量化，对生态学科学化的推动非常重要。其实这种定量描述格局的方法也是所有经验科学为了实现知识的有效积累所必须的，而不仅仅是通过定性的方法。

生态学的数据和物理化学，还有分子生物学的数据相比，有一个鲜明的特征—更“不可靠”。尤其是早期的数据，数据来源完全取决于发现了什么样的种群，或者作为案例研究了某某区域的植物或动物类群。随着技术发展，生态学也受益于卫星遥感影像或基因测序等更加成熟的技术，但正是因为生命组织层次的丰富性，导致生态学过程尺度的大跨度，生态学的数据往往就没有那么“漂亮”。我们已经强调过，科学的假设必须具有可被证伪性，也需要重复的实验结果来判断它是否正确。这种重复实验的操作正是在频率学派的统计学者眼中，我们观察到的世界就是真相—要想更接近真实的概率值，比如抛硬币面朝上的概率，就必须要有极大的样本量，结果才会收敛于真实的概率值（0.5）。此为大数定律。这种以观察出现频率为中心的统计学会根据样本量的大小评估我们得出的概率值不可靠，与真实的概率有多少偏差。但是，生态学中的许多数据都是不可重复的—比如无法重复同样的野外条件，无法复制已经灭绝的种群…往往生态数据的时间、空间跨度也极大，很多时候都无法确认数据是准确的。在这种学科局限性之下，越来越多生态学者开始转向贝叶斯统计。贝叶斯推断是基于贝叶斯理论进行统计推断：先基于已有的研究证据和经验给假设赋予一个先验概率（prior）或者先验概率分布，再做新的实验来修正这个先验概率，更新得到后验概率分布（posterior）。这种方法可以让我们在数据分析中，甚至从数据收集的实验阶段就考虑到失误和遗漏等问题对数据的影响，非常适合用来探索样本稀少的生态数据。由于贝叶斯统计本质上是概率论的—它主张我们观察到的现象是基于概率的，而不是绝对真实的—它与使用随机过程方程来描述生态学的数学模型其实就是一体两面，非常契合。这也使理论指导经验实践变得容易。不过，贝叶斯统计也有自己的问题和局限，我们会在章节末尾做一些补充介绍。

回望 1-4 章，我们一直都在个体—种群—群落—生态系统—景观组织层级上有趣的格局与产生这些格局的过程之中切换。比如个体，虽然讲义和课程中的介绍不多，植物个体生长

的过程中涉及非常多的生理机制，事关植物如何与环境进行能量交换，比如呼吸作用和光合作用。种群的格局一般涉及种群的增长、减少，这些则与密度限制性机制（种内竞争、疾病传播等）有关。群落的格局一般涉及物种的成分（组成），这些与物种之间交互的不同机制有关：竞争、协作、共生、寄生…比如探究演替的格局或者演替的过程如何进行，就必须考虑演替序列上不同物种的竞争机制。生态系统的格局一般关注系统的功能，环境因子如何影响到足以撼动功能稳定性的物种结构或物种间的作用。比如野火就是一种将生物量中的碳转化为大气中的二氧化碳、加剧地区升温和干燥性、使得野火更加猖獗的自我正反馈机制。光看机制不看过程，我们就无法得到格局的整体性；光看过程/格局不看机制，就无法了解清楚事物发展的因果逻辑。格局、机制完全分开来处理，就好像套娃全部套上或者全部拆开不让人碰，那就无法理解套娃到底怎么玩了。

5.2 解释和预测

有了章节 5.1 中对过程和机制的基本认识，我们就很容易区分两大类数学模型——统计模型与机制模型。统计模型通常是基于已经有的假设，因此模型的结构是预先确定的。比如线性回归模型是假设分析的变量之间存在线性关系，在通过数据分析的结果去推翻或证实这个假设。我们也可以基于研究变量的已有数据，通过数理统计法去求得研究变量之间的函数关系——这就是统计模型的应用之一。统计模型通常有明确的参数，这些参数是根据数据来估计的，比如章节二中介绍的幂律异速生长，这些生长幂律的指数就是将真实的生长数据通过统计模型的分析后得到的。

而机制模型依靠的不是数据，而是对于系统内部过程的机制性理解，就仿佛我们知道一台复杂的机器内部每一个零件如何与其他零件彼此影响，共同完成整体性的功能。当我们已经知道系统展现出的行为来源于某种特定的过程和核心机制，我们就可以用数学方法来描述这些过程与机制。对这些过程和机制的模拟也会涉及到参数，但不同于统计模型的参数是由数据之间的关系决定的，机制模型的参数往往是具有明确物理、化学、生物意义的。比如森林机制模型中常会涉及到树木的木材密度——这个是一个明确的物理量。

我们评价统计模型和机制模型的标准也有所不同：统计模型的优劣在于它与数据的拟合程度，而机制模型的优劣在于它是否能够再现系统表现出的行为，功能，或者不同条件下的

状态——也就是我们在章节 5.1 中强调的格局。统计模型和机制模型都强调解释性：前者解释数据中变量之间的关系；后者从机制、因果关系的角度去解释变量的关系，而不是通过分析数据。但是科学的社会职能不仅仅是解释已经发生了的“为什么”，还包括未发生的“会怎么样”。这是建立在假设我们目前关注的核心对象会在未来持续影响我们关心的变量/过程上，关乎科学预测的职能。

预测普遍通过两种方式：数据驱动模型和机制模型。数据驱动模型(Data-driven models)是通过学习已有数据中的模式和关系来建立模型，像神经网络(neural networks)、决策树(decision tree)等常见的机器学习模型都是数据驱动的代表。这些数据驱动模型往往不会预先设定一个固定的假设和数据结构，所以与传统的统计模型不同。但是从广义的定义来说，数据驱动模型也包含统计模型（可以把数据驱动模型理解为一种基于数据而不是理论的方法论框架）。比如说最简单的线性回归统计模型，也可以在数据驱动的框架下被训练。随着统计学和数据科学的发展，统计模型与数据驱动模型之间的界限也越来越模糊：传统的统计方法已经吸纳了数据驱动的技术和思想，比如通过数据驱动来估计传统统计模型中的参数，又比如贝叶斯统计学中的马尔科夫蒙特卡洛方法。所以数据驱动模型以及统计模型对数据的预测是基于概率论和已有数据中的模式和关系进行预测。另外一方面，机制模型的预测是依赖模型中的生物、物理、化学过程，通过调整 and 改变参数来预测系统在新的指定条件下的行为与功能。

数据驱动模型应用广泛，尤其是在大数据时代，它是一种实现 AI 功能的核心技术手段。数据驱动模型依赖大量数据来训练模型，大数据的积累和处理技术为 AI 的训练提供了丰富的数据源，从而推动了 AI 在诸多领域的应用，如图像识别、自然语言处理、推荐系统等。但这也带来一些问题：（1）如果数据本身带有偏见和错误，AI 也会继承这种偏见和错误；（2）数据驱动模型往往以预测的准确性优先于模型的解释性。在深度学习的一些算法中，例如神经网络，会出现黑箱——我们无法直观解释模型内部的结构和计算的过程——即使模型预测的结果（人脸识别、图像分类）非常准确。（3）模型的预测结果很可能被过度外推(over extrapolate)。每个数据驱动模型的预测范围是非常受限于数据本身的。一旦新数据是在与训练数据完全不同的条件下产生，或者与训练数据偏差比较大，数据驱动

模型的预测表现会不佳，甚至有时候会出现一些反物理、反常识的结果——这是因为数据驱动模型中没有对机制的认识。

那机制模型有什么优缺点呢？统计模型本身并不要求建模者对系统有着深刻的理解，更多强调的是针对数据结构和特征进行分析。但机制模型要求建模者对于系统有深入的理解和背景知识，才能够建立准确的机制模型，这一点从建模耗费的研究时间、精力和研究成本上来说是比较统计模型高很多的。然而，只要机制模型中的理论与假设均成立，它往往比统计模型有更强的可推广性，预测的结果也是建立在对系统过程的理解之上。虽然数值上不见得准确，但可信度更高，不会出现一些反物理、反常识的预测结果。

综合机制模型和统计模型的优劣，以及大数据时代信息处理技术的发展，如今出现了更多混合模型 (hybrid model) 来整合机制与统计模型的优点，提高整体预测的准确性和可信度。比如，机制模型中的参数也可以像统计学模型的参数一样来源于数据驱动模型的预测；又或者我们可以用机制模型的结果去训练数据驱动模型，从源头上起到一个制约的作用。我们再次强调，生态学的科学化是由“解释性”推动的。如果完全脱离了对机制的认识，仅仅通过量化的方式去描述数据的规律，这与博物学归纳总结格局并没有本质上的区别。但是仅仅只看机制，必然又会错过过程的整体性，无法推动学科的自我反思与宏观上的研究进展。这意味着生态学学科的发展从内部就要求多元的研究角度与方法，因为没有学者可以在有限的时间、资源与精力下既通过控制实验研究系统内部的结构与机制，又同时持久、谨慎地收集高质量的数据。这种对多元性的需求来自于生态系统复杂的组织分层结构与整体性这两个看似矛盾的特征之间的交互。

那么，让我们回到建模之前：统计模型需要数据才能验证假设，而数据的收集需要有对假设的指导。这种指导当然不可能凭空而来，而需要被建立在对研究系统的基本认识或经验之上。机制模型虽然不要求具体的数据，但模型中的过程、机制与参数无一不需要对系统深层次的认识。所以，接下来我们来谈谈生态学如何获取这种在数据分析和建模模拟之前的基本认识。

5.3 多元方法

长期监测：数据收集

对生态系统长期、深入、全面的认识有赖于长期的监测与数据收集。世界各国都针对自己的生态情况设置了检测位点，以数据库的形式集合发布数据。举个例子，中国生态系统长期动态监测数据库包括中国典型的生态系统，即农田生态系统、森林生态系统、草地生态系统、荒漠生态系统、沼泽生态系统、湖泊生态系统和海湾生态系统共 42 个定位生态站上进行的水环境、土壤环境、大气环境、生物环境等方面的长期定位监测数据。中国生态系统长期动态监测数据库的版权归中国生态系统研究网络（Chinese Ecosystem Research Network，简称 CERN）所有（国家生态科学数据中心）。这些监测数据就包含我们在第四章章节末介绍的通量数据。下图是此数据库的部分内容。

名称	摘要	开始时间	结束时间	共享方式	提供者	操作
1 沼泽底栖动物种类与数量	记录了沼泽生态系统底栖动物的种类与数量，其中包括动物种名、拉丁名、数量，利用土壤取样进行调查，底栖动物的检出，用手检法和湿漏斗法，频度1次/5年。	2000	2020	协议共享	综合中心	元数据
2 草地植物群落叶面积动态	记录了草地生态系统草地植物群落叶面积动态，通过叶面积仪等方法进行监测，每5年监测一次季节动态。	2020	2020	协议共享		元数据
3 海湾风速风向	记录了2006年以前所有海湾生态站长期监测的浮游植物、浮游动物、养殖生物的密度和生物量数据，及浮游植物、浮游动物、养殖生物的优势种，每年测定4~12次。	2019	2019	协议共享		元数据
4 2019年后海湾细菌调查	记录了所有海湾生态站2007年监测的浮游动物的种类组成、密度、生物量数据，海湾按夜光虫、桡足类、枝角类、毛鄂类、胶质类、微型浮游动物及其他类统计，每年测定4-12次。	2019	2020	协议共享		元数据
5 海湾初级生产力和同化系数	记录了所有海湾生态站2010年后监测的浮游动物的种类组成、密度、生物量数据，海湾按原生昆虫、轮虫、夜光虫、桡足类、胶质类、微型富有动物类及其他类统计，每年测定4-12次。	2019	2020	协议共享		元数据

图 5.5. 中国生态系统长期动态监测数据库一览。

在这些不同的监测数据中，我们以森林清查、森林大样地调查为例，向大家详细说明数据是如何产生、又如何被分析的。

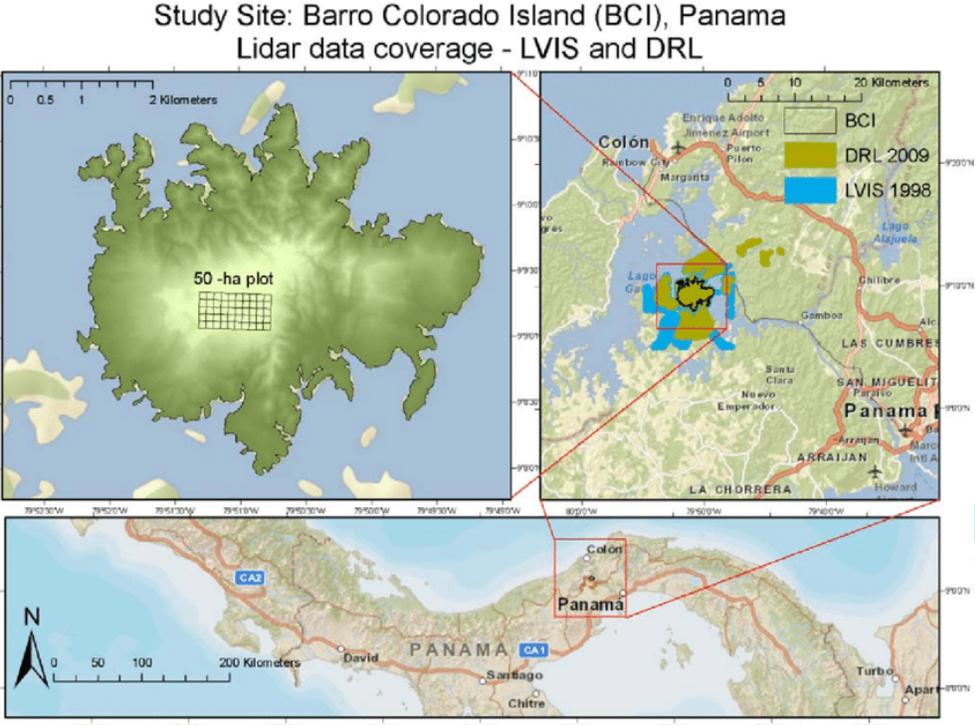


图 5.6 生态学的第一块 50 公顷大样地，位于巴拿马的 Barro Colorado 岛(简称 BCI)，主要关注热带雨林的动态变化。如今类似 BCI 的大型固定样地已经成为森林多样性检测与多种生态研究的平台。

森林大样地是指在一定面积内（从 1 公顷（100 米 x 100 米）到 50 公顷甚至更大）划定的固定样地，用于长期、系统地监测和研究森林生态系统的结构、功能和动态变化。大样地通常具有较大的面积，以能够代表森林的多样性和复杂性。通过在大样地内进行详尽的调查和长期监测，科学家可以获得关于森林生态系统的关键数据，包括物种组成、生物量、碳储量、生物多样性等。

- 样地选择与划定：选择具有代表性、保存完好的森林区域作为大样地。通常选择生态系统较为稳定、受人类干扰较少的区域。
- 样地分割与网格化：将大样地进一步划分为若干小的子样地或网格（如 10 米 x 10 米或 20 米 x 20 米），方便数据的精确记录和管理。每个子样地都有编号，并使用 GPS 或全站仪等工具精确定位，确保每次调查都能在同一位置进行。

- 物种识别与记录：植被调查会记录大样地内所有植物物种，包括乔木、灌木、草本植物和藤本植物等。对每个植物个体进行分类鉴定，并记录其位置、种类、数量、大小（如树高、胸径）、健康状况等信息。生物多样性调查还包括其他生物群落的调查，如土壤微生物、昆虫、鸟类等，以全面了解森林生态系统的生物多样性。
- 树木生长数据的测量：测量每棵树的胸径（通常在离地面 1.3 米处测量）和树高，以估算其生物量和碳储量。测量树冠的覆盖范围，分析树冠层的结构和层次。
- 土壤与环境因子调查：在大样地内的不同位置采集土壤样本，分析土壤的物理和化学性质，如土壤类型、pH 值、养分含量、碳氮比等。
- 环境因子监测：记录光照、温度、湿度、降水量等环境因子，以了解它们对森林生态系统的影响。一般大样地内会设置有微型气象站，长年无休地收集气象数据。
- 定期调查：大样地调查通常是长期的，每隔一定时间（如每年、每五年）重复进行调查，以监测森林的变化。

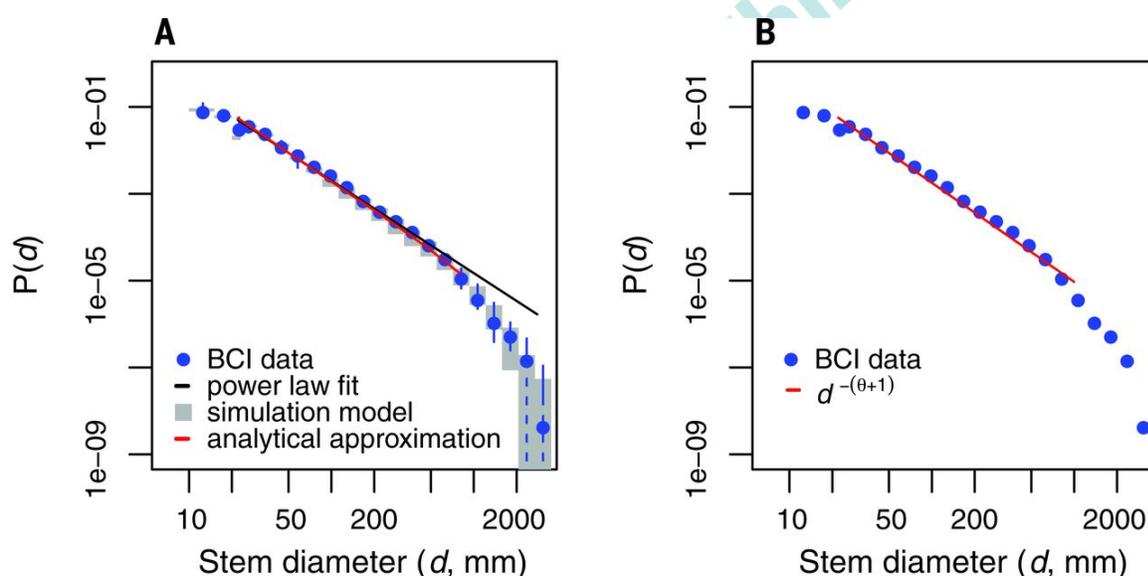


图 5.7. 树木尺寸分布的模型与数据对比。BCI 森林动态样地数据以蓝色表示。(A) 数据误差为每个尺寸类别的 95% 置信区间，样地被分割为四个 12.5 公顷的子样地 ($N = 28$ 个尺寸类别)。灰色框表示模拟模型的结果，标示每个尺寸类别的 95% 置信区间 (12.5 公顷, $N = 100$ 个尺寸类别)。红色曲线表示数学 (机制) 模型的解析近似值 (原文方程 5)。(B) BCI 大样地数据 (蓝色) 与模型中的主要幂律尺度关系 (方程 5 中的 $\propto d^{-(\theta+1)}$, 红色) 对比。

BCI 大样地的长期监测数据帮助研究者解释了热带雨林中树木径级分布(size distribution)—不论生长所在的区域和生长条件，树木径级结构都统一呈幂律分布(power-law)。这个树木的径级结构涉及到森林的发育过程和储碳量，是我们理解森林动态、进行有效森林资源管理的基础。研究发现，当干扰后出现林窗，林窗会逐渐被新生的幼树以及原本尺寸就更大、长得更高的个体填满，很多的尺寸小的树木还没来得及长大就被挤压回林下了。而这些被挤压的大量树木的径级结构就呈幂律分布。Farrior et al. (2016)等人首先是通过机制模型模拟森林更新的过程，再通过真实的 BCI 大样地数据检验机制模型的结果（b 图中的红线与蓝色数据点对比）。对森林动态和相关分析感兴趣的同学可以参考其他资源中的延伸阅读。

除了从长期监测的样地收集动态数据，生态学也会利用各种各样的遥感数据。不同类型的遥感数据提供了从局部到全球尺度的生态信息，帮助研究者在空间和时间上追踪生态系统的变化。常见的有例如 Landsat、Sentinel-2 等卫星提供的多光谱影像，精确度能够高达 10m 甚至更小的颗粒，覆盖从可见光到近红外波段，用于评估植被覆盖率、森林破碎化、冰雪消融率等等。同时，近地面航拍影像（飞机、无人机）能提供更高分辨率的图像，用于更细致的特征分析—比如测算不同物种个体的大小等。除了光学影像，还有可以穿透云层和植被层的雷达遥感数据，可以用于分析鸟类迁徙、地表土壤性质等问题，弥补光学影像在多云天气无法观测地表的劣势。同时，激光雷达（LiDAR）可以通过激光脉冲到达测量对象返回的时间差精准地重构测量物的 3D 模型，比如森林中所有叶片的分布，在农业中运用广泛。此外，高光谱遥感数据、热红外遥感数据可以在特殊的条件下锁定原本不容易在卫星影像中找到的观测对象。这些多样的数据不仅能够反映观测对象当前的状态，还能通过时间序列分析揭示长期的生态趋势，为生态保护和可持续管理提供科学支持。

当然，野外调查也不完全都是为了长期监测，也不一定在固定的样地完成，时常也有野外调查是针对某种特殊的现象，或者旨在对一片全新的区域进行的探索式的研究。比起对植物的研究，对动物的长期监测研究则更需要符合迁徙性的动物种群的采样方法，或者是不干扰动物日常活动的长期观察法。这都意味着野外调查本身就是丰富多样的。

锁定机制：实验

我们在上文强调了机制的重要性。机制从因果关系的理解中来，因此我们需要控制实验。生态学中的控制实验历史悠久，在这里我们介绍一些比较经典的野外实验，也展示一些最新的野外控制实验。

罗伯特·佩恩（Robert Paine）在 1966 年进行了一项经典的生态学实验，这项实验引入了“关键种”（Keystone Species）的概念，对生态学研究产生了深远的影响。他在华盛顿州的太平洋海岸 Tatoosh Island 附近的潮间带关注一种海星——紫色的皮斯特海星（*Pisaster ochraceus*）。佩恩首先观察了潮间带生态系统中各种物种的分布，发现皮斯特海星以贻贝、藤壶和其他无脊椎动物为食（图中的贻贝）。佩恩通过人为移除海星 *Pisaster ochraceus*，创造了一个没有海星捕食的环境，并与另一个未移除海星的对照区进行了比较。在接下来的



Paine 1966

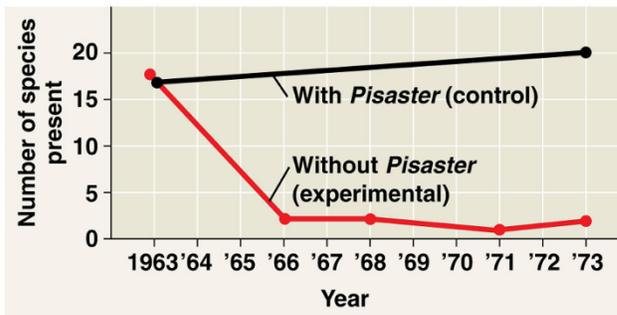
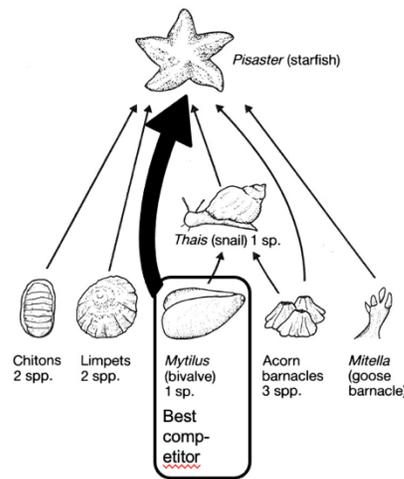


图 5.8. Paine 1966 的潮间带群落组织层级的控制实验。

几年中，佩恩观察并记录了这两个区域内物种的变化。实验结果表明，在移除海星的区域，贻贝的数量迅速增加，最终占据了大部分空间，排挤了其他物种，导致物种多样性大幅度下降。相反，在保留海星的对照区，贻贝的数量受到控制，生态系统中的物种多样性保持稳定（如图 5.8）。佩恩的实验表明，尽管皮斯特海星在生态系统中的数量并不占优势，但它通过捕食控制了贻贝的数量，从而维持了潮间带的物种多样性。佩恩提出“关键种”这一概念指的是像海星一样在生态系统中起着至关重要作用的物种，它们对生态系统结构和功能的影响远超出它们的数量比例。



