

生态学研究方法论: 需求牵引、假说驱动、多层次综合、研究过程尺度匹配、定性定量结合、应用验证

王洪铸

ECOLOGICAL RESEARCH METHODOLOGY: PROBLEM ORIENTATION, HYPOTHESIS DRIVE, MULTI-LEVEL ANALYSIS, STUDY-PROCESS SCALE MATCH, QUALITATIVE-QUANTITATIVE APPROACHES, AND APPLICATION TESTS

WANG Hong-Zhu

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.7541/2025.2024.0321>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

基于Ecopath模型的漳泽水库生态系统特征及鲢、鳙生态容量评估

ECOLOGICAL SYSTEM CHARACTERISTICS AND ECOLOGICAL CAPACITY OF *HYPOPHTHALMICHTHYS MOLITRIX* AND *ARISTICHTHYS NOBILIS* IN THE ZHANGZE RESERVOIR BASED ON ECOPATH MODEL

水生生物学报. 2024, 48(9): 1553–1565 <https://doi.org/10.7541/2024.2023.0342>

三峡水库水生态系统健康评价

ASSESSING THE ECOLOGICAL HEALTH STATUS OF THE THREE GORGE RESERVOIR

水生生物学报. 2019, 43(S1): 49–55 <https://doi.org/10.7541/2019.166>

基于Ecopath模型的千岛湖生态系统结构和功能分析

ANALYSIS ON THE ECOSYSTEM STRUCTURE AND FUNCTION OF LAKE QIANDAO BASED ON ECOPATH MODEL

水生生物学报. 2021, 45(2): 308–317 <https://doi.org/10.7541/2021.2019.128>

基于Ecopath模型的鄱阳湖生态系统“十年禁渔”效果评估

EVALUATION OF THE EFFECTS ON “10-YEAR FISHING BAN” IN POYANG LAKE ECOSYSTEM BASED ON ECOPATH MODEL

水生生物学报. 2024, 48(8): 1402–1413 <https://doi.org/10.7541/2024.2023.0429>

基于周丛藻类的雅鲁藏布江流域水生态系统健康评价

USING PERIPHYTON ALGAE TO ASSESS STREAM CONDITIONS OF YARLUNG ZANGBO RIVER BASIN

水生生物学报. 2022, 46(12): 1816–1831 <https://doi.org/10.7541/2021.2021.039>

长江河流-泛滥平原生态系统面临的威胁与整体保护对策

THE YANGTZE RIVER-FLOODPLAIN ECOSYSTEM: MULTIPLE THREATS AND HOLISTIC CONSERVATION

水生生物学报. 2019, 43(S1): 157–182 <https://doi.org/10.7541/2019.178>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

综述

doi: 10.7541/2025.2024.0321

CSTR: 32229.14.SSSWXB.2024.0321

生态学研究方法论: 需求牵引、假说驱动、多层次综合、 研究-过程尺度匹配、定性定量结合、应用验证

王洪铸

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

摘要: 生态学是研究生物与环境关系的科学, 目的是解决人类面临的生态环境问题。然而, 不少生态研究结果不能可靠地解释、预测野外现象, 更无助于实际问题的解决, 其根本原因是方法论出了问题。与物理系统不同, 生态系统是复杂适应系统, 由具有独特内在性质的适应主体组成; 子系统种类多, 非线性相互作用类型多; 系统不同层次间相互作用不稳定。根据这些特点, 基于科学哲学原理、复杂性科学理论及生态学研究成功案例, 文章首次提出生态学研究方法的六个原则, 建立了生态学研究范式。原则1: 需求牵引。社会需求是科技发展的根本驱动力。生态学本质上是一门应用科学, 故更应注重需求牵引, 提出与解决实际生态环境问题密切相关的科学问题。原则2: 假说驱动。假说-演绎法是现代科学研究的基本范式。这对复杂适应系统的研究显得尤为重要, 好的假设可使我们从复杂现象中抓住解决科学问题的突破口, 开展直奔主题式的研究设计。原则3: 多层次综合分析。由于不同层次间作用动态变化, 且各层次成员间普遍存在非线性相互作用, 故对此类系统的研究应进行多层次综合分析。至少要考虑三个层次, 即现象发生的中心层次及其邻近的高、低两个层次。首先应对中心层次宏观量进行归纳分析, 建立经验关系即宏观格局, 进而探讨宏观格局与高层次背景及历史演化的关系, 然后开展宏观格局的低层次机制研究。原则4: 研究尺度与过程尺度相匹配。研究尺度与所研究现象相关过程的尺度不匹配是导致众多生态研究结论不可靠的最重要原因。尺度不匹配有两种类型: 实验与现象的时间、空间和组织尺度不匹配; 调查数据分析尺度与相关过程尺度不匹配。因此, 生态研究尺度必须与过程尺度相匹配。首先必须开展野外观测, 开展恰当尺度的分析, 然后在近自然系统开展长时间模拟实验, 证实野外结论, 分析机制; 中小宇宙实验应能模拟相关生态过程。原则5: 定性机制与定量模型相结合。对于适应系统, 精确的定量关系难以建立, 其原因是变量异质性、难以运用统计量演绎法。据此特点, 适应系统研究应首先阐明定性机制, 即建立概念模型。定性机制很重要, 不仅自身就有解释、预测能力, 而且为定量模型提供坚实的基础; 只有基于机制, 定量模型才能具有更强的普适性和预测能力。为了减少变量异质性的影响, 可在不同区域对定量模型进行率定, 以提高预测能力。原则6: 应用验证。除实验验证外, 应不断进行应用验证, 以检验所得规律是否真正有助于解决实际问题的, 并确定其适用范围。

关键词: 科学哲学; 复杂适应系统; 生态系统; 物理系统; 研究范式

中图分类号: Q14 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2025)01-012502-14



生态学是研究生物与环境关系的科学, 目的是解决人类面临的生态环境问题。然而, 不少生态研究结果不能可靠地解释、预测野外现象, 更无助于实际问题的解决; 根本原因是研究方法出了问题。本文系统研究了生态学研究方法论。首先, 介

绍科学哲学的基本概念, 举例说明科学研究的一般方法, 系统阐明科学理论的发展过程与评判标准; 然后, 介绍复杂物理系统和复杂适应系统的相关理论, 比较物理系统和生态系统的研究方法的异同, 进而首次提出生态学研究方法论六个原则, 建立生

收稿日期: 2024-08-27; 修订日期: 2024-09-30

基金项目: 湖北省重点研发计划(2022BCA072)资助 [Supported by the Key R & D Program of Hubei Province (2022BCA072)]

通信作者: 王洪铸(1967—), 男, 博士, 研究员; 主要从事底栖生物与大河生态研究。E-mail: wanghz@ihb.ac.cn

态学研究范式;最后,举例说明生态学研究方法。

1 基本概念

科学是反映自然、社会、思维等的客观规律的分科的知识体系,即被实践检验的理论体系。自然科学以观察和实验的经验证据为基础,对自然现象进行描述、理解和预测。

科学哲学(Philosophy of science)(即自然辩证法的科学观部分)是以自然科学为分析和研究对象的哲学学科,主要探讨科学知识的本质、获取方法、评价标准、逻辑结构和目的等,旨在提供关于科学知识及其发展的逻辑性、历史性和社会制约性模型^[1]。

经典的归纳是指由具体事实概括出一般结论的推理。广义的归纳是指从经验到理论的认识法^[2],大致分为4类:(1)枚举归纳法,即通过列举大量事实得出一般结论,如简单枚举法,探寻因果联系的穆勒五法,即求同法、求异法、求同求异并用法、共变法、剩余法。(2)数理统计法,即以概率论为基础开展数据分析,得出统计规律。(3)类比推论法,即根据两个对象某些属性相同或相似,推断其他属性亦相同或相似。它从观察个别现象开始,类似于归纳,但不是从特殊到一般,而是从特殊到特殊。例如,声和光均有直线传播、反射、折射、干涉等属性,故推论:声有波动性,光也有波动性。(4)直觉归纳法,即通过单个或少量事实的观察思考提出理论假说。例如,凯库勒思考苯结构达12年之久,突然有一天梦见一条蛇首尾相接而提出苯环设想,这或许与他的建筑美学修养、对蛇形手镯的深刻印象有关。除完全归纳法外,归纳是或然性推理,形成的假说经科学验证后可成为真理(见后文)。

经典的演绎是指由一般原理推出特殊情况下结论的推理。广义的演绎是指从真理前提推出必然结论的方法,包括逻辑推理和数学证明^[2]。

2 假说驱动的研究范式

假说-演绎法是最重要的科学研究方法,现在主要采用下列模型:

$$P \cdots \cdots H \propto O_c \rightarrow H_c$$

该模型表明:研究必需从解决问题(P)入手,通过归纳猜测即所谓智力突变(……),导出一个假说(H),然后推演出(\propto)必然的可观察的检验陈述(O_c);若这些陈述被证明是正确的,则假说被确证(\rightarrow)为科学理论(H_c)。

研究始于问题,这是假说-演绎模型的关键。研究者必需首先依据已有知识以假说的形式给出

问题的答案,然后才能决定如何开展观察和实验。

假说-演绎研究方法大致始于哥白尼时代,完善于牛顿时代,随后逐渐推广应用于各个领域。下面以万有引力定律^[3-4]和孟德尔遗传定律^[5]的发现和验证加以说明。

牛顿万有引力定律的发现有两个重要的基础。一是伽利略创立的动力学,他非正式地提出了惯性定律,揭示了物体在重力作用下运动的规律(如自由落体运动、抛体运动)。二是开普勒定律关于行星运动的三大定律;当时有学者推测椭圆运动是太阳和行星间的引力导致的。

