

DOI: 10.5846/stxb201501050028

范玉龙, 胡楠, 丁圣彦, 梁国付, 卢训令. 陆地生态系统服务与生物多样性研究进展. 生态学报, 2016, 36(15): - .

Fan Y L, Hu N, Ding S Y, Liang G F, Lu X L. Progress in terrestrial ecosystem services and biodiversity. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(15): - .

陆地生态系统服务与生物多样性研究进展

范玉龙^{1,2}, 胡楠^{1,2}, 丁圣彦^{1,*}, 梁国付¹, 卢训令¹

1 河南大学环境与规划学院, 开封 475004

2 南阳理工学院, 南阳 473004

摘要:在生物多样性迅速消失的压力下,人类面临生态系统服务质量严重下降的威胁。为了使生态系统的重要功能更直观的展现在人们面前,许多学者把生态系统服务对人类的惠益进行整理分类,最有影响力的是 MA (Millennium Ecosystem Assessment) 把生态系统服务分为供给、调节、文化和支持服务四类,服务的核心是生态系统的产品、过程和格局。生态系统服务的识别与分类是生态系统功能的对象化过程,也是以人类需求来审视生态系统的过程。生态系统通过结构—过程—功能这一途径来实现生态系统服务,各种服务的直接动力来源于自然界生物地球化学循环,生物多样性通过生态系统属性和过程来影响生态系统服务形成和维持。生物多样性越高,生态系统功能性状的范围越广,生态系统服务质量就越高、越稳定。全球变化中的土地利用和土地覆盖变化是生物多样性快速下降的主要原因,也是目前影响生态系统服务最广泛、最剧烈的驱动力,而这正是人类活动造成的,人类需求和生态系统有限的服务能力之间在不同尺度表现出严重冲突。要提高生态系统服务质量,要在不同区域进行重点不同的布局,尽可能的扩大生态系统规模和提高生态系统功能,核心是提高生物多样性水平。

关键词:生态系统服务;生物多样性;生态系统功能;全球变化

Progress in terrestrial ecosystem services and biodiversity

FAN Yulong^{1,2}, HU Nan^{1,2}, DING Shengyan^{1,*}, LIANG Guofu¹, LU Xunling¹

1 The College of Environment and Planning, Henan University, Kaifeng 475004, China

2 Nanyang Institute of Technology, Nanyang 473004, China

Abstract: Human are facing poor quality of ecosystem services (ES) under the pressure of the rapid decline in biodiversity. Large number of researches on functions of terrestrial ecosystem have been conducted to classify the benefits of ES-of which Millennium Ecosystem Assessment (MA) is one of the most important progresses. In MA, ES are divided into four categories: the providing, regulating, cultural and supporting service and the product, process and pattern of ecosystem are recognized as the core. Identification and classification of ES are objectification of ecosystem function and process of assessing ecosystem to meet human needs. Based on structure-process-function ES is implemented by ecosystem. In this process direct drivers come from the physical biogeochemical cycles and biodiversity affects the development and maintenance of ES through its property and process. In the high level of biodiversity and ecosystem function, ES shows the high level of quality and stabilization. Land use and land cover change from human activities in global change are the one of main causes of rapid decline in biodiversity and the widest drivers of ES. There is a very large gap between human needs and ES capacity across the full breadth of scales in ecosystem. As such we suggest that ecosystem size should be expanded and ecosystem function should be improved through paying attention to the ES quality in the most important areas. The focusing step in the procedure is to improve the biodiversity.

基金项目:国家自然科学基金(41371195, 41071118)

收稿日期:2015-01-05; 网络出版日期:2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: syding@ henu.edu.cn

Key Words: ecosystem services; biodiversity; ecosystem function; global change

随着经济的高速发展,我国人口激增、地区发展不平衡和对自然资源的掠夺式开发利用,使我国面临着灾害频繁、水土流失严重、大气污染加剧、荒漠化扩大以及生物多样性丧失等诸多生态问题,这已经严重影响了我国社会经济的可持续发展。因此,要解决这些生态问题,就要提高生态系统的服务能力。为了限制资源的过度利用,保护有限的公共资源,基于生态系统与人类福祉的生态系统服务概念被提了出来,它将生态系统的生态学属性与社会经济属性和人类偏好联系在一起。

生态系统服务(Ecosystem Services, ES)是指人类直接或间接从生态系统中得到的产品和服务^[1]。生物多样性(Biodiversity)是指生命形式的多样性,包括物种内、物种间、生态系统和景观的多样性^{[[2-3]]}。生物多样性是生态系统的核心,生态系统作为一种人类生存发展的资本^[4],支撑着全部生态系统服务类型。生物多样性的丧失将直接影响着生态系统服务功能^[5-6],生物多样性是制约生态系统服务发挥的最关键因素之一^[7-9]。1991年国际科学联合会环境委员会讨论开展生物多样性的定量研究,这大大推动了生物多样性与生态系统服务相互关系的研究^[10-11]。所有生态系统服务研究都不可避免地生物多样性相联系。但是由于生物多样性和生态系统服务间的关系十分复杂,目前关于生态系统服务和生物多样性的研究往往是从侧面进行了关联,缺少长期研究和观测^[12]。将生物多样性保护和生态系统服务的维持和发展统一起来,将成为我们今后研究的重点。

1 生态系统服务评价与生物多样性

1.1 生态系统服务分类与生物多样性

Constanza 等认为生态系统的开放性是生态系统服务的基础和前提,生态系统服务由生物的物质流、能量流和信息流构成,他从经济学的角度研究生态系统服务的经济价值,并将生态系统服务分为如干扰调节、土壤形成、营养循环、废物处理、授粉、生物控制、栖息地、基因资源、娱乐、文化等 17 种类型^[1]。Daily 等主要从生态学基础分析生态系统服务及其价值,将生态系统服务分为 13 种类型^[13]。联合国千年生态系统评估(MA)计划研究了生态系统服务与人类福利之间关系、变化的驱动因子、评价的尺度、评价技术与方法,把生态系统服务分为供给、调节、文化和支持服务 4 类^[14],支持服务是其他服务的基础,这些服务一起构成了人类福利。这是目前比较公认的分类方法用^[15-17]。Posthumus 等提出了基于生态系统过程和功能的生态系统服务分类体系,包括生产、调节、栖息地、承载和信息功能,各项功能支持着不同的生态系统服务,并与人类偏好相联系来评估生态系统服务价值^[18]。谢高地等提出生态系统服务评估要基于生态观测或生态模型,要区分生态资产和生态系统服务,要对生态系统服务供给能力进行划分^[19]。其他国内外许多研究者也对生态系统服务进行了系统的分类和研究^[20-23]。但是这些分类、供给和价值化还没有形成统一的标准,使研究结果存在较大的差距。

