



•编者按•

# 二十一世纪的理论生态学

张大勇<sup>1\*</sup> 王少鹏<sup>2\*</sup>

1 (北京师范大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京 100875)

2 (北京大学城市与环境学院生态研究中心, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)

## Theoretical ecology in the 21st century

Dayong Zhang<sup>1\*</sup>, Shaopeng Wang<sup>2\*</sup>

1 Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering of the Ministry of Education, Beijing Normal University, Beijing 100875

2 Institute of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871

生态学是关于自然模式的科学, 主要研究自然界中各种类型的生物在分布、多度和动态等方面所表现出来的规律或模式(MacArthur, 1972)。从大量的观察描述中识别模式, 如遗传/物种多样性的纬度梯度等, 毫无疑问是非常重要的。但更重要的是, 我们需要理解这些自然模式是怎样产生的, 或者说是哪些生态学过程导致了人们所观察到的模式? 这是摆在理论生态学工作者面前的首要任务(张大勇, 2000)。

需要强调的是, 理论生态学与生态学理论不是一回事, 不能把二者混为一谈。按照研究对象, 生态学可细分为植物生态学、动物生态学、微生物生态学等; 按照组织层次, 生态学可分为个体生态学、种群生态学、群落生态学、景观生态学、全球生态学等; 按照研究问题的性质, 生态学可分为基础生态学与应用生态学, 前者致力于发展生态学科学知识, 后者则致力于解决人类社会的实际问题。按照研究途径, 生态学可分为理论生态学和实证生态学(包括观察与实验)(张大勇, 2000)。实证生态学是从现实世界中收集数据、分析数据, 以便识别出模式或检验理论假说; 而理论生态学则试图揭示隐藏在自然模式背后的可能机制, 或者利用数学模型和模拟等工具推导出各种生态过程的逻辑后果, 以便引领人们去发现并解释新的生态模式。所以, 理论生态学和基于观察与实验的实证生态学一样都只是手段, 而发现模式、解释模式才是目的, 即所

谓的生态学理论。只要是基于逻辑推理(数学模型)而开展的工作可以说都隶属于理论生态学的范畴, 即使研究主题并非基础生态学而是应用生态学。世界上第一本由May (1976)主编的《理论生态学》书中就包含了有关血吸虫病和害虫防治的两个涉及应用生态学的章节。

理论生态学为生态科学的发展、成熟与壮大做出了不可磨灭的贡献, 尤其是在种群生态学和进化生态学等领域起到了重要的引领作用(张大勇等, 2020)。进入21世纪以来, 海量的数据(全基因组测序、地球生态系统卫星监测等)和先进的统计学分析技术(贝叶斯建模、机器学习等)已经使生态学进入了大数据时代, 日益成为一个数据驱动的交叉学科(McCallen et al, 2019)。正如Marquet等(2014)强调指出, 大数据时代更需要生态学家发展高效的大理论, 即从基本原理出发, 用最少的参数做出最多的理论预测, 这些预测可激发人们开展实验或观察来进行检验。如果没有理论支撑, 大数据将会在很大程度上失去其力量 and 有效性, 人们将不得不仅仅依赖统计相关性而进行简单的归纳分析。因为生态学系统组成多种多样, 而且不同组分之间存在复杂多变的相互作用, 因此不论获得的数据量多全面、多庞大, 我们都不可能预测出生态学系统所有的结构与动态特征。简言之, 大数据时代更加呼唤理论生态学的融入与发展。

近年来, 理论生态学为很多生态学核心问题提

\* 共同通讯作者 Co-authors for correspondence. E-mail: zhangdy@bnu.edu.cn; shaopeng.wang@pku.edu.cn

供了全新认知,如物种共存、群落构建、复杂性-稳定性关系、多样性-生态系统功能等。很多北美和欧洲的研究单位也都设有专门从事理论生态学研究的岗位,甚至是以理论生态学为主要研究方向,如美国国家数学与生物整合研究所、法国科学院生物多样性理论与模型中心等。相比而言,国内从事理论生态学研究的人员较少,仅零星分布于高校以及中科院的一些研究机构中,未得到应有的重视,与当前生态学整体快速发展的形势不相匹配。有鉴于此,我们组织了这个理论生态学专辑,希望对国内理论生态学研究(尤其是与生物多样性相关的研究)做一个系统梳理,以引起广大青年学子的兴趣,更好地推进理论生态学在国内全面发展,提高我国生态学在国际上的学术地位和影响力。

本专辑共11篇文章,主要围绕合作关系的产生与维持机制、物种共存理论及其应用、生物多样性与生态系统功能、生态系统动态与自组织等四个方面,介绍了相关理论的原理与研究方法、最新进展,以及未来的发展方向。