图 5.9 [Cedar Creek Ecosystem Science Reserve](#) 从 1993-今的 E120 生物多样性实验样地。

该生态系统层级的实验通过控制植物物种多样性来检验植物物种丰度和功能性群组的丰度对草原生态系统生产力，草原植物物种构成、多样性、种群密度、元素循环等多方面特征的影响。实验具体的方法可以点击[链接](#)查看。

近年来的野外控制实验非常丰富，尤其是涉及气候变化对生态影响的研究。因此我们介绍一个关于气候变化如何通过影响种间竞争来影响高山植被分布的研究。

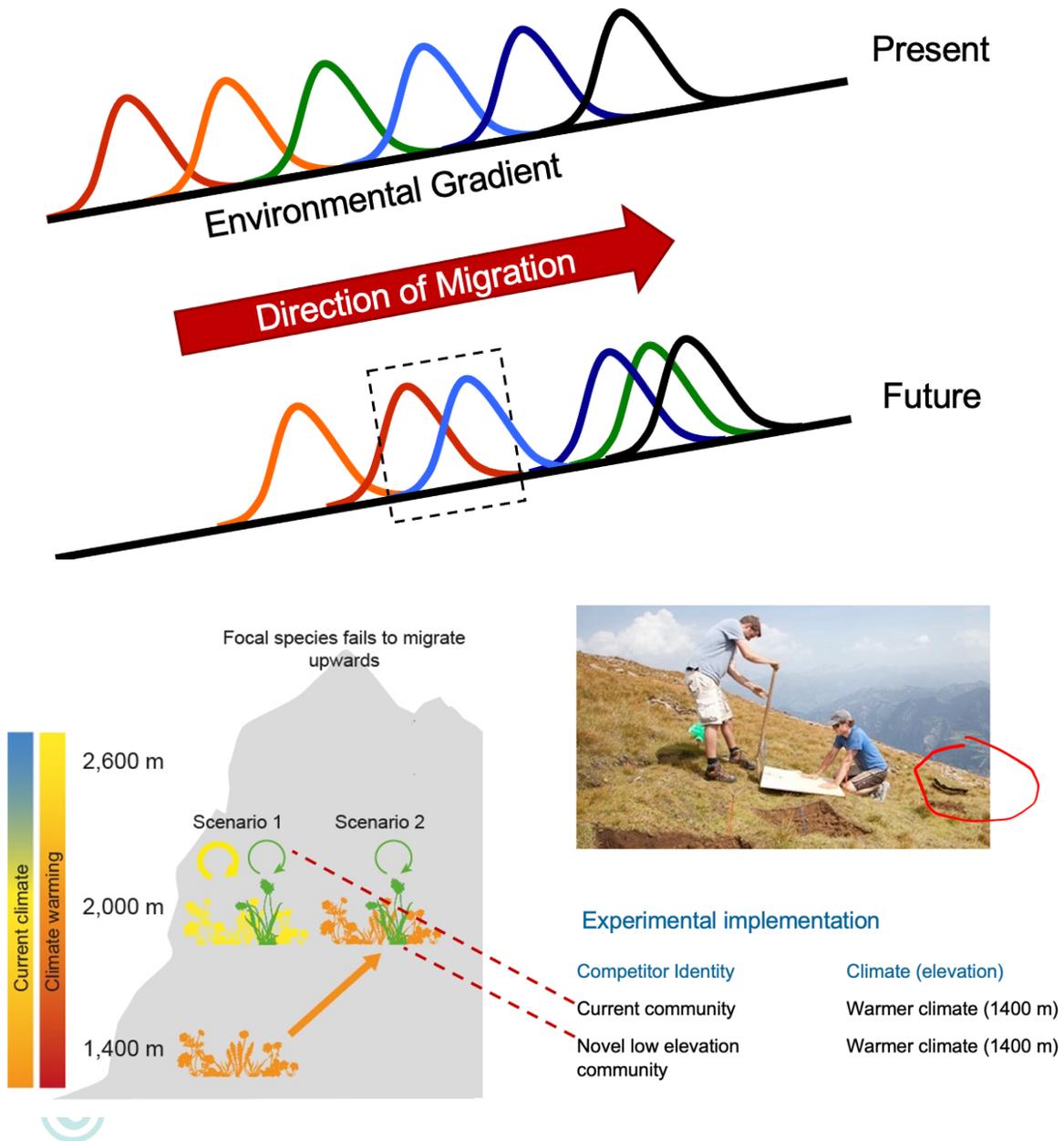


图 5.10. Alexander et al. 2015.

上方的六组不同颜色的分布代表六种物种在当前气候条件下位于不同海拔的密度分布。当气候条件改变，原本在较低海拔的物种由于已经适应温暖的温度，适合它们的栖息地被拓宽到更高海拔了，于是可能出现分布上移。但也有一些物种对气候变化的响应比较慢，分

布没有明显的改变。这造成的结果是从未谋面，从未磨合的不同物种（图中的红色和蓝色物种）组合在了一起。它们之间的这种全新的相互作用是否就是决定我们在现实中观测到的、导致不同物种响应气候变化时移动程度不同的机制呢？为了研究这一机制，研究者们创造了一套大胆的野外实验法：直接把阿尔卑斯山上的草皮连带植物和根系剥下来，用直升机空运后与另一个海拔的草皮完成互换，以此来模拟气候变暖带来的植被分布变化，让此前从未接触过的物种进行交互。这种方法控制了每个海拔高度原有植物群落的物种构成、生物量等变量，使它直接进入因为气候变暖而升温的场景中。当然，更多的实验是在温室和实验室等环境条件稳定，更容易进行控制实验的地点进行。重要的是，控制实验是生态学中直击机制和因果联系的关键，是深入现象本质必不可少的科学方法。

整合数据与模型

有了数据，我们就可以构建统计模型或者机制模型来解答各种问题。我们需要模型和数据形成一种良性循环—数据帮助我们构建机制模型，机制模型运行的结果指向新的数据收集去验证机制模型中的假设；或者是统计模型的结果指出我们的盲区—可能没有考虑到系统中潜在的变量，又或者是采样计划中的失误，样本量的不足…当我们回答了科学假设的 yes or no 之后，并不代表这个问题就被完美解答了，而是又进入了一下个科学探索的循环。所以科学研究的英文是 re-search，而不仅仅是 search，我们需要不断地整合数据与模型，一探究竟。

其他资源

Tilman, David. "The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles." *Ecology* 80.5 (1999): 1455-1474.

[森林径级结构研究：从统计描述到理论演绎。周建，王焱. 2024. "A review of forest size structure studies: from statistical description to theoretical deduction." *Chinese Journal of Plant Ecology* 6 : 675-689.](#)

[中国国家生态科学数据中心](#)。（生态监测数据）

[生命图案的奥秘：图灵斑图（视频）](#)

[泊松分布：无穷分割玩的魔术（视频）](#)

[Statistical Rethinking. Lesson 2. The garden of forking data.](#)

拓展延伸: 生态学方法介绍(5) 贝叶斯统计学

统计学者 Richard McElreath 用博尔赫斯的《小径分叉的花园》来解释贝叶斯统计学的观念：小径分叉的数据。《小径分叉的花园》其实是博尔赫斯在故事中的故事，借由角色之口，博尔赫斯描述了一部非线性小说：它的结构犹如一个迷宫，每一个选择都带来时间的分岔，带来无穷的新选择。这与贝叶斯统计学有什么关系呢？

首先，贝叶斯定理(Bayes' Theorem)可以描述如何基于新的信息来更新某一事件的概率，由托马斯·贝叶斯提出。公式定理如下：

$$P(A | B) = \frac{P(A \cap B)}{P(B)} = \frac{P(B | A) \cdot P(A)}{P(B)}$$

$P(A | B)$ 是后验概率，表示 A 事件在已知 B 事件发生后发生的概率。同样的， $P(B | A)$ 指的是 B 事件在已知 A 事件发生后发生的概率。 $P(A)$ 是 A 事件的先验概率，也就是不知道 B 事件发生与否，仅仅对事件 A 本身发生概率的认识。同理， $P(B)$ 代表事件 B 发生的概率。

博尔赫斯的花园的确是一种贝叶斯定理描述下的花园：每一个选择就是基于之前所有的选择之上。贝叶斯统计学认为，数据分析也是如此。我们用来分析的数据也可以被看做是一座小径分岔的花园。这座花园中所有的分岔对应着对数据所有可能的解释——我们在讲义中提到过，贝叶斯统计学认为我们所观察的世界是基于一种经验的概率。当某种解释具有最多通向观察到的数据的可能路径时，它就是最可信的假设。

Richard McElreath 通过一个简单的例子来展示贝叶斯花园。假设我们有一个四面体，每一面都可能是白色或者蓝色的，我们预先并不知道其中是否有蓝色的面。所以一共有五种可能的情况：没有蓝色，或者有 1 至 4 面是蓝色的。我们同时知道这个四面体被随机掷了 3 次，得到的结果分别是蓝、白、蓝。那么我们怎么判断四面体筛子最有可能有多少面是蓝色的呢？我们将这五种可能的情况产生的所有分岔都画出来。下图仅仅展示了有一面是蓝色的处理方式。我们再在所有分岔的路径中，计算有多少路径和我们样本“蓝、白、蓝”完全一致。以这种方式重复五种不同情况的分析，我们就能计算出五种情况的哪一种是最有可能产生“蓝-白-蓝”的数据的。如果我们继续掷四面体，又得出新的数据，我们

就可以去更新小径分叉的花园（更多分岔），得到一个更新后的五种可能的颜色分布的概率。最终，我们可以判断四面体最有可能的颜色分布。详细的介绍请观看 [Statistical Rethinking. Lesson 2. The garden of forking data.](#)

Possible globes:	Ways to produce	
(1) 	0	
(2) 	3	
(3) 	8	
(4) 	9	
(5) 	0	



© AI

引用文献

Alexander, Jake M., Jeffrey M. Diez, and Jonathan M. Levine. "Novel competitors shape species' responses to climate change." *Nature* 525.7570 (2015): 515-518.

Cass, James F., and Hermes Bloomfield-Gadêlha. "The reaction-diffusion basis of animated patterns in eukaryotic flagella." *Nature Communications* 14.1 (2023): 5638.

Dalle Nogare, Damian, and Ajay B. Chitnis. "Self-organizing spots get under your skin." *PLoS Biology* 15.12 (2017): e2004412.

Farrior, C. E., et al. "Dominance of the suppressed: Power-law size structure in tropical forests." *Science* 351.6269 (2016): 155-157.

Liu, Quan-Xing, et al. "Pattern formation at multiple spatial scales drives the resilience of mussel bed ecosystems." *Nature communications* 5.1 (2014): 5234.

Mathematics of Planet Earth. [The Mystery of Vegetation Patterns.](#)

McElreath, Richard. *Statistical rethinking: A Bayesian course with examples in R and Stan.* Chapman and Hall/CRC, 2018.

Paine, Robert T. "Size-limited predation: an observational and experimental approach with the *Mytilus-Pisaster* interaction." *Ecology* 57.5 (1976): 858-873.

© Aiyu Zheng Econ-Modeling 2024

第六讲：生态思维具象化（一）——用生态思维来解构“内卷”



海南吊罗山的热带山地雨林

© Aiyu Zheng

章节案例：复杂多样的热带雨林

在前五讲中，我们已经逐步认识了不同时空尺度和组织层级的生命形式（个体、种群、群落、生态系统、景观）、生态学知识（生态学发展历程中所积累的经验知识）以及生态学方法（研究生态问题的科学手段）中具有的（1）多样性（2）动态性（3）系统性。生态学不论是观察的对象还是观察的过程都展现出一种连贯的思维逻辑——也是我们本课程所倡导的“生态思维”。接下来在第6-8章，我们将转向生态思维的应用，尤其是跨学科的应用。我们将通过分析各种案例，鼓励每位同学通过自己的兴趣和目前所掌握的概念搭建自己的生态知识体系。

在这个章节中，我们将观察森林中的内卷来寻找自然对于“内卷”的对策。基于前面章节的介绍，我们对森林群落（或森林生态系统）应有一些基础认识，但仍比较笼统和抽象——因为我们还没有补充关于植物的相关知识。在那之前，我们还必须补充一些进化生物学的背景。在许多大学，生物学专业中会有一门“生态与进化生物学”。为什么生态与进化生物学会被归纳于一处呢？最明显的原因可能是生态与进化共同探讨生物体与环境之间的相互作用，以及这些相互作用如何影响进化本身，也就是一个种群基因频率在时间上的变化。或许你已经留意到，生态学和进化生物学关注的时空和组织尺度似乎不太一样，因为基因的概念无法直接作用到种群以上的层级（所谓的“生殖隔离”与物种的概念）。但是，我们仍然可以探究多物种组成的群落、生态系统的不同结构、甚至是不同景观对于进化的影响。生态学和进化生物学有着相互依存的研究主题：

- 生态学研究生物体与其环境（包括其他生物体）的相互作用。这些相互作用影响个体的生存 (survival) 和繁殖 (reproduction)，从而在自然选择过程中发挥重要作用。
- 进化生物学研究生物体的遗传变异 (genetic mutation)、自然选择 (natural selection) 和遗传漂变 (genetic drift) 如何导致物种的进化。进化过程决定了生物体在不同生态位中的适应性 (fitness) 和表现。请注意，进化绝对不是自然选择的同义词，这也往往是大众对进化最大的误解。进化是指生物种群在基因频率上随时间发生的变化，指代一种过程。而自然选择是进化的一种机制，通过选择适应环境的个体而导致基因频率的变化（其他机制还有上文提到的遗传漂变、遗传变异等）。

举例来说，一些我们熟知的病毒都在进化之中，例如新冠、流感、HIV。这是因为种种机制导致病毒的遗传物质(DNA/RNA)发生改变：例如病毒在复制过程中发生突变(mutation)、基因重组、漂变等。这些变化有时候能使病毒更加适应其环境，有时候不能，我们所说的病毒进化只是强调病毒遗传信息的改变这一过程。自然选择这一机制也在病毒进化中发挥着关键作用，它意味着某种环境压力选择对此种压力适应度更高的个体，从而导致病毒基因频率的变化。在疾病传染学的范畴中，这些环境压力往往是与传播能力、致死率、耐药性、耐免疫系统能力直接相关的。比如，病毒致死率过高导致宿主无法生存也就无法传染更多的人，因此较低的致死率可以通过增长宿主生病的周期来增加病毒的适应性，因此受到选择。新冠病毒(SARS-CoV-2)的奥密克戎变种(omicron)就是一个典型例子——它的传播性强而致死性低。接下来，我们进一步介绍自然选择理论。

或许你对“自然选择”这个词并不陌生，毕竟达尔文提出的“物竞天择，适者生存”这一概念深入人心。另外也请留意阿尔弗雷德·拉塞尔·华莱士(Alfred Russel Wallace)（英国自然学家、探险家和生物地理学家）与达尔文几乎同时独立提出了自然选择的进化理论。自然选择压力是进化的驱动力之一，而不同的自然选择压力是生物或非生物环境因素，例如资源的分布、捕食压力、气温降雨等影响生理的气候条件，等等。生态学研究非生物环境因素与生物因素（个体之间的联系或者不同组织层级之间的关系）如何影响个体的生存和繁殖，也即是个体对环境的适应性。因此，生态学对于量化自然选择压力对进化的驱动是非常重要的。而对于遗传变异来说，突变是随机自发产生的，并不具有方向性。但是自然选择并不是随机的，因为在特定环境下，某些性状比其他性状具有生存和繁殖优势，导致这些有利性状在种群中变得更加普遍。我们根据不同的自然选择结果将其划分为定向选择(Directional selection)、稳定化选择(stabilizing selection)，和破坏性选择(disruptive selection)。

- 定向选择：当环境条件改变时，使某个性状的极端值比平均值更有利。例如，在新冠的例子中，感染力强、传播力强的变种比传播力弱的更有利、适应度更高，因此变得更普遍。

- 稳定化选择：稳定化选择发生在某个性状的中间值或者平均值比极端值更有利的情况下。这种选择会减少极端性状的出现，增加中间性状的个体数量。比如新冠病毒的致死率一开始非常高，到后期变得非常稳定，甚至症状也变得相对轻微。
- 破坏性选择：性状分布两端的极值比中间值（平均值）更有利。这种选择会增加极端性状的个体数量，可能导致一个种群分裂成两个不同的亚种或物种。在一个假想系统中，如果一个社会青年人和中年人很少，却有很多的婴幼儿和老年人，那么一种病毒更有可能为了适应年幼的人类和年迈的人类（免疫系统、身体机能等差异巨大）而演化成两种不同的毒株，发展出“分裂型”的的感染性和致死率。

自然选择之外，漂变是由于随机事件引起的种群基因频率的变化，尤其在小种群中，这种变化更为显著。基因漂变不依赖于自然选择下的适应性特征，它是一种随机过程。环境因素的随机性——比如野火在空间上随机的影响导致某种鸟类的栖息地破碎化，如果这种鸟类原本只有两个极小的种群分散在森林中，其中一个不幸全部受火灾影响而灭绝，这个种群相应的遗传信息也一起消失，导致基因漂变。另外，景观层面的因素——比如河流、山川，甚至是季节性形成的水体或者障碍物可能导致种群之间形成遗传隔离而减少基因交流。这种隔离下，不同的种群会积累基因差异，经历更显著的遗传漂变。

接下来，我们需要在章节 6.1 中补充一些进化博弈论的背景。博弈论和进化博弈论有相当深邃的理论内涵和实际运用，所以我们无法在这里详述进化博弈论中的数学内容，而仅仅是点明进化博弈论的概念来帮助我们理解森林内卷的现象，并且帮助我们理解策略的意涵。有一定数学基础或者编程基础的同学，可以参考 Peter Gleeson 所著的 Introduction to Evolutionary Game Theory ([中文翻译和介绍在此](#))。通过进化博弈论，我们可以了解到为什么对于某些植物物种来说，投入大量资源到自身的木质结构（更大的树桩、树冠）是最优的策略（进化稳定的策略: evolutionarily stable strategy），而对另一些植物物种来说，竞争最优的策略反而是不投资任何的木质结构而选择依附在有结构的大树上，比如兰花这类气生根植物。甚至对于同一种物种内处于不同环境影响下的不同个体，最优的策略也是不同的，最终导致了进化的发生——他们分化成为不同的物种（adaptive radiation 适应性辐射）。在章节 6.2 中，我们会介绍不同的植物生长与繁殖策略，它们可以被看做是植物为了适应不同的自然选择压力（selection force）在生理功能、形态、生活史等层面所做的回应。我们会剖析“生态位”这一常在各种场合和不同领域被引用的概念，以及回顾在章节

三的种内和种间交互模型中竞争和其他相互作用形式如何影响生态群落和系统的结构和功能。这对于我们理解森林系统中多样的物种以及它们之间多样的交互是不可或缺的。在章节 6.3 中，我们会探讨“卷”——过度竞争导致的过度消耗的本质，以及森林为何（机制）、如何（过程）是“卷”的产物。我们也会进一步讨论森林是否只是“卷”的产物——是否还有其他更重要的因素决定了森林群落呈现出来的多样性、动态性、系统性。在这个基础上，我们或许能够从自然中得到一些缓解“卷”这一社会经济、文化现象的启示。

6.1 进化博弈论

6.1.1 进化博弈论简述

博弈论 (Game Theory) 是研究在竞争或合作环境中，多个决策者（称为“玩家”）如何根据游戏规则和其他玩家的行动而行动，来实现自己的利益最大化。它最初由数学家约翰·冯·诺依曼和经济学家奥斯卡·摩根斯特恩在 20 世纪 40 年代发展起来，用于经济学和社会科学。博弈论的应用帮助解释了人们在面对冲突、合作或竞争时倾向于某些行为模式或决策的根据。比如经典的囚徒困境，可以用来理解市场竞争、军备竞赛、减碳协议的制定等等政治经济现象。

囚徒困境 (Prisoner's Dilemma) 指的是个体的理性选择导致集体的非理性结果，最终导致对个体不利的困境。设想两个合伙犯案的犯罪嫌疑人被警方逮捕，由于证据不足，无法被定罪。于是两个囚徒被分开审讯，每个囚徒都面临以下选择：

- 两人都保持沉默的情况下，都被以轻罪起诉，各判 1 年
- 两人都告发对方，各判 3 年
- 如果其中一人告发对方，但对方保持沉默，告发的人被免罪释放，而沉默者被判 5 年

根据这些不同选择产生的收益，我们可以作出收益矩阵 (payoff matrix)：

	囚徒 B 沉默	囚徒 B 告发
囚徒 A 沉默	A : -1 B : -1	A : -5 B : 0
囚徒 A 告发	A : 0 B : -5	A : -3 B : -3

由矩阵的收益看来，无论对方做出什么选择，自己如果选择沉默，要么获得 1 年刑期，要么获得 5 年刑期，平均下来收益是 -4。但是如果自己选择告发，平均收益是 -1.5。所以从个体理性的角度出发，告发（背叛）都是更有利的。但是如果两人都选择告发，两个人的

收益都是-3，高于个人-1.5的平均收益。这表示虽然合作（集体沉默）能为个体带来最高的利益，个人的私利与绝对理性反而导致了最差的集体结果，这在现实的经济、政治生活中普遍存在。比如两家公司试图竞价，比谁的价格更低。原本两家公司可以通过合作都保持在高价，但是每家公司基于自己的利润考虑都会优先降价，最终导致双方的利润都降低了。

这里，我们介绍一个与第三章中的平衡（equilibrium）有关的概念——纳什均衡（Nash Equilibrium），以著名数学家约翰·纳什命名。在包含两个及以上玩家的非合作博弈中，假设每个参与者都知道其他参与者的策略，当所有人选择相应的策略，而此时没有人可以在其他人选择策略不变的情况下仅仅通过改变自身的策略来提高自己的收益，我们就将每个人所选择策略的组合成为纳什均衡。比如，在介绍的囚徒困境中，纳什均衡是（告发，告发）——囚徒 A 与 B 都选择告发，原因已经解释过了。这是一种纯策略的纳什均衡，也即是每个玩家只选择一种策略，并且没有人能单方面通过改变策略而获利。但在其他的博弈中，纳什均衡可能表现为一种混合策略（mixed strategy）：玩家会遵从某种概率分布随机选择多种策略中的一种。我们熟知的猜拳游戏就是一个例子，它的纳什均衡是玩家以 1/3 的概率选择出石头、剪子或者布。

另外有三点需要注意：1) 博弈论中的策略不一定是离散的，比如猜拳中只有三种策略，也可以是连续的。这表示玩家可以从一个连续的区间中选择某一个值作为策略，比如拍卖竞价。连续的策略下也会可能会产生纳什均衡，判断的标准并没有变。2) 在经典博弈论的理论框架下，每个有限的博弈——有限的玩家和有限的策略集合——都至少存在一个纳什均衡（纳什定理）。这个均衡可能是纯策略也可能是混合策略。但是在一些特殊的连续策略博弈或者策略空间无限的博弈中，不存在纳什均衡，也因此需要经典博弈论之外的方法来应对。3) 博弈论中的游戏可以进行一次（前面介绍的基本的囚徒困境），多次，也可以重复无限次。在无限重复的博弈中，每一轮博弈的结果可能会影响玩家在后续轮次中的策略选择。对于无限次的博弈，玩家不能仅仅考虑当下的收益，而需要关注长期收益。

那什么是进化博弈论（Evolutionary Game Theory）呢？进化博弈论最开始是博弈论在生物学中的应用，然后其发展逐渐拓宽了博弈论本身的理论架构，慢慢影响经济学、数学等学科对博弈论的研究。最初，进化博弈论在 20 世纪 70 年代由约翰·梅纳德·史密斯（John

Maynard Smith) 等人发展。它关注的是自然选择过程中，动物或植物等生物如何在不同的生态环境中采用特定策略，从而影响它们的生存和繁殖。这些策略在定义上是可以被自然选择和遗传的，影响生物适应性的行为、生理特征。进化博弈论继承了博弈论对于参与博弈者的收益的关注：玩家的策略一定是为收益服务的，收益更高的策略才会被选择。在方法论上，进化博弈论也借用收益矩阵来量化不同策略对于参与者收益的影响，因为每个参与者都需要考虑其他参与者的行为。对于连续型的策略，博弈论和进化博弈论都会用更复杂的收益函数来量化不同策略的交互对收益的影响。与此同时，博弈论与进化博弈论都在追求博弈中的均衡—前者寻找纳什均衡，没有玩家可以独自偏离这个均衡。后者寻找进化稳定策略 (Evolutionarily Stable Strategy, 简称 ESS)，这代表着自然选择的使得种群能在进化中延续的最优策略。