无论哪一种分类方法和评价指标,都是以生物多样性为中心,并依据生物多样性所产生的功能差异进行分类,生物多样性的不同组分、不同功能为人类提供的产品和服务是进行生态系统服务分类的基础(表 1)。生物可以直接提供食物、燃料、纤维等,生物通过光合作用,可以调节空气中 O₂ 含量,叶片可以过滤灰尘,森林可以调节气候,净化水源,植物的地上部分和地下部分对控制侵蚀起到关键作用。生物多样性的文化功能更是生态系统服务的重要组成部分,如在城市绿化、森林公园中,生物多样性才是人精神愉悦的主要源。生物多样性所形成的生命系统,支持着整个生态系统的稳定、演化。

由于生态系统结构的复杂性和功能的多样性,很难找到一个普适的生态系统服务分类方案,但一个较好的方案应当包括生态系统功能和服务特征,同时又便于决策使用。实际上,生态系统服务的识别与分类是生态系统功能的可视化过程。非学术分类可以让公众更易理解和认知生态系统服务^[24],Luck^[25]等提出了服务供给单元概念,它是指在一定时间或空间尺度内提供或未来会提供的已经认识到的服务的单元,Kremen^[23]将

其称作生态系统服务供给者,Luck^[26]等后来又将二者结合,提出服务供给单元-生态系统服务供给者联合体,并认为它是进行生态系统服务形成和变化机制研究的基本单元,它的提出为生态系统服务形成和变化机制及其受损生态系统服务的恢复研究提供了一个全新的观点和方法。结合前人研究,根据生物多样性对生态系统服务的影响,我们对生态系统服务进行划分:生物多样性产品服务、生物多样性过程服务、生物多样性格局服务。产品服务可以解释为生态系统的生产力,过程服务可以解释为生物的生存、演化,格局服务可以解释为人类在生物多样性格局中获得的精神愉悦。

表 1 生态系统服务主要类型与生物多样性的关系^[1,13-14]
Table 1 The relationship between main ecosystem service type and biodiversity

序号 No.	生态系统服务类型 Type of ecosystem service	生物多样性的主要作用 Role of biodiversity	影响程度 Effect degree	序号 No.	生态系统服务类型 Type of ecosystem service	生物多样性的主要作用 Role of biodiversity	影响程度 Effect degree
1	大气调节	光合作用和呼吸作用	* * * * *	8	环境净化	吸收和转化	* * * * *
2	气候调节	温室气体与降水	* * * *	9	授粉	种群繁殖	* * * * *
3	干扰调节	增强稳定性	* * * * *	10	生物控制	食物链	* * * * *
4	水调节	水分循环和贮存	* * * *	11	栖息地	屏障作用	* * * * *
5	侵蚀控制	土壤保持	* * * * *	12	产品供给	生产力	* * * * *
6	土壤形成	促进土壤形成	* * * * *	13	基因资源	基因多样性	* * * * *
7	养分循环	物质流动	* * * * *	14	文化	生物美学	* * * * *

1.2 生态系统服务价值评估与生物多样性

通过生态系统服务分类,加上经济学理论和方法可以核算生态系统服价值,在实际评价时需要关注生态系统服务的供应相对于需求是否充足。生物多样性作为生态系统服务产生的核心,可以决定生态系统服务的水平高低,也是生态系统服务质量的风向标。Erik 等用 InVEST 模型研究发现,各种生态系统服务得分较高时,生物多样性也具有高的分值^[27]。随生物多样性的增高,生态系统服务的水平和质量也会有较大的提高(图 1),谢高地^[19]等认为,对区域生态系统服务强度和总量的评价要和生态资产的物质质量相联系。说明不同的生态系统(森林,草地,荒漠等)单位面积的生态系统服务价值与生物多样性间紧密相联,生态系统价值评估的量化可从生物多样性开始,设置合理的区域生态系统服务评估参数,从而使生态系统服务价值评估更具针对性和实效性。

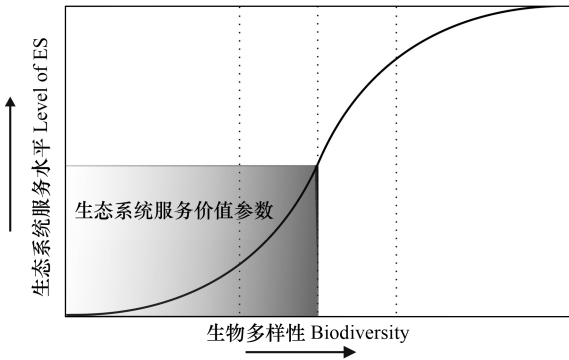


图 1 生物多样性与生态系统服务价值评估
Fig.1 Biodiversity and ecosystem services value assessment

2 生态系统服务形成机制与生物多样性

2.1 生态系统服务来源与生物多样性

生态系统服务的动力来源于自然界的生物地球化学循环,生物因素是生态系统服务的核心,生物多样性使这种循环更加完整和复杂,使生态系统服务的更为多样。生态系统服务的供给和生态系统服务的恢复能力都受到生物多样性变化的影响(MA)。生物多样性对生态系统的功能发挥和结构稳定起着决定性作用,生态系统通过结构—过程—功能这一途径,实现生态系统服务,生物多样性在整个途径中都占有重要位置。生物多样性与生态系统服务功能的长期研究与观测是阐明生物多样性与生态系统服务功能关系的必然途径^[28]。学者们开始从生物多样性角度来探讨生态系统服务^[29-30],Balvanera 等^[31]找到生物多样性影响生态系统功能和服务的定量证据,结果显示生物多样性对生态系统服务功能有积极影响。Naeem 特别关注生物多样性与生

态系统服务变化之间的联系^[32],生物多样性使生态系统中物种性状多样化,而物种性状又决定群落性状和生态系统功能^[33-34],从而影响生态系统服务的发挥。生物多样性通过生态系统属性和过程来影响生态系统服务形成和维持^[1,13,35],人类活动导致的生物多样性下降会对不同的生态系统服务产生影响(图2)。也就是说,生物多样性的变化会通过生态系统的过程 and 属性最终影响生态系统服务的发挥,通过生物多样性的相关研究,可以揭示生态系统结构、过程和服务之间的耦合机制。