地球对周围物体的引力与天体间的引力是否为同一种力?牛顿在家乡躲避瘟疫时开始思考这个问题。按照伽利略的抛体运动定律,牛顿认为月球和其他行星的轨道运动与抛射物体的运动相似,或者是后者的一种极限情形(附图1)。他说:“同年(1666年)我开始想到重力延伸到月球轨道,并且从开普勒定律即行星公转周期的平方与轨道半径的立方成正比,推导出行星维系于其轨道上的力必定反比于它们到其环绕中心距离的平方。因而,对比保持月球在其轨道上的力和地球表面上的重力,我发现它们极其接近。”

经过20多年的仔细研究,牛顿时于1687年在《自然哲学之数学原理》上发表了后来被称之为万有引力定律的研究结论,其现代表述为:任何两个物体均相互吸引,引力的大小与两个物体质量乘积成正比,与它们之间距离的平方成反比。根据该规律,他预测:地球自转使得两极稍扁、赤道略鼓,故同质量物体的重量随地理位置而变化,这个结论后来被实测数据验证;揭示了哈雷彗星的周期运行规律,被历史资料和后来观测的验证;成功解释了潮汐、岁差等现象。

后来,万有引力定律得到广泛应用和验证。1797年,卡文迪许用改进的扭秤测量了铅球之间的引力,验证了小物体之间也有引力,并测定了引力常数,从而完善了万有引力定律。1846年发现了勒维烈和亚当斯用万有引力定律预测的海王星。

万有引力研究的假说-演绎步骤总结如下:

科学问题(P):地球上引力与天体间引力的同一性及引力计算公式。

科学假说(H):两种引力是同一种力,且引力大小正比于质量、反比于距离。

可观察的检验陈述(O_c)及验证:

物体重量随在地球的地理位置而变化,被验证;
哈雷彗星的运行规律,被验证;

小物体间相互吸引,被验证;

预测海王星, 被验证;
 其他许多预测, 被验证。
 科学理论(H_c): 万有引力公式:

$$F=G\frac{m_1m_2}{r^2}$$

式中, F 为物体间引力, m_1 & m_2 为物体质量, r 为物体间距离, G 为引力常数。

牛顿力学体系(三大运动定律、万有引力定律)在建立后的200多年里被认为可解释自然界的一切力学现象, 后人只需修修补补。然而, 牛顿理论在20世纪上半叶被动摇了。相对论和量子力学表明: 牛顿力学不适用于特别巨大的或速度极快的物体及亚原子微粒^[6]。因此, 任何真理均有适用范围, 均需不断接受检验。

孟德尔遗传定律是生物学上成功运用假说-演绎法的典范。首先, 孟德尔用豌豆分别开展了7对相对性状(如: 高茎/矮茎、花顶位/侧位)的杂交实验, 发现F1代均只呈现一种性状(如高茎、顶位), 他称之为显性性状, 相对的则为隐性性状(如矮茎、侧位)。然后, 他用F1代进行自交实验, 发现F2代出现性状分离, 显性与隐性性状个体(植株)数的比率接近3:1; 他设想其中显性个体可分为纯合体和杂合体两类, 杂合体后代的显隐性个体数比率为3:1, 并用F3代自交实验进行了证实。为揭示上述现象的机制, 他提出了后来所称的遗传因子假说: 每种生物性状决定于来自亲本生殖细胞的成对细胞因子, 且因子分为显性和隐性(附图2)。根据该假说, 他预测Fn代显性纯合体、杂合体、隐性纯合体的个体数比率为 $(2^{n-1}-1):2:(2^{n-1}-1)$, 并用F4-F6代的自交实验加以证实。他预测多对相对性状杂交实验后代性状组合的个体数比率, 并用2—3对相对性状的实验加以验证, 从而发现了性状自由组合规律。此外, 他还用两种菜豆作实验, 结果与预测基本一致。

孟德尔研究的假说-演绎步骤总结:
 科学问题(P): 生物性状的遗传规律。

豌豆杂交实验与统计分析:

- F1代个体只有一种性状;
- F2代两种性状个体数的比率接近3:1;
- F3代两种性状个体数的比率接近5:3。

科学假说(H): 遗传因子假说。

可观察的检验陈述(O_c)及验证:

- 预测豌豆F4—6代显隐性性状个体数比率, 被验证;
- 预测豌豆2—3对性状自由组合的个体数比率, 被验证;
- 预测两种菜豆的杂交实验结果, 被验证。

科学理论(H_c): 生物性状决定于遗传因子。

孟德尔理论在发表后被遗忘了30—40年, 被重新发现后极大地促进遗传学的发展, 随后的研究发现: 遗传因子即基因是染色体上的具有遗传效应的DNA片段, 或RNA病毒的RNA片段。

3 科学理论的发展过程与评判标准

科学理论发展的循环过程见图1。科学研究的驱动力分为两个层次。第一, 社会需求。科学技术促进社会进步, 反过来社会需求又极大地促进科技发展。恩格斯说: 社会一旦有技术上的需要, 这种需要就会比十所大学更能把科学推向前进。淀粉人工合成就是典型的社会需求驱动。2021年9月, 《科学》发表了中国科学院天津工业生物技术研究所马延和团队重大突破性成果^[7], 国际上首次实现了二氧化碳到淀粉的从头合成, 奠定了农业工业化(“空气变馒头”)的科学基础。该研究的驱动力是国家需求, 即节约土地、节约淡水、消纳二氧化碳。第二, 个人兴趣, 包括与生俱来的和后天培养的两种。就个别研究而言, 个人兴趣可能是主要驱动力, 如上节所述牛顿、孟德尔的工作。但就科学体系而言, 社会需求则是主要驱动力。例如, 力学、遗传学的全面发展就是因为它们非常有用, 故有更多人积极参与研究。因此, 个人兴趣最好与社会需求相结合, 这样就能得到更多的正反馈, 反之则可能得不到正反馈, 甚至是负反馈。

科学理论评判标准有四个。第一, 能够直接或间接地解决实际问题。如上所述, 科学技术应该促

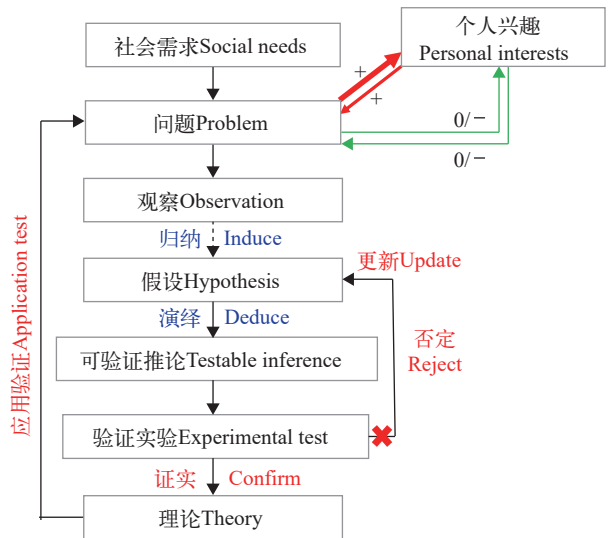


图1 科学理论发展的循环过程

Fig. 1 The cyclical process of scientific theory development

进社会进步。即使是纯基础研究也应当间接地服务于应用。当然,不能要求每个科学家都明确指出其每一个研究结果的用途,但是,所在科学家群体的系统研究结论必须服务于应用,否则就得不到社会的支持。第二,能够不断地通过实验和应用验证。理论得到验证越多,其可靠性就越高,适用范围就更明晰。若发现验证结果与假设预测不一致,也不能必然归咎于假设,还需要检查辅助假定是否正确^[2]。例如,当发现天王星轨道不符合万有引力定律的预测时,布瓦尔怀疑“太阳系所有行星已知”这个辅助假定,预言太阳系存在一颗未知行星,从而导致了海王星的发现。若假设真的被否定,则需要提出新的假设,然后再进行验证,直到建立科学理论。第三,简单,即以尽可能少的原理解释一定领域内所有已知事实。例如,牛顿基于惯性定律等三条定律建立了经典力学体系,孟德尔用遗传因子假说解释许多遗传现象。在科学的美学准则中,最重要的就是简单性原则,最著名的表述即奥卡姆剃刀原理:如无必要,勿增实体。牛顿说:除了真的和足以说明现象的那些原因外,不应当在自然界中采纳别的原因。爱因斯坦认为:科学的伟大目标就是寻求一个能把观察到的事实联系在一起的思想体系,它将具有最大的简单性^[2]。第四,有较强的解释和预测能力。适用范围越广越好,预测结果越准越好。例如,由于普适性和准确性更强,万有引力定律较先前的理论就更加科学。

4 复杂系统及其研究方法

系统是相互作用和相互依赖的若干组成部分(子系统)结合成的具有特定功能的有机体。若通过对子系统的了解,不能对系统的性质做出完全的解释,该系统即被称为复杂系统。与许多物理、社会系统一样,生物系统和生态系统是复杂系统。复杂系统由极大或中等数量的子系统组成,且子系统间存在许多相互作用^[8]。下面介绍复杂系统理论的基本知识及相关研究方法。

4.1 复杂系统的等级理论

等级理论(Hierarchy theory)是1960年代以来发展的关于复杂系统结构、功能和动态的理论^[8-10]。复杂系统具有等级形式,每个层次均由多个子系统组成(附图3)。子系统对低层次表现出整体特性,而对高层次则表现出从属组分的受制约特性。高层次具有时空尺度大、频率和速度低的特征,低层次则尺度小、变化快。子系统间的作用强度大于层次单元间的。等级系统表明各种自然过程有其特定的时空尺度,同时为研究复杂系统提供了基本