但进化博弈论与博弈论之间也有许多差异。首先，博弈论的前提是参与者优化自身利益的理性决策，而进化博弈论并不强调个体的理性，而只是强调个体对于环境的适应是为了生存与繁衍。换句话说，博弈的设定不一样。在博弈论中，每一局游戏对于参与者来说都可以通过实施策略来最大化自身收益；在进化博弈论中，参与者最大的目的是为了留在进化的游戏当中。最大化短期的收益并不意味着能够长期地留在无限的游戏之中，相应的，一些短期内提高个体竞争性的特征可能会导致一些种群在更长时间的灭绝。因此，进化博弈论只是假设个体的行为由环境塑造而非个体通过理性选择某种策略，只是某些策略通过自然选择、种群本身的繁殖，逐渐成为种群中占主导的策略。因此，这是一个种群中由于自然选择，关注的基因频率产生变化的过程。我们可以把进化稳定策略 (ESS) 当作是一种自然选择的预测：给定一定的环境条件，ESS 是没有其他替代策略可以胜过的最佳策略，因此也可以被假设为种群本应进化出的策略。这为进化史中出现的策略提供了解释的方法，也帮助我们去寻找原本被预测成为最优的策略在现实中未进化出的原因。

6.1.2 进化稳定策略与复制动态

我们以经典的鹰派和鸽派博弈来展示如何应用复制动力学 (replicator dynamics) 来求得进化稳定策略。这个博弈模型经常会被用来解释资源竞争下动物行为中的领地争夺、冲突等倾向在种群中的比例与稳定性。鹰派代表的是攻击派，而鸽派代表的是退让、躲闪为主的温和派，两者都是离散的策略。因此，我们可以通过收益矩阵来展示鹰派对上鹰派，鸽

鸽对上 h 鸽派，鹰派对上鸽派，这几种不同情况下双方的收益。这种收益是繁殖适应度 (fitness) 的体现。

	鸽派	鹰派
鸽派	$V/2, V/2$	$0, V$
鹰派	$V, 0$	$V/2-C, V/2-C$

表中的 V 代表的是两者争夺资源的价值。当鹰派对上鸽派，鸽派直接避让使得战斗不必发生，鹰派争夺资源取得胜利，因此获得全部的价值 V ，而鸽派获得 0 。但是当鹰派对上鹰派，两者都会付出战斗的代价， C ，每个个体都只能获得一半价值减去损失。如果鸽派对上鸽派，两者平分资源且不用付出打鬥的代价。所以对于任意的个体，进化稳定的策略代表着当整个种群的个体都遵从这种策略时，自己偏离这个策略而使用其他策略一定不会获得更多的收益，也就不具备任何偏离进化稳定策略的动机。我们可以通过上方的收益矩阵求解这个博弈中的进化稳定策略。

这里，我们需要用到一种“入侵分析”的方法。假设某个种群的某个特征 A 对应的基因型为 r ，表示 resident。假设偶然的基因突变使得这个种群的基因库中出现了致使个体能够偏离特征 A 的变异基因型 m ， m 表示 mutant。那么，我们需要关注的是，随着时间的流逝，这个 m 的基因型是否能在种群中提高自己的基因频率。因为一开始 m 的频率非常低，几乎接近 0 。只要在一个繁殖周期后，拥有 m 基因型的个体至少能产生一个以上的新个体来代替死亡时候的自己， m 基因型就能够被传递下去（我们在这里先不考虑基因重组）。实际上，我们分析的就是当 m 变异基因型作为相当稀少的基因型时，是否能够成功入侵一个 r 基因型的种群。成功的入侵意味着 m 基因型能够维系下去，而不是被 r 基因型排斥。相应的，我们反过来分析，如果 m 基因型才是这个种群原本占优势的基因， r 是突然出现的变种，这时候 r 能够成功入侵吗？细心的你或许已经发现，这和经典的 Lotka-Volterra 种间竞争模型有着一样的结构，因此我们也可以用相同的方法来判断入侵的结果。在种间竞争模型中，可能出现四种结果：物种 A 竞争排斥 B ，物种 B 竞争排斥 A ，两者共存，或者两者互为替代稳态。同样的， m 和 r ，基于是否能够在自身的频率近乎 0 的条件下成功入侵对方的种群，也会产生四种结果：

- m 可以入侵 r ， r 也可以入侵 m ，两者能够共存，进化稳定策略是一种混合策略

- m 可以入侵 r，r 不能入侵 m，m 是进化稳定策略并且是纯策略
- 相同的，如果 r 可以入侵 m，m 却不能入侵 r，r 是唯一的进化稳定策略
- 如果两者都不能成功入侵对方，不存在进化稳定策略，因为这取决于基因型或者特征在种群中分布的初始状态

那鹰派-鸽派的博弈中，我们如何实现入侵分析来判断是否存在进化稳定策略呢？这就用到复制动态（Replicator Dynamics）。我们用变量 p 来表示某个动物种群中采用鹰派行为的个体所占比例， $1-p$ 则代表采用鸽派策略的个体所占比例。同时，我们也可以将此理解为每一个个体有 p 的概率采用鹰派手段， $1-p$ 的概率采用鸽派手段。我们便可以计算每个采用鹰派或者鸽派策略的个体的预期收益（ $E(\text{hawk})$ & $E(\text{dove})$ ），以及种群中每个个体的平均收益 \bar{E} ：

$$E(\text{Hawk}) = p\left(\frac{V}{2} - C\right) + (1-p)V$$

$$E(\text{Dove}) = p * 0 + \frac{V}{2}(1-p)$$

$$\bar{E} = pE(\text{Hawk}) + (1-p)E(\text{Dove})$$

复制方程则用来描述基于以上的平均收益，种群中鹰派和鸽派的策略频率将会如何随时间而变化：

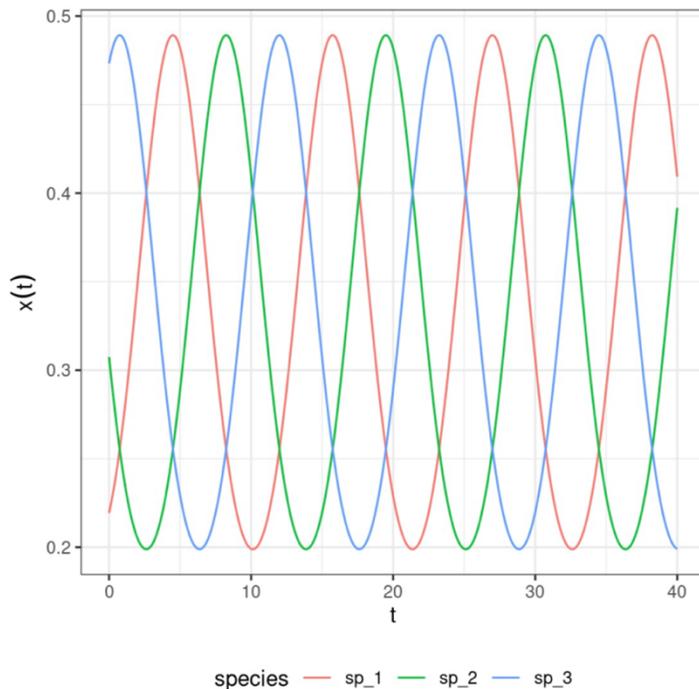
$$\frac{dp}{dt} = p(E(\text{Hawk}) - \bar{E})$$

当公式中的 $\frac{dp}{dt} = 0$ 时，鹰派的策略所占的比例将会保持稳定。相应的，如果 $\frac{dp}{dt} < 0$ ，鹰派的比例增加，大于 0 时则会减少。只有当鹰派的平均收益等于鸽派的平均收益时，两种策略的平均收益与种群的平均收益持平，这时候鹰派与鸽派在种群中的占比就是进化稳定的策略组合。所以复制公式的稳定解就是这个博弈的进化稳定策略。

结合入侵分析的方法来说，我们可以假设鹰派的比例非常小，无限接近于 0，然后在这种情况下去分析鹰派的策略频率如何随时间变化。如果所得的答案 $\frac{dp}{dt} > 0$ ，鹰派就能成功入侵，否则不能。同理，我们可以去分析鸽派是否能成功入侵鹰派。最后，通过结合这两种入侵情况的结果，我们可以判断 ESS 是否存在，以及是纯策略还是混合策略的 ESS。但是我们并没有办法仅仅靠入侵分析就计算出混合策略中每一个策略相应的频率。入侵分析

法可以作为一个判断竞争结果类型的捷径，但我们仍然需要基于复制动态中的微分方程的分析才能获得进一步的认识。

举例来说，我们也可以用复制动态来分析猜拳中三个策略在种群中的频率变化。从物种交互的角度来说，现实中的确存在剪刀、石头、布的例子：比如细菌之中存在不同的策略。抗生素生产者可以杀死对自己产生的抗生素敏感的细菌，而敏感型的细菌在没有抗生素的状况下生长繁殖速度快于抗生素生产型细菌。同时，对抗生素具有抗性的细菌虽然长速慢于敏感型，但却能够抵御抗生素生产者。三种类型之间形成了有如猜拳的循环：抗生素生产者抑制抗生素敏感型，抗生素敏感型抑制抗生素抗性型，而抗生素抗性型抑制抗生素生产型。下图展现了这三种策略 (x_i) 在细菌种群中的频率如何随时间而变化：



[Simulation from Stefano Allesina.](#)

6.1.3 案例展示

接下来，我们省略数学细节，更直观地介绍一些生态学领域对进化博弈论的利用。

A·利他主义行为的产生

亲缘选择理论 (Kin selection) 是解释利他主义的一个重要概念，由威廉·汉密尔顿提出。长期以来，个体为什么会牺牲自己来成就他人（往往是自己所在的集体）的利益，是一个难解的问题。亲缘选择理论指出，个体会帮助与自己有共同基因的亲属，因为它们的生存和繁殖可以间接增加自己拥有的基因在下一代中延续、传播的概率。像蚂蚁和蜜蜂中都存在工蜂与工蚁牺牲自己繁殖的机会来为女王增加繁殖适应度的亲缘选择。这些工蜂和工蚁都有相同的母亲，因此亲缘度很高，所以它们是通过帮助女王繁殖来间接增加自己基因的传播。除了亲缘选择，还有互惠主义、群体选择等多种理论试图从进化博弈的角度来分析短时间内损耗自己的利益如何带来长期的自己基因的延续。



工蚁与蚁后

B · 过度自信带来的积极求偶效应

我们常会有一些性别化的价值判断，比如男性似乎比女性更容易展现出自信。虽然当今社会对这种观点更多持批判意见，生物学却告诉我们这种男性的自信或许有进化上的意义。在许多的动物种群中，雄性会通过夸大的信号来吸引雌性。这些信号有时是夸大且具有欺骗性的，是“过度自信”的表现，传达出比自己的实力更高的能力信号来试图提高自己在求偶竞争中的成功率。这种夸大存在风险，因为其他更有实力的雄性可能会击败展现出过度自信的个体。但是只要夸大的手段成功了，它所带来的繁殖成功可能会超越这种策略面临的风险。而且这种策略非常可能作为进化稳定策略在种群中稳定下来：越自信的个体获得的青睐可能会越高，因此相应的基因会在种群中会持续增长，直到过度自信实在过度到无法平衡相应的风险为止。过度自信不仅可以用来分析一个种群之中不同雄性的求偶行为，也可以用来解释一些雄性传递求偶信号时面临被捕食的风险。比如孔雀开屏的行为也可以被理解为面对可能被捕食的风险的过度自信。

C · 杜鹃的寄生行为

杜鹃会将自己的卵产在其他鸟类的巢穴中，让寄主鸟类来孵化和养育自己的雏鸟，自己则坐享其成。有时候杜鹃甚至会移除寄主的卵来确保自己雏鸟能有一席之地。这些杜鹃雏鸟往往比寄主的鸟孵化更快，抢食能力更强。当杜鹃鸟付出较小的代价却能得到更高的收益时，这种寄生策略往往能够获得频率的增长，甚至大大降低宿主种群的繁殖能力。但是宿主种群的消亡也会威胁到杜鹃的寄生策略本身，因此杜鹃的策略无法完全取代宿主的策略。与此同时，宿主也会进化出防范杜鹃的策略，比如识别自己卵的能力，防范杜鹃的能力等等。杜鹃作为寄生方与宿主方形成了一种军备竞赛，两方都在不断地进化来应对彼此的策略。



3 種青銅杜鵑其雛鳥的顏色和外觀（左），幾乎與牠們寄生的宿主鳥雛鳥（右）一模一樣。（圖擷取自澳洲國立大學科學院官網）

自然中这样有趣的进化博弈数不胜数，重要的是，我们要理解到这些博弈中间是个体与个体多样的互动以及对它们与环境互动的影响。

6.2 自然选择下的植物策略

通过对进化论和博弈进化论的了解，我们应该已经充分理解了什么是策略——它既可能反映在生物相应某种压力的特定行为上，也可以反映在影响生物生理机能的特征上。接下来，我们就从三个大方向：功能性特征（functional trait）、生活史（life history）和形态学

(morphology) 来剖析植物策略的进化。最后，我们会分析自然选择以外的进化机制对于策略形成的影响。

6.2.1 从功能性状来看植物策略

植物在漫长的进化和发展过程中,与环境相互作用,逐渐形成了许多内在生理和外形态方面的适应对策,以最大程度地减小环境的不利影响,这些适应对策的表现即为植物性状 (Plant traits)。植物性状能够客观表达植物对外部环境的适应性 (McIntyre et al., 1999), 而某些植物性状的存在与否及其数量多少,也反映了植物种所在生态系统的功能特征 (Cornelissen et al., 2003), 因此这种植物性状也被称为植物功能性状 (Plant functional traits)。随着国际上全球变化研究的不断深入,人们将植物功能性状与植物功能型 (Plant functional types) 两个概念相结合,应用到气候变化对生态系统功能影响的定量分析、模拟和评价中。其中最为关键的问题是植物功能性状与环境的关系及其与生态系统功能的关系,环境如何影响植物的功能性状,植物功能性状如何反映生态系统的过程和功能,从而达到建立环境与生态系统功能之间密切联系的目的 (孟婷婷等, 2007)。

我们以植物叶片的功能性状举例,首先我们从常识就能判断气候—温度、降水等因素会影响叶片的特征。我们都知道针叶树的叶子和落叶树的叶子形态完全不同,这两类树也生活在完全不同的气候区域。在植物生态学中,有一个叶经济谱的概念 (leaf economic spectrum), 它主要反映了植物在生长策略上的不同选择,即在快速资源获取和高效资源利用之间的权衡如何体现在叶片的生理化学特征上。叶经济谱将植物的叶片特性放在一个连续的谱系上,从“快速生长但低耐久”的叶片 (例如落叶树) 到“缓慢生长但高耐久”的叶片 (例如针叶树)。叶经济谱上比较重要的叶片功能性状包括:

1. 叶片寿命 (Leaf lifespan) :

- 短叶寿命: 快速生长、薄而轻、快速转化资源的叶片,通常寿命较短,适应于资源丰富、环境波动较大的条件。比如季节性干旱的热带季节性雨林,或者是四季分明的亚热带和温带落叶林。

- 长叶寿命：较厚而重的叶片，具有更高的资源保存能力和耐久性，通常寿命较长，适应于资源稀缺或环境稳定的条件。通常常绿树种—针叶树与否，会有更长寿命的叶子。
2. 叶片氮含量 (Leaf nitrogen content)：植物光合作用酶的合成需要氮，氮也是叶绿素的重要组成元素。因此氮含量直接影响叶子的新陈代谢。
- 高氮含量：氮含量高的叶片通常与高光合速率和快速生长相关，但这种叶片的寿命较短，需要不断投入氮素资源。也要求环境中充分的光照和水分。
 - 低氮含量：氮含量低的叶片往往光合速率较低，但耐久性强，适应于资源匮乏的极端环境。
3. 叶片结构 (Leaf structure)：
- 薄而轻：这些叶片通常具有较高的比表面积（每单位重量的叶面积），有利于快速的光合作用和气体交换，但容易受损和脱落。
 - 厚而重：这些叶片结构较为坚固，适应于资源保存策略，具有较高的物理防御能力和耐久性。

这些不同的特征之间往往具有很高的相关性，就好像氮含量、光合作用效率、叶结构之间是相互影响的。这是因为叶片选择的经济策略塑造了这些特征—叶片如果是“快消”型，自然叶片来得快、去得快就需要叶片具有相应的适应性特征。相反，如果叶片是储蓄型，每一片叶子必须要物超所值，毕竟每一片叶子的制造和维护都不便宜。我们虽然关注的是叶片的性状特征，但我们还是要用策略的框架去审视这些特征之间的相互联系。

6.2.2 从生长形态、资源分配来看植物策略

但从叶片来谈植物的经济策略有些偏颇—因为叶片本身就是植物器官中负责生产能量，储备繁殖干粮的营养器官。除了叶，我们必须要考虑植物在结构上的投入，在繁殖上的投入，以及为了获得土壤中丰富资源对地下器官的投入。在不同生长环境下的植物面对不同的环境压力，在对于地上、地下部分以及不同职能的器官上有不同的资源分配。不同的分配策略使得植物产生了不同的生长形态 (growth form)，以及不同的生活史 (life history) --从萌发、生殖到死亡所经历的不同阶段。

我们平时谈树和灌木，仿佛这两种植物之间的界限很明显——可是我们是否真的能准确地定义什么是树、什么是灌木？比较高的是树，比较矮的是灌木？那人们所说的矮树是树还是灌木呢？其实这两者之间的区别不是绝对的，更多的在于植物对于木质性结构的投入上——树的生物量中地上枝干所占的比例的平均值应该远超灌木的。所以，树与灌木的分界线在于它们对地上结构的投资差异。这也是为什么有一些物种，比如一些松树，在不受干扰的情况下会长成高大的树，但在火灾更频繁的区域会长成灌木形态——这样重新从地下器官萌蘖生长出来时候可以花费更少的精力。作为树和灌木形态的个体经历的生命周期、面临的竞争植物种类也不一样，在更长远的时间尺度上，它们很可能就会逐渐分化为两个不同的物种。

下图来自 Diaz 等人 (2016) 对于全球植物形态与功能的研究。该分析描述了全球维管植物物种在特征空间中的分布，特别是通过图 a 中的主成分分析 (PCA) 在主成分轴 (PC1 和 PC2) 上投影出的结果。这些结果展示了植物在功能特性上的变异模式以及不同生长形式和主要植物类群 (图 b 中的木本植物与非木本植物，图 c 中的被子植物、裸子植物、蕨类植物) 在这些特征空间中的分布。

图 a 中，实心箭头表示六种植物特征 (如叶面积、比叶面积、种子质量等) 在这个二维平面中的方向和权重。这些箭头指示了每个特征对这两个主成分的贡献。图中用图标表示了每个特征的低极值和高极值，例如叶面积较小的植物和叶面积较大的植物的分布位置。图中的颜色梯度表示植物在该特征空间中的出现概率，红色区域表示物种出现概率最高的区域 (功能热点)，白色表示出现概率最低的区域。等高线表示不同概率水平的区域边界，其中红色区域内的 0.50 概率区域被定义为功能热点。这些热点区域是具有高度生态适应性的植物聚集区域。同时，这张图也让不同的植物特征 (如 6.2.1 中) 之间的关联一目了然。

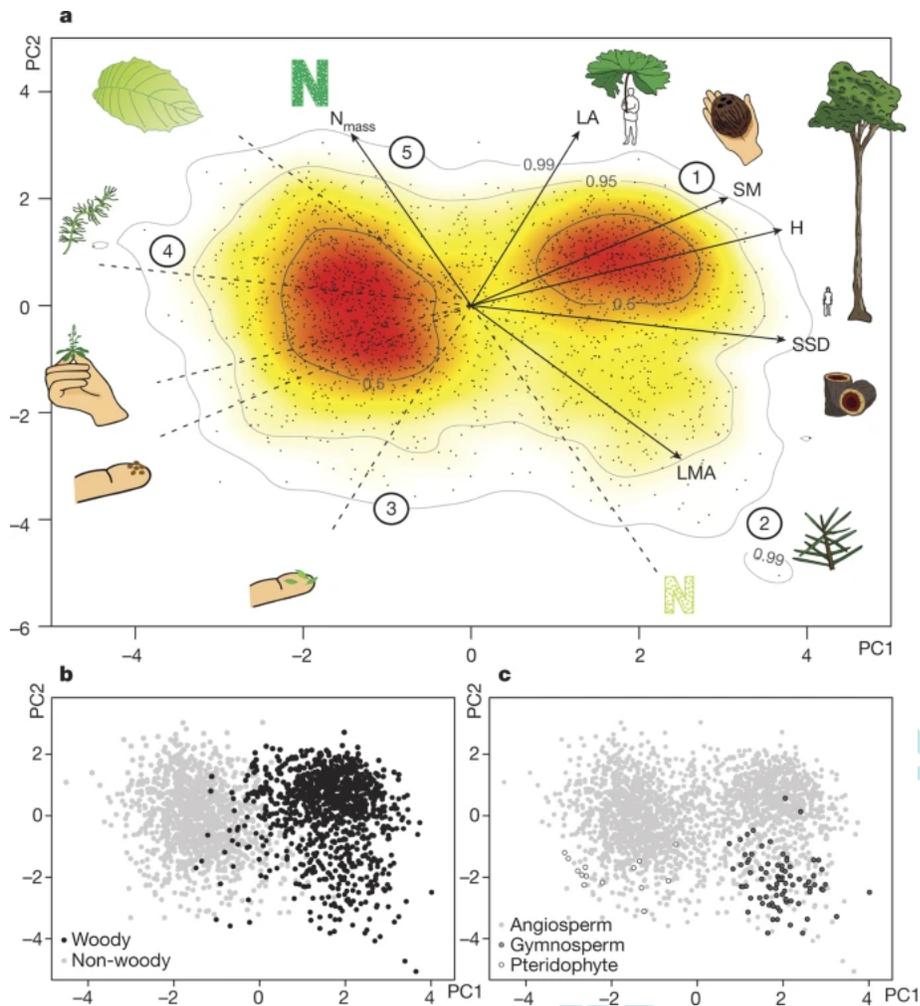


图 b 显示了不同植物生长形式在全球光谱中的分布位置。这表明不同的生长形式在生态策略上的分化。例如，草本植物可能集中在某一特定的特征组合区域，而木本植物则可能在另一区域。图 c 亦然。

当然，除了 6.2.1 和 6.2.2 中介绍的角度，植物策略还有更多的分析角度和相应的特征，这取决于我们关注的具体过程、现象和机制。

6.2.3 策略的形成不仅仅因为自然选择

虽然本章在不断地强调适应性特征与自然选择——进化博弈论本身就是基于某种策略或者特征在环境压力下被选择带来了种群中基因频率的改变。但是我们不能忘记一点——某种策略被选择的同时，代表还有其他的策略没有被选择——这就意味着不是仅仅只有一种策略。那

么多样的策略从何而来，又为何存在？这就是我们不能忘记进化不等于自然选择的原因。举个例子，我们在 6.1 中介绍的入侵分析，就是在关注基因突变所带来的可能影响整个种群进化方向的新策略。遗传漂变也可能完全改变种群的“策略库”，从而影响进化稳定策略的实现。所以当我们考虑个体选择某种策略的原因时，也不能忽视优化环境适应度之外的随机因素。毕竟进化不是一个工程师，而是修补匠——这一观点来源于法国著名演化生物学家弗朗索瓦·雅各布 (François Jacob)。他的原话是：“Evolution is a tinkerer, not an engineer”，出自他 1977 年的论文《Evolution and Tinkering》，其中他描述了进化过程并不像工程师那样从头开始设计出精密的生物结构，而是通过现有的生物特性进行修改和调整，逐渐积累变化。这一观点强调了进化的渐进性和累积性，表明生物体的复杂性是通过长期的、偶然的、累积的小变化而不是大规模的、前瞻性的设计所产生的。

6.3 自然的对策是“外卷”