2.2 基于功能多样性的生态系统服务

物种被认为是功能性状的集合,物种功能性状是生态系统功能的决定者^[33]。在生物多样性—生态系统功能的研究中,功能多样性的重要性受到越来越多的关注^[36-37]。基于功能多样性来研究生态系统服务越来越多^[38-41],目前关于多样性对生态系统服务的解释均围绕着植物功能性状^[42]。Tilman 等认为生态系统功能多样性及其组成对生态系统过程的影响比物种多样性更显著^[36]。Loreau 等认为某些最少数量的物种在稳定条件下对生态系统功能非常必要,以及较大数量的物种可能对维持变化环境中生态系统过程的稳定性非常必要^[35]。Petchey 发现功能多样性能更好地解释不同地点生态系统过程(功能)的变异^[43]。质量比例假说认为^[44],在某个时间点的生态系统功能主要由植物优势物种的性状值决定。Ackerly 和 Cornwell 从功能性状的角度^[45],提出功能 β 多样性,并给出了度量方法,将物种性状值分解为 α (群落内部)和 β (群落之间)两部分,为分析功能多样性—生态系统服务关系提供了更多信息。也有学者从群落构建理论和物种共存机制来研究生态系统服务形成和变化^[46-48],从而为生态系统服务管理决策提供科学依据^[49]。

物种多样性对生态系统系统服务的长期作用是生态位互补^[50]。生物多样性对生态系统服务的影响应归功于功能多样性而非分类学上的物种数目^[7,51],功能性状的丰富度和均匀度要远比物种的丰富度和均匀度与生态系统功能的关系更密切^[33,52]。功能性状通过影响生态系统的属性和过程及其维持来影响生态系统服务^[53],特别是影响与碳、营养和水循环相关的生物地球化学过程。生物多样性越高,功能性状的范围越广,使得物种能在不断变化的时间和空间环境中更加有效地利用资源^[42]。具有特定重要性状并在生态系统功能维护中发挥主要作用的物种存在的可能性越大^[35,54]。因此,生态系统服务可以这样理解:生物多样性—功能群多样性—生态系统服务多样性。功能多样性与生态系统服务的联系更加紧密,但是目前存在的问题是,生物多样性正在消失,功能多样性的基础就无从谈起,只有在生物多样性较多时,由环境通过选择使功能多样性达到一个较高水平。如在森林生态系统中,幼林区物种较为单一,但是,随着栖息地得到保护,加上群落的发育,物种的扩散等原因,使生物多样性朝着功能多样过渡,从而使系统的稳定性和生态系统服务产出达到最大化的统一。

功能群能代表功能相近或者互补的一类物种组合,可以简化生物多样性与生态系统服务研究。Quétier 等认为植物性状和植物功能类型能有效地预测供给、文化、调节以及支持服务等生态系统服务的变化^[55]。Lavorel^[41]等认为,植被高度和叶性状是受土地利用和非生物环境强烈影响的响应性状,对生态系统属性产生影响,因而可以用作生态系统服务的功能标记。Dominati 等认为^[56],应该将相关的生态系统功能分配给不同的服务,并识别哪些生物或者生物集合控制这些功能,然后分析这些生物或者生物集合体影响生态系统功能的关键性状和机制,这样就可以明确生态系统服务与生态系统功能之间的关系。群落总体功能性状由优势物种的性状决定,优势物种对生态系统功能产生决定性影响^[44],优势物种的功能性状在很大程度上决定生态系统服务。所以,在研究生态系统服务时,要注重那些控制生态系统结构和功能的优势物种,对优势种进行功能

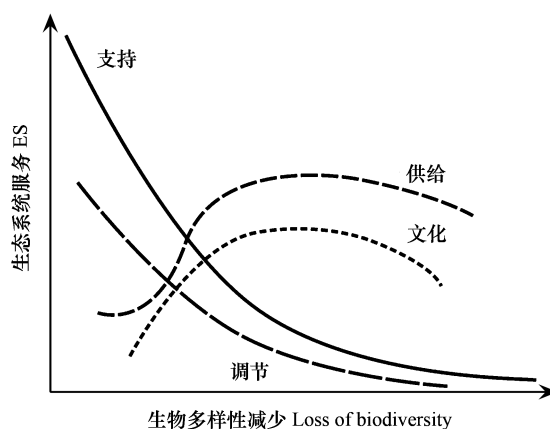


图2 生物多样性与生态系统服务构成^[14]

Fig.2 Biodiversity and the composition of ecosystem service

群的划分^[57],从而简化生态系统服务研究。将生态系统服务类型与生物功能群之间建立有机联系,也将为生态系统恢复提供一条有效的途径。

2.3 生态系统服务的权衡和协同

生态系统服务权衡(Tradeoff)是指某些生态系统服务的增加导致其它生态系统服务减少的现象,如为了增加粮食供给和城市发展,森林大面积减少,调节服务能力下降^[58],生物多样性降低。生态系统服务协同(Synergy)是指某些生态系统服务的增加使其它生态系统服务也增加的现象。如湿地生态系统在保护生物多样性的同时也增强了水质净化的能力^[59-60]。也就是说,生态系统服务的权衡或协同是生物多样性时空变化的现象。需要注意的是,生态系统作为一个整体,生态系统服务之间并不只是单一的权衡或协同的关系,权衡或协同具有时空相对性,对它们之间关系的理解是生态系统管理的基础^[61-62]。无论是权衡或协同,生物多样性的变化都是生态系统服务评价的重要依据,同时要考虑人文经济因素^[63-64]。

由于生态系统服务能力与人类的需求存在冲突,之前的研究集中在生态系统服务权衡,特别是供给服务和支持服务、调节服务之间的权衡。生态系统服务权衡可在三个空间尺度,即生态系统尺度、景观尺度、全球尺度上研究。在生态系统尺度上,主要是分析不同土地覆盖或管理方式下生态系统服务的权衡。在景观尺度上,主要是根据模型(如 InVEST)计算在不同情况下生态系统服务供应能力的变化。全球尺度和景观尺度思路相似。无论是在哪种尺度上,中心都离不开生物多样性的增减。例如土地利用和土地覆被变化研究。随着研究的深入,生态系统服务协同被人们重视起来,特别是农业生态系统在保证高产的同时,如何实现水质净化、生物控制、生物多样性、气候稳定和保持土壤肥力等方面成为需要解决的现实问题^[65]。我们要从地理学视角评估不同区域发展或生态保护的时空特征及区域差异,找出权衡与协同的主要驱动力,制定出各个区域在社会、经济和生态上的发展战略^[66]。