合作关系的产生与维持是进化生物学中的一个经典核心议题。演化博弈理论为理解合作关系提供了一个基本框架。本专辑中有3篇文章分别阐述了演化博弈理论的最新进展以及两个典型互惠合作系统中的演化机制。郑秀灯等(2020)介绍了演化博弈理论中的进化稳定对策这一核心概念,并重点阐述了作者近期关于随机进化稳定性的理论工作。经典的进化稳定对策理论只适用于环境恒定的情形,由于随机性在自然环境中无处不在,因此将进化稳定对策理论扩展至随机环境具有重要理论意义。卢明镇(2020)、杨丽媛和王瑞武(2020)分别基于植物-微生物系统和榕树-榕小蜂系统,阐述了种间合作关系的演化博弈机制。植物与微生物的互惠共生是最古老的合作关系之一,这一关系的产生在整个陆地生态系统的演化历史中具有重要意义。卢明镇(2020)从微生物和生态系统生态学视角,介绍了植物-微生物互惠共生的演化机制及其生态功能,对相关理论模型做了系统梳理。榕树与榕小蜂是自然界中互惠合作关系最为紧密的系统之一,但其合作的同时又存在着竞争与对抗,且表现出非对称的相互作用。杨丽媛和王瑞武(2020)对榕树和榕小蜂之间的非对称性作用做了系统总结,并基于这一非对称性解释了合作与对抗关系何以实现共存。

物种共存机制是群落生态学的核心理论问题之一。传统的物种共存理论大多只考虑两物种之间的直接作用,但近期研究表明三个物种以上的高阶相互作用非常普遍,并在物种共存和多样性维持中起着重要作用。李远智等(2020)系统梳理了高阶种间作用的概念、演变历史和检验方法及其在单营养级和多营养级系统中的研究概况,并介绍了作者近期发展的基于个体的高阶相互作用模型。此外,传统的物种共存理论往往暗含着恒定环境的假设,而没有考虑环境因素的随机波动和趋势性变化。近期发展起来的结构稳定性理论,为整合群落结构、环境因子和物种共存提供了一个新的理论框架。宋础良(2020)详细阐述了结构稳定性的理论内涵和计算方法及其在理解物种共存、群落构建等问题中的意义。物种共存理论的一个重要应用是理解生物入侵的发生机制和生态效应。于文波和黎绍鹏(2020)在现代共存理论的框架下,系统梳理了关于生物入侵的不同假说,并从生态位差异和适合度差异角度重新解读了这些假说,指出现代共存理论为入侵生态学研究提供了一个整合理论框架。

生物多样性与生态系统功能是近30年来生态学研究的热点之一,引起了实验生态学家和理论生态学家的共同关注。以往研究较多关注生物多样性对生产力等生态系统过程的作用,但近期研究表明生物多样性在生物防治领域也有重要意义。刘向等(2020)针对宿主-病原体系统,综述了宿主生物多样性对传染病传播的影响及其作用机制,重点介绍了稀释效应和放大效应两种假说及其尺度和体系依赖。此外,以往研究大多聚焦同一营养级内的“水平多样性”的生态功能,而忽视了营养级之间的“垂直多样性”对生态系统功能的影响。王少鹏(2020)在复杂食物网的理论框架下,阐述了水平和垂直多样性对生态系统功能的作用机制、网络结构对多样性和功能维持的影响及其对环境变化的响应。

在全球环境变化的背景下,生态系统面临各种各样的干扰,理解生态系统对干扰的响应方式与机制是开展生态系统管理和保护的基础。传统的生态学理论往往关注生态系统达到平衡时的状态,而难以刻画变异环境中的生态系统动态与响应。骆亦其和夏建阳(2020)提出了陆地生态系统碳循环的动态非平衡假说,为理解全球变化下的生态系统响应提出了新的理论框架。该框架从生态系统内部平衡过

程和外部环境驱动因素两个对立面理解生态系统动态, 将生态系统在不同时空尺度上的动态非平衡响应归纳为五类。当环境因素发生较大变化时, 生态系统可能表现出不同状态之间的快速转变, 这种突变往往对生态系统结构与功能产生重大影响。徐驰等(2020)系统阐述了生态系统稳态转换的一般理论和现实案例、识别稳态转换的预警信号以及该理论在生态系统管理与修复中的应用。此外, 生态系统并非被动地响应环境变化。通过生物与生物之间、生物与环境之间的复杂互馈作用, 生态系统可体现出宏观层面的自组织发展。葛振鹏和刘权兴(2020)归纳了生态系统自组织的概念与发展历史, 详细介绍了自组织发生的两个经典理论框架, 即图灵原理和相分离原理以及自组织系统的生态功能。

由于篇幅所限, 本专刊对一些理论生态学研究中的重要议题未作专门阐述, 如生态-进化过程互动、复杂生活史、生态化学计量、生态统计模型、空间模型等。但希望本专刊的出版能作为一个引子, 激发国内同行对理论生态学研究的兴趣和思考, 涌现出更多的理论研究成果。