6.3.1 用博弈论的语言来描述卷的本质

“卷”这个中国互联网语境下的网络词汇，其实与很多经典的社会经济学问题，人类学问题，甚至已经有固定游戏规则的博弈模式都有相通之处。但如今我们谈到的卷到底定义为何，却仍然没有一个固定的答案，或许也不会有固定的答案。与其试着下定义，我们不如用进化博弈论的视角来分析看看，内卷的本质是什么，以及和它相关的概念都有哪些。

内卷的学术概念最初由人类学而来，美国人类学家克利福德·格尔茨在《农业的内卷化》中描述了爪哇岛的农业随着人口增长不断精密化而人均劳动回报并没有因为劳动投入的增长而等比增加，成为了无实际意义的劳动消耗。这一现象又称“向内演化”。在近几年的中文互联网语境下，内卷的含义逐步延伸到非理性的过度竞争与内耗，甚至是行业的停滞不前。这一演变下的概念与公地悲剧有许多层面的相似性：当牧民集体拥有一片草地的使用权时，对个人最有利的做法即是增加放养的牛的数量，然而当所有的牧民都不断逐利时，草原将因过度放牧而导致无草也无牛。在这个场景里，悲剧形成的前提之一即是草地资源的有限性，这种限制使得看似通过增加牛而扩展的生产规模变成了挤压个体劳动回报、降低生产效率的原因。另一前提即是牧民追求收益最大化的绝对理性，个体即便知道草地会因为过度放牧而衰竭，但不到殃及自身的程度时仍然会选择当下的利益从而增加牛的数量，并无法干预其他牧民的行为或对草地进行监管。公地悲剧的概念和我们在 6.1 中

介绍的囚徒困境也有一些相似之处。尽管公地悲剧可以被看成一种拓展概念的囚徒困境——个体对自己利益的最优化导致了集体利益的消耗，最终威胁到个人利益——但公地悲剧涉及到更加复杂的参与者与长远的后果。

在当下的社会语境中，内卷不仅表现在找工作、找学校的压力中，在工作绩效、行业竞争中都非常普遍，似乎需要无休止的投入才能使人保持在原地不至于掉队。为什么会发生这种现象呢？我们所说的内卷多是指个体为了在激烈的竞争中保持或提升地位，不断增加时间、精力、资源的投入，但由于竞争的普遍性和资源的有限性，个体在整体上并没有实质性的收益或进步。另外，个体的效率反而可能会下降，最终导致集体的效率下降。我们如何从博弈论的角度来看内卷的实质？

假设我们有 n 个玩家参与一场工作绩效的博弈。对于任何的玩家 i 来说，ta的收益 ϕ_i 取决于一个简单的标准，那就是自己付出的精力 e_i 有没有超过博弈中其他玩家付出的精力 e_j 。我们可以用以下的收益方程来表现任意玩家 i 的收益是如何建立在其他玩家的策略之上的：

$$\phi_i = 10f(e_i, e_j) - e_i$$
$$f(e_i, e_j) = \begin{cases} 1, & e_i > e_j \text{ for all } j \neq i \\ 0, & e_i \leq e_j \text{ for all } j \neq i \end{cases}$$

其中 $f(e_i, e_j)$ 代表根据玩家 i 付出的精力和其他剩余玩家付出的精力比较之后，如果玩家 i 付出比其他人更高的精力，ta会得到系数10乘以收益1的总收益。我们可以调整系数来展示付出与收入之间的比例。同时，玩家 i 也要支付“过劳”的代价。假设除了 i 以外的玩家都付出精力=1，那么带入收益公式，只要玩家 i 付出精力为2，ta就可以获得8的收益。在其他人都付出非常少的努力的情况下，玩家 i 只要付出多一点的努力，就能有很高的收益。但如果周围的玩家都开始付出大量的精力，比如付出到9，那么玩家 i 必须要付出到10的精力，才能有1的收益。当大家都付出到10或者更高的精力时，每个人的收益都变为0，甚至为负。这个简单的模型说明了内卷的原理：当一个人比周围的人获得更多利益时，每个个体都会为了提高自己的利益而加大精力的投入，然而这会导致每个人必须要比周围的人付出更多才能获得和原来没有开始“卷”时相同的收益。每个人都变得内耗，却没有获得真正的收获。好比在演唱会，本来大家都是坐着看，只要有一个人为了视

野站起来，最后大家不得不都站着才能勉强看到，体验变得更差了。这就是卷的核心——我们的收益建立在激烈竞争的评价标准上，我们超越他人的成本越来越高，甚至大于我们的收益本身。

6.3.2 自然中的内卷

自然界里当然有很多内卷——在单一的资源维度上进行激烈的竞争。甚至我们印象中十分高产的森林也可以看做是公地悲剧或是内卷的产物。森林里的树就像从海洋迁徙到陆地的打工人，进化赋予了陆生植物维管组织来建造高大的结构作为光合作用器官的支撑，以及水分、养分从土壤到叶的传输渠道，因此植物可以站起来，通过次生生长增添枝叶。但植物生存繁衍的根基即是通过光合作用生产碳水化合物，再将这些物质转化为种子或更多的生长。在光资源不受限制的条件下，植物应当重点投资光合作用器官，通过增大叶面积或优化叶片在阳光下的分布来获取最大的生长繁殖收益。

然而，木质化结构的出现使光变为有限的资源，迫使植物从二维扩展转向三维架构。光竞争的不对称性是这一不可逆过程的助推：长得高才能支撑更大的树冠，不仅自己能获得更多光，还能遮住对手的光源。因此当在光作为主要限制因子的情况下，植物只能通过投资昂贵的木材结构而非更能盈利的叶器官去获得向上开枝散叶的机会。树作为森林中的打工人，原本可以以灌木草本匍匐在地的生长形态共享光资源并优化收益。然而当一棵树立了起来，其他的树也不得不站立成为森林，为了竞争而生产。在光极为稀缺的热带森林，能从森林底部跃升到顶端的树寥寥无几，从种子开始长成参天大树的概率几近于零(如图)。在森林这个公地中，通过增加结构投入的树看似是增加了自己的竞争力，实际上损失了原本能通过叶片、种子等投资直接转化为繁殖适应度的时机与资源，还进一步消耗了整个森林中作为生产基础的光资源。



热带雨林垂直结构示意图。根据林型，不同热带雨林可能分层不明显，或依发育程度一般具有 2-5 层垂直分层。本图参考《西双版纳森林植被研究》（朱华等，2015），为一般性示意图，不适用于任何特定的森林群落。图中森林分层由下至上分别是 1) 森林底层：贴地草本、灌木以及乔木幼苗 2) 乔木下层：高 2-3 米的幼树层，木质藤本丰富 3) 乔木中层：由高 20-30 米的小乔木树种与幼树密集混交，树冠连接 4) 乔木上层：又称林冠层或突出层，主要由高达 30 米以上（最高可达 60 多米）的散生巨树构成，彼此树冠不相连。林中兰花、凤梨花类等附生植物普遍，各乔木层也常有结构性寄生于树木之间的木质藤本。具有趋光性的树木会通过调整自己的生长形态来填满林冠的空隙，同时避开周围的竞争者。

其他常见的内卷包括我们在 6.1 中提到的“过度自信”的装备——许多动物为了求偶进化出越来越夸张的身体特征，比如沉重的角，华丽的冠和尾羽——这些特征会消耗很多原本可以用于提高生存率的资源，并且可能会拖累个体，使得它们变得更容易被天敌发现。最要命的是雄性卷起来之后，投入在这些装备上的个体反而更难得到雌性的青睐了。和人类的卷一样，限制性的资源和环境因素往往会逼得个体走投无路，需要用尽全力奔跑才能停留在原地。

6.3.3 自然怎么“外卷”

森林所包含的五个“木”字，生动形象地展示出树木为主要优势种在这个系统中卷出的错综复杂的空间和沉重的生产力。但森林里并不只有树，成千上万的物种之间也并不只有竞争这一种关系。森林实际上是一个复杂适应性系统，而不仅仅只是公地。它在内卷的同时也提供了避免内卷悲剧的方法。因为复杂适应性系统演化的动力本质上来源于系统内部无数微观主体多形式的相互作用——协作、捕食、共生、寄生等，从而生成宏观的系统结构、功能与动态。

森林内卷的解法在于演化，也就是向外卷，这一过程是通过适应策略的扩张实现的。一个物种的生态位是指它在由它所需求的各种资源、生物环境因子，以及非生物环境影响因素等不同维度所形成的高维空间中占据空间的总和，可以用来描述这个物种在其生境中的功能作用。不同的植物虽然都需要相同类型的资源类型，比如光、水分、养分，但是它们对每种资源的具体需求以及对与其他物种交互的要求不同。有的喜光植物可以耐旱存活，而有的耐阴植物则需要湿润的土壤；有的植物依赖某些特定的昆虫授粉传播；有的植物则依赖特定的菌类交换养分。当生境中资源环境单一、物种交互类型相对简单时，生态位所处的资源空间维度较低，物种更容易发生生态位的重合，出现严重的竞争消耗；反之当重合减小时，这些物种就能在理论上共存。

所以植物的策略不需要仅在某一个维度上细分下去，而是可以通过进化出提高对于某一稀缺资源或其他资源利用率的生理特征，来找到自己独特的生态位。然而，生态位的细分并不完全等同于内卷概念中的分工精细化，因为生态位是一个与进化相关的概念，它的细分意味着资源维度的拓展而不是在无法增长的资源下被迫在内部细化进而内耗。当群落中

物种变得多样，物种之间的交互变得不再只有竞争而千差万别，生态位所处的空间维度也大大提高，自然能容纳更多的个体与不同的策略。另外，资源在空间和时间上分布的异质性同时也能减少竞争，促进共存。当资源随空间或时间变化而变化时，不同物种会在时间或空间上错开对于某种资源的使用，既避免了潜在的冲突，又给了自然资源再次充盈的机会。

植物多样的生存策略并不仅仅是单个个体适应环境的结果，也是进化博弈游戏中所有参与者不断提升自己在环境中的适应度所引发的新兴现象。进化博弈论认为，进化博弈游戏与普通的博弈最大的不同之处在于时间尺度的差异。普通博弈往往关注瞬时决策在当下的利益，进化博弈却侧重长远的稳定，因为进化的前提是参与者不能在进化游戏中出局。哪怕在当下获得了更多的回报，如果不能继续传递自己的基因，物种只能走向灭绝。为了避免出局，进化游戏的每个参与者都要考虑他者的行为以及自己与他者的联系，而不仅仅是做出使自己在某一局获得最大利益的选择。人类经济社会系统的长期动态和森林动态类似，不能仅通过瞬时的切片找到最佳解。普通博弈理论更适用找寻于在特定场景下、有限的玩家与策略中的最优决策，比如我们熟知的零和博弈；而进化博弈理论则更适合探究复杂的群体如何在更长的时间跨度上找到稳定参与进化游戏的策略。

为他人多考虑，加强集体的共同利益则是应对内卷的另一种方法。有些根茎相连、彼此传输养分的克隆植物，例如美国犹他州的白杨林“潘多”，远看是一片白杨林，实际上是共享基因的同一个个体在几千年间不断通过地下茎萌蘖来建造和孕育新的白杨树而逐渐形成的。最初的那棵白杨选择牺牲自己的有性繁殖机会来成就集体的利益，而这类利他的选择往往更有利于整个种群的发展，从而让在集体中和自己基因相同或高度相似的亲缘基因仍然在进化的游戏中存续下去。不过，在这样牺牲小我、成就大我的集体当中，偶尔也有不按集体纪律出牌的“免费搭车人”。它们在公共事业中不但不出力，还从中牟利，比如在树木竞高游戏里面偷偷顺着树干攀爬到森林顶层获取阳光的木质藤本。当然，就算森林上层植物在结构竞争上卷得如火如荼，林荫中躺平的耐阴植物仍然数不胜数，默默等待着大树倒下、得以重见天日的那一天。它们看似放弃了光竞争，实际上是明智地投身到自己更擅长的领域——保存而非内耗自己宝贵的精力，才能拿到未来的入场券。

自然界的参差多态告诉我们，无数的物种在有限资源中共存的原因是它们彼此交互以及与环境交互的多样性。种种策略，都是不同的个体为了实现生生不息而探索出的智慧。在生产力发展停滞的情况下，获得相对优质的生活是否只能通过优胜劣汰和强占资源？这取决于我们怎么定义我们参与的游戏与收益：我们要的到底是当下利益的最大化，还是放眼于长远时间尺度上不被竞争所消耗的生命质量？或许对发展和成功的定义的拓宽，以及对其他个体的关怀和尊重，才是实现外卷所需的第一步。

结语

内卷的英文 involution 自然会使人联想到 evolution，也就是进化。在本章节中，我们深入探索了生态学与进化生物学交界处的研究热点与方法，尤其是进化博弈论的思想框架和分析问题的角度。进化博弈论与博弈论相比，更加关注环境是如何与集体中的个体所具有的不同特征、不同行为进行交互。相比于优化个人在博弈中收益的优化，进化的博弈更像是找寻一种能够不断入局的策略。毕竟适应度对于个体的意义就在于把自身的基因延续下去——就算自己获得再大的利益，却不能加入下一场博弈，那也终究会消失在进化的尘埃之中。但进化不只是自然选择造成的，我们所看到的物种进化史和 ta 们采用的策略也由许多的随机过程推动——毕竟自然变幻莫测。我们以植物策略为例，展示了策略如何由功能和形态体现，以及策略如何为物种对环境的响应而服务，展示出多样性、关联性与复杂性。最后，我们以森林为例，展示了自然之中激烈竞争的“内卷”的普遍性，以及自然中对于内卷的解法。运用进化生物学和生态学的思路，我们可以用更加系统、多元和动态的眼光去应对社会经济生活中的种种挑战。

其他资源

[小红书的年轻人为什么都在树上？ | 001 抱树 | about 热水频道](#)（播客）

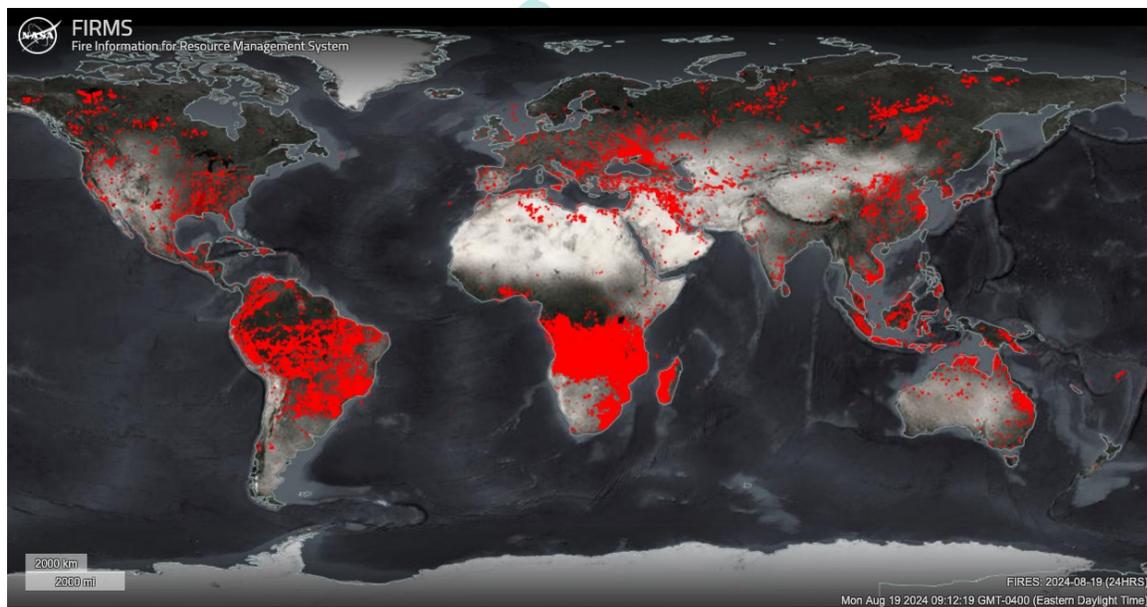
[《影响世界的中国植物》纪录片](#)

[周飞舟：“内卷与躺平是一种误解。” | 2023 年三联中读 6 周年大会](#)

[“内卷式夫妻”，谁压倒谁都是悲剧 | 三联生活周刊](#)

拓展延伸：生态学方法介绍（6）遥感技术的生态应用

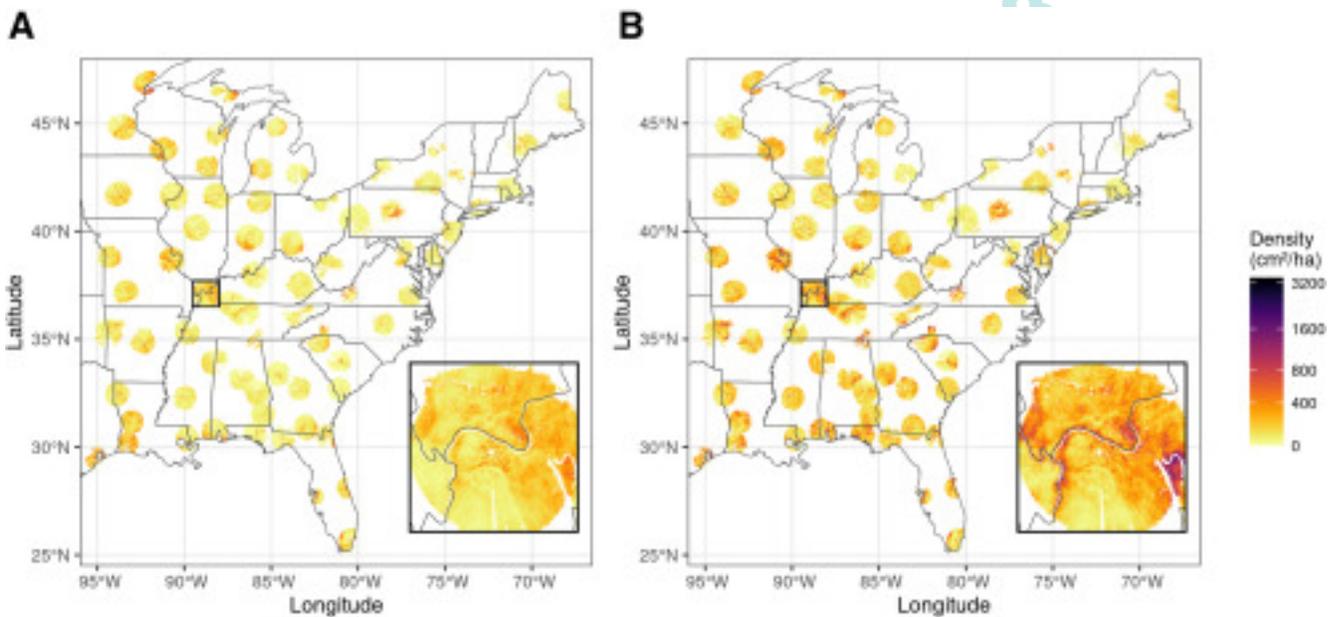
在第四章与第五章中涉及到景观生态学和数据驱动模型时，我们都提到了遥感技术。遥感一词来源于英语“Remote Sensing”，其直译为“遥远的感知”，时间长了人们将它简译为“遥感”可以解释为：解释：运用现代光学、电子学探测仪器，不与目标物相接触，从远距离把目标物的电磁波特性记录下来，通过分析、解译揭示出目标物本身的特征、性质及其变化规律。遥感是20世纪60年代发展起来的一门对地观测综合性技术。人类通过大量的实践，发现地球上每一个物体都在不停地吸收、发射和反射信息和能量，其中有一种人类已经认识到的形式——电磁波，并且发现不同物体的电磁波特性是不同的。遥感就是根据这个原理来探测地表物体对电磁波的反射和其发射的电磁波，从而提取这些物体的信息，完成远距离识别物体（上海技术物理研究所）。人能看见的光（电磁波）的波段只有可见光的范围，那我们要如何系统性地收集地表物体的电磁波信息呢？这就要靠传感器，和稳定搭载传感器的不同平台——卫星、天气气球、无人机等等。不同的传感器会探测和接受物体在可见光、红外线和微波范围内的电磁辐射，再将这些电磁辐射按照一定的规律转换为原始图像。遥感工作者即是对地面接收到的这些原始图像进行分析和处理，再利用它们开展相应的工作。



[美国 NASA 全球野火实时监控遥感数据库](#)

气候变化导致的全球环境变化表现在生态系统的功能与结构改变上。探测、量化这种改变需要长时间、跨越不同空间尺度的数据，因此遥感技术为人类了解全球气候变暖的影响以及对其生态影响的预测起了关键的作用。比如，我们可以利用红外影像实时监测野火状况，也可以利用卫星影像评估生态、环境保护区的栖息地质量，甚至是某些物种的种群动态。

另外，雷达遥感也是生态学和气象学中非常重要的一门技术，通过天线传输的无线电波携带其照明源。当无线电波遇到地面时，部分能量被反射回传感器。通过分析反射信号的特性，可以获取地表的信息。雷达遥感可以在所有天气条件下捕捉地表信息，包括夜间和云层覆盖的地区，因此可以很好地弥补卫星影像在多云天气无法观测地表活动的不足。



Guo et al. 2024. 基于雷达数据对迁徙鸟类在美国东岸迁徙路线上重要补给点的定位。

遥感分析涉及到大量的数据，因此也与当下大热的数据驱动模型（AI 算法、深度学习等）有着密切的关联。随着近地面、低空影响的普及，遥感数据和遥感分析技术在环境监测、预测和评估上也会扮演更加重要的角色。

引用文献

《演化博弈论简介》 Peter Glesson 著、John Cheng 译。

《遥感技术介绍》上海物理技术研究所。

朱华, 王洪, 李保贵, 周仕顺, 张建侯. 西双版纳森林植被研究. 植物科学学报. 2015; 33(5):641-726.

[Allesino, Stefano. Lecture 7: Game theory and replicator dynamics.](#)

Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003). A handbook of protocols for standardized and easy measurement of [plant](#) functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51,335-380.

Díaz, Sandra, et al. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529.7585 (2016): 167-171.

FIRMS, NASA. "Fire information for resource management system." URL <https://firms.modaps.eosdis.nasa.gov/>, Last accessed Dec 29 (2022).

Geertz, Clifford. Agricultural involution: The processes of ecological change in Indonesia. Vol. 11. Univ of California Press, 1963.

Guo, Fengyi, et al. Seasonal patterns and protection status of stopover hotspots for migratory landbirds in the eastern United States. *Current Biology* 34.2 (2024): 235-244.

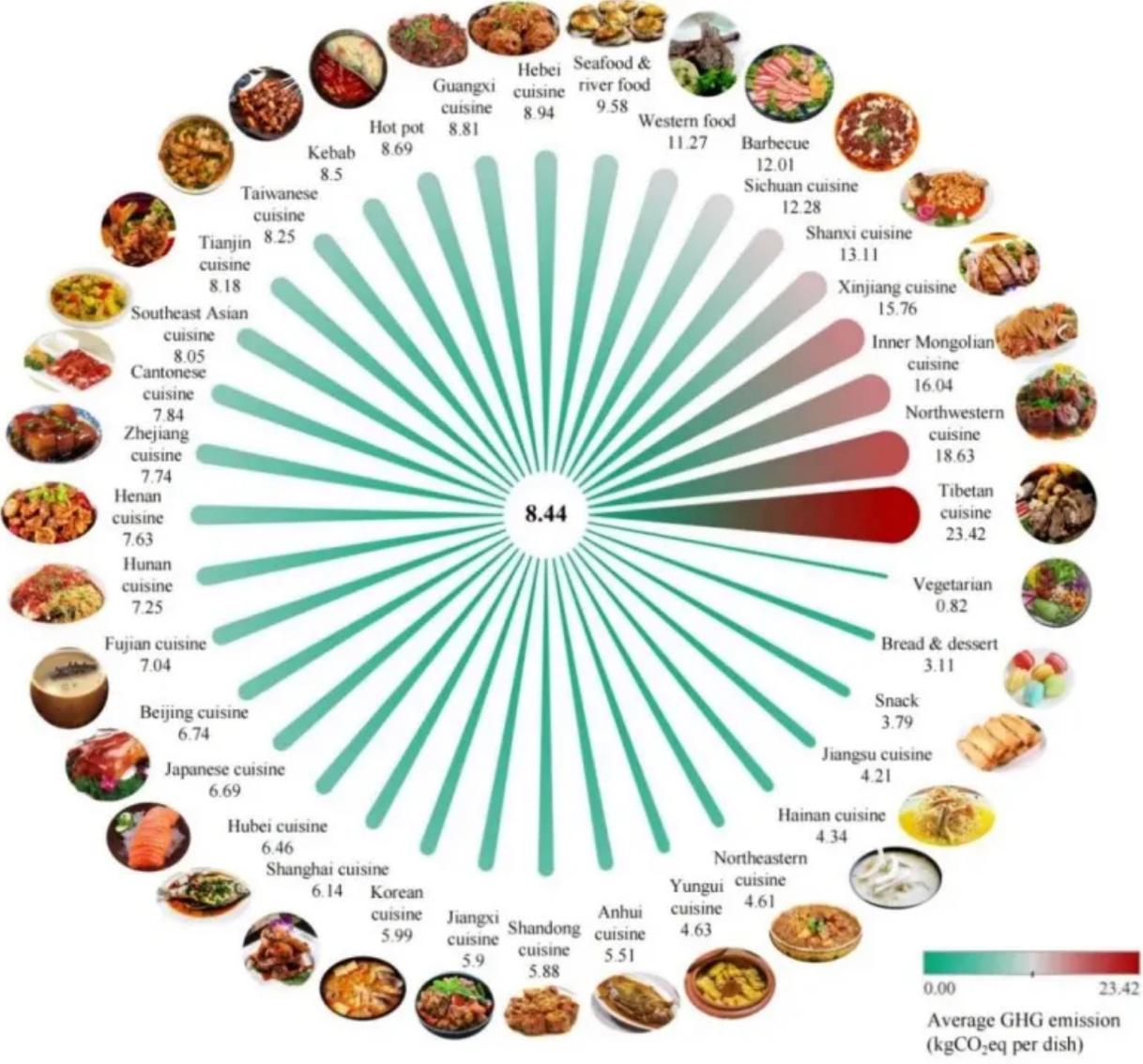
Jacob, François. Evolution and tinkering. *Science* 196.4295 (1977): 1161-1166.

McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, Forbes TDA (1999). Disturbance response in vegetation—towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, 10,621-630.

MENG, Ting-Ting, Jian NI, and Guo-Hong Wang. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Chinese Journal of Plant Ecology* 31.1 (2007): 150.



第七讲：生态思维具象化（二）— 生态学的具体应用：气候变化



你的味蕾留下的碳足迹—段洪波与汪寿阳教授团队关于中国十大菜系的碳排放研究。(Wang et al. 2024. GHG mitigation strategies on China’s diverse dish consumption are key to meet the Paris Agreement targets.)

章节案例：碳足迹、碳循环与人为因素导致的气候变化

在本章中，我们将关注点移到生态学当下的热门话题——（人为温室气体排放导致的）全球气候变化。二氧化碳在温室效应中起着主要作用：它不仅是燃烧化石燃料产生的废气，本身就是自然中海洋、陆地碳循环的重要组成。因为二氧化碳在大气中停留的时间长达百年，就算不再人为排放新的二氧化碳，已经排放的、停留在大气中的二氧化碳仍然会对气候产生长期持续的影响。这门课不会深入讲解关于其他温室气体（例如水蒸气）排放对于全球变暖的影响，如果需要补充知识，可以自行查阅资料。地球表面和大气的温度升高将会引发一系列反馈机制（见第四章）--正反馈机制意味着温室效应被加强，而负反馈机制意味着增温效应被阻断或抵消。生态学非常关注生物各个组织层级对于气候变化的响应以及它们之间形成的反馈机制。基于这些关注的科学研究逐渐形成了生态学中的一门重要领域：全球变化生物学(global change biology)。全球变化是国际科学联盟提出的一个概念，用来描述可能改变地球支撑生命能力的环境变化，包括了气候变化（例如全球变暖）、海洋和水资源的变化、陆地的变化、大气的变化、生态系统的变化。全球变化生物学研究全球环境变化例如极端气候增多、土地利用类型改变、生物多样性流失、外来物种入侵等对于生物不同组织层级的影响——比如物种的分布和迁徙、群落的物种构成、生态系统的生产力和其他功能等等。当然，气候变化和上面描述的多种全球变化常常无法被看做是独立的因素，因为它们之间存在关联性，有时甚至是因果联系。比如增温可能导致了全球干旱半干旱地区野火的频率增长，从而影响到这些地区植物的多样性。在章节 7.1 中，我们将介绍生态学在种群、群落、生态系统三个不同组织层级重点关注的与气候变化有关的现象、科学问题、目前的进展及科研前景。

谈到气候变化问题，我们须得意识到生态系统本身具有应对外界干扰的能力。在第四章中，我们介绍了复杂适应性系统可能拥有多个稳定态——在极端的干扰下，系统的适应方式可能表现为“突变”（Abrupt transition）——一种不可逆的变化，从其中一个稳定态到达另一个稳定态，就好像有的森林在极端的野火干扰下转变为灌丛或者稀树草原，哪怕往后我们强行种树或者压制野火，它也不会再恢复成为森林。对于生态系统来说，如果它的价值是内在本具的，换句话说，无论它是森林还是草原，只要它仍然是复杂适应性、有自组织能力的系统，它就能坦然应对环境的巨变。然而对于我们人类来说，森林和草原提供的生

态系统服务 (ecosystem service) 例如物种多样性、固碳能力、经济资源等等是完全不同的。因此当我们考虑气候变化带来的社会经济影响时，要非常清楚地意识到人类对生态系统的附加价值并不能决定生态系统内在“健康”、“稳定”的标准。在我们人的层面上，我们只能尽量做到更公平地分担气候变化的责任、制定更加公平的抵消变暖与适应气候变化的政策、保护和补偿气候变化下的弱势群体。这属于气候正义 (climate justice) 的范畴。在章节 7.2 中，我们将介绍政治生态学：它强调环境问题和社会不平等之间的关系，关注如何实现资源和环境利益的公平分配。它也研究全球性的生态变化对社会的影响，以及社会如何通过政治、经济、文化手段来应对这些变化。我们会以一些典型的例子来展示政治生态学对于环境问题的观察。

最后，关于本章案例——食物的碳足迹，是近年来普及环保意识、节能低碳尝试中的一个重要概念。碳足迹是衡量一个人、组织、事件或产品在其生命周期内产生的温室气体总量的指标，通常以二氧化碳当量 (CO₂e) 来表示。比如章节案例援引的段洪波与汪寿阳教授团队的研究，他们实现了对具体的菜系、菜品的碳足迹的量化，并直观地用图表表示出来。他们的研究结果可以帮助社会不同的利益相关者——农户（供应商）、餐饮业、政府、消费者——采取不同的措施来减少排放，使用市场调节等经济手段来引导餐饮业更环境友好，实现可持续发展。在章节 7.3 中，我们会列举更多的生态学与可持续发展与生态学的交叉案例，尤其是城市生态学这一门蓬勃发展的领域中的有趣问题。

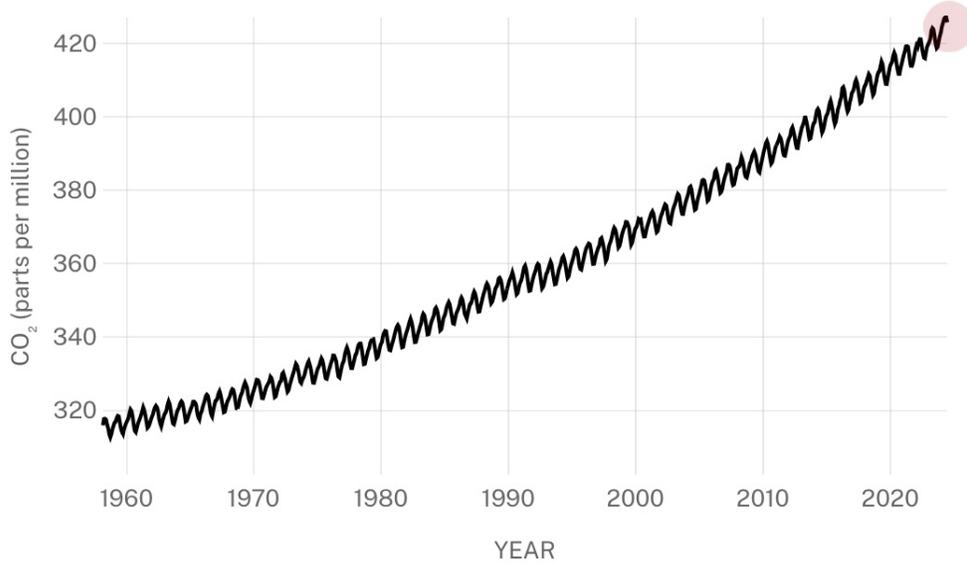
7.1 气候变化与全球变化生物学

7.1.1 全球环境变化

气候变化本身是一个很宏大的议题和叙事，所以在探讨环境变化对于有机体的影响，或者是环境变化与生态系统变化之间的相互作用之前，我们可以了解一下我们如何科学地量化环境变化。图 1a-b 是美国国家海洋大气管理局的数据，大家应该对它们传递的信息并不陌生。在这里我们强调的不仅仅只是全球极速且大幅度的增温主要是由人类温室气体排放造成的（图 1b）。请大家仔细看图 1a 中的曲线，在整个二氧化碳浓度上升的大趋势下，这些小锯齿代表着二氧化碳的季节性变化——夏季的时候浓度会降低，冬季的时候会升高——这是为什么？答案在之后的讲义中。

DIRECT MEASUREMENTS: 1958-PRESENT

Data source: NOAA, measured at the Mauna Loa Observatory



PROXY (INDIRECT) MEASUREMENTS

Data source: Reconstruction from ice cores.
Credit: NOAA

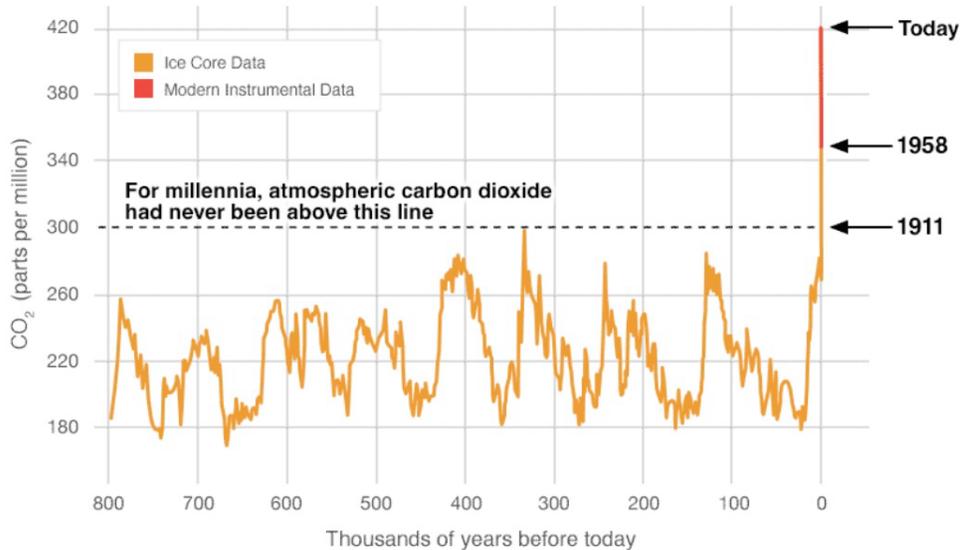


图 1a-b. 美国国家海洋大气管理局的 (a) 夏威夷 Mauna Loa 观测站自 1958 年起观测到的大气二氧化碳浓度 (b) 冰钻数据显示人类在工业革命以来 (1750) 二氧化碳排放量达到了之前的 150%。

我们在第六章末介绍了遥感技术在生态学中的应用。遥感对于量化全球变化是非常关键的：全球尺度的变化很难通过人能够直接观测的尺度进行规模转换而获得准确的数据，因此我们依赖高精度的近地面、卫星影像、雷达影像并辅助以通量塔（见第四章末方法介绍）、传感器等仪器来观测地表生态系统与气候系统的长期变化。我们可以通过分析时间序列数据来提取全球增温热点地区、洪涝和干旱影响地区的变化和分布，再去探索环境变化与生态系统各个组织层级的变化之间的关联（是否具有因果联系）。结合控制实验（比如野外的增温实验），我们可以取得机制性的认识——比如温度的增高将如何改变某种植物的生理功能。有了大量的数据和机制性的认识，我们就可以运用第五章中介绍的数据驱动模型和机制模型来预测全球变化对生态系统不同组织层级的影响。

7.1.2 个体与种群层级

由全球城市化驱动的进化：以城市中的蜥蜴种群为例

波多黎各冠安乐蜥 (*Anolis cristatellus*) 是一种小型蜥蜴，属于安乐蜥属，原产于加勒比地区的波多黎各及其周边岛屿。这种蜥蜴以其鲜明的头部冠状特征和适应力著称，特别是在城市和森林环境之间的形态和行为差异。波多黎各冠安乐蜥非常擅长栖息在树干、墙壁、栅栏等垂直表面。所以它们不仅能生存在森林和灌丛中，也能生活在钢筋水泥的森林——城市之中。但在城市环境中的生存和繁衍要求城市中的波多黎各冠安乐蜥种群和其自然栖息地的同类相比具有更适应城市环境变化的行为和生理特征。

Shane Campbell-Staton 教授团队长期关注波多黎各冠安乐蜥对城市化的适应，他们提出了很多问题：城市蜥蜴在形态和功能上与它们最接近的森林亲属有何不同？适应城市生活是否会产生重复的结果 (parallel evolution)，还是有多条路径通向城市生存 (radiation)？哪些机制促使了对城市生活的快速适应？哪些基因与城市适应有关？

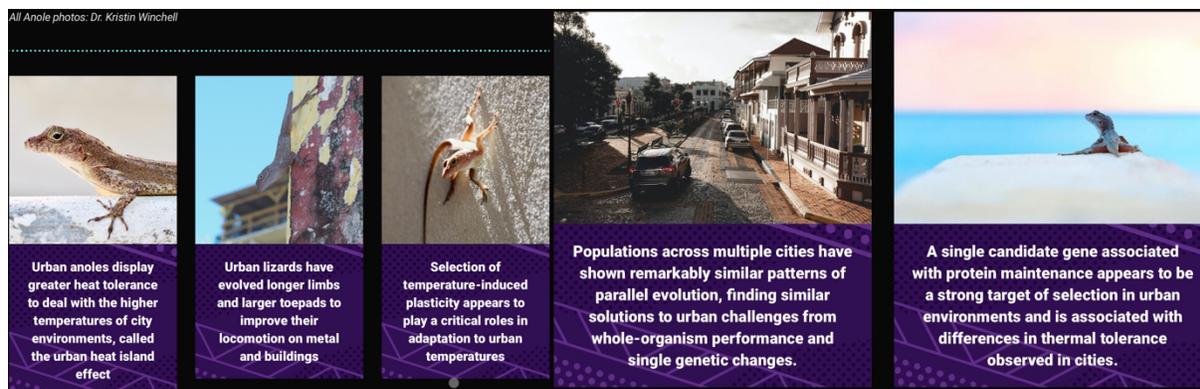


图 2a-e. Campbell-Staton 教授团队对波多黎各冠安乐蜥适应城市环境的研究结果。

虽然城市化和气候变化并不是同义词，但两者之间有着密切的联系：城市化往往伴随着经济（工业）发展造成的温室气体排放，而气候变化影响着全球的人口流动与城市化趋向。对于努力在城市环境中生存的动植物来说，城市化的加剧可能意味着城市热岛效应的加剧、城市绿地碎片化等影响其环境适应性的环境变化。在第六章中我们介绍了自然选择与进化博弈论，能够在环境压力下提高种群中个体对于环境适应度的可遗传性特征或者策略更容易被“选择”，其对应的基因频率在种群中会逐渐上升。对于波多黎各冠安乐蜥来说，这些特征是它们的生理机制：Campbell-Staton 教授团队发现城市中的波多黎各冠安乐蜥更耐高温（在更高的温度下身体机能仍然能够运作，图 2a）并且具有更高的温度可塑性（图 2c，在不同的温度条件下能更好优化生理功能的能力），也有更长的四肢来帮助它们更好地吸附在水泥等材料表面（图 2b）。更有趣的是，进化生物学家们发现这种对城市的适应主要是由一个负责蛋白质维持的基因所控制（图 2c）。不同城市中的波多黎各冠安乐蜥都独立进化出了相似的行为和适应性特征，是典型的快速平行进化（rapid evolution & parallel evolution，图 2d）。波多黎各冠安乐蜥因其适应不同环境的能力而成为研究城市化影响和快速适应的理想模型。研究它们如何在城市环境中变化的形态、行为和基因，有助于揭示动物如何在快速变化的世界中生存和繁荣——我们可以用同样的框架去研究不同物种如何在生理机制上适应气候变化导致的极速升温和栖息地环境改变。

在个体和种群的层面上，除了以进化生物学的视角来看种群对环境的适应，生态学者也常常通过物种分布来观察种群如何应对环境变化。如我们在课程开头所讲，对物种分布规律的探索可以追溯到传统生态学的发源。接下来，我们通过旗舰物种大熊猫应对气候变化挑战相关的研究来介绍物种分布模型与生态位模型在全球变化生态学中的重要作用。

物种分布模型/生态位模型：以大熊猫为例

根据常识，我们不难想到保护工作者在气候变化、全球变化下的工作变得更加有挑战性，因为物种赖以生存的栖息地资源正在发生改变或者即将面临不可逆的改变（见第四章中的系统突变）。这可能表现为资源的减少，资源分布在时间和空间上的变化，以及资源的不稳定性或不可预测性。在这种状况下，保护工作者怎样才能预测哪些地区的种群最受全球变化、气候变暖的威胁，并进行最有效的保护？

大熊猫的饮食以鲜嫩的竹子与竹笋为主，而且是以林下生长的矮竹子——不同的箭竹种为主。这种特化的饮食习性意味着大熊猫种群对于箭竹种群的高依赖性会导致它们在气候变化影响下更加脆弱。一旦箭竹的种群锐减，大熊猫种群数量也会由于没有替代性食物而锐减。所以大熊猫保护的紧要程度应该与箭竹种群减少的程度正相关——研究人员可以通过预测箭竹的分布来指导大熊猫保护政策的制定和实施。Tuanmu 与合作者（2013）利用物种分布模型预测了秦岭的三种不同箭竹（秦岭箭竹 *Fargesia qinlingensis*、龙头竹 *Fargesia dracocephala* 和木竹 *Bashania fargesii*）在气候变化下对于当地大熊猫种群的影响。首先，研究者们先根据目前三种竹子在秦岭的分布以及观测到的气候数据估算出每种竹子的气候生态位——每一种竹子主要生活在什么样的气温和降水量下（图 3a）。注意：这是基于数据总结出现象模型，而不是基于生理实验确定的机制模型，与上文的关于蜥蜴的研究进路是不同的。其次，研究者们根据 IPCC（政府间气候变化专门委员会）报告中的不同大气环流模型 GCM（general circulation models）对于气候变化的预测场景来预测 21 世纪三个时间段内三种竹子的分布，称之为大熊猫的气候适宜栖息地（climate suitable areas，简称 CSA）（图 3b）。在其他研究中，这些 CSA 还可以被分为不同等级或者质量的栖息地以方便管理。最后，研究者们设定了两种竹子的散播场景：不受限制的散播或者是完全受限的散播（无扩散）。这是因为箭竹和其他散生的竹类相比通过竹鞭发笋而扩散的能力较弱，并且开花的周期较长（意味着有性生殖所需要的种子十分稀有）。设定这两种极端的传播场景可以帮助我们判断竹子分布的上下限。

Figure 1: Location and topography of the study area, and the baseline CSAs for the three bamboo species studied.

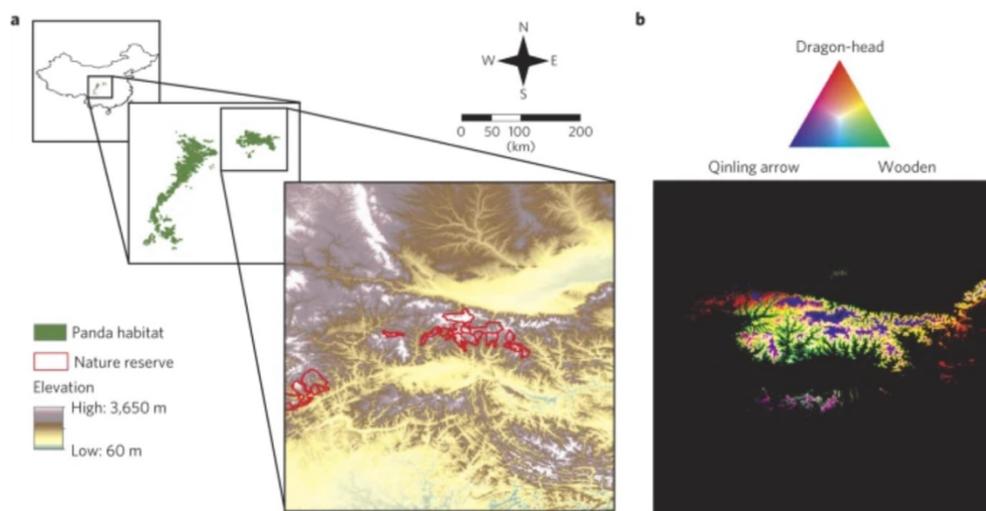


Figure 2: Projected future distributions of CSAs in 2070–2099 for the three bamboo species studied under the climate projections from four IPCC TAR GCMs (Supplementary Table S1).