需要注意的是,旨在提高任一服务的人为干预往往会对其他服务产生成本效应,从而减少管理措施的表观收益(apparent benefits)。而在为保护生物多样性而采取行动时,各种服务的协同作用是经常存在的^[14]。人为改变土地利用方式使生态系统服务发生变化的同时,我们也要注意生态系统服务自身的动态变化,如在植被演化的不同阶段,生物多样性也发生着相应的变化,从而影响到生态系统服务的类型和强度。生态系统服务受社会经济和自然环境的共同影响,首先经济处于动态变化的过程中,其次是不同生物在不同的发育阶段发挥不同的功能,这使得生态系统服务也处于动态变化的状态。

2.4 生态系统服务流动

生态系统服务具有时空动态性,这和生物节律及其空间上的流动性是分不开的。任何生命都不是孤立存在的,在全球化进程中,人们逐渐认识到生态系统服务在全球范围内的相关性,特别是气候、空气和水资源等,具有较高的流动性。比如,我们今天所享受到的生态系统服务,可能来自于南极,也会来自太平洋的某个小岛,这存在一个源、汇和传递的问题。一些通道、介质是生态系统服务传递的重要媒介,如河流、空气、传粉的昆虫等,其中,生物多样性既可以作为生态系统服务的源,也可以作为生态系统服务传递的通道,生物多样性是生态系统服务传递与转移的载体。分析生态系统服务的流动性和人类需求的时空差异,提出合理的生态补偿机制,建立合理的补偿标准和界定补偿区域,可为异地生物多样性保护提供依据和支撑。

景观和区域尺度生态系统服务的表征、相互作用和时空变异规律需要生物多样性来分析,区域生态系统服务功能传输过程的景观连通性也需要生物多样性来建设。局地生态系统服务的转移与影响也需要生物多样性作为传递通道。同时,为了更加准确地理解群落功能多样性—生态系统服务关系,应考虑不同营养级之间的交互作用^[67],如动物、微生物功能多样性影响可向下传递到植物,影响植物多样性水平,进而对植物凋落物、元素循环等造成影响。生物多样性组成的复杂网络使生态系统服务能够高效的流动。生物多样性对生态系统服务的产生、传输和实现均发挥着重要作用。

3 生物多样性与生态系统服务的尺度特征

任何生态系统服务都有尺度依赖性^[68-69],傅伯杰^[3]将尺度定义为观察或研究的物体或过程的空间

分辨率和时间单位。尺度问题按维度可以分为空间和时间尺度,一定空间尺度内的生态实体都有一定的形成演化过程,从而也就与一定的时间尺度相对应。按研究内容尺度可分为测量尺度和本征尺度。测量尺度是人类的一种感知尺度,本征尺度是自然现象固有的特征。测量尺度相当于研究手段,本征尺度则是研究的对象。大多生态问题就是通过测量尺度上的研究来揭示本征尺度上的规律性^[70]。生态系统服务依赖时空尺度上的生态系统结构与过程,只有在特定的时空尺度上才表现出生态系统服务的作用和效果。

尺度分析包括尺度的选择和推绎。尺度的选择要和生物的扩散能力、迁移速率和研究目标联系在一起,并要与生物体在该范围中所起的作用结合起来。每种生物及其群体都有其独特的生存尺度范围,生物多样性越丰富,尺度范围也越广。没有相关尺度的分析,任何格局分析和预测都没意义。生态系统服务的许多大尺度上提出的问题,会在小尺度上完成解释。由于大多数变量只能在短时间、小范围内直接测定,而且大多数速率变量只能现场测定,所以目前比较常用的是研究生态系统服务在小尺度或较大尺度所起的作用,从而上推到整个生态系统。尺度推绎的难度在于,不同尺度有不同的标准、限制因素和驱动力。如一种动物可能对局域某个植物群落造成巨大的破坏,但是在整个区域上却对该植物群落的发展有利。尺度上的样本会存在取样误差,尺度推绎也会存在误差。如小尺度上获得的数据在大尺度上不一定存在,在小尺度上占主导的因素在大尺度上不一定占主导地位。目前,常用的尺度分析工具有空间统计^[71]和多元回归^[72]等,比如图示法、回归分析、变异函数、自相关分析、谱分析、分维分形和小波分析法等。

在小尺度范围内,多数研究表明生态系统服务随物种多样性增加而呈现出饱和型上升趋势^[73-74]。当局域斑块中物种数量比较少的时候,因不同物种的地位不同,它们之间的互补性使得生态系统服务随多样性上升而优化,直至物种数多到斑块内的功能生态位被占满。在区域尺度上,不同的斑块类型有不同的优势种,这些物种稳定共存并且表现为互补关系,这种斑块之间的互补可以看作是区域尺度上的“生态位互补”。在更大的空间尺度上,由于人类的影响,生物多样性较难恢复,所以它的功能意义更重要^[75](图3)。比如,有些物种对于维持小尺度上的生态过程未必重要,但是对于景观水平或更大尺度上的生物地球化学过程来讲,保证生物多样性是非常必要的^[46]。生物多样性对不同时空尺度上的生态系统服务的作用是不同的,通过生物多样性可以建立生态系统服务的多尺度关联。

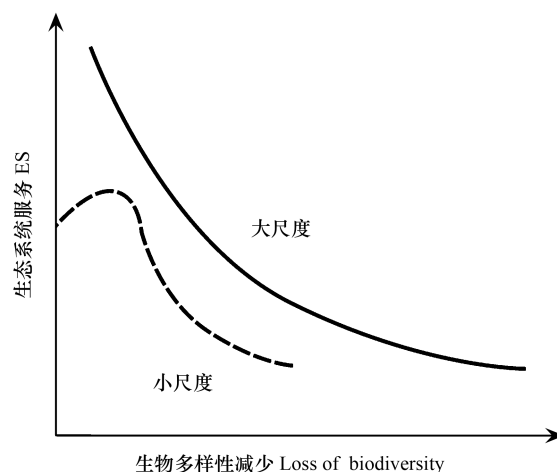


图3 生物多样性与生态系统服务的尺度特征

Fig.3 Biodiversity and the scale characteristics of ecosystem services

4 景观异质性与生态系统服务

生态系统服务具有空间异质性,这既和需求差异有关,也和景观异质性有关。生物多样性水平依赖景观异质性,从而影响生态系统服务的发挥。当某一景观发生变化时,与生存在该区域的所有物种有关的一系列生态系统服务都会发生变化,而且常常立即对人类产生直接的影响^[14]。异质景观相当于硬件,而生物多样性相当于软件,它们结合在一起产生生态系统服务(图4)。在景观等大尺度下,环境的异质性越大,非生物因子就成为生态系统服务发生变化的主要驱动力^[76]。生物多样性