框架。研究所处的中心层次既受高层次的制约,又包含低层次。若高层次变化足够慢,其制约因素对中心层次可视为常数;低层次则是中心层次形成的机制。

复杂系统最显著的特征是涌现性(Emergence),即系统具有不能通过子系统性质(变量 x_i)加和而获得的性质(变量 f)^[11],公式为 $f \neq \sum a_i x_i$,式中 a_i 为常数。例如,水的性质(如4℃时密度最低)就不能从水分子的性质加和获得,更不能从氢氧原子的获得。又如,种群出生率就不能从个体的性质简单获得。涌现性表明子系统间存在非线性相互作用,导致整体大于部分之和:整体具有部分及其总和所没有的新的属性或行为模式,一旦把整体还原为互不相干的各部分,这些属性和行为便不复存在。涌现性导致等级系统的形成:子系统自组织聚集构成系统,系统又构成更高层次的系统,重复 n 次后形成 $n+1$ 级层次组织。

4.2 复杂物理系统和复杂适应系统

复杂物理系统和复杂适应系统是诸多复杂系统中的两种典型类型^[11-16],其特性差别很大(表1)。

复杂物理系统由无生命子系统组成,子系统及其相互作用简单,大者如地球大气系统,小者如一瓶水。以后者为例,该系统依次由水分子、氢氧原子两个层次组成,子系统内在性质相同(分子和原子组成不变),只是运动性能(速度等)不同、位置不同,种类较少(1种分子、2种原子),子系统间非线性相互作用类型少且稳定(氢键、共价键),不同层次间相互作用稳定;若水瓶封闭,与外界没有物质、能量交换,系统状态不随时间变化而变化,即系统处于平稳态,若水瓶开放,则系统处于非平稳态。

复杂适应系统由适应主体(Adaptive agent,又称智能体)组成,子系统及其相互作用复杂。每个主体从与其他主体及环境交互作用中不断地“学习”,发生适应性变化,从而促进整个系统发生不可逆的演化。该类系统包括生物、生态、经济和社会系统。举例说明,生物群落由种群、个体两个层次组成,每个子系统均具独一无二的内在性质(如基因组),其是历史因子(如遗传)作用的结果,且发生变异;子系统的种类很多(如物种多样性、表型多样性);子系统不断发生适应性变化(参见下文:演化等级理论;图2);子系统间非线性相互作用类型多(捕食等种间关系、竞争等种内关系),且变化(随种类演替、个体发育等而变化),不同层次间相互作用不稳定(参见下文:演化等级理论;图2);系统开放,物质、能量和信息不断在系统与环境及系统内部流动循环,驱动各种生态过程,从而维持生物多样性。

4.3 生态-社会复杂适应系统的演化等级理论

演化等级[Panarchy=Pan (变化莫测的潘神)+ Hierarchy]理论关注的对象是生态、经济和社会系统, 强调这些复杂适应系统的各个等级不断发生演化^[17-20]。演化等级系统的主要特点是各级子系统发生适应性循环(Adaptive cycle), 且不同层次间相互作用动态变化。

在适应性循环中, 系统的下列三个属性决定变化趋势: (1)潜力(Potential)/财富(Wealth): 系统拥有的各种资源(财富), 决定未来变化的可能范围(潜力)。(2)连通度(Connectedness)/控制力(Controllability): 系统避免离开原来状态的能力(控制力或抵抗力), 取决于系统内部组分联系的紧密度(连通度)。(3)恢复力(Resilience): 系统受到干扰后恢复

到原来状态的能力。

适应性循环可分为4个阶段, 下面以生态系统为例加以说明。(1)开发(Exploitation)阶段, 即r期: 演替初期, 占优势的r对策者(扩散力强、繁殖力强、个体小、生长快、寿命短)对干扰区资源(营养、能量等)快速利用, 故称为r期。(2)保存(Conservation)阶段, 即K期: 演替顶级阶段, K对策者(扩散力弱、繁殖力弱、个体大、生长慢、寿命长)占优势, 大部分资源保存在生物体内, 故称为K期。(3)释放(Release)阶段, 即Ω期: 系统突变, 资源释放到环境, 例如, 浅水湖泊从沉水植物优势突变为浮游藻类优势, 森林火灾。(4)重组(Reorganization)阶段, 即α期: 突变后系统重新组织, 生态系统可能重复上一循环, 也可能进入新循环(图 2); 例

表 1 复杂物理系统和复杂适应系统的特性比较

Tab. 1 Comparison of characteristics between complex physical systems and complex adaptive systems

特性 Characteristic	复杂物理系统 Complex physical system	复杂适应系统 Complex adaptive system
系统和子系统内在性质 Inherent properties of system & subsystems	系统和各类子系统内在性质相同或相似, 不发生变化 Properties of system and each subsystem type identical or similar, no change	系统及每个子系统为适应主体, 具有独特内在性质, 其是历史因子作用的结果, 且可发生变异 Properties of each adaptive agent (i.e. system, each subsystem) unique, resulting from historical factors, and mutable
子系统种类数 Number of subsystems	少 Few	多 Many
系统和子系统动态 Dynamics of systems & subsystems	系统和子系统因运动而位移 Systems & subsystems move only	每个主体从与其他主体及环境交互作用中不断地“学习”, 发生适应性变化 Each agent continuously “learns” from interactions with other agents and environment, undergoing adaptive changes
子系统间非线性相互作用 Nonlinear interactions between subsystems	类型少且稳定 Few unchangeable types	类型多且变化 Many changeable types
层次间相互作用 Interactions among system levels	稳定 Stable	不稳定 Unstable
系统与环境间的物质、能量和信息交换 Exchange of matter, energy, and information between system and environment	是/否 Yes/No	是 Yes
系统状态 System state	非平稳态/平稳态 Non-stationary/stationary state	非平稳态 Non-stationary state

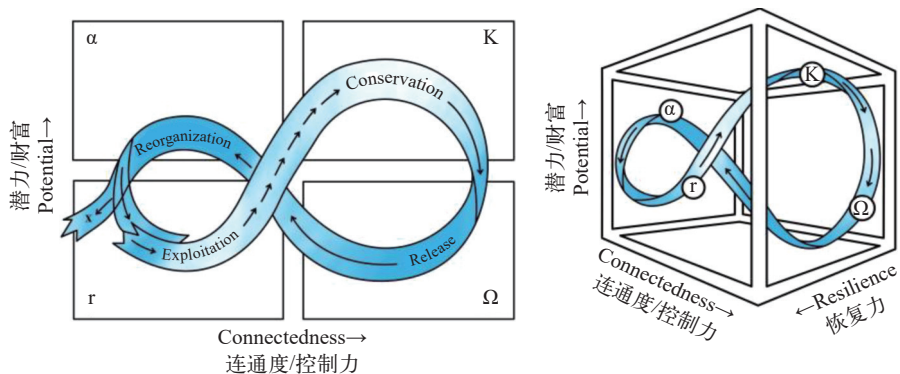


图 2 生态系统适应性循环的四个阶段(r, K, Ω, α)^[17]

Fig. 2 Four phases of ecosystem adaptive cycles (r, K, Ω, α)^[17]

短箭头, 慢变化; 长箭头, 快变化; X, 离开原循环, 进入新循环

Short arrows, slow change; long arrows, rapid change; X, exit from the original cycle and enter a new cycle

如,若营养流失严重,或外来种入侵占优,生态系统将进行另外一种状态。在上述过程中,系统的属性发生变化,例如,从r期到K期,系统潜力和连通度上升,恢复力下降。

不同层次循环间相互作用动态变化。当低层次发生突变即从K期到Ω期时,该变化可能传递到高层次,这被称为“反抗”(Revolt)。例如,多处草木小火可联合引发大范围的森林火灾。高层次处于恢复力弱的K期(如成熟森林)时,“反抗”更可能发生。当低层次处于α期时,其恢复受到高层次的影响,被称为“记忆”(Remember)。例如,当小块林地发生火灾后,森林为其恢复提供动植物的种源(图3)。

由于不同适应性循环及其驱动机制发生在离散的尺度,关键变量应沿等级间断分布。这在动物个体大小、城市大小、公司大小等方面得到验证。动物个体大小间断分布,不同动物感知不同内在尺度(Inherent scales)的栖息地^[21](图4);同一层次的种间相互作用大于不同层次间的(附图4)。在受人类影响的景观,同一层次动物体重组边缘的种类更易濒危灭绝,也更易入侵其他地区^[22]。

4.4 物理系统和生态系统的研究方法

自然系统无边无界。为方便研究,根据等级系统理论,研究系统可限定在一定时空范围的若干层

次。在物理系统中,由于层次间相互作用稳定,研究系统常限定在两个层次,即系统和子系统,系统上层次的作用被视为常数^[10]。在适应系统中,层次间相互作用常发生变化,故需要考虑多层次。

表2和图5列出了三种典型研究系统^[11-16, 23]。研究方法均是假说-演绎法,但具体方法随系统特性而变化,详述如下。

两层次物理小系统 子系统数量较少,系统

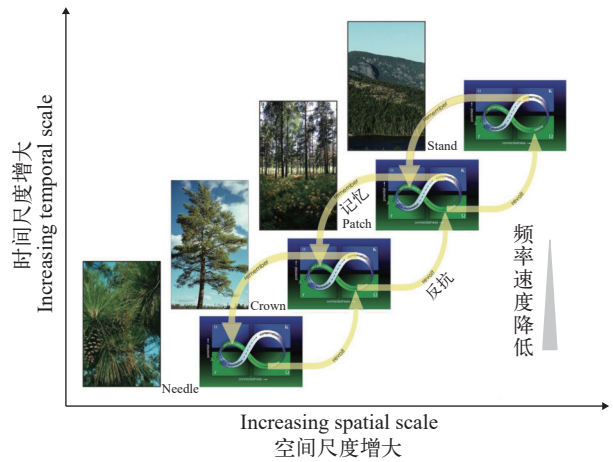


图3 生态系统适应性循环的等级结构示意图^[20]