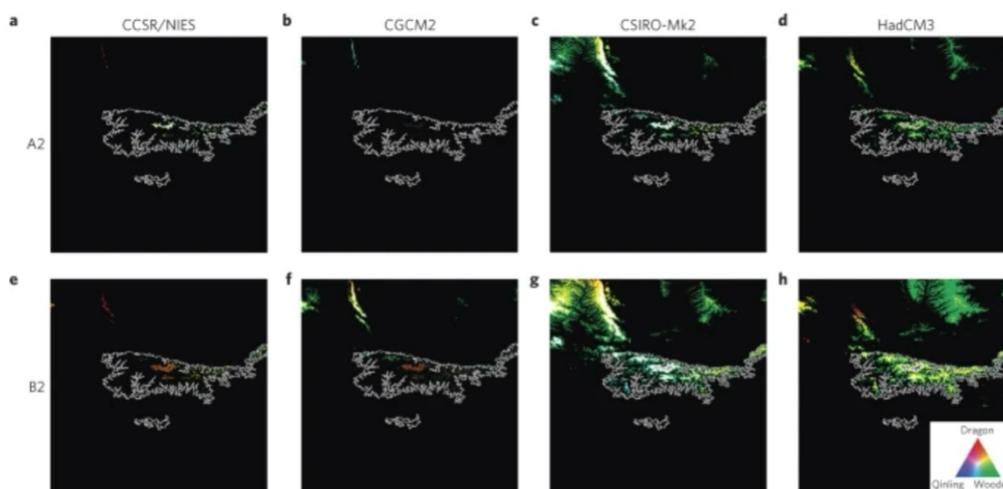


图 3a (对应 Figure 1) . 研究区域中箭竹分布的基线数据 (baseline) , 三种颜色红紫绿分别代表三种不同的箭竹。颜色交叉的区域代表不同箭竹分布区的重叠。颜色的亮度代表不同气候场景下预测结果的一致性。
3b (对应 Figure 2) . 研究区域中三种箭竹分布在不同气候变化场景下的变化预测结果。 [Tuanmu et al., 2013.](#)

综合这三步，研究者们通过评估气候变化下箭竹分布范围缩小风险和不确定性较高的区域，来判断不同海拔、区域的保护紧迫性。结果显示，三种箭竹的分布范围都在持续减少，对以其为主食的大熊猫造成很大的威胁。当然，以现象（数据）驱动的模式也暗含很

多简化的假设，比如假设大熊猫的生存率和栖息地质量由箭竹的数量决定。另外，我们在之前的章节中也介绍过，物种的生态位有预期生态位（expected niche）与实际生态位（realized niche）的区别：虽然气候是植被分布的第一决定因子，物种能否实现气候所决定的生态位还要取决于具体的生物环境条件，比如有利的竞争者可能会阻止某种喜温物种在更温暖气候中的扩张。所以要想取得更准确的对于箭竹种群动态、其对大熊猫种群动态的影响，我们需要进一步了解大熊猫如何利用箭竹，以及箭竹在整个栖息地环境中与其他物种交互的机制，以及箭竹响应气候变化的生理机制（生长速率、繁殖周期等等）。总而言之，这种通过关联气候数据（尤其是已经经过系统总结的气候变化预测场景）与物种分布来构建统计模型的方法，在当下的大数据时代是非常基础、非常重要的辅助物种保护的手段。

7.1.3 群落层级

在之前不同的章节中，我们已经详细探讨过什么是群落，以及生态学在群落的组织层级上主要关注什么现象与过程。那么当生态学者探讨气候变化对于群落的影响时，ta们自然会首先考虑气候变化如何影响ta们关注的这些现象和过程，比如群落的物种组成（结构）和变化过程（例如演替）。当我们对群落层级的关注聚焦在功能和物质能量交换上时，我们就进入到生态系统层级的讨论了（见后文）。

气候变化催动群落类型转换：以林线为例

其实在第四章中，我们已经讲了许多气候变化下由于反馈机制引起的不可逆变化或者是系统本身具有的替代性稳态，其中有很多都是与植被变化有关——比如热带稀树草原是降雨量位于中间值时出现的一种双重稳态。那么当气候变化导致降雨场景改变，系统的稳态可能也会向森林或者草原转移。气候变化也可能会影响各种干扰出现的频率和幅度，比如野火、洪涝、风暴等等。在这里，我们介绍一个既可以作为群落的案例，又常常被用于景观生态学研究的案例——林线的移动。林线指的是高纬度以及高海拔地区木本植物分布（常常是针叶树）的界限。在该分界内，森林群落可以延续；在分界外，往往只有适应干旱、寒冷的草类可以形成高寒草甸。由于在高处眺望远山，森林与草甸的分界往往像是一条线，

故称林线（图4）。实际上，林线不是一条线，而是一个生态过渡区域（ecotone），是森林群落与草甸群落的过渡区间，存在着两者物质能量的交换。生态学者对于林线（或者更笼统地问，为什么群落会出现空间上的界限）是如何产生的机制与其产生的过程提出了各种假说：有主张温度限制理论的——乔木在温度过低时无法正常使用光合作用的合成物进行生理活动，也有主张物理化学因素如风速和土壤限制的，或者是受到物种间交互作用限制的…不同地区的林线很可能限制性因素不同，因此当全球气温上升时，不是所有的林线都表现出了朝更高海拔和纬度扩散的现象。有一些地区的林线甚至保持在原来的位置，没有太大的移动。这可能是因为在森林在高纬度和高海拔区域的幼苗存活率低导致的，也可能单纯是因为地形阻碍。移动中的林线意味着生态过渡区域的扩张或减少，这对于群落交替区域的物种组成结构有着很大的影响。为了能够搞清楚林线的移动是哪些机制驱动的，研究者们往往要评估之前提到的不同假说，再利用数据分析或者控制实验来确认解释力最高的假说以用于未来的预测。某种意义上，稀树草原也是林线；半干旱区和干旱区的植被分布线也是林线；7.1.4中提到的灌木入侵苔原形成的分界线也是林线。这些分布线都是基于气候和组成植被群落的物种相互作用而形成。所以评估林线的形成与移动就是评估气候变化对群落在空间分布上基于气候和物种间相互作用以及两者之间的交互的影响。

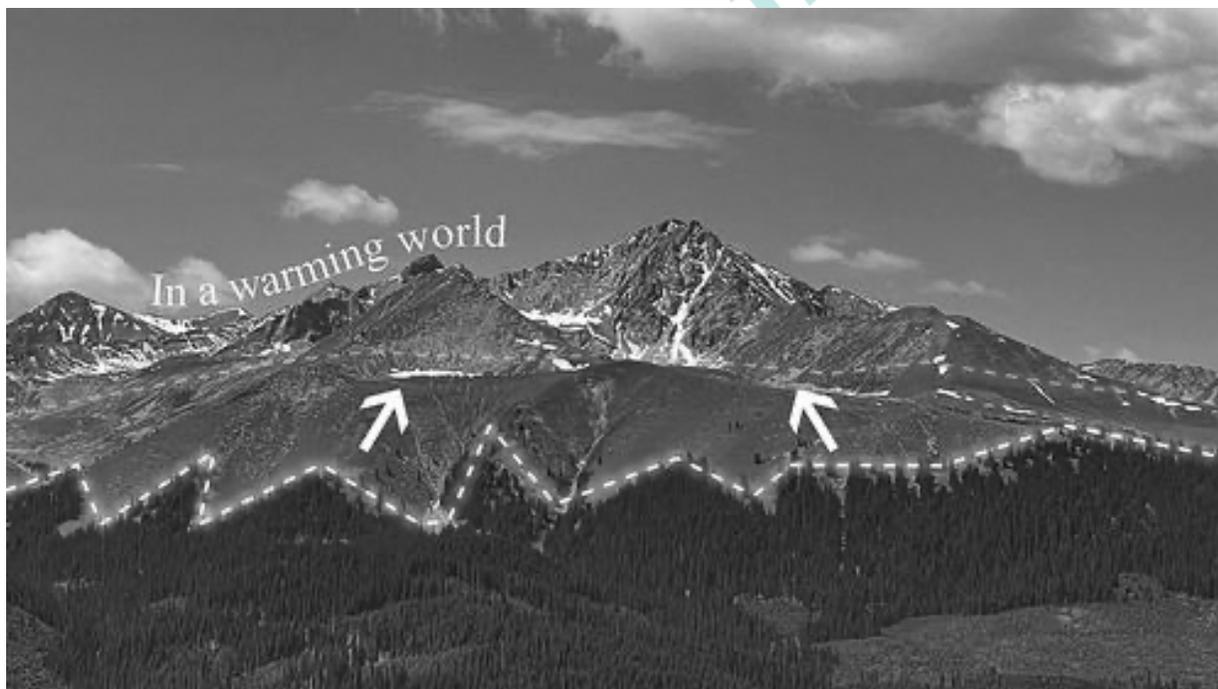


图4.全球高山林线呈上移现象。南方科技大学。

7.1.4 生态系统与生境层级

我们之前已经强调了多次，生态系统层级与群落层级在关注问题的时间空间尺度上差异不大。它们之间的差异主要是在对功能和物质能量流动的关注上。所以对林线的关注也可以是生态系统层级的——如果我们关注的不是物种之间的交互，而更多的是森林的结构如何影响生态过渡区的能流的话。比如，森林和草甸作为下垫面产生的边界层性质不同。边界层指的是流体（如空气或水）在流经固体表面时，受到摩擦力影响而形成的薄层区域。当风经过植被时，由于植被的粗糙表面，风速在接触植被表面的地方显著减慢，形成一个从近地面（或植被表面）零风速逐渐增大到与主体风速相同的速度梯度区域，这就是边界层。植被的密度、叶片形状和高度会影响边界层的厚度。一般来说，植被越密集、越高，边界层越厚，风速衰减得也越快。植被的边界层能够减弱风速，影响蒸腾作用、微气候调节、温度控制以及减少水土流失。它还会影响大气中的热量和水汽的交换，从而对局地 and 区域气候产生影响。所以在不同的边界层中生长的植物感受到的环境是非常不同的，发挥的气候调节功能与生产功能也是不同的。当我们再加入气候变化这个宏观的改变，如果森林群落的空间分布发生变化，这些功能与能流过程也会发生相应的改变。

我们再举一个例子：在生境（biome）尺度上气候变化所引发的元素循环动态改变。在陆地上，植被发挥的重要功能之一即是将空气中的二氧化碳吸收作为光合作用的原料，再制造出结构性碳（成为植物枝干等支撑性结构）和非结构性碳（淀粉和糖）储存在自己体内。所以在植物的生长季（夏季），全球大气中的二氧化碳浓度会显著降低，而在许多植物休眠的冬季，二氧化碳浓度会显著增加，呈现季节性的波动。越是将自己的光合作用产物投资到结构性碳的植物（高大的乔木）往往寿命越长，固碳的时间和能力也越大。因此环保运动总是组织人们植树造林以抵消碳排放带来的升温影响，如今的绿色消费潮流也号召企业以造林的方式弥补生产和运输带来的碳排。但是，植树或者植物并不是万能的碳排消解药，有时候甚至会产生更大的麻烦。这一点在本来不长树的生境中尤其明显。我们以北极举例——植被的生长甚至加剧了北极的剧烈增温，进而影响全球的增温。

生态系统的碳循环变化：以北极的冻土消融与植被变化为例

北极升温的速度是全球升温速度的 1.5-2 倍。为什么在好像原本应该更冷、升温更慢的北极，升温如此迅速？正是因为冻土的存在。冻土（也称永冻层）是常年处于冰冻状态的土壤，广泛分布于北极及高纬度地区。冻土中包含大量的有机物质，这些有机物质在低温下分解非常缓慢。然而，随着全球变暖，冻土开始融化，从而引发以下连锁反应：（1）温室气体排放：冻土中储存着大量的有机碳，当冻土融化时，这些被封存的有机物开始分解，释放出二氧化碳和甲烷，特别是甲烷，这是一种比二氧化碳更强效的温室气体。释放的温室气体进一步加剧了温室效应，导致气温进一步升高，加速了冻土的融化。这种正反馈机制是北极地区升温速度远超全球平均水平的一个重要原因。（2）地表特性的变化：冻结的地表通常被冰雪覆盖，反照率高，能够反射大量的太阳辐射。随着冻土融化，裸露的地表（如湿地、湖泊）吸收更多的太阳辐射，导致进一步升温。同时，地表的植被也在发生改变。更加温暖、营养成分丰富的土壤使得灌木扩张到原本只有苔原分布的地区。由于灌木比苔草和地衣具有结构性优势，所以竞争力强于苔原的物种。但是这些植物对于能量的吸收和反射作用不同（见上文关于边界层的解释），也可能导致地下水的流动产生变化。由于北极变得更加温暖，加上更多植被产生的可燃物质增加，野火变得更加普遍，也就加速了冻土的温室气体排放与北极的增温（野火直接把植物的结构碳和土壤中的碳燃烧转化为二氧化碳气体）。所以如果我们在北极种树，不仅不能减缓碳排放的气候影响，还会使得整个增温状况更加严峻。所以从生态系统的角度来评估气候变化对于生态系统的影响，我们需要谨慎考虑整个反馈链中重要的机制以及不同生态系统中的碳循环通路。



图 5. a) 冻土 b) 在北极苔原上解冻的土壤往往会会长满灌木 (b 图源 [Anna Liljedahl @ Arctic Today](#))

7.2 政治生态学

接下来我们转换方向，来了解一下常常与气候危机一同上讨论桌的环境主义、环境正义与政治生态学。环境主义的哲学意义是一门环境伦理课或者环境学入门课都只能浅尝辄止讲述的主题，所以在讲义中我们也只能摸到它的表面，并不能看到它的全貌。之所以要在这个章节补充环境主义和社会正义的相关议题，是因为正如章节一所强调，生态学绝不是脱离社会现实与意识形态而存在的。通过环境主义的发展，我们也能看到生态学的发展；因此，生态学如今的发展方向也预示着我们社会对于自然的价值观以及人与自然、人与人之间关系发展的方向。

7.2.1 环境主义运动

环境主义旨在保护自然环境，减少人类对生态系统的破坏。这种主旨往往基于对自然内在价值的肯定——自然是价值本具的（intrinsic value），而不需要因为为人类提供的资源和服务才被赋予外在的价值（extrinsic value）。环境主义者倡导通过减少污染、保护生物多样性、可持续发展和应对气候变化等手段来维护地球生态的动态平衡。环境主义起源于19世纪的自然保护运动，但在20世纪中期，随着工业化带来的环境破坏日益严重，现代环境主义迅速发展。1960年代和1970年代，因《寂静的春天》等著作的出版和大型环保事件的发生（如切尔诺贝利核事故），环境意识在全球范围内广泛传播。虽然此处的环境主义在学术的语境中主要是以西方价值观为主导的，但是我们如果去考据环境主义的历史，就会发现世界各地的土著部族和原住民往往有着更“超前”的自然观。主流社会也从边缘化这些群体的声音开始逐渐接受和推广这些古老、在地的环境主义，提倡更加多元化的环境主义。

提到环境主义，自然就绕不开环境主义运动。这些运动有时是极富争议的——无论是在哪个时代，倡导非人类中心主义的自然观总是会受到一定程度的抵触和反对，这与我们建立在剥削自然和剥削部分人类上的全球经济、社会体系不无关系。但人们的环境意识改变是一朝一夕的积累：就像不亲身经历空气、水源污染带来的自身利益受损，我们或许无法意识到我们与自然是一个相互影响的整体——别人的行为会通过影响自然而影响我们，与此同时，我们的行为也影响着自然与他人。我们或许无法直观地体会到进行一次长途飞行产生

的碳排放如何会影响到遥远北极的某只北极熊的生存，或者是在海边不小心留下的塑料袋会如何影响到大海中一只海龟的消化系统。可是最终它们作为自然这个系统中的一员命运，仍然会与我们每个人的命运产生或强或弱的交错。环境主义运动看似只是由格蕾塔·通贝里这样以激进的行动主义呼吁政府推进气候政策、能源转型的人所推动；实际上，你我都在其中。环境主义者可以通过各种方式来推动变革，包括倡导环保政策、开展社区活动、支持环保组织、推进绿色技术和生活方式、以法律手段保护环境，以及以播撒意识改变的种子的方式。同学们通过《生态思维》这门课所认识到的自然与人类社会运作的相似性，就是一种对于自然内在价值的确认和共情。无论未来我们成为什么样的人、做着什么样的事，相信生态思维都能帮助你找到自洽的、力所能及的参与环境主义运动的角色与方式。

7.2.2 环境正义与全球气候变化

环境正义（Environmental Justice）是指确保每个人无论种族、肤色、国籍和收入水平都能公平地参与环境政策和法律的制定与实施，平等地拥有免受环境危机带来的损害的权利，也需要平等承担自己对环境造成负面影响的社会责任。在理想的原则下，环境正义强调资源分配、污染负担以及环境决策中的公平性和包容性，旨在消除环境问题上的不平等和歧视。因为环境问题上人们所处的处境往往和他们的社会处境相关，所以环境正义的问题同时也是社会正义的问题。

气候危机所展现出来的环境正义的缺失是广泛地存在于世界各地以及各个层面的，并且加剧了大航海时代以及殖民主义造成的环境不平等格局。气候危机的影响往往对那些贫穷、少数族裔、和经济资源匮乏的社群更为严重。这些社群通常缺乏足够的资源去应对和恢复气候变化带来的极端天气、海平面上升、干旱和洪水等灾害。这些社群往往也是长期被边缘化、不受社会关注的，比如更加依赖自然资源的原住民部落和较隔离地区的土著人。然而也正是这些人经历了被剥夺土地、家乡和叙事权的沉痛的历史。这些群体的加害者往往是发达国家（曾经主要的殖民帝国）和富裕人群，他们也往往是温室气体排放的主要贡献者，但发展中国家（曾被剥削自然资源以完成发达国家自然资源的原始积累）和弱势社区却是最容易受到气候变化负面影响的群体。这种责任和受害之间的不匹配突显了全球气候危机中环境正义的缺失。在国家的层面上，低洼岛屿国家如图瓦卢和马尔代夫的海平面上

升使得这些小岛屿国家面临灭顶之灾，但它们在全球温室气体排放中所占比例微乎其微。它们应该承受这种不公平的结果吗？它们又如何伸张正义呢？这种情况显示了气候危机中责任与受害者的不对称性。

在经济和社会的层面上举例，在美国，许多工业设施（如炼油厂和化学工厂）往往坐落于低收入和少数族裔社区附近，因此这些社区的居民更容易暴露在有毒空气污染中。这背后的原因是美国系统性的歧视：历史上的种族隔离导致白人和有色族裔聚集地区的分隔，导致经济、医疗、教育资源普遍都集中在白人聚集的区域。这拉高了白人聚集区的地税和经济发展，同时直接、间接地导致有色族裔居住的边缘地区成为工业的重污染地——这些边缘人群往往也是集中工业和农业中最直接受到污染影响的人，却并没有匹配应对污染的医疗和经济资源。这些社区往往贫穷且犯罪率高，搁浅在了无法发展的困境之中。所以我们不能抛下环境正义问题来评估一些变化社区的发展问题，而是要把他们的生计和社会资源保障放到更大的环境中去审视，才能发现关键的问题所在去帮助弱势群体发声，走出困局。这不仅是道德和社会责任，也是实现更有效和持久的气候行动的关键。

7.2.3 政治生态学案例：虫草

政治生态学（Political Ecology）是一门跨学科的研究领域，结合了政治经济学与生态学，旨在探讨环境问题的社会、经济、政治和生态维度。它关注人与自然之间的关系，特别是权力、资源分配和社会不平等如何影响环境变化及其对于环境问题的治理。政治生态学研究资源如何被分配、利用和控制，以及这些过程如何受到政治权力和经济利益的影响。它揭示了不同群体在获取自然资源时的权力不平等，高经济价值的资源分配常常倾向于有权势的团体，而弱势群体则处于不利地位。同时，政治生态学是以生态学的联系观来分析经济、政治、社会系统中的矛盾与冲突：比如污染的背后有哪些利益团体，他们如何相互联系，通过何种政治、经济或文化过程产生联系、相互作用？政治生态学中对于系统观和尺度的运用也很重要，比如它强调自上而下（top-down）的政府管控效用和自下而上（bottom-up）的社会草根运动带来的自组织效应之间的结合，也强调全球尺度的经济政治措施与地方力量的互动（常表现为冲突）。

以虫草为例，结合我们在 7.1 中介绍的全球变化生态学与 7.2.1-7.2.2 中的环境正义，我们可以了解到政治生态学的框架如何将这些视角交织到一起，为我们即将在 7.3 中探讨的可持续发展之路提出有效的建议。

冬虫夏草（学名：*Ophiocordyceps sinensis*，藏语拼音：Yarza Günbu）又称虫草，是一种寄生于昆虫的真菌，通常寄生于鳞翅目蝙蝠蛾科部分昆虫幼虫体内生长，最常见的是西藏蝙蝠蛾（Tibetan ghost moth）。虫草分布于中国的青海、西藏、四川、云南、甘肃以及尼泊尔、印度、不丹的部分靠近喜马拉雅山南麓的地区，见于高寒草甸、高山灌丛（海拔在林线以上）。其种加词“sinensis”意为“中华的”，乃中国地理标志产品。冬虫夏草是已知最早被记载的虫草菌，早在公元 863 年的唐代就已出现在博物学家段成式的记载中。虫草是经典的藏药，藏族认为虫草是上好的补品——这也通过汉藏交流延续到了中医对它的运用。实际上虫草在藏族的药典中记载可能要比唐朝更早。

冬虫夏草生长在海拔 3000 米至 5000 米的高山草地灌木带雪线附近的草坡上。蝙蝠蛾幼虫往往是在进食时食入了土里虫草的菌类孢子，然后孢子寄生于幼虫，在幼虫体内生长，吸取其养分至死亡。到了冬季幼虫被虫草菌寄生死亡后，体内组织、外壳会与菌丝结合成坚硬的菌丝体，因为外表还是如幼虫的外型，这时就被称为“冬虫”，经过一个冬天，到第二年春天来临，菌类的菌丝开始生长，到夏天时从蝙蝠蛾幼虫的头部长出然后突出地面，外观状似植物，长出棒状子囊座并且露出地面形成“夏草”，共同组成了一个完整的“冬虫夏草”。这种出生神圣（长在藏族人的神山上）、功效高的奇药自然价值也高。虽然如今虫草已经可以通过实验室培植——略过真菌寄生幼虫的部分，这样成本大大降低，产量大大提高，在很长的一段时间内，虫草都完全依靠真人在及其严酷的条件中采收，并且采收的季节性很强，只有短短 2-3 个月。因为自然中的虫草要靠春季雪山的融水获得足够的水分萌发，又依赖宿主幼虫的充裕，因此自然种群本就不稳定。在大量的过度采挖和全球变暖（雪山融水减少或者提早，与其他动植物的生长周期没有完全同步）下，冬虫夏草已经成为易危的濒危物种。

目前，我们介绍的是有关冬虫夏草的自然历史和生活史，是政治生态学中自然资源相关的生态学，还有一部分是冬虫夏草产业不同相关群体的生态学。虫草作为一个商品，背后是

一条完整的产业链，从采集者、虫草足够的商贩、管理虫草采收的当地人和政府、虫草药品公司和普通消费者，这些人都在虫草的政治生态学中因为不同的动机而采取不同的行为，产生不同的环境和社会效益。从中国境内的虫草采集者来说（因为尼泊尔、印度、不丹也有虫草，但采集的状况可能略有不同），大部分人是西北藏区的藏族和回族，他们一年中有 60% 以上的现金收入来自虫草的采收（至少在 2016-17 年左右数据大概是这样，随着人工虫草的普及，这个比例可能已经降低）。他们通常会一家人甚至一村人在虫草季迁移到挖虫草的高山草甸下方扎营，一呆就是一整个夏天。这个扎营就会产生很多问题，比如集中的生活垃圾和对环境的影响，尤其是涉及到藏族人的神山信仰，以及当地人和外来采集者（回族为主，汉族比较少见）的冲突等等。虫草的采收非常依赖好眼神，所以几岁的小孩也往往成为采收的主力。虫草季会有很多商贩往返于城市和虫草山区，从采集者手中收购虫草。根据虫草的大小和色泽，商贩给出的价格也不同。对于采集者来说，他们既没有办法决定虫草的大小和颜色，更没法决定当季虫草的数量和分布，完全靠运气。能赚多少也完全由虫草贩决定。因此虫草采集者是在经济上高度依赖一个内在不确定的自然资源，虫草的不确定性带给他们的灾难也是最悲剧性的。虫草产业链上也出现了公地悲剧，而这种悲剧正是因为虫草采集者被迫面对环境正义的缺失：他们依赖虫草带来的经济收入，因此当气候变化带来虫草的减少和不稳定，他们就需要采掘更多虫草以满足市场的需求（如果虫草的质量下降了，要挖出更多才能精选出当季好的虫草）。这种过度采挖消耗了原本用于繁衍的虫草菌种群，也破坏了高山草甸生态系统。这导致的结果是第二年的采收变得更差，而且虫草采收者本身作为高原的居民，受到的经济和生态影响也是最大的（比如水质变差、风沙增多等等）。

我们可以思维一下，当城市中的消费者面对不同价格、产区的虫草时，如何做出选择。这些选择对虫草采集者来说是否公平？也可以思维一下大批量采购虫草进行加工的产业和公司——这些团体由什么利益驱动？不仅是虫草，很多菌类比如菌中之王、在国际市场上炙手可热的松茸，也具有很多类似的政治生态学动态。当我们用政治生态学的视角去分析这些商品背后的生态学和完整的链条时，我们就能检视到很多的环境正义问题和可持续发展的挑战。虫草如何才能更可持续地成为藏地的生态经济收入——我们需要这个问题中多方利益群体的介入，从不同的角度去推动它的解决，才可能实现可持续发展。很多类似的问题往往被抛给其中最脆弱的群体去解决，而他们往往并不具备和问题中其他利益群体打交道的

经济和政治力量，那我们解决问题的措施从源头上就是失败的。政治生态学关注的不仅是“口号”和“行动”，也为我们实际分析问题、解决问题提供了冷静的思维框架和处理模式。政治生态学为理解环境问题提供了一种批判性视角，强调社会、经济和政治因素在塑造环境变化中的作用。它提醒我们，解决环境问题不仅需要技术和科学的解决方案，还需要考虑社会公正、权力结构和政策背景。政治生态学鼓励更全面和包容的环境治理，倡导更公平的资源分配和更民主的决策过程。我们可以在全球范围内、中国国内看到很多成功的草根环境运动案例——它们都尊重了在地社区和当地政府的有效参与和来自社会的支持（往往是公益社会组织和教育机构，虽然社会参与的形式随着政策变更在不断变化）。



图 6. 西藏那曲的虫草采集营和采集者。图源自新华社。

7.3 经济学与可持续发展

7.3.1 可持续发展的历史与战略

1972年，联合国召开人类环境国际会议，世界各国政府共同讨论环境问题、探讨保护全球环境战略，开启了人类社会环境保护事业的新纪元。1992年在里约召开的联合国环境与发展大会，提出了人类“可持续发展”的新战略和新观念，主要是强调人类应与自然和谐一致，可持续地发展并为后代提供良好的生存发展空间；人类应珍惜共有的资源环境，有偿地向大自然索取等。这两次国际会议是全球环境保护领域和现代国际环境法发展史上的两个里程碑。2002年约翰内斯堡“里约+10”环境大会致力于对1992年里约会议实施十年情况审查，以及讨论全球化等新问题对可持续发展的影响。2012年“里约+20”联合国可持续发展大会，围绕“可持续发展和消除贫困背景下的绿色经济”和“促进可持续发展机制框架”两大主题，通过了非常具体的行动方案，力争全世界一同在发展经济的同时实现低碳经济，解决气候变化、粮食安全、水资源和能源短缺的问题，做到绿色发展。从各次大会的主题来看，世界组织和各国政府对可持续发展的认识在不断深化，可持续发展也从理念逐步成为各国发展战略和实践（本段摘自联合国数据论坛，2023）。