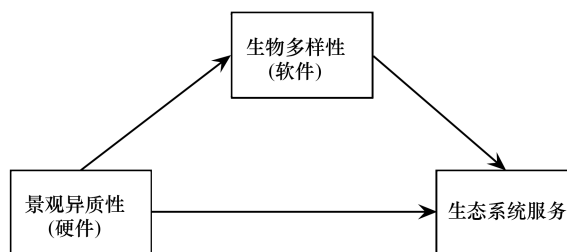


图4 生态系统服务与景观异质性关系

Fig.4 Relationship between ecosystem services and landscape heterogeneity

(α 多样性、 β 多样性和 γ 多样性)在大尺度上主要受景观异质性的影响。物种的迁移、群落的形成和演替过程与生态系统服务的形成过程有关。结构合理或复杂的景观结构有利于生态系统的稳定,对生态系统服务的维持有重要作用。在没有人为干扰的情况下,生物多样性导致了景观异质性,在人为干扰的情况下,景观异质性又对生物多样性产生影响,从而影响生态系统服务。景观异质性与尺度有较大的联系,徐建华等用半方差分析法揭示景观多样性空间变异的尺度效应^[77]。

景观异质性—非生物因子多样性(土壤、温度、湿度等)—生物多样性—功能多样性—生态系统服务模型构建是目前相关研究的重点。

5 生物多样性与生态系统服务质量

生物多样性是生态系统服务的物质基础,生物多样性对生态系统服务的影响最可以从水平、效率、质量和稳定性和这四方面来解释。1 生物之间在长期的协同进化过程中,会形成不同的特性,从而直接影响生态系统服务水平;2 不同生物组合提高了对水分、养分和光等自然资源的利用效率,从而使生态系统服务更加高效;3 生物组成越复杂,所形成的营养级结构越复杂,生态系统服务的质量就越高;4 生物多样性影响干扰发生的频率、强度和范围,使生态系统服务具有较强的稳定性。

物种多样性较高的群落中物种功能性状差异性更大,物种资源利用策略更加多样,资源的利用率更高,而对生态系统服务的影响更大。如,不同植物物种根系在不同土壤深度吸收养分,增加了资源利用率^[78]。不同捕食者捕食时间分离,增加了对节肢动物的捕食效率^[79]。在适宜环境下对生态系统生产力等功能贡献不多的物种在环境变动中,生态位差异可以使它们分摊风险^[80-81],从而使生态系统服务更加稳定。物种共存发挥作用的同时,有一种合作的特性存在,一旦失去合作,生态系统服务的水平就会大大降低。生物多样性使群落功能分化,群落中生物功能分化越明显,结构就越复杂,生态系统服务质量就越高。

6 人类对生物多样性和生态系统服务的影响

生态系统服务面向的对象是人类,动力核心是生物多样性(图 5)。生态系统服务是双向相关的,需要同时关注提供者的状况和对象的需求,以及两者间的博弈。在人与自然的关系中,人类已处于主导地位,人的行为已经违背自然规律、资源消耗超过自然承载能力、污染排放超过环境容量,导致了人与自然关系的失衡,最终会使人类生存所依赖的生态环境崩溃。人类活动改变生物地球化学循环、土地利用、气候和生物多样性等^[7],特别在工业革命后,人类利用自然的能力大大提高,对生态系统的压力越来越大,严重影响生态系统服务水平和服务质量(图 6)。改变了的生态系统服务将对人类社会经济活动造成反馈作用,从而影响人类活动,这也是人类需求与其他生物生存间的博弈。

人类是生物多样性减少的主要驱动力,生物多样性又通过影响生态系统的结构和过程(Ecosystem Structure and Process)来影响生态系统功能(Ecosystem Function)(初级生产力、碳循环等),从而产生生态系统服务(粮食、传粉、水土保持等)(图 5)。每种生物对生态系统都起着不可替代的作用,它们共同使生态系统保持稳定。人类和其他生物的和谐共存,也代表着整个生态系统的和谐。生态系统服务与生物多样性之间存在着协同关系,加强生物多样性的保护会使供给服务的增加^[27,82],也将人类的利益与生态系统更紧密联系起来,有利于人类的可持续性发展。一方面使生物多样性保护变得更加可感知,可量化,更加深入人心;二是生物多样性保护变得更具针对性;三是生态补偿有更有依据可寻。

包含生物多样性的生态系统服务为人类提供的是一种“生境服务”,人类需求与生态系统服务间形成了一个“捕食者”和“被捕食者”之间的关系,它们间的数量关系符合逻辑斯蒂方程。将人类需求、人类活动和生物多样性、生态系统服务结合起来,制定区域发展政策,促进合理利用土地和自然资源,从而构建可持续的人类发展模式。