Fig. 3 Hierarchical structure of ecosystem adaptive cycles^[20]

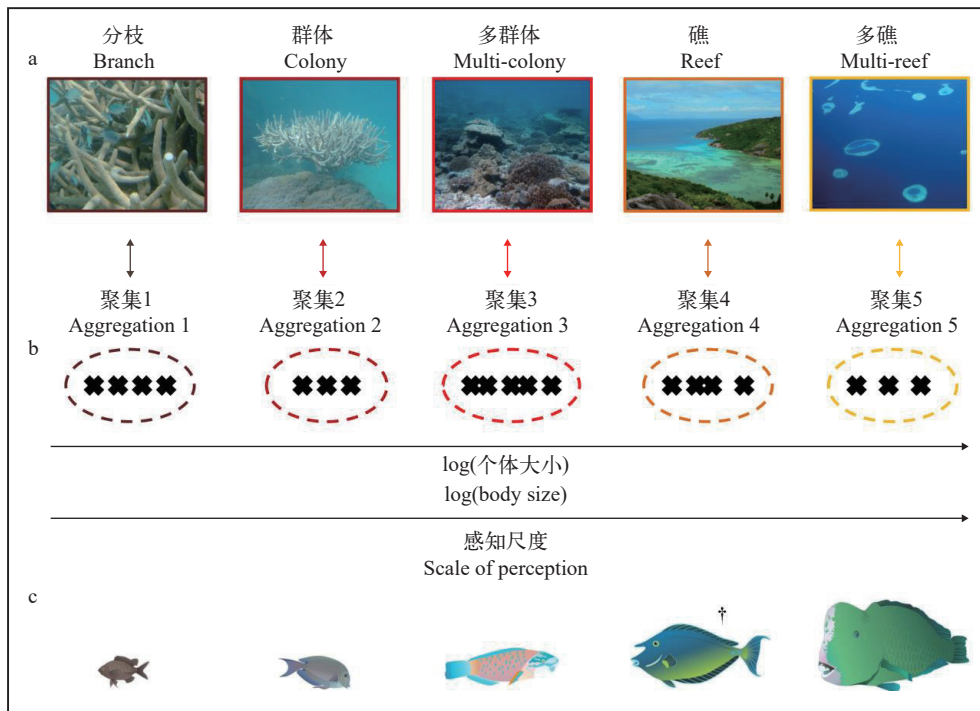


图4 栖息地结构尺度和个体大小分布间断性的关系^[21]

Fig. 4 Relationship between scales of habitat structure and discontinuities in body size distributions^[21]

a. 珊瑚礁栖息地等级; b. 鱼类个体大小不连续分布; c. 各集群的代表鱼类; ✱. 物种

a. Discontinuous hierarchy of scale for structure and resources within a reef ecosystem; b. A discontinuous fish body size distribution; c. Representative species from each of the five aggregations; ✱. species

行为可从子系统相互作用直接综合而成。小者如两个弹性球碰撞组成的系统, 大者如太阳与八大行星组成的系统。系统变量(如引力)和子系统变量(如质量、速度)可被精确测量。规律研究采用变量归纳法: 或基于实验(如关于碰撞的规律), 或基于观

察-实验相结合(如万有引力定律), 首先得出变量观测值的经验关系, 然后上升为普适规律。运用定量规律(如牛顿力学), 系统的行为(如两球和行星运动)可得到准确解释与预测。

两层次物理巨系统 子系统数量巨大, 系统

表 2 三种典型研究系统的特性及研究方法

Tab. 2 Characteristics and research methods of three typical study systems

特性/方法 Characteristics/Methods	两层次物理小系统 Two-level physical small systems	两层次物理巨系统 Two-level physical huge systems	多层次适应系统 Multi-level adaptive systems
子系统内在性质 Subsystem inherent properties	相同或相似, 不变 Identical or similar, unchangeable	相同或相似, 不变 Identical or similar, unchangeable	独特, 遗传变异 Unique, hereditary & mutable
子系统种类 Subsystem types	单一 Single	少 Few	多 Many
子系统数量 Number of subsystems	少 Small-number	巨大 Large-number	中等 Middle-number
子系统动态 Subsystem dynamics	仅位移 Move only	仅位移 Move only	适应性变化 Adaptive changes
系统行为研究方法 System behavior research methods	系统行为可从子系统相互作用直接综合而成; 变量归纳法 System behavior can be directly synthesized from subsystem interactions; induction based on system & subsystem variables	系统行为不能从子系统相互作用直接综合而成; 宏观量归纳法、微观统计量演绎法 System behavior cannot be directly synthesized from subsystem interactions; induction based on system variables; deduction based on subsystem statistical variables	系统行为不能从子系统相互作用直接综合而成; 多层次综合分析-定性定量相结合法 System behavior cannot be directly synthesized from subsystem interactions; multi-level comprehensive analysis, qualitative-quantitative approaches combination
系统和子系统变量定量 Quantification of system and subsystem variables	变量同质, 能被精确测量 Homogeneous variables, can be measured precisely	变量同质; 系统变量能被精确测量, 但子系统不能 Homogeneous variables; system variables can be precisely measured, but subsystem variables cannot	变量异质, 只能近似定量 Heterogeneous variables, can only be quantified approximately
定量规律型式 Quantitative rule format	系统变量与子系统变量间的定量关系 Quantitative relationships among system & subsystem variables	系统变量间定量关系, 系统变量与子系统统计值的定量关系 Quantitative relationships among system variables & among system variables and subsystem statistical variables	多层次变量间的近似定量关系 Approximate quantitative relationships among multi-level variables
定量规律预测能力 Predictive power of quantitative rules	很强 Very strong	很强-强 Very strong-strong	较强-较弱 Strong to weak

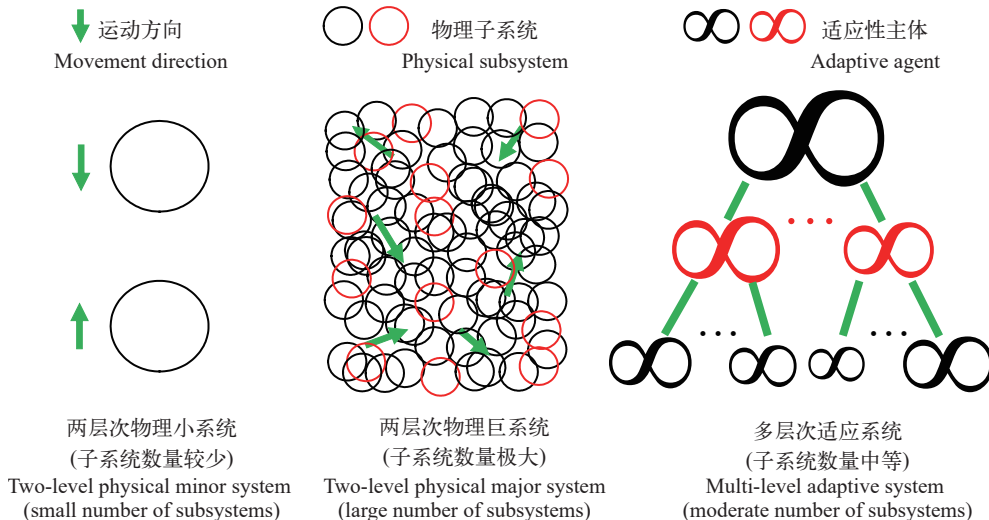


图 5 三种典型的研究系统

Fig. 5 Characteristics and research methods of three typical study systems

行为不能从子系统相互作用直接综合而成,如由气体分子组成的气体系统。系统变量(如压强、温度、内能、功、热量)可被精确测量,而子系统的(如单个分子的质量、速度、能量等)不能被直接测量。系统规律研究采用两种方法:(1)宏观量归纳法,典型代表如经典热力学法,即基于实验和观察得出系统变量的经验关系,然后上升为普适规律(如热力学第二定律)。(2)微观统计量演绎法,典型代表如统计力学法,即在合理假设的理想状态下(如气体分子为质点、弹性碰撞),基于单个子系统的统计平均值,运用普适规律(如牛顿力学)推导出各种定律;根据宏观量与微观量平均值的对应关系(如气体压强正比于单位体积的分子数和分子平均动能),微观法结论可阐明宏观规律(如气体体积与压强成反比)的微观机制。宏观法的结论来自经验、把握整体,而微观法的来自推导、侧重机制,两者相互印证、缺一不可,协同构建更为普适的理论体系^[24]。

多层次适应系统 不同层次的子系统数量中等,系统行为不能从子系统相互作用直接综合而成。此类系统十分复杂,下面以生态系统为重点说明研究应遵循的6个基本原则(图6)。

原则1: 需求牵引

如前文所述,社会需求是科技发展的根本驱动力。生态学本质上是一门应用科学,目的是解决人与自然的和谐问题,故更应注重需求牵引,提出与解决实际生态环境问题密切相关的科学问题。

原则2: 假说驱动

如前文所述,假说-演绎法是现代科学研究的基本范式。这对复杂适应系统研究显得尤为重要,好的假设可使我们从复杂现象中抓住解决科学问题的突破口,开展直奔主题式的研究设计。

原则3: 多层次综合分析

由于不同层次间作用动态变化,且各层次成员间普遍存在非线性相互作用,故对此类系统的研究应进行多层次综合分析。至少要考虑三个层次,即现象发生的中心层次及其邻近的高、低两个层次。首先应对中心层次宏观量进行归纳分析,建立经验关系即宏观格局,进而可分析宏观格局与高层次背景及历史演化的关系,然后开展宏观格局的低层次机制分析,最后建立概念模型,得出普适规律。