## 参考文献

- Ge ZP, Liu QX (2020) More than the sum of its parts: Self-organized patterns and emergent properties of ecosystems. *Biodiversity Science*, 28, 1431–1443. (in Chinese with English abstract) [葛振鹏, 刘权兴 (2020) 整体大于部分之和: 生态自组织斑图及其涌现属性. 生物多样性, 28, 1431–1443.]
- Li YZ, Xiao JL, Liu HL, Wang YS, Chu CJ (2020) Advances in higher-order interactions between organisms. *Biodiversity Science*, 28, 1333–1344. (in Chinese with English abstract) [李远智, 肖俊丽, 刘翰伦, 王酉石, 储诚进 (2020) 生物间高阶相互作用研究进展. 生物多样性, 28, 1333–1344.]
- Liu X, Chen LF, Zhou SR (2020) The relationship between biodiversity and infectious disease: Progress, challenge and perspective. *Biodiversity Science*, 28, 1376–1390. (in Chinese with English abstract) [刘向, 陈立范, 周淑荣 (2020) 生物多样性与传染性疾病关系的研究: 进展、挑战与展望. 生物多样性, 28, 1376–1390.]
- Lu MZ (2020) Plant-microbe mutualism: Evolutionary mechanisms and ecological functions. *Biodiversity Science*, 28, 1311–1323. (in Chinese with English abstract) [卢明镇 (2020) 植物-微生物互惠共生: 演化机制与生态功能. 生物多样性, 28, 1311–1323.]
- Luo YQ, Xia JY (2020) The dynamic disequilibrium hypothesis for terrestrial carbon cycle. *Biodiversity Science*, 28, 1405–1416. (in Chinese with English abstract) [骆亦其, 夏建阳 (2020) 陆地碳循环的动态非平衡假说. 生物多样性, 28, 1405–1416.]
- MacArthur RH (1972) *Geographical Ecology*. Harper & Row, New York.
- Marquet PA, Allen AP, Brown JH, Dunne JA, Enquist BJ, Gillooly JF, Gowan PA, Green JL, Harte J, Hubbell SP, O'Dwyer J, Okie JG, Ostling A, Ritchie M, Storch D, West GB (2014) On theory in ecology. *BioScience*, 64, 701–710.
- May RM (1980) (translated by Sun RY) *Theoretical Ecology*. Sinauer, New York. [孙儒泳等译 (1980) 理论生态学. 科学出版社, 北京.]
- McCallen E, Knott J, Nunez-Mir G, Taylor B, Jo I, Fei S (2019) Trends in ecology: Shifts in ecological research themes over the past four decades. *Frontiers in Ecology & the Environment*, 17, 109–116.
- Song CL (2020) Structural stability: Concepts, methods, and applications. *Biodiversity Science*, 28, 1345–1361. (in Chinese with English abstract) [宋础良 (2020) 结构稳定性: 概念、方法和应用. 生物多样性, 28, 1345–1361.]
- Wang SP (2020) Food web structure and functioning: Theoretical advances and outlook. *Biodiversity Science*, 28, 1391–1404. (in Chinese with English abstract) [王少鹏 (2020) 食物网结构与功能: 理论进展与展望. 生物多样性, 28, 1391–1404.]
- Xu C, Wang HJ, Liu QX, Wang B (2020) Alternative stable states and tipping points of ecosystems. *Biodiversity Science*, 28, 1417–1430. (in Chinese with English abstract) [徐驰, 王海军, 刘权兴, 王博 (2020) 生态系统的多稳态与突变. 生物多样性, 28, 1417–1430.]
- Yang LY, Wang RW (2020) Asymmetric interactions in fig-fig wasp mutualism. *Biodiversity Science*, 28, 1324–1332. (in Chinese with English abstract) [杨丽媛, 王瑞武 (2020) 榕树-榕小蜂互惠合作系统中的非对称性博弈. 生物多样性, 28, 1324–1332.]
- Yu WB, Li SP (2020) Modern coexistence theory as a framework for invasion ecology. *Biodiversity Science*, 28, 1362–1375. (in Chinese with English abstract) [于文波, 黎绍鹏 (2020) 基于现代物种共存理论的入侵生态学概念框架. 生物多样性, 28, 1362–1375.]
- Zhang DY (2000) *Researches on Theoretical Ecology*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [张大勇 (2000) 理论生态学研究. 高等教育出版社, 北京.]
- Zhang DY, Wang SP, Liu QX, Tao Y, Wang RW (2020) Research advances in theoretical ecology. In: *Progresses of Ecological Research in China in the Past 40 Years* (ed. Ecological Society of China), pp. 1–16. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张大勇, 王少鹏, 刘权兴, 陶毅, 王瑞武 (2020) 理论生态学研究进展. 见: 中国生态学学科40年发展回顾(中国生态学会主编), 1–16页. 科学出版社, 北京.]
- Zheng XD, Li C, Feng TJ, Tao Y (2020) Introduction of stochastic evolutionary stability. *Biodiversity Science*, 28, 1304–1310. (in Chinese with English abstract) [郑秀灯, 李聪, 冯天娇, 陶毅 (2020) 随机进化稳定性研究进展. 生物多样性, 28, 1304–1310.]

(责任编辑: 时意专)