关于联合国的千年发展目标、最近提出的2030年可持续发展议程和其中的可持续发展目标全球指标框架，详情可以参考联合国的官方信息（见其他资源）。

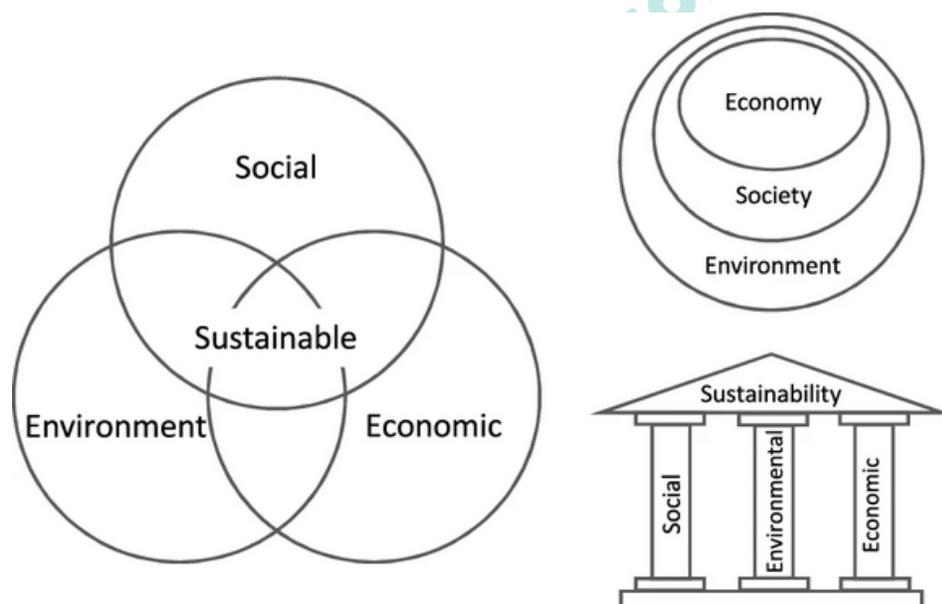


图7.可持续发展的三种表现方式（图源 [Wikipedia](#) 词条）。

虽然“可持续”是一个在不同语境中含义不同的词，但我们可以用环境、社会和经济这三个复杂系统之间的相互作用来表述它的内核，如图7：它们三者之间的关系可以被描绘为最左边的维恩图，重叠的地方也即是可持续的社会发展、经济发展与自然环境，那就是我们所追求的可持续性（要求三个复杂系统同时都要可持续）。这三者之间的关系也可能是嵌套式的——这要求我们必须要把对自然环境的保护放在首位，因为它是社会和经济发展的基础，这种嵌套结构暗含着自然、社会、经济的严格等级结构。还有一种关系，就是社会、经济和自然共同支撑着可持续性，如果其中一根柱子坍塌，可持续性也就会坍塌。当然，具体问题具体分析，每一种关系图都有它的优势和适用范围，也有它的局限性。可持续发展就是我们到达不同的“可持续性”的路径。由于可持续的定义常伴随争议，可持续发展虽然是一个在全球都有很高认可度、政治正确的概念，但公众对于其中的挑战和黑暗处往往并不了解。这其实和环境正义问题分不开——环境问题就是不同利益相关者的博弈，而追求公义、社会正义、环境正义的一方往往并不是政治经济上的强者。表面上，这些博弈都是零和游戏——一部分人的收益总是建立在另一些人的损失上。或者从权衡的角度来说，我们看环境问题大抵也是如此：当我们要维护在地社区的自然资源和利益，他们也同时损失了发展的机会和经济收入。但是事实真的只是如此么？我们是否能够用生态思维，看到一些别的可能性？我们所提倡的可持续发展，对于一个问题当中不同的利益相关者，时间、空间尺度和有关的社会、经济过程是一致的么？在章节7.3.2中，我们通过介绍一个可持续发展中的黑暗面，来为大家传达环境正义和政治生态学视角在可持续发展中是不可或缺的。

7.3.2 可持续发展的挑战：以碳交易市场中的土地掠夺为例

大家在购买咖啡、巧克力、茶叶等等农产品时，是否留意到上面的碳中和、公平贸易标签？还有许多的企业如今都在宣传自己的绿色意识，甚至为消费者提供弥补自己购买的商品生产、运输的碳排放选项。这些企业有的通过购买碳交易市场中的碳抵消项目，有的自发进行碳抵消。然而，碳交易市场中多的是环境正义的黑暗面——只是被包裹上了绿色的外表罢了。在碳交易市场背景下的土地掠夺（Land Grabbing）指的是为了碳抵消项目而获取大面积土地的行为，这些项目包括建立自然保护区、森林保护、森林恢复、植树造林和其他能够捕捉或储存二氧化碳的活动。这种现象通常由政府、跨国公司或投资者主导，意图通过这些土地上的碳吸收活动获得碳信用额，并在碳市场中进行交易。由于碳交易市场

的增长和对碳抵消项目的需求增加，投资者会寻找大量土地来开展碳吸收项目。这些土地往往位于发展中国家或经济欠发达地区，因为这些地方土地价格较低，监管较为宽松。碳抵消项目可能导致当地社区失去对传统土地的使用权或进入权，影响他们的生计和文化。原住民和小农常常在这些交易中被边缘化，未能参与决策过程。虽然这些项目的目标是减少碳排放，但如果不当管理，可能导致生态和社会问题。例如，大规模单一树种造林（如种植速生桉树或松树）可能会减少生物多样性、改变当地生态系统，并影响水资源。多样性对于系统的影响在章节4中我们已分析过。另外，碳抵消项目往往意味着消费者集中的发达国家的责任被转嫁到发展中国家，自己却不愿意采取更积极的减排措施。由于碳市场的资金和资源通常集中在大型企业和投资者手中，碳交易的收益很少惠及当地社区，反而加剧了土地不平等和贫富差距。碳交易市场中的土地掠夺反映了全球对气候变化的应对过程中潜在的不平等和矛盾。虽然碳抵消项目可能在理论上有助于减少温室气体排放，但如果不加以谨慎管理和公平实施，这些项目可能导致环境和社会负面影响，特别是对最脆弱的社区和生态系统。

类似于土地掠夺这样的现象不由得让我们反思，如今的碳交易市场是否真的能够实现社会和环境的可持续发展呢？我们无法在短时间内断言，或许在更长的时间内也没有简单的答案。碳交易是政治、经济、社会甚至人类文化的全方位探索和实践。正因如此，环境正义是碳交易市场和可持续发展努力中不能被忽视的维度，否则我们也难以称其为真正的可持续。

7.3.3 可持续发展教育、环境教育与自然教育在中国

教育是可持续发展中的关键。此处的教育并不只是类似于《生态思维》这门课一样的知识性教育，也不只是现在学校教育中的研学和游学，而是更广泛、更基础的一种社会教育。气候危机、环境问题的解决需要多元的参与者和决策者：学者、政府、社会组织和受影响的当地社区；而这些人之间的联系和沟通方式根植于我们的社会意识形态和环境伦理。我们如何培养能够以可持续发展、生态文明角度去分析问题，与他人协作的人呢？这就是可持续发展教育、环境教育（西方语境）和中国本土特色的自然教育萌芽和发展的契机。环境教育的历史和它在中国本土化的过程是一个相当生动丰富的话题，一本书的体量都难以概括。在其他资源中，大家可以找到一些相关的介绍。自然教育的形式可能并不像很多人刻板印象中是关于知识的学习——它们更多的是关于构建，帮助我们在快节奏的现代生

活中重构我们与他人的关系，我们与社区的关系，以及我们与自然的关系。这些机构非常年轻且多元，有关注饮食农业的，有关注保护的，有关注社会边缘群体（比如大城市流动人口子女）的，在中国的农村、城市和过渡地区做着非常令人赞叹的、富有挑战性的公益事业。自然教育存在和发展的本身就在不断提示我们，可持续发展要求教育本身也要是可持续的，具有我们倡导的生态思维中的动态性、多元性和系统性——我们需要将教育看做一个复杂适应性系统，其中的老师、学生和所有的参与者也都是复杂、完整、多元的个体，而不仅仅是知识的接收者和技能的施受方。

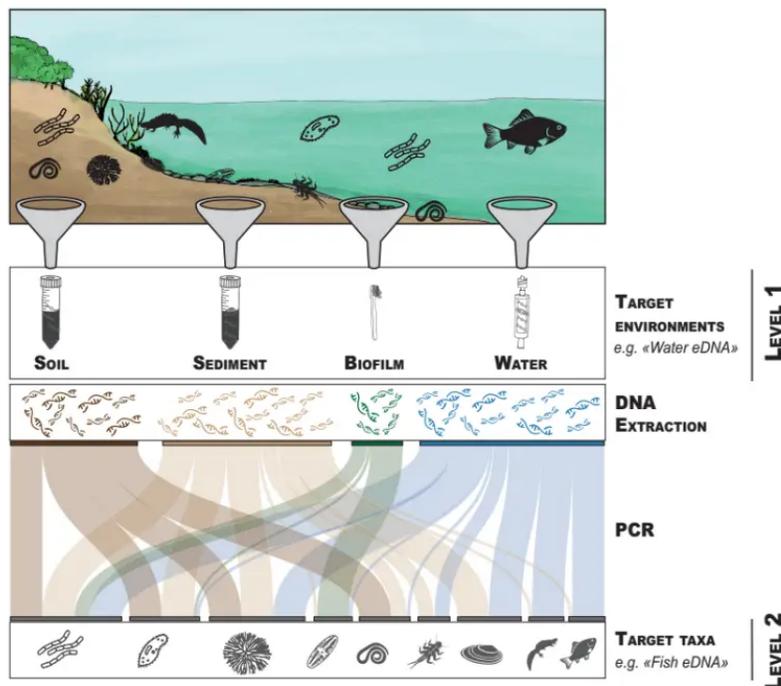
结语

或许第七章中所涵盖的问题，是很多人在未深入接触生态学这一知识领域之前对它的认识——生态学是为了解决气候变化这样的环境危机，为了拯救自然的一门学科。这当然并不是错误的理解，但是经过前六章的学习，我们需要了解到生态学并不是为此服务的，而只是为复杂难解的环境问题提供了一些观察分析的角度和解决问题的方法。更重要的是，透过第七章，大家应该了解到气候变化、环境问题包含了很多维度，是真正意义上的跨学科。希望大家能够更清晰地认识到这些问题中包含的多元主体和主体关系，动态而非静态的发展过程，以及系统性的行为和规律，这也就是我们不断强调的生态思维的应用。我们先从生态学本身出发，从全球变化生态学的研究兴趣和方向入手，向大家展示了气候变化仅仅作为一个自然现象所具有的复杂性和系统性。然后我们以政治生态学和社会学的视角补充环境问题中与人有关的重要维度。我们每个个体在气候变化这样的难题下真的束手无策吗？至少在学习了这门课之后，大家可以想想每一只小蜥蜴是怎么应对这样的难题的、蜥蜴种群又是怎么应对的。作为人类，我们和蜥蜴有很多相似之处，也有作为人生在人类世（Anthropocene：用于描述当代地质时代的术语，表明人类活动对地球系统产生了显著而深远的影响）更多幸运之处。如果和我们同处于一个星球的，被人类所影响、伤害的其他物种都如此积极地面对这骤变，我们是否也可以激励自己，为我们自身、也为他人和其他的生命做些什么？

生态学方法介绍 (7) : 环境 DNA 技术

环境 DNA (Environmental DNA, eDNA) 是指从皮肤、黏液、唾液、精子、分泌物、卵、粪便、尿液、血液、根、叶、果实、花粉和腐烂体等释放出来的、普遍存在的、游离的 DNA 分子。环境 DNA 技术是指从环境样品 (土壤、沉积物和水体等) 中直接提取 DNA 片段后利用测序技术进行定性或定量分析的方法 (单秀娟等, 2023)。这种方法比传统调查更全面、高效, 可以监测包括难以检测的物种在内的生物多样性。环境 DNA 技术最早出现在环境微生物学领域, 其被用于分离和沉积物中微生物的 DNA (Ogram *et al*, 1987), 但环境 DNA 技术真正得到认可及应用却是在 2000 年之后 (Rondon *et al*, 2000)。随着环境 DNA 技术的日益成熟, 其应用由最初的定性研究 (物种监测) 发展到现在的定量研究 (生物量评估), 研究对象也变得多样化 (两栖动物、鱼类、哺乳动物、爬行动物和腹足动物等)。此外, 第 2 代测序技术的发展使环境 DNA 技术由当初的单个物种鉴定过渡到整个动物群的鉴定 (单秀娟等, 2023)。

Pawlowski et al. 2020. 主要环境样本类型和常用于生物监测和生物评估的目标分类群。这张图展示了环境



DNA 的两个层次定义: 第一层次表示 DNA 的来源 (如土壤、沉积物、生物膜或水); 第二层次则是通过 PCR 扩增目标的分类群 (基于特定引物选择), 包括细菌、原生生物、真菌、硅藻、小型底栖动物、节肢动物、软体动物、两栖动物和鱼类。线条宽度定性地代表了各分类群中常用的 eDNA 类型。

目前已有较多 eDNA 应用的研究主要关注海洋和淡水生态学等水生生态系统。环境 DNA 技术已经成为一种新的水生生物调查方法，其主要被用来进行生物入侵的防治、濒危物种的保护、生物多样性的评价以及生物量的评估等。传统的监测和实验往往难以完全排除科学方法对生态系统本身带来的负面影响，但 eDNA 为降低这种影响开辟了新的方法框架与思维模式。陆地生态学因为本身陆地条件对于 DNA 保存的局限，可能 eDNA 技术的发展和应用比水生环境更慢，但与传统的个体跟踪、实时监测这样耗时耗力的方法比，也能带来突破性的认识，未来可期。

分子生物在生态学中的应用未必只是关于进化或者个体及以下组织层级的，eDNA 就是一个很好的例子，展示了我们需要活用存在各个时间空间尺度的多元方法来寻找环境问题的解决方式。

其他资源

[NOAA 二氧化碳数据](#)

了解 Campbell-Staton 教授课题组对城市蜥蜴进化的研究，可以观看网页上的[视频](#)。

[虫草的纪录片：《喜马拉雅大淘金》](#)

了解中国本土的自然教育：[全国自然教育网络](#)的官方网站

[联合国《2030 年可持续发展议程》](#)

引用文献

[全球高山林线出现上移现象。南方科技大学网页，2023](#)

[联合国可持续发展目标形成的历史过程。联合国世界数据论坛，2023](#)

单秀娟, 李苗, 王伟继. "环境 DNA (eDNA) 技术在水生生态系统中的应用研究进展." *渔业科学进展* 39.3 (2018): 23-29.

Campbell-Staton, Shane C., et al. Parallel selection on thermal physiology facilitates repeated adaptation of city lizards to urban heat islands. *Nature Ecology & Evolution* 4.4 (2020): 652-658.

Ogram A, Saylor GS, Barkay T. The extraction and purification of microbial DNA from sediments. *Journal of Microbiological Methods*, 1987, 7(2-3): 57-66

Pawlowski, Jan, Laure Apothéloz-Perret-Gentil, and Florian Altermatt. "Environmental DNA: What's behind the term? Clarifying the terminology and recommendations for its future use in biomonitoring." *Molecular Ecology* 29.22 (2020): 4258-4264.

Rondon MR, August PR, Bettermann AD, et al. Cloning the soil metagenome: A strategy for accessing the genetic and functional diversity of uncultured microorganisms. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(6): 2541-2547 DOI:10.1128/AEM.66.6.2541-2547.2000

Tuanmu, Mao-Ning, et al. Climate-change impacts on understory bamboo species and giant pandas in China's Qinling Mountains. *Nature Climate Change* 3.3 (2013): 249-253.

Yang, Xian, et al. GHG mitigation strategies on China's diverse dish consumption are key to meet the Paris Agreement targets. *Nature Food* (2024): 1-13.

[Yereth Rosen. How tall tundra shrubs reveal the hidden presence of permanently thawed tundra soil. Arctic Today, 2020.](#)

© Aiyu Zheng Eco

第八讲：总结—生态思维可以让我们更幸福吗？



生态文明是什么样的。(What an ecological civilization looks like: in depth).

© Aiyu Zheng

章节案例：生态文明

“建设生态文明”——作为渺小的个人，这个大项目是否只能托付给政府和企业？通过这门课，我们应该意识到，任何复杂系统的改变都不能仅依靠于某种外力作用，或者是某一两个个体局部的作用。以生态学整体论 vs 还原论中的辩证分析来说，生态文明作为一种社会或文化系统涌现出的特征，既需要自下而上，又需要自上而下的改变。也就是说，每一个个体都处于某种社会、文化体系中并受其既往的历史、运行轨迹的影响和制约。但是，当我们每个人都遵从新的可持续发展、生态文明的文化与道德观念而行动时，我们之间的相互作用将会通过反馈机制放大到系统的层面。所以我们既不需要盲目乐观，也不需要过度消极——我们的处境虽然在无穷的变动之中，我们仍然具有应对变化的韧性与可塑性。

生态文明意味着我们遵循生态规律来构建我们文明的基础。许多的土著部族与他们的文化，包括中国汉文化（例如先秦自然哲学观）都展示出对人与自然和谐共生为追求的价值观。那么我们具体应该提倡什么样的生态规律、又如何提倡呢？在章节 8.1 中，我们会对比自然中的多样性与社会中的多样性，例如物种多样性对于生态系统稳定性的影响以及社群多样性、文化多样性对社会发展的影响。在章节 8.2 中，我们将探讨系统性的许多特征，比如自组织、组织的抗干扰能力与稳定性等等。在章节 8.3 中，我们将比较自然系统与社会系统中的动态平衡（例如自然演替和社会经济发展）。在这里，我们只小范围地举一些例子，暂不大量引用相关研究与数据去量化分析这些类比有多贴切，为的是让大家更清楚地看到生态思维的这三个维度其实广泛地存在一切自然、社会、经济、政治等复杂系统运行的过程及产生的现象之中。这是因为生态思维本来就是我们在观察思考这世界中众多方式中的一种，甚至可以说任何思考方式都可能具有生态思维的特性，只是因思考者和 ta 所在的处境所实现的方面和程度不同而已。

了解这些内容也会帮助你更加理解跨学科小组课题中相关的概念。虽然我们都在学习同一门课，但是每个人的背景不同、小组分组内讨论的对象不同、对阅读资料的响应不同……我们的同学是多样的、具有差异性的。因此，在互动中，不同的同学也将会收获完全不同的“生态思维”。在课程的最后，我们将通过结课报告一起见证同学们对于生态学形成的认知是如何成为一个复杂适应性系统（见第四章）。与此同时，每位同学都将更了解你自己的生态思维。当我们熟悉并适应这种生态思维的方式，我们将拥有一套独特自洽的、尊重

他人的、适应环境变化的、对挫折困难来说具有鲁棒性的认识世界的知识体系。希望带着这些学习体验，大家能更坦然地直面人生的机遇与挑战。

8.1 多样性

相信“生物多样性”对于大家而言已经不再是一个陌生的词汇了。我们在第四章讲述系统特性之时，已经强调过系统的生产力与系统结构多样性、组成系统的个体性状及策略多样性之间的关系。比如当植物群落中有不同抗旱能力、耐阴能力的物种，它们才能更好地应对环境中资源的变化及干扰，使得系统层面的功能（如生产力）保持稳定。在咖啡种植的例子当中，维护昆虫的多样性也就增加了生物防治病虫害的手段，而降低了产量对于杀虫剂的依赖——这不仅维护了土壤的肥力，还帮助咖啡农找到了更可持续、延续遮阴咖啡传统的环保生产方式。当然，我们也在之前的讲义和课堂中多次强调多样性不仅仅是具有不同特征的个体的数量或者是物种的数量，它更体现在不同个体的互动模式、系统的功能与结构当中；换个角度来说，我们常说的物种多样性和其他形式的多样性之间往往有密切的联系。在森林的例子中，不同的植物种往往在生长形态、资源利用上各有不同，因此它们之间的互动模式和相互影响也不同，所形成的森林结构与单一物种林、经济种植林相比更加错综复杂，也就更多元。相应的，当我们观察和理解其他复杂系统所具有的多样性时，我们也需要精准定位我们关注的是什么多样性，以及这种多样性与系统的关联到底是什么。

8.1.1 经济学中的多样性

经济学和生态学其实非常相似，更有一种说法将生态学比作自然的经济学——这不无道理。回想我们在第六章中介绍的经典博弈论与进化博弈论，每一个游戏玩家都在权衡自己的利弊得失，做出最有利的行为。在经济学中，这种基于理性做出的权衡是我们理解个体行为的关键；在生物学中，个体不是基于理性，而是基于生存和繁衍所需要的适应度来参与进化的游戏，但是理解个体行为的关键因素仍然在于权衡——个体选择某种行为和策略的背后，一定是权衡了不同的生物和非生物因素对于自身或有亲缘关系个体适应度的影响。生态学关注生物多样性如何稳定生态系统功能，而经济学自然也关注生产形式的多样性，产品的多样性，消费行为与观念的多样性，消费者需求的多样性……以及它们与生产力与市场功能结构之间的关系。我们这里以多元化经营为例来说明多样性与企业价值之间的关系。

苏冬蔚（2005）在其对多元化经营与企业价值的研究中指出多元化经营是企业发展到一定规模后，为充分利用其现有资源优势来加速自身成长而在相关或无关联的产业领域采取一系列跨产品或跨行业的扩张性经营活动，如收购、兼并、重组和管理权接管等。国内外相关研究已经就这个问题形成几种不同的观点。首先，有一种主流观点与生态系统中多样性对于抵御内外干扰具有维稳作用相似，主张多元化经营可以帮助上市公司抵御外部风险，化解竞争威胁并实现资源共享，同时还能利用内部资本市场进行公司内部资源的有效再分配，从而突破外部资本市场融资约束的瓶颈创造价值，产生 $1+1>2$ 的效果即多元化溢价。另外，也有观点认为内部资本市场是无效的（多元化经营会造成上市公司内部资源分散、组织管理困难等问题），多元化经营会增加经营风险、损害企业价值。还有观点则认为多元化经营本身是中性的，如果上市公司具有成熟的内部条件和外部环境，多元化经营就能成功，否则容易失败。这些强调多元化之弊端和中性的观点在生态学当中也存在，正如我们不断强调的——多样性具有尺度性，因此其效用也具有尺度性。在短期内，一片单一物种种植的高密度经济林与交叉种植下或者高物种多样性的森林相比，其林木的产量或许会略高甚至高出许多。但如果我们把时间的尺度拉长，或许结果就会不同。同理，几平方米的小花园和几百亩地呈现的多样性的效用也不会相同。所以某种意义上，多样性本身的确是中性的，最关键的还是多样性引发了什么样的过程与机制，这个在生态学和经济上都是一样的。

回到这个研究上，作者通过建立我国上市公司的多元化经营与企业价值数据库并进行统计分析，发现我国上市公司存在显著的多元化溢价现象，而多元化程度较高的上市公司具有较大的市值。这背后的机制是价值高的企业更倾向于实施多元化经营战略，因此产生了多元溢价。在研究当时的经济局势下（千禧年后），我国上市公司内部资本市场的运作也较为有效。如原文所言，“在一个宏观经济政策变数多、社会诚信制度不完善且金融监管不到位的环境中，外部资本市场难以充分发挥资源配置的功能，导致单一化企业运行成本较高，因此投资机会相对较好且企业价值相对较高的上市公司就偏好选择多元化经营战略，以期通过利用内部资本市场的资源配置功能，降低企业内部的交易费用并缓解专业化所带来的经营风险，取得较好的生存方式”（苏冬蔚，2005）。所以，与为数众多的国内绩亏公司而不是国际市场上的同行比较，我国多元化上市公司反而具有较高的企业价值。