原则4: 研究尺度与过程尺度相匹配

研究尺度与所研究现象相关过程的尺度不匹配是导致众多生态研究结论不可靠的最重要原因。不匹配分为两种类型:(1)实验与现象的时间、空间和组织尺度不匹配。生态研究常在中小尺度

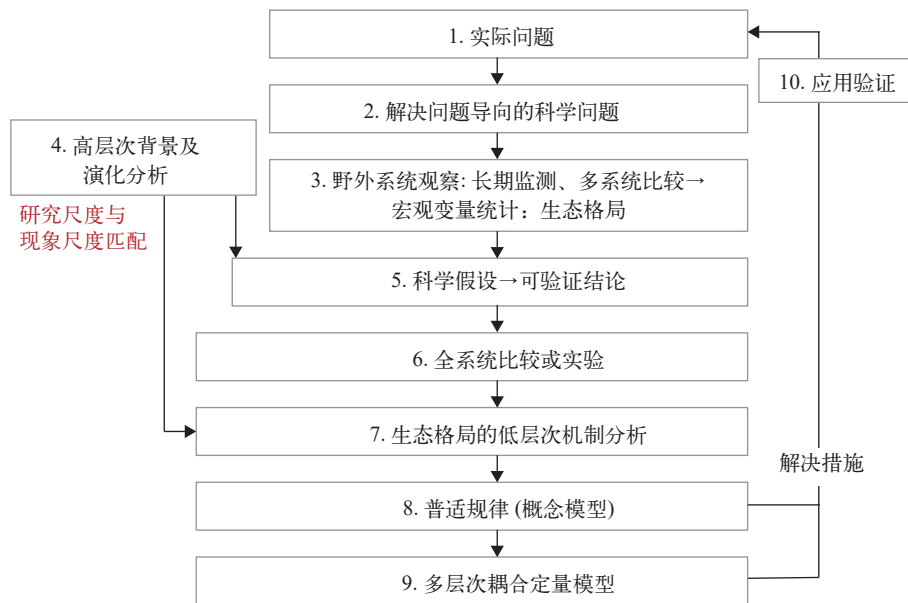


图6 生态学研究方法的六个基本原则: 需求牵引(1—2), 假说驱动(5), 多层次综合分析、研究尺度与过程尺度相匹配(3, 4, 6, 7), 定性机制与定量模型相结合(8, 9), 应用验证(10)

Fig. 6 Six basic principles of ecological research methodology: practical problem orientation (1—2), hypothesis drive (5), multi-level comprehensive analysis & study-process scale match (3, 4, 6, 7), qualitative-quantitative approaches combination (8, 9), application tests (10)

- 1. Practical problem; 2. Problem-solving oriented scientific problem; 3. Field system observation: long-term monitoring & multi-system comparison → macro-variable statistics: ecological patterns; 4. Higher-level context and evolutionary analysis; 5. Scientific hypothesis → testable inference; 6. Whole-system comparison or experiments; 7. Lower-level mechanistic analysis of ecological patterns; 8. Universal rules (conceptual model); 9. Multi-level coupled quantitative model; 10. Application tests

装置(宇宙)中开展模拟实验, 试图说明野外现象。但是, 由于中小宇宙时空尺度小, 且为封闭或半封闭的简单系统(组织尺度小), 许多实验难以模拟与所研究现象匹配的生态过程, 所得结果不能外推。例如, 由于封闭瓶测试不能模拟固氮等过程, 实验得出了水体氮限制的错误结论^[25, 26]。又如, 由于实验系统过于简单(纯水、无底泥、动物饥饿、生物种类少), 不能模拟水体和动物的解毒过程, 小尺度实验得出了氨毒性强的错误结论^[27]。(2)调查分析尺度与相关过程尺度不匹配。驱动不同现象的生态过程发生在不同层次、不同尺度(图 3), 不同的生物感受不同的内在尺度(图 4)。若调查分析的时空尺度不匹配, 则不可能得到正确的结论。例如, 样点尺度分析可很好地确定植物的水深波动需求^[28]; 但是, 同样尺度的分析却不能可靠评估鱼类的水文需求, 基于样点水深、流速等计算的适宜度及可用生境面积与鱼类生物量几乎无关^[29], 因为鱼类活动范围广, 生活史不同阶段需要不同的水文过程。因此, 生态研究尺度必须与过程尺度相匹配。首先必须开展野外观测, 开展恰当尺度的分析, 然后可在近自然系统开展长时间模拟实验, 证实野外结论, 分析机制; 中小宇宙实验应以能模拟相关生态过程为前提。

原则5: 定性机制与定量模型相结合

对于适应系统, 精确的定量关系难以建立。原因有两个: (1)变量异质性(Variable heterogeneity)(新概念)。由于系统及其成员的性质独一无二, 相关变量为异质性, 即变量成员相似但不相同。例如, 结构变量“种群数量”中, 每个个体基因型和表现型与任何其他个体的不同, 当种群数量相等时, 种群间仍有差异; 又如, 在功能变量“初级生产量”中, 不同质的量的作用不同, 如木本植物的可食部分就较少。但是, 在物理系统中, 变量为同质性, 如在变量“水分子数量”中, 温度相同时, 同等数量(巨大)水分子的意义完全一样, 故物理规律的普适性很强。为减少生态变量的异质性, 常把生物划分为相对同质的类群, 如大型植物被分为不同的功能类群。由于变量异质性, 定量关系只能是近似的。(2)难以运用统计量演绎法。系统成员数量不够巨大, 成员间相互作用复杂、难以理想化, 且缺乏预测力强的普适定量规律, 故不能满足统计法的前提条件。

根据上述特点, 适应系统研究应首先阐明定性机制, 即建立概念模型。例如, 前述演化等级理论, 以及达尔文的进化论: 过度繁殖、生存斗争、遗传变异、适者生存。定性机制很重要, 不仅自身就有

解释、预测能力, 而且为定量模型提供坚实的基础; 只有基于机制, 定量模型才能具有更强的普适性和预测能力。由于多层次相互作用动态变化, 模型应进行多层次耦合。为了减少变量异质性的影响, 可在不同区域对定量模型进行率定, 以提高预测能力。例如, 可依据林德曼定律建立不同类型系统的能流食物网模型。当然, 由于有些问题(如进化论)特别复杂, 建立定量模型十分困难或者几乎不可能。在这种情况下, 工作应侧重于定性规律。实际上, 好的定性规律本身就具有很强的普适性和指导性, 如哲学原理。因此, 关于复杂适应系统的研究, 应视对象的特点, 采用定性或定性定量相结合的方法^[23]。

原则6: 应用验证

除实验验证外, 应不断进行应用验证, 以检验所得规律是否真正有助于解决实际问题, 并确定其适用范围。

5 生态学研究方法示例: 湖泊富营养化减控因子及多层次耦合模型

富营养化是水体浮游藻类等初级生产者过度繁盛的现象。减控因子是能够抑制生物过度繁盛的必需因子, 且成本最低^[30]。关于湖泊富营养化减控因子的研究已有详细的综述^[26], 下面介绍其方法论(图 7)。

(1)实际问题

湖泊富营养化是全球普遍存在的严重水环境问题。

(2)科学问题

湖泊富营养化的减控因子及其与浮游藻类总量的定量关系。

(3)科学假设

假设: 磷是减控因子, 而氮不是。理由: 1)磷很可能是野外水体藻类群落的限制因子, 证据: (a)湖泊系统变量统计显示: 浮游藻类总量指数叶绿素 *a* 浓度(Chl. *a*)与总磷浓度(TP)的相关系数高于与总氮浓度(TN)的^[31, 32], 在给定TP时Chl. *a*的变化不受TN的影响, 即Chl. *a*/TP趋向于一个定值, 而在给定TN时Chl. *a*随TP的上升而迅速增加(图 8)^[33]; (b)地质背景分析: 根据岩石圈元素相对含量与植物体元素相对含量的比值, 磷的供给最稀缺^[34]; (c)演化分析: 氮循环是气体型, 大气是最大的氮库, 部分生物(藻类等)进化出固氮机制, 以弥补闪电固氮的不足, 但磷循环是沉积型, 磷主要储藏在岩石和土壤, 且没有类似氮的补充途径。2)水环境中多数磷化合

物溶解度小, 易沉积, 处理成本低, 而水环境中多数氮化合物溶解度大, 处理成本高。磷很可能是限制因子, 且易控制, 故提出上述假设。

(4)全生态系统实验验证

关于仅控磷就可控制富营养化的验证: 加拿大实验湖区的3个全湖实验(3.6—23.7ha, 5—8年; 图9和图10), 中国中宇宙实验(每个800 L, 9个月)、池