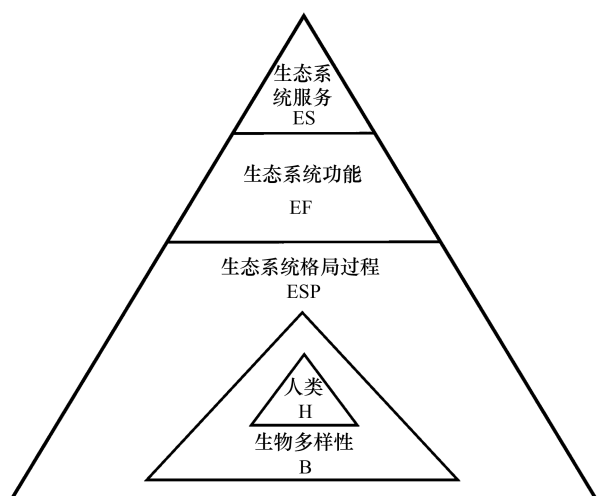


图5 生物多样性与生态系统服务关系

Fig.5 The relationship between biodiversity and ecosystem service

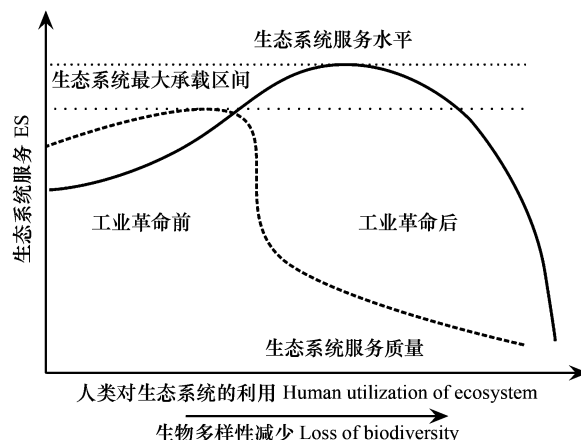


图6 人类对生态系统服务的影响

Fig.6 The human impact on ecosystem services

7 全球变化对生物多样性与生态系统服务的影响

随着全球经济的快速发展,人类利用和改造世界的能力越来越强,在全球范围内出现了诸多生态问题,如资源短缺、空气质量下降、生物多样性丧失和人口剧增等,正是这些问题的产生使生态系统服务及其价值评估引起了世界各国的普遍关注。

全球变化主要是土地利用和土地覆盖变化以及气候变化。其中气温上升和降水改变会同时影响生物多样性和生态系统服务以及二者间的关系。土地利用和土地覆盖变化是生物多样性快速下降的主要原因,也是目前影响生态系统服务最广泛、最剧烈的驱动力(图7)。从长期来看,生态系统为适应环境的变动而进行自身调整,而这种调整能力的强弱和生物多样性是直接相关的,决定着生态系统过程是否发生大的变化或不可逆变化。如影响病原菌的生存链条,从而使农业或人类遭受灾害。

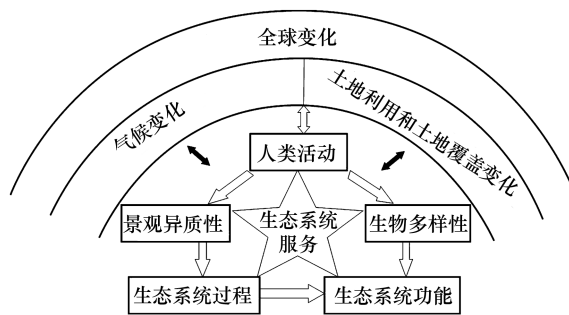


图7 全球变化对生态系统服务的影响

Fig.7 The impact of global change on ecosystem services

8 结语

生物多样性创造了肥沃土壤和生存环境,但是人类的活动正在摧毁这一切,从生境破碎化到土地利用改变,生物多样性存在的根基正在消失,稳定的生命网络正在缩小瓦解,人类面临着可怕的生存危机。各种生命形式并不是孤立存在的,人类作为生态系统中的重要一员,在伦理上只是生态系统中的一环,现在以人的需求为主导来评价生态系统,特别是以人的物质需求来评价生态系统会大大降低生物圈层的存在意义,无论在细胞、组织等小尺度还是景观和圈层等大尺度,人类的主导性客观存在,但是并不能一直存在下去,就像任何物种的兴盛和灭绝一样,无论控制力多么强,只是生态系统时空尺度中的一环。

生态系统服务和生态系统的过程都是极其复杂的,生物多样性为它们之间建立了一种实质性的关联关系,从生物多样性入手,可以解释许多生态系统服务问题。同样,生态系统服务的提出,为生物多样性保护提供了全新的视角和依据,人类更加直观地认识到生态系统的作用和面临的困境。生态系统服务生产过程主要是自然生产过程,要提高生态系统服务的水平和质量,只有通过扩大生态系统规模和提高生态系统功能两个

途径实现,也就是尽可能提高在不同尺度上的生物多样性。由于社会经济的发展差异,不同区域生态系统服务的布局重点不同,可以维持的生物多样性水平也不同。目前,生态系统服务研究正由类型识别、经济价值评估向机理分析转变,无论哪种研究,都离不开生物多样性这个核心内容。将人类活动—全球变化—景观异质性—物种多样性—生态系统功能—生态系统服务之间的交互关系整合到统一的框架中已经成为我们当前所面临的主要挑战和任务。另一方面,生态学家要及时地将生物多样性与生态系统服务的相关信息传递给决策者和民众,才能使环境真正得到改善。

公共服务与人类需求间的权衡是目前生态系统服务需要解决的主要问题,无论是局部的产业结构调整、区域的整体布局,还是国际间的合作,都面临着经济发展和环境保护间的博弈。通过经济手段,使利用这些服务的相关者付出成本,也使生物多样性保护者得到补偿,从而使生态系统服务和生物多样性保护有机联系。生物多样性作为生态系统服务产生的核心,物种多样还是功能多样更为重要,哪一种功能对生态系统服务贡献更大,需要用哪些物种来率先恢复生物多样性?生物多样性保护和生态系统服务间存在着什么样的数量关系?这都需要进一步的研究。

参考文献 (References):