诚然，这个研究具有相当大的时代局限性，我们需要更新的研究来了解最新的情况。然而我们从生态思维跨学科应用的角度来看，重点是看到多元化经营是如何提高企业价值的，里面的机制是什么、外在条件的影响又是什么。在一定的尺度（我国特有的经济体系之下）当中，多样性和稳定性仍然是通过内外资本市场相互影响的。对多样性的分析也要求我们把企业作为一个整体性的系统来看，来进一步分析其对资源的权衡利用以及不同的功能如何在经济局势（环境）中优化协调。

8.1.2 政治学中的多样性

关于政治学中的多样性，郭道晖教授提出了一个概念，“权力的多元化”（郭道晖，2001）。虽然文章写于千禧年时，距离当下已经有20多年，世界当下的时局已经与二十年前大家对于政治、社会的期许完全不同。这在当时可能还算新颖的“多元”观点如今听起来也像是老生常谈。不过生态学本来也强调动态性，郭道晖教授所剖析的权力多元化与社会化和建设民主法治社会之间的关系，对于我们理解当下的政治经济动态和预测未来的走向来说仍然是不过时的。在当下各国家地区愈演愈烈的反全球化与民粹主义浪潮中，同时伴随着保守主义和专制主义的再次兴起，我们是否还能保留对于“权力多元化是人类发展的必然”（郭道晖，2001）的信心呢？因此，我们简单地提炼这篇文章中的观点，与生态学进行一些互动。

文章的核心观点是现代国家与社会一体化的局面已逐渐被打破，同时又出现了社会多元化与经济全球化的新趋势。国家权力不再是政治社会的唯一权力了，人类社会出现了权力多元化和社会化的趋势。这首先表现在国家权力内部分权的社会化，伴随着民主和社会发展，国家立法、行政、司法三权也渗入了社会化的因素。其二，表现在非政府组织的兴起和他们的社会权利——社会权力就是社会主体所拥有的社会成员对社会和国家的支配力，社会权力的载体主要是政府组织以外的各种组织。其主要起因于人类共同面对的问题，如生态环境保护。非政府组织拥有大小不等的社会权力（经济权力，比如资本主义国家的财团、企业协会等组织；政治权力，比如多党派国家中不同政党的政治斗争；文化权力，比如许多公益教育组织），可以防止权力的过分集中、使权力多元化和社会化。其三，表现在超国家权力和国际社会的权力，最典型的例子是联合国、世界贸易组织、世界银行等。除了国与国之间的政治经济关系需要国际协调与约束，我们也需要超国家层级的权力来应

对全人类共同面对的问题，比如气候变化。综合起来，作者认为现代的经济的发展伴随着民主、人权、法治的发展，国家的阶级镇压职能减弱，而社会管理职能大大增强。所以国家机器的职能需要适应经济和社会的发展——政府的权力和能力已经无法满足多样的消费者构成的多元的经济与社会。这使得国家不得不以委托、授权的形式将一部分国家权力下放给相关的社会组织和群众。这就形成了国家权力向社会逐步转移或权力社会化的过程。除了下放，在全球金融危机、气候危机的影响下，国家也需要上交一些权力给国际社会，交由国际组织来统一协调。这些下放和上交推动的是社会权力的多元化——国家权力不再是统治社会的唯一权力，有自下而上的社会权力，以及国家层级之上的超国家权力。

作者又进一步分析了多元化的社会权力在不同国家和地区对社会和经济发展的影响。以社会组织来说，如果国家权力过度膨胀，民间组织和非政府组织的功能因此萎缩，社会权力对于国家权力的约束潜能便无法发挥。社会权力对政府权力进行有效监督、进行有效社会参与的例子有环保主义者组成的绿党对政府经济决策的影响，各国的工会与资本集团对于劳动者权益的博弈等等。但是，我们也要警惕非政府组织的权力过大，成为左右经济政治和文化的势力，有时它们也会成为巨大的干扰因素——比如财团对市场的操控与政治权力腐败之间的关系。除了非政府组织和社会组织，如今因互联网而壮大的社会文化权力也是一把双刃剑——个人可以利用其网络知识与技能，做政府权力不能或不便做的事，尤其是当网络监管尚未成熟之时。比如网上的社会舆论当然可以对政府权力和其他形式的社会权力进行一定程度的监督；但是与此相伴的是互联网充斥的暴力与犯罪。权力的多元化与社会化意味着曾经集中的权力分散了，这种分散对于国家利益和社会利益来说当然是辩证的。从生态学的角度来看，权力的分配就好似开放系统中能量的流动与分配。不同的系统会通过自组织发展出最适合自身情况和周遭环境的高效率权力结构，所以并不存在某种权力格局或政治格局是最优解之说。和作者强调的“社会多元化与经济全球化”催生了权力多元化一样，分散后多元化的权力格局对于整个社会发展和稳定的积极作用是建立在整个世界宏观发展的格局之上的。换句话说，在这个政治学的例子里，权力的特征、分配的过程、整体性的结构，都是在为某种政治系统的功能而服务。这些现象本身和多样性一样，是中性的；但是当我们把政治系统的功能赋予政治和其他价值、意义，权力结构的多样性、权力分配对象的多元性也就不是中性的了。在不同的场景里，我们就能看到这些多元性是如何服务于功能，产生相应的积极或者消极影响。

8.1.3 文化中的多样性

文化多样性是一个很宏大的主题，也具有内在丰富的时空尺度。以我国举例，各民族在广袤而差异巨大的各地区长期以来的互动和相互影响造就了多样的地域文化，能为文化多样性研究提供丰富的材料。以方言的多样性来评估地域文化的多样性，潘越等（2017）研究了我国文化多样性与企业创新之间的关系。在该研究中，作者提出，文化多样性作为一个多维度的概念，涉及语言、种族、宗教诸多因素的影响；对于非移民国家来说，仅仅采用居民的国籍和种族来度量文化多样性显然有些偏颇。社会学研究认为语言和文化是主客体相互交融、内在统一的有机整体，是一种社会文化现象—这便表现在方言上，每种方言背后都蕴藏着特定的文化模式、行为方式和思维方式（李锡江，刘永兵，2014）。因此，具有不同文化背景和思维方式的个体之间的交流和碰撞可能会促进创新想法的形成。文化的多样性也可能回增加一个地区、一个企业的包容性，形成更开放思想和氛围。同时，来自不同背景的人更容易形成生产力互补（知识溢出），这和我们强调具有不同特征的植物组合在一起能够互补而稳定系统整体的生产力是一个原理。这三种机制是原文作者所要验证的文化多样性和企业创新的关联的基础。当然，文化的多样性也存在一些可能的问题和弊端：比如多样性意味着潜在的冲突，个体跨越文化障碍进行合作和交流需要付出额外的成本…研究对企业创新的含义和形式进行了充分的考虑，排除了企业通过向其他企业学习所获得的收益等非自发性地受到文化多样性影响而产生价值的因素，以及教育发展水平对企业创新的影响，在此不一一陈述。作者也进一步探讨了企业创新行为如何反馈到文化多样性上，形成一个正反馈循环。

研究结果显示在文化越多样的地区，民营企业与高科技企业会获得更多的创新产出，在使用工具变量解决内生性问题、同时排除了教育发展的影响之后，结论依然稳健。进一步研究还发现，当公司所在城市不同方言之间的差异性越大、人口流入较多、包容性更好及知识产权保护水平越高时，方言多样性对创新的影响越显著。这项研究显示除了制度性的因素以外，各地区、城市经济发展水平的差距也可能受到人口和地域文化多样性的影响（潘越，2017）。这些结果与学界中更普遍的以美国等移民国家为样本来考察文化多样性对于社会创新、企业创新的影响的研究结果是相应的，并且强调了我們不仅需要从上而下地考虑文化多样性对于整体经济发展的影响，也需要自下而上地考虑文化多样性是如何影响个体，从而影响个体与个体的交互而改变系统的集体性功能与状态的。

除了这三项从经济、政治、文化角度来探索多样性的研究外，我们可以从无数生活中的小事和非常普遍的例子中看到多元化和多样性的影响。举个例子，大家尝尝看到一些朋友圈子中每个人的背景、性格、脾气都不同，有的“性格互补”，因此在出现不同矛盾的时候也总有方法能快速调和；又比如上学时候某一天如果只上数学课和物理课，比起上午上数学，下午上物理，或许数学、物理轮流上会使学生更容易消化。当然，只有两门课程的结构仍然太单一，还需要有更多学科、运动、休息的调剂，才能让本就拥有不同学习方式和习惯的同学都处在更佳的学习状态。我们在生态思维中强调“多元”这一维度的目的并不是让大家盲目地提倡多样性和多元性，认为这就是绝对的好，而是认识到差异本身是事物发展、与环境交互的基本驱动机制。就好像一个种群里只有一种永远不会改变的基因，那进化和适应就无从说起。所以，生态思维的三个重要维度以多元性为首也是这个道理——“参差多态是幸福的本源”（罗素语），说的不仅是我们所观察到的各种现象的多样性，也是现象产生源头的多样性以及过程的多样性。从生态学本身来说，不仅是知识来源的多样性（第一章），研究对象的多样性（第二-四章），研究方法的多样性（第五章），也是学科应用的多样性（第六-八章）。

8.2 系统性

在第四章中，我们已经梳理了系统的各种特性，其中非常突出的一点正是复杂适应性系统的突变（abrupt transition）。可以说，通过观察和分析不同系统的突变，我们能够更全面地了解系统的结构和功能是如何受制于组成系统的部分，又如何影响它们的，与此同时又展现出我们介绍的种种特征。在课程中，我们以水体富营养化、冰川消融等例子展示了这些不可逆的突变是如何在反馈机制的作用下产生的。同样的分析框架也可以被应用到经济、社会、政治、文化系统的突变和不可逆的转型之中。章节 4.3 方向一已经提出了许多复杂系统突变的例子，这里我们再补充一个——新冠疫情后全球经济系统以及生产模式的不可逆的变化。

- 在个人的层面，新冠对很多人的经济情况的影响是不可逆的，比如有很多个体户和店铺在疫情管控的时期内垮掉了，之后也没有资金和资源(包括整个经济形势的改变)再重新开起来。在企业/机构的层面也是如此，比如一些企业在新冠期间从原本专注国际业务被迫转为国内业务，在疫情结束之后，由于政策和形式的变化，也无法恢复原来

的业务了。在社会/国家/整个世界的层面，我们都能描述这种不可逆的改变。这种不可逆的改变是因为其中含有正反馈机制，将我们向原来的稳态越推越远。而且整个全球都发生着类似的变化，是因为这个既是一个自下而上、又是一个自上而下的过程。自下而上的意思是，经历了新冠的个体同时也经历了经济条件、生活状况等巨大的改变。比如很多人被迫丢了工作，很多人被迫在家或者从大城市回到农村等等。这些个体很可能会选择与原来人生轨迹不同的新的生产与消费方式。这就意味着一个地方的经济状况会因此发生剧变，企业与不同的行业也需要进行调整才能重新适应这些已经改变的生产条件。因此政府与社会机构也必须有新的政策方向与经济考虑。自上而下意味着，从更高的层面的决策一层层影响到地面上个体的决策。受到疫情的打击，各国政府都出台了新的刺激本国经济的政策，那么企业和社会都会去适应这种形势，个人也最终会被要求去适应。自上而下和自下而上的过程合起来一起推动了不可逆的变化。一层又一层的推力就是内部的反馈，被自组织放大到系统的层级。

- 虽然世界各国都表现出了类似的转型或者变化，但是地区之间表现出的问题或者经济的新方向很不一样。比如中国的应对和欧洲的应对就非常不同。这也对应着经济系统/社会响应的整体性与自组织性。
- 新冠这样规模的全球传染病事件很可能再次发生，所以我们如何应对和“灾后重建”是有借鉴意义的。新冠其实也是帮助我们发现了系统内部原来就存在的问题，我们是否可以在未来进行更准确的预测和分析？比如我们对于野生动物贸易市场的监管，在SARS之后我们是否真的解决了问题？在新冠之后我们要怎么做，才能够防患于未然？我们应该怎么建设社区的自我监察和资源分配系统，才能帮助个体在新的稳态中找到自己的位置？

8.3 动态性

以辩证和动态的眼光来看待事物的发展并不是生态学独创，而是从人类开始思考以来就已经形成的哲学传统。生态学所做的不过是深化了这一认识在解释自然现象和变化规律上的运用。而这种通过科学进行解释的力量，就是我们生态思维的动态维度与哲学所强调的事物变化最大的不同。在这门课中，我们已经讲了许多自然系统的千变万化；但这无奇不有的大千世界教我们不仅要看到整体性的沧海桑田与日新月异，也要看到还原性的因果关系。通过生态学的“演替”这一概念，我们不仅能看到社会意识形态和历史如何影响生态

学的走向，也能看到生态学如何影响我们的思维范式。目前还算新颖的“阻断演替”，不仅能使生态学者进一步反思群落的组成和运作，也能使其他领域的学者从新的角度思考发展现象本身。

以边缘化群体的社会实现更容易被阻断的现象为例，社会发展可能会被干扰因子长期阻滞在某种非理想的恶性循环中，搁浅在某种“浅滩”。在此，我们主要以美国的边缘化群体为例来进行说明，但其实这个现象在我国和其他国家地区都有一定的适用性。个人的发展按照马斯洛需求的层级来说，首先是基本的食物和居住稳定性，基本经济条件的满足，对基于社群的社会关系的需要被满足，最后才是实现自我的价值。但不是每个个体都能非常顺畅地踏上这条路，实现自己的人生价值。就跟文学影视中描述的许多搁浅的角色类似，很多人貌似“迷失”了走了歪路。但如果我们从社会学的角度分析，ta们其实是被搁浅在了个人发展和社会发展的过程中。近年来，很多人被迫从原来打拼的大城市回到自己的农村、小县城的家乡，对他们来说，之前本能实现自己人生价值的路径被阻断了。因为他们必须满足自己更基本的需求——这背后是经济社会系统中的反馈机制造成的。

- 在美国，边缘化群体可能是政治上、经济上、文化上的，虽然这些不同维度上被边缘化的人群往往有很多交叉——比如ta们更多是有色种族、移民和土著人，他们都经历着系统性的歧视与不公；但是不同维度上被边缘化的原因以及持续被边缘化的原因是不同的。这个持续性才是阻断演替现象强调的：一直维持在搁浅的状态，没有办法从内部破局。我们可以具体关注一类群体，比如美国城市的高犯罪率社区中的低收入低教育水平群体，他们往往是非裔和拉美裔居民。他们所在的区域、成长与生活的环境既没有办法提供给他们最基本的食品、人身安全，也将他们牢牢套在坏死的社区里面，阻断他们“逃离”和改变的道路。所以他们的命运就搁浅在“边缘”的处境里，无法前进。
- 被阻断发展的边缘社群往往处在经济、政治的恶性循环之中。它既出现在个体的层级，也出现在集体(社区、群体)的层级，因为个体的搁浅会加剧集体的搁浅。在美国的大城市中(尤其是工业已经衰落的城市)——例如底特律、巴尔的摩，还有人口庞大的大城市——芝加哥、纽约等等，都存在一些“问题”社区。这些社区在空间上展示出的格局和历史上经历种族隔离(黑人聚集区)、工厂以及生产设施聚集区域、环境污染严重的区域有很高的关联性。相反，美国的suburban(郊区)也就是白人和富裕、中产阶层

所在的生活区域就不太会出现搁浅的社区。这些问题社区一般有很高的犯罪率，安全系数比较低，因此生鲜商店、服务机构、教育机构都比较少，并且环境较差(垃圾多、设施危险且陈旧、空气和水污染亟待解决)。这些问题社区是如何搁浅，又是什么样的机制使得它们一直搁浅呢? 历史是一个很重要的因素。受到种族隔离的影响，以及社会性的歧视，原本城市中有色种族聚集的区域就没有白人聚集区域配备的社会资源——比如就业机会和教育资源。如果没有就业机会，经济收入就会十分有限，无法在这个区域进行正常的商业和社会活动，这就把很多人逼上绝路——很多人加入毒品交易只是为了谋生。但是在有色人种更密集的区域，在美国会出现 over-policing 的现象，也就是超出比例地加大警力资源来监控这些犯罪率更高的地点。对于非裔、拉美裔的社会偏见使得很多问题社区的人获得了不公平的待遇——或许 Ta 只是被逼无奈之下偷了一个小东西，甚至坐在街上喝酒——这些对于白人来说轻易被原谅的事情，最后却使得有色族裔却判了远超罪过的刑期。出狱之后 Ta 们由于入狱的经历继续被边缘化，无法获得教育和工作机会，再入监狱的概率更高，因此就在犯罪中恶性循环。如此以来，这些社区就一直在贫穷、毒品、枪支中恶性循环，没有经济和教育资源，也缺乏社会的支持。凭借在系统内部的这些搁浅的人自身是无法打破这个僵局的。

- 上文提到的反馈机制，处于搁浅状态的稳定性，个体的搁浅如何被放大到社区层面——这些都是复杂系统的特性。对于阻断演替来说，分析其动态性是很有意思的——因为阻断的状态恰恰是原本应该在变动和发展的过程被某种力量所搁置了，变成了一种“静止”的死水。所以我们可以去分析为什么当我们去扰动这些处于搁浅状态的社区，却没有什​​么效果。从另外一个角度讲，既然是被阻断，就说明原本的发展路径应该能带领这些社区、个体到达一个更好的位置。在自然系统中，我们强调干扰使得原本不占优势的早期掩体物种占领全局。那么在这个例子中，干扰是什么? 同样的，干扰也能使得一个系统重新开始，结束阻断演替。对于这个例子，这种干扰是什么样的?
- 我们也可以从干扰的角度去思考这个问题的多样性维度。多种多样的干扰可能会使社区搁浅。同时，我们也可以从不同社区应对干扰的不同反应来思考社区内部经济、文化因素的多元如何能够帮助社区应对压力。

在多样性和系统性的基础上，我们就不难理解动态性了。动态性既是指用动态平衡和动力学的角度去探索事物的发展规律（第三章），更是指的开放的复杂系统在适应环境同时改

变环境时不可避免的能量和物质交换带来的动态（第四章）。《生态思维》这一门生态学入门课，正是强调我们必须要用动态的眼光来看生态学作为一个知识领域的发展，从生态学成为一门具有自我意识的学科（第一章），到如今和众多学科相互影响而不断拓宽自己的边界（第六-八章），生态学正是生态学者与知识自组织形成的一个学科系统，展现出多样性、后现代性的格局。

结语

具有多元性、系统性、动态性的生态思维能使我们更幸福吗？与其说这是个问题，不如说它是个美好的期许。相信究竟什么是幸福，不仅每个人的答案不同，而且还会随不同的时间和地点变化。如果我们的问题更具体一些：什么是个人的幸福？什么是家庭的幸福？什么是社会的幸福？什么是人类的幸福——从尺度的角度来说，答案又会改变。如果我们无法找到一个恒常不变、使人永远安稳的答案，是否我们就不能幸福呢？至少从这门课中，我们首先已经了解到自然和人类的种种复杂系统不是静止的，这些开放的系统注定会变化，也就是说抓住一个永远安稳的策略是不可能的，个体和集体在和环境进行永无止境的交互，进行一次又一次选择；其次，人类和其他种种生命形式一样，都无一例外且平等地具有被环境塑造、又塑造环境的能力。这种能力使我们可以去定义幸福是什么，以及我们到底以什么样的行为去实现各式各样的幸福。通过这门课，我们不是从外在找到或者获取了“生态思维”这样一个物品或者工具，而是我们每个人都不断地与讲义和课堂上的知识材料，讲师、助教和其他同学们进行着互动，从而在自己的思维方式中发现突现出的“生态思维”。与其说这门课是希望有更多的人能像生态学者一样思考，不如说这门课是希望有更多的人意识到，生态学的思维方式本就在我们之中，只是需要一个“生态学”的过程（教育）去意识到它们的存在，以及它们如何能为我们所用，创造更多不同尺度的幸福罢了。希望“万物皆可生态学”在未来能不仅仅作为一句玩笑话而存在，而能真实地成为生态文明的轮廓。

拓展延伸: 生态学方法介绍(8) : 地下生态学的方法与技术进展

虽然我们在课程中尽量平衡了对陆生生态系统和水生生态系统的介绍，有一个重要的陆生生态系统领域却鲜少在课程中被提及——地下生态学。原因很简单，为了能让不同背景和经历的人都能积极参与课程，讲义选择了看得见、摸得着的生态现象与过程。而地下的现象与过程与地上相比就过于神秘——不仅我们看不见、摸不着，参与这些现象的有机体也与人类差异巨大。作为感官体验丰富的人类，比起绚烂多彩的珊瑚礁和热带鱼，我们更难对黑暗中的土壤甚至岩石深处的微生物产生共情吧？但无可置疑的是，土壤和地下自然系统的复杂性远不亚于人类的经济和社会系统。植物根系上的微生物群落之多样性也不亚于热带雨林，却往往被忽视和遗忘。植物根系被与植物共生的真菌覆盖，它们在地底下形成了菌根网络：长长的细丝状网络，整合了庞大的信息。真菌可以将营养物质传递给植物，反过来也可以接受植物给予的营养物质，并将不同的植物连接在一起 (Marx et al., 2021)。真菌的策略是多样且可以灵活改变的：科学家们把它们暴露在一个新的环境中，并追踪它们的生长和物质交换策略后，发现微生物的策略与其他微生物之间的依存关系具体取决于某个微生物群落的特定成员是作为‘互惠主义者’还是‘拮抗剂’而存在。当一种微生物是某个群落中的唯一成员时，它的致病性可能更强，它会寄生在整个植物上或植物的根系上。然而，如果群落中有其他微生物与它竞争，它扮演的角色可能更像一个共生者，甚至是互惠主义者 (Marx et al., 2021)。

地下生态学者如何把看不见摸不着的现象变为看得见、能量化、能解释分析的现象呢？最直接的方法当然是“挖出来”进行采样，再进行测量和实验。比如在上文关于菌根的例子中，把根的本样放在染料中煮过，然后用玻片固定，在显微镜下观察，可以看到一种“缠绕”的结构。真菌的菌丝分叉、融合，并在植物细胞内爆发，形成大量的分枝菌丝（如图 1）。有些对于植物地下根系生长的研究采用创新的染色方法，通过增压将染料注射到植物水分传输的导管中去，再由导管传输到根部，因此也就能使得不同的植物个体的根呈现不同的颜色（如图 2）——这对于地下盘根错节、难以辨别的根系研究来说是一个低成本的高效方法。但是这种破坏性的采样法不能满足更多实验和研究的需求，其成本也决定了我们无法大规模地把研究的整个样地的地下部分全挖出来。因此，我们就需要探地雷达等无损性的地下探测技术，辅以环境 DNA（见第七章末）等分子生物技术，去进行不同尺度的地下生态学研究。



托比·基尔斯及其同事研究植物-真菌的地下交易市场。他们的成像机器人捕捉了聚合丛枝菌根真菌 (*Rhizophagus aggregatum*) 网络的生长，这种真菌会从土壤中囤积磷，以提高植物必须“支付”的“价格”。图片来源：L. Oyarte Gálvez (Marx et al., 2021)。



使用根系染色法后，不同植物个体的根系也会呈现相应的颜色 (Cabal et al., 2020)。

引用文献

李锡江, 刘永兵。语言学类型学视野下语言、思维与文化关系新探。东北师大学报(哲学社会科学版) 4. 148-152. 2014

[潘越, 肖金利, 戴亦一. "文化多样性与企业创新: 基于方言视角的研究." 金融研究 448.10 \(2017\): 146-161.](#)

[苏冬蔚. 多元化经营与企业价值: 我国上市公司多元化溢价的实证分析. 2005.](#)

[郭道晖. 权力的多元化与社会化. 法学研究 1.8. 2001.](#)

[Cabal, Ciro, et al. "The exploitative segregation of plant roots." *Science* 370.6521 \(2020\): 1197-1199.](#)

[Cui, Xihong, Jin Chen, and Linlin Guan. "The application of ground penetrating radar to plant root system detection." *Advances in Earth Science* 24.6 \(2009\): 606.](#)

[Jeremy Lent. What an ecological civilization looks like: in depth. *Yes Magazine*.](#)

[Marx, Vivien. Exploring the diverse, intimate lives of plants. *Nature Methods* 18.8 \(2021\): 861-865.](#)

© Aiyu Zheng Ecol Thinking 2024