塘实验(每个约500 m², 18个月)^[38, 39]。

关于减氮不能控制浮游藻类总量的验证: 加拿大两个全湖(5.0—5.6ha)实验(4—46年; 图10和图11), 中国中宇宙和池塘实验^[38, 39]。

(5)机制分析

对生态系统的子系统固氮藻类及固氮量的分析^[40](图11)显示: 减少氮的输入可大大促进固氮蓝

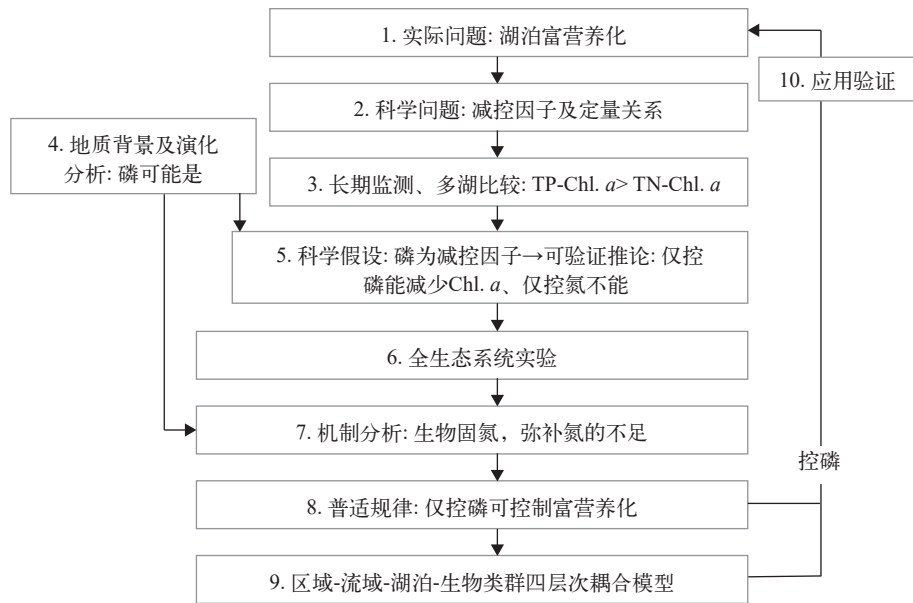


图7 “湖泊富营养化减控因子及多层次耦合模型”研究方法

Fig. 7 Research methods for “Abating factor of lake eutrophication and multi-level coupling model”

Chl. *a*. 浮游藻类叶绿素*a*浓度; TP. 湖水总磷浓度; TN. 湖水总氮浓度

Chl. *a*. chlorophyll *a* concentration of phytoplankton; TP. total phosphorus concentration of water; TN. total nitrogen concentration of water
 1. Practical problem: lake eutrophication; 2. Scientific question: Abating factor and quantitative relationships; 3. Long-term monitoring & multi-lake comparison: TP-Chl. *a* > TN-Chl. *a*; 4. Geological background and evolution analysis: P may be; 5. Scientific hypothesis: P is the abating factor → Testable inference: P control can reduce Chl. *a*, but N control alone cannot; 6. Whole ecosystem experiments; 7. Mechanism analysis: biological N fixation compensates for N deficiency; 8. Universal rule: P control only can abate eutrophication; 9. Four-level coupled model: Region-Watershed-Lake-Guild; 10. Application tests

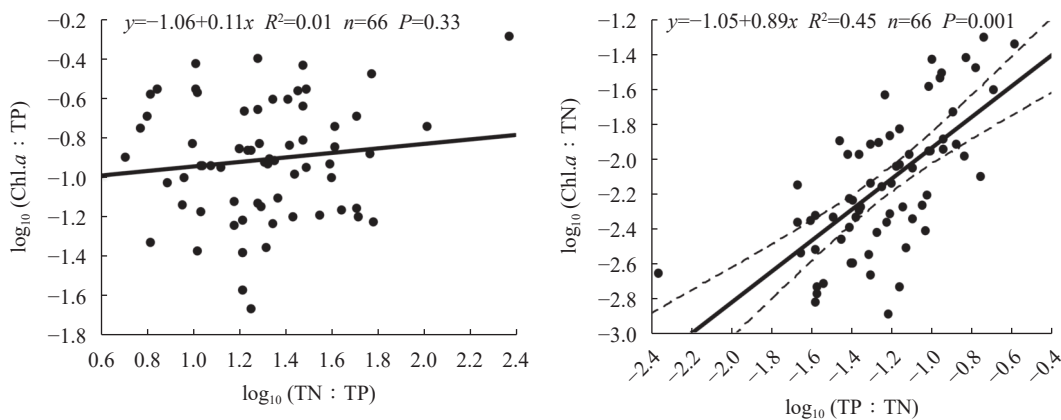


图8 长江中下游湖泊Chl. *a*/TP与TN/TP的关系、Chl. *a*/TN与TP/TN的关系^[33]

Fig. 8 Relationships between Chl. *a*/TP and TN/TP, Chl. *a*/TN and TP/TN in lakes of the middle and lower Yangtze River^[33]

Chl. *a*. 浮游藻类叶绿素*a*浓度; TP. 湖水总磷浓度; TN. 湖水总氮浓度

Chl. *a*. chlorophyll *a* concentration of phytoplankton; TP. total phosphorus concentration of water; TN. total nitrogen concentration of water

藻的生长; 只要磷充足且时间足够, 固氮作用就可使藻类总量达到较高水平, 从而使湖泊保持高度富营养状态。

(6) 普适规律

综上, 得出定性规律: 在数月甚至数年的尺度上,

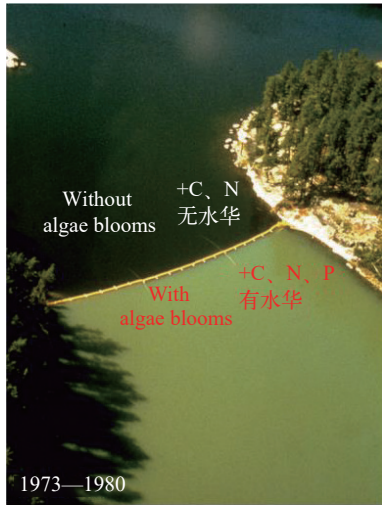


图 9 加拿大实验湖区226号湖(16.1ha)实验(https://thenarwhal.ca/ontario-experimental-lakes-area/)

Fig. 9 Experiment in Lake 226 (16.1ha) of the Experimental Lakes Area, Canada

1973—1980年, 西南区添加碳、氮, 浮游藻类总量基本不变; 东北区添加碳、氮、磷, 蓝藻水华持续发生。停止加磷后, 水华很快消失。总磷和叶绿素a的变化见图10

During 1973—1980, C, N added to Lake SW, total amount of phytoplankton unchanged; C, N, P added to Lake NE, cyanobacterial blooms occurred persistently. Blooms disappeared quickly after P addition ceased. See Fig. 10 for the data

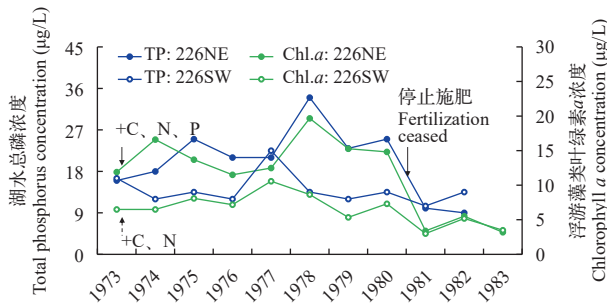


图 10 加拿大实验湖区226号湖湖水总磷浓度和浮游藻类叶绿素a浓度的变化(数据来自文献[35—37])。

Fig. 10 Changes of total phosphorus concentration (TP) and phytoplankton chlorophyll a concentration (Chl. a) in Lake 226 of the Experimental Lakes Area, Canada

1973—1980年, 西南区(226SW)添加碳、氮, 东北区(226NE)添加碳、氮、磷

During 1973—1980, C, N added to 226SW; C, N, P added to 226NE.

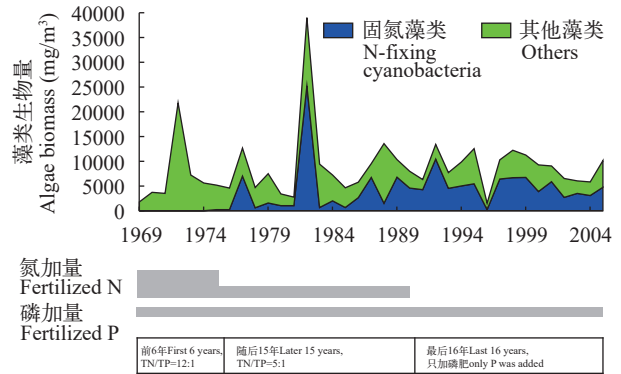


图 11 加拿大实验湖区227号湖(5.0ha)浮游藻类及固氮藻类的生物量变化(数据自文献[40])

Fig. 11 Changes in phytoplankton and nitrogen-fixing algae biomass in Lake 227 (5.0ha) of the Experimental Lakes Area, Canada (Data from literature [40])

削减氮负荷不能控制浮游藻类的总量, 只有控磷才能长期有效地治理富营养化及蓝藻水华。由于当总氮和氨氮>5 mg/L时, 氮对水生植物等有一定的负面影响且可促进沉积物磷的释放^[30], 故湖泊富营养化治理应采取“放宽控氮、集中控磷”的策略。

(7) 多层次耦合模型

图12(左)给出了区域-流域-湖泊-生物类群等四个层次耦合的湖泊富营养化定性模型。浮游藻类总量决定于湖水总磷, 因为氮不足时固氮生物可补充。湖水总磷决定于外源磷负荷: 流域入湖水携带的磷、与区域污染源相关的空气干湿沉降携带的磷。

进一步, 建立定量模型(图12右)。首先, 建立叶绿素a-总磷模型, 即lgChl. a = a lgTP_L+b, 式中, a, b为常数^[41]; 可对不同类型水体进行率定(如[33, 42]), 以提高模型预测能力。

然后, 建立湖水总磷-外源磷负荷模型, 最常用的就是著名的Vollenweider模型^[43], 即:

$$TP_L = \frac{TP_i}{1 + \tau_w^{0.5}}$$

式中, TP_L为湖水总磷全年平均浓度, TP_i入湖水总磷全年平均浓度, τ_w为水力滞留时间(year)。适用条件: 内源磷净释放量为零。

综合上述两个模型, 即可建立叶绿素a-外源磷负荷的模型。

(8) 应用验证

上述定性规律和定量模型显示: 湖泊富营养化治理应根据浮游藻类总量控制目标, 采取措施削减外源磷的输入量。关于集中控磷遏制湖泊富营养化的成功案例不少^[26], 高纬度地区的如Lake Washington、Lake Erie、Lake Zürich、Lake Mälaren、Lake