- [1] Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill R V, Paruelo J, Raskin R G, Sutton P, van den Belt M. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 1997, 387(6630): 253-260.
- [2] Wilson E O, Wright A B, Ward G. *The Diversity of Life*. Massachusetts: Harvard University Press, 1992.
- [3] 傅伯杰, 陈利顶, 马克明, 王仰麟. 景观生态学原理及应用. 北京: 科学出版社, 2001.
- [4] Vogt W. *Road to Survival*. New York: William Sloan, 1948.
- [5] Holder J P, Ehrlich P R. Human population and the global environment. *American Scientist*, 1974, 62(3): 282-297.
- [6] Westman W E. How much are nature services worth?. *Science*, 1977, 197(4307): 960-964.
- [7] Hooper, D U, Chapin F S, Ewel J J, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton J H, Lodge D M, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad A J, Vandermeer J, Wardle D A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 2005, 75(1): 3-35.
- [8] Mace G M, Norris K, Fitter A H. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology and Evolution*, 2012, 27(1): 19-26.
- [9] Midgley G F. Biodiversity and Ecosystem function. *Science*, 2012, 335(6065): 174-175.
- [10] Schulze E D, Mooney H A. *Biodiversity and Ecosystem Function*. Berlin: Springer-Verlag, 1993.
- [11] Tilman D. Biodiversity and ecosystem functioning// Daily G, ed. *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Washington D C: Island Press, 1997:93-112.
- [12] 傅伯杰, 周国逸, 白永飞, 宋长春, 刘纪远, 张惠远, 吕一河, 郑华, 谢高地. 中国主要陆地生态系统服务功能与生态安全. *地球科学进展*, 2009, 24(6): 571-576.
- [13] Daily G C. *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Washington D C: Island Press, 1997.
- [14] Millennium Ecosystem Assessment. *Ecosystems and Human Well-Being: A Framework for Assessment*. Washington D C: Island Press, 2003.
- [15] Barrios E. Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecological Economics*, 2007, 64(2): 269-285.
- [16] Swinton S M, Lupi F, Robertson G P, Hamilton S K. Ecosystem services and agriculture: cultivating agricultural ecosystems for diverse benefits. *Ecological Economics*, 2007, 64(2): 245-252.
- [17] Sandhu H S, Wratten S D, Cullen R, Case B. The future of farming: the value of ecosystem services in conventional and organic arable land. An experimental approach. *Ecological Economics*, 2008, 64(4): 835-848.
- [18] Posthumus H, Rouquette J R, Morris J, Cowing D J G, Hess T M. A framework for the assessment of ecosystem goods and services: a case study on lowland floodplains in England. *Ecological Economics*, 2010, 69(7): 1510-1523.
- [19] 谢高地, 肖玉, 鲁春霞. 生态系统服务研究: 进展、局限和基本范式. *植物生态学报*, 2006, 30(2): 191-199.
- [20] Daily G C, Soderqvist T, Aniyar S, Arrow K, Dasgupta P, Ehrlich P R, Folke C, Jansson A M, Jansson B O, Kautsky N, Levin S, Lubchenco J, Mäler K G, Simpson D, Starrett D, Tilman D, Walker B. *Ecology: The value of nature and the nature of value*. *Science*, 2000, 289(5478): 395-396.
- [21] Heal G. *Nature and the Marketplace: Capturing the Value of Ecosystem Services*. 2nd ed.. Covelo, California: Island Press, 2000.

- [22] Biggs R, Bohensky E, Desanker P V, Fabricius C, Lynam T, Misselhorn A A, Musvoto C, Mutale M, Meyers B, Scholes R J, Shikongo S, van Jaarsveld A S. Nature Supporting People: The South African Millennium Ecosystem Assessment. Pretoria, South Africa: Council for Scientific and Industrial Research, 2004.
- [23] Kremen C. Managing ecosystem services: What do we need to know about their ecology?. *Ecology Letters*, 2005, 8(5): 468-479.
- [24] Lewan L, Söderqvist T. Knowledge and Recognition of Ecosystem Services Among the General Public in a Drainage Basin in Scania, Southern Sweden. *Ecological Economics*, 2002, 42(3): 459-467.
- [25] Luck G W, Daily G C, Ehrlich P R. Population diversity and ecosystem services. *Trends in Ecology and Evolution*, 2003, 18(7): 331-336.
- [26] Luck G W, Harrington R, Harrison P A, Kremen C, Berry P M, Bugter R, Dawson T P, de Bello F, Díaz S, Feld C K, Haslett J R, Hering D, Kontogianni A, Lavorel S, Rounsevell M, Samways M J, Sandin L, Settele J, Sykes M T, van den Hove S, Vandewalle M, Zobel M. Quantifying the contribution of organisms to the provision of ecosystem services. *BioScience*, 2009, 59(3): 223-235.
- [27] Nelson E, Mendoza G, Regetz J, Polasky S, Tallis H, Cameron D R, Chan K M, Daily G C, Goldstein J, Kareiva P M, Lonsdorf E, Naidoo R, Ricketts T H, Shaw M R. Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2009, 7(1): 4-11.
- [28] Mertz O, Ravnborg H M, Lvei G L, Nielsen I, Konijnendijk C C. Ecosystem services and biodiversity in developing countries. *Biodiversity and Conservation*, 2007, 16(10): 2729-2737.
- [29] Wall D H, Bardgett R D, Covich A R, Snelgrove P V. The need for understanding how biodiversity and ecosystem functioning affect ecosystem services in soils and sediments//Wall D H, ed. *Sustaining Biodiversity and Ecosystem Services in Soils and Sediments*. Washington DC: Island Press, 2004: 1-12.
- [30] Carvalheiro L G, Seymour C L, Veldtman R, Nicolson S W. Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas. *Journal of Applied Ecology*, 2010, 47(4): 810-820.
- [31] Balvanera P, Pfisterer A B, Buchmann N, He J S, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 2006, 9(10): 1146-1156.
- [32] Naeem S. How changes in biodiversity may affect the provision of ecosystem services//Hollowell V C, ed. *Managing Human Dominated Ecosystems*. StLouis: Missouri Botanical Garden Press, 2001: 3-33.
- [33] McGill B J, Enquist B J, Weiher E, Westoby M. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 2006, 21(4): 178-185.
- [34] Cornwell W K, Ackerly D D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 2009, 79(1): 109-126.
- [35] Loreau M, Hector A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 2001, 412(6842): 72-76.
- [36] Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277(5330): 1300-1302.
- [37] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 2006, 9(6): 741-758.
- [38] Kremen C, Williams N M, Aizen M A, Gemmill-Herren B, LeBuhn G, Minckley R, Packer L, Potts S G, Roulston T, Steffan-Dewenter I, Vázquez D P, Winfree R, Adams L, Crone E E, Greenleaf S S, Keitt T H, Klein A M, Regetz J, Ricketts T H. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, 2007, 10(4): 299-314.
- [39] Klumpp K, Soussana J F. Using functional traits to predict grassland ecosystem change: a mathematical test of the response-and-effect trait approach. *Global Change Biology*, 2009, 15(12): 2921-2934.
- [40] Díaz S, Quétier F, Cáceres D M, Trainor S F, Pérez-Harguindeguy N, Bret-Harte M S, Finegan B, Peña-Claros M, Poorter L. Linking functional diversity and social actor strategies in a framework for interdisciplinary analysis of nature's benefits to society. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(3): 895-902.
- [41] Lavorel S, Grigulis K, Lamarque P, Colace M P, Garden D, Girel J, Pellet G, Douzet R. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, 2011, 99(1): 135-147.
- [42] Diaz S, Cabido M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, 16(11): 646-655.
- [43] Petchey O L, Hector A, Gaston K J. How do different measures of functional diversity perform?. *Ecology*, 2004, 85(3): 847-857.
- [44] Grime J P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 1998, 86(6): 902-910.
- [45] Ackerly D D, Cornwell W K. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 2007, 10(2): 135-145.
- [46] 张全国, 张大勇. 生物多样性与生态系统功能: 最新的进展与动向. *生物多样性*, 2003, 11(5): 351-363.

- [47] Hillebrand H, Matthiessen B. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters*, 2009, 12(12): 1405-1419.
- [48] Mayfield M M, Bonser S P, Morgan J W, Aubin I, McNamara S, Vesk P A. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(4): 423-431.
- [49] 肖玉, 谢高地, 安凯, 鲁春霞. 基于功能性状的生态系统服务研究框架. *植物生态学报*, 2012, 36(4): 353-362.
- [50] Pacala S, Tilman D. The transition from sampling to complementarity//Kinzig A, Pacala S, Tilman D, eds. *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton: Princeton University Press, 2002: 151-166.
- [51] Díaz S, Lavorel S, de Bello, Quétier F, Grigulis K, Robson T M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(52): 20684-20689.
- [52] Naeem S. Ecology: Gini in the bottle. *Nature*, 458(7238): 579-580.
- [53] de Bello F, Lavorel S, Díaz S, Harrington R, Cornelissen J H, Bardgett R D, Berg M P, Cipriotti P, Feld C K, Hering D, da Silva P M, Potts S G, Sandin L, Sousa J P, Storkey J, Wardle D A, Harrison P A. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 2010, 19(10): 2873-2893.
- [54] Cardinale B J, Wright J P, Cadotte M W, Carroll I T, Hector A, Srivastava D S, Loreau M, Weis J J. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(46): 18123-18128.
- [55] Quétier F, Lavorel S, Thuiller W, Davies I. Plant-trait-based modeling assessment of ecosystem-service sensitivity to land-use change. *Ecological Applications*, 2007, 17(8): 2377-2386.
- [56] Dominati E, Patterson M, Mackay A. A framework for classifying and quantifying the natural capital and ecosystem services of soils. *Ecological Economics*, 2010, 69(9): 1858-1868.
- [57] 范玉龙, 胡楠, 丁圣彦, 翟元杰, 柳静, 廖秉华, 卢训令. 伏牛山自然保护区森林生态系统草本植物功能群的分类. *生态学报*, 2008, 28(7): 3092-3101.
- [58] West P C, Gibbs H K, Monfreda C, Wagner J, Barford C C, Carpenter S R, Foley J A. Trading carbon for food: Global comparison of carbon stocks vs. crop yields on agricultural land. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(46): 19645-19648.
- [59] Johnston C A. Sediment and nutrient retention by fresh water wetlands effects on surface water quality. *Critical Reviews in Environmental Control*, 1991, 21(5/6): 491-565.
- [60] Reddy K R, Kadlec R H, Flaig E, Gale P M. Phosphorus retention in streams and wetlands: A review. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 1999, 29(1): 83-146.
- [61] 傅伯杰, 刘世梁, 马克明. 生态系统综合评价的内容与方法. *生态学报*, 2001, 21(11): 1885-1892.
- [62] 欧阳志云, 郑华. 生态系统服务的生态学机制研究进展. *生态学报*, 2009, 29(11): 6183-6188.
- [63] Hein L, van Koppen K, de Groot R S, van Ierland E C. Spatial scales, stakeholders and the valuation of ecosystem services. *Ecological Economics*, 2006, 57(2): 209-228.
- [64] Fisher B, Turner K, Zylstra M, Brouwer R, Groot R, Farber S, Ferraro P, Green R, Hadley D, Harlow J, Jefferiss P, Kirkby C, Morling P, Mowatt S, Naidoo R, Paavola J, Strassburg B, Yu D, Balmford A. Ecosystem services and economic theory: integration for policy-relevant research. *Ecological Applications*, 2008, 18(8): 2050-2067.
- [65] Robertson P G, Gross K L, Hamilton S K, Landis D A, Schmidt T M, Snapp S S, Swinton S M. Farming for ecosystem services: an ecological approach to production agriculture. *BioScience*, 2014, 64(5): 404-415.
- [66] 李双成, 张才玉, 刘金龙, 朱文博, 马程, 王珏. 生态系统服务权衡与协同研究进展及地理学研究议题. *地理研究*, 2013, 32(8): 1379-1390.
- [67] Schmitz O J. Effects of predator functional diversity on grassland ecosystem function. *Ecology*, 2009, 90(9): 2339-2345.
- [68] 邬建国. 生态学范式变迁综论. *生态学报*, 1996, 16(5): 449-460.
- [69] 邬建国. 景观生态学—概念与理论. *生态学杂志*, 2000, 19(1): 42-52.
- [70] 吕一河, 傅伯杰. 生态学中的尺度及尺度转换方法. *生态学报*, 2001, 21(12): 2097-2105.
- [71] Pearson S M, Turner M G, Wallace L L, Romme W H. Winter habitat use by large ungulates following fires in northern Yellowstone National Park. *Ecological Applications*, 1995, 5(3): 744-755.
- [72] Pearson S M. The spatial extent and relative influence of landscape-level factors on wintering bird populations. *Landscape Ecology*, 1993, 8(1): 3-18.

- [73] Schwartz M W, Brigham C A, Hoeksema J D, Lyons K G, Mills M H, van Mantgem P J. Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia*, 2000, 122(3): 297-305.
- [74] Downing A L. The Role of Biological Diversity for the Functioning and Stability of Pond Ecosystems. Chicago: University of Chicago, 2001.
- [75] Bond E M, Chase J M. Biodiversity and ecosystem functioning at local and regional spatial scales. *Ecology Letters*, 2002, 5(4): 467-470.
- [76] 高东, 何霞红. 生物多样性与生态系统稳定性研究进展. *生态学杂志*, 2010, 29(12): 2507-2513.
- [77] 徐建华, 岳文泽, 谈文琦. 城市景观格局尺度效应的空间统计规律—以上海中心城区为例. *地理学报*, 2004, 59(6): 1058-1067.
- [78] Loreau M. Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1998, 95(10): 5632-5636.
- [79] Otto S B, Berlow E L, Rank N E, Smiley J, Brose U. Predator diversity and identity drive interaction strength and trophic cascades in a food web. *Ecology*, 2008, 89(1): 134-144.
- [80] Walker B H. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology*, 1995, 9(4): 747-752.
- [81] Naeem S. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*, 1998, 12: 39-45.
- [82] McNally C G, Uchida E, Gold A J. The effect of a protected area on the tradeoffs between short-run and long-run benefits from mangrove ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(34): 13945-13950.