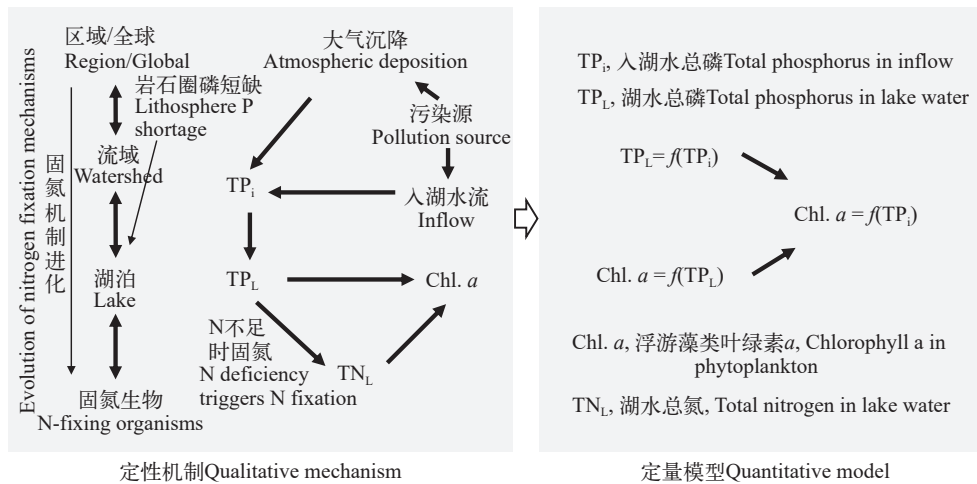


图 12 湖泊富营养化的多层次定性、定量耦合模型

Fig. 12 Multi-level coupled qualitative and quantitative models of lake eutrophication

Constance、Lake Maggiore、Moses Lake, 中国的如杭州西湖。

(作者声明本文符合出版伦理要求)

致谢:

李艳、康孟杰、申东方、和雅静、高文娟、张瑁等同志在文献查找、论文编辑等方面提供帮助, 谨致谢忱!

参考文献:

- [1] Feng Q. Dictionary of Foreign Philosophy [M]. Shanghai: Shanghai Dictionary Publishing House, 2008: 310. [冯契. 外国哲学大词典 [M]. 上海: 上海辞书出版社, 2008: 310.]
- [2] Liu D C. Philosophy of Science [M]. Beijing: China Renmin University Press, 2011. [刘大椿. 科学哲学 [M]. 北京: 中国人民大学出版社, 2011.]
- [3] Newton I, 1687. 自然哲学之数学原理 [M]. 王克迪 译. 北京: 北京大学出版社, 2006.
- [4] Wolf A, 1935. 十六、十七世纪科学、技术和哲学史 [M]. 周忠昌等. 译. 北京: 商务印书馆, 1997.
- [5] Mendel G. Versuche über Pflanzenhybriden. Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn, Bd. IV für das Jahr 1865, Abhandlungen, 1866, 3-47. (English translation by William Bateson in 1901).
- [6] Okasha S, 2002. 科学哲学 [M]. 韩广忠 译, 南京: 译林出版社, 2013.
- [7] Cai T, Sun H, Qiao J, et al. Cell-free chemoenzymatic starch synthesis from carbon dioxide [J]. *Science*, 2021, **373**(6562): 1523-1527.
- [8] Simon H A. The Sciences of the Artificial [M]. Cambridge: Massachusetts Institute of Technology Press, 1996.
- [9] Simon H A. The organization of complex systems//Pattee H H (Eds.), Hierarchy Theory: The Challenge of Complex Systems [M]. New York: Braziller, 1973: 3-27.
- [10] Wu J G. Landscape Ecology: Pattern, Process, Scale and Hierarchy [M]. Beijing: Higher Education Press, 2007: 42-80. [邬建国. 景观生态学: 格局、过程、尺度与等级 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2007: 42-80.]
- [11] Holland J H. Complexity: A very short introduction [M]. Oxford: Oxford University Press, 2014: 265.
- [12] Holland J H. 隐秩序: 适应性造就复杂性 [M]. 周晓牧等译. 上海: 上海教育出版社, 2000.
- [13] Weaver W. Science and complexity [J]. *American scientist*, 1948, **36**(4): 536-544.
- [14] Mayr E. The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance [M]. Harvard University Press, 1982.
- [15] Brown, J H. Macroecology [M]. Chicago: University of Chicago Press, 1995.
- [16] Li S Y. Nonlinear Science and Complexity Science [M]. Harbin: Harbin Institute of Technology Press, 2006. [李士勇, 田新华. 非线性科学与复杂性科学 [M]. 哈尔滨: 哈尔滨工业大学出版社, 2006.]
- [17] Gunderson L, Holling C S, editors. Panarchy: Understanding Transformations in Human and Natural Systems [M]. Washington (DC): Island Press, 2001.
- [18] Holling C S. Understanding the complexity of economic, ecological, and social systems [J]. *Ecosystems*, 2001(4): 390-405.
- [19] Angeler D G, Garmestani A, Allen C R, et al. Moving beyond the Panarchy Heuristic [J]. *Advances in Ecological Research*, 2023(69): 69-81.
- [20] Allen C R, Angeler D G, Garmestani A S, et al. Panarchy: theory and application [J]. *Ecosystems*, 2014(17): 578-589.
- [21] Nash K L, Allen C R, Angeler D G, et al. Discontinuities, cross-scale patterns and the organization of ecosystems [J]. *Ecology*. 2014, **95**(3): 654-667.
- [22] Allen C R, Forsy E A, Holling C S. Body mass patterns

- predict invasions and extinctions in transforming landscapes [J]. *Ecosystems*, 1999(2): 114-121.
- [23] Qian X S, Yu J Y, Dai R W. A new discipline of science: The study of open complex giant system and its methodology [J]. *Chinese Journal of Nature*, 1990, **13**(1): 3-10. [钱学森, 于景元, 戴汝为. 一个科学新领域——开放的复杂巨系统及其方法论 [J]. 自然杂志, 1990, **13**(1): 3-10.]
- [24] Zhao J F, Wang D L. Physics [M]. Beijing: Beijing University of Posts and Telecommunications Press, 2017: 167-239. [赵近芳, 王登龙. 大学物理学(第5版) [M]. 北京: 北京邮电大学出版社, 2017: 167-239.]
- [25] Schindler D W. The dilemma of controlling cultural eutrophication of lakes [J]. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 2012, **279**(1746): 4322-4333.
- [26] Wang H Z, Wang H J, Li Y, *et al.* The control of lake eutrophication: focusing on phosphorus abatement, or reducing both phosphorus and nitrogen [J]? *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2020, **44**(5): 938-960. [王洪铸, 王海军, 李艳, 等. 湖泊富营养化治理: 集中控磷, 或氮磷皆控 [J]? *水生生物学报*, 2020, **44**(5): 938-960.]
- [27] Li Y, He Y J, Liu M, *et al.* Benthic macroinvertebrate assemblages in relation to high ammonia loading: A 5-year fertilization experiment in 5 subtropical ponds [J]. *Environmental Pollution (Barking, Essex: 1987)*, 2023(**337**): 122587-122587.
- [28] Yuan S B, Yang Z D, Liu X Q, *et al.* Water level requirements of a *Carex* hydrophyte in Yangtze floodplain lakes [J]. *Ecological Engineering*, 2019, **129**: 29-37.
- [29] Allan J D. Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters [M]. Boston: Dordrecht Kluwer Academic Publishers, 1995.
- [30] Wang H Z, Wang H J. Eutrophication: a limiting nutrient is not necessarily an abating factor [J]. *Science Bulletin*, 2019, **64**(16): 1125-1128.
- [31] Deevey E. Limnological studies in connecticut. V. A contribution to regional limnology [J]. *American Journal of Science*, 1940, **238**(10): 717-741.
- [32] Vollenweider R A. Scientific Fundamentals of the Eutrophication of Lakes and Flowingwaters with Particular Reference to Phosphorus and Nitrogen as Factors in Eutrophication [R]. OECD Technical Report DAS/CSI/, 1968.
- [33] Wang H J, Liang X M, Jiang P H, *et al.* TN: TP ratio and planktivorous fish do not affect nutrient-chlorophyll relationships in shallow lakes [J]. *Freshwater Biology*, 2008, **53**: 935-944.
- [34] Hutchinson G E. Eutrophication: The scientific background of a contemporary practical problem [J]. *American Scientist*, 1973, **61**(3): 269-279.
- [35] Fee E J. A relation between lake morphometry and primary productivity and its use in interpreting whole-lake eutrophication experiments [J]. *Limnology and Oceanography*, 1979(24): 401-416.
- [36] Findlay D L, Kasian S E M. Phytoplankton community responses to nutrient addition in Lake 226, Experimental Lakes Area, Northwestern Ontario [J]. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, 1987(44): 35-46.
- [37] Shearer J A, Fee E J, DeBruyn E R, *et al.* Phytoplankton productivity changes in a small, double-basin lake in response to termination of experimental fertilization [J]. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, 1987, **44**(S1): 47-54.
- [38] Li Y, Wang H Z, Liang X M, *et al.* Total phytoplankton abundance is determined by phosphorus input: evidence from an 18-month fertilization experiment in four subtropical ponds [J]. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, 2017, **74**(9): 1454-1461.
- [39] Wang H J, Li Y, Feng W S, *et al.* Can short-term, small experiments reflect nutrient limitation on phytoplankton in natural lakes [J]? *Chinese Journal of Limnology and Oceanography*, 2017, **35**(3): 546-556.
- [40] Schindler D W, Hecky R E, Findlay D L, *et al.* Eutrophication of lakes cannot be controlled by reducing nitrogen input: Results of a 37-year whole-ecosystem experiment [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008(105): 11254-11258.
- [41] Sakamoto M. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth [J]. *Archiv fur Hydrobiologie*, 1966, **62**(1): 1-28.
- [42] Phillips G, Pietiläinen O P, Carvalho L, *et al.* Chlorophyll-nutrient relationships of different lake types using a large European dataset [J]. *Aquatic Ecology*, 2008, **42**(2): 213-226.
- [43] Vollenweider R A. Advances in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication [J]. *Memorie dell' Istituto Italiano di Idrobiologia*, 1976(33): 53-83.

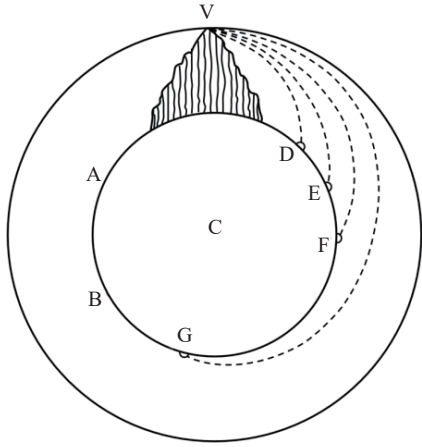
ECOLOGICAL RESEARCH METHODOLOGY: PROBLEM ORIENTATION, HYPOTHESIS DRIVE, MULTI-LEVEL ANALYSIS, STUDY-PROCESS SCALE MATCH, QUALITATIVE-QUANTITATIVE APPROACHES, AND APPLICATION TESTS

WANG Hong-Zhu

(Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China)

Abstract: Ecology studies organism-environment relationships, aiming to solve eco-environmental problems faced by humanity. However, many ecological research results fail to reliably explain or predict field phenomena, let alone solve practical problems. The root cause lies in methodological issues. Unlike physical systems, ecosystems are complex adaptive systems, composed of adaptive agents each with unique intrinsic properties; they have many kinds of subsystems, various types of non-linear interactions among subsystems, and unstable interactions among system levels. Based on these characteristics, principles of philosophy of science, theories of complexity science, and successful cases in ecological researches, this paper proposes six principles of ecological research methodology for the first time, establishing the paradigm for ecological research. Principle 1: Practical problem orientation. Social needs are the fundamental driving force for scientific and technological development. As ecology is essentially an applied science, it should focus on demand-driven approaches, addressing scientific questions closely related to practical eco-environmental problems. Principle 2: Hypothesis drive. The hypothesis-deduction model is the basic paradigm of modern scientific research. This is particularly important for studying complex adaptive systems, as good hypotheses can help us grasp breakthrough points for solving scientific problems from complex phenomena, enabling targeted research designs. Principle 3: Multi-level comprehensive analysis. Due to dynamic changes in interactions among levels and prevalent non-linear interactions among members at each level, research on such systems should involve multi-level comprehensive analysis. At least three levels should be considered: the middle level where phenomena occur, and its adjacent higher and lower levels. First, macroscopic patterns, i.e. empirical relationships, among variables at the middle level should be established. Then, the relationships between macro-patterns and higher-level backgrounds and historical evolution can be analyzed, followed by lower-level mechanism studies of the patterns. Principle 4: Study-process scale match. The scale mismatch between research and processes related to studied phenomena is the most important reason for unreliable conclusions in many ecological studies. There are two types of mismatches: temporal, spatial and organizational scale mismatch between experiments and phenomena; scale mismatch between survey data analyses and related processes. Therefore, ecological research scales must match the process ones. Field observations should be conducted first, followed by appropriate scale analyses, then long-term simulation experiments in near-natural systems to confirm field conclusions and analyze mechanisms. Mesocosm experiments should be able to simulate relevant ecological processes. Principle 5: Qualitative-quantitative approaches combination, i.e. combining qualitative mechanisms with quantitative models. For adaptive systems, establishing precise quantitative relationships is difficult due to variable heterogeneity (each element of a variable is unique) and being unable to deduce conclusions from statistical variables using general rules. Given these characteristics, research on adaptive systems should first clarify qualitative mechanisms, i.e., establish conceptual models. Qualitative mechanisms are crucial, not only having explanatory and predictive power themselves but also providing a solid foundation for quantitative models. Only mechanism-based quantitative models can have stronger universality and predictive power. To reduce the impact of variable heterogeneity, quantitative models can be calibrated in different regions to improve predictive ability. Principle 6: Application tests. In addition to experimental tests, continuous application tests should be conducted to verify whether the obtained rules truly help solve practical problems and to determine their scope of application.

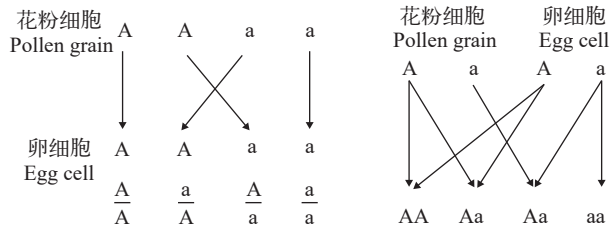
Key words: Philosophy of science; Complex adaptive system; Ecosystem; Physical system; Research paradigm



附图 1 关于牛顿在地球巅峰抛射物体设想的图示(改自文献[4])
Fig. S1 Illustration of Newton's thought experiment on projectile motion from Earth's peak (adapted from literature[4])

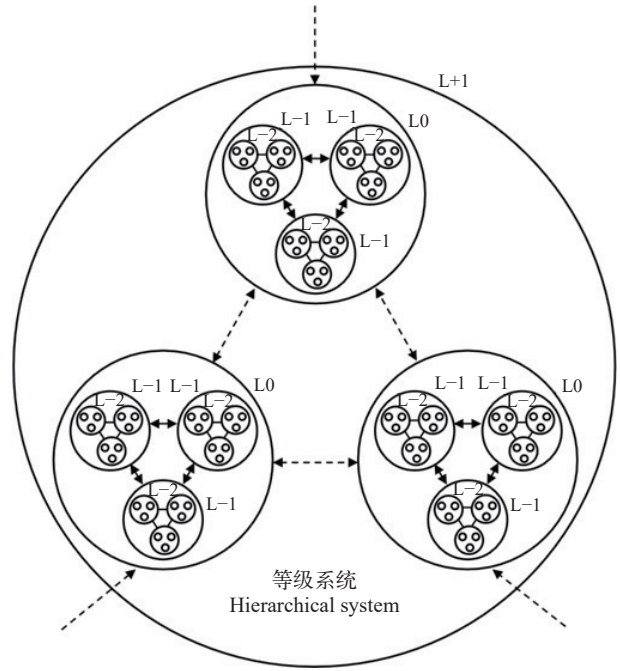
AFB 代表地球表面; C 为地心; VD、VE、VF、VG, 以逐渐增加的速度水平方向抛射物体时的运动轨迹。假设没有空气阻力, 当速度足够大时, 物体将绕地球圆周运动, 类似于月球沿轨道运行

AFB, Earth's surface; C, Earth's center; VD, VE, VF, VG, trajectories of objects projected horizontally with increasing velocities. Assuming no air resistance, when velocity is sufficiently high, the object will orbit Earth circularly, similar to the Moon's orbital motion



附图 2 左图: 孟德尔^[5]关于杂合体生殖细胞遗传因子组合的图解; A, 显性因子, a, 隐性因子。右图: 现代关于杂合体生殖细胞基因组合的图解; A, 显性基因, a, 隐性基因

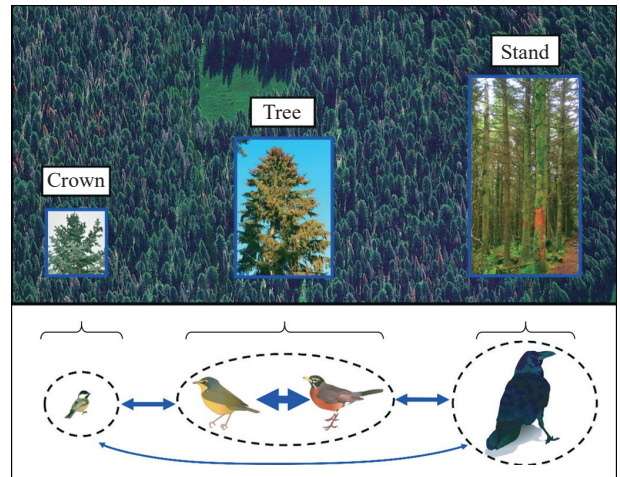
Fig. S2 Left: Mendel's^[5] diagram of hereditary factor ('cell element' sensu Mendel) combinations in heterozygote gametes; A, dominant factor, a, recessive factor. Right: Modern diagram of gene combinations in heterozygote gametes; A, dominant gene, a, recessive gene



附图 3 等级系统示意图(改自文献[10])

Fig. S3 Schematic diagram of a hierarchical system (adapted from literature[10])

等级是由若干层次(L)组成的有序系统, 每个层次由若干子系统组成, 且子系统间的作用强度(实)大于层次单元间的(虚)。高层次: 大尺度、低频率、慢速度; 低层次: 小尺度、高频率、快速度
A hierarchy is an ordered system composed of several levels (L), each level consisting of subsystems. Interactions between subsystems (solid) are stronger than those between level units (dashed). Higher levels: larger scale, lower frequency, slower speed; Lower levels: smaller scale, higher frequency, faster speed



附图 4 不同尺度共位种群间竞争强度(改自[21])

Fig. S4 Strength of competitive interactions among species using similar resources at different scales (adapted from literature[21])

鸟类摄食从树冠到树丛的蚜虫; 箭头粗细指示竞争强度

Birds feed on spruce budworm from the crown of a fir to a stand of trees; blue arrows represent the relative strength of competitive interactions among these species