

DOI: 10.5846/stxb201706241142

杨海乐, 陈家宽. 集合生态系统研究 15 年回顾与展望. 生态学报, 2018, 38(13): - .

Yang H L., Chen J K. Meta-ecosystem: Achievements in the first 15 years and the perspectives. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(13): - .

集合生态系统研究 15 年回顾与展望

杨海乐¹, 陈家宽^{1,2,*}

¹ 复旦大学生物多样性科学研究所, 上海 200438

² 南昌大学生命科学研究院流域生态研究所, 南昌 330031

摘要:集合生态系统(meta-ecosystem)由法国的 Loreau 教授等于 2003 年提出,是指“由跨生态系统边界的物质流、能量流和生物体流所连接起来的一系列生态系统的集合”,是对只关注生物体(organism)迁移交换的集合种群(meta-population)和集合群落(meta-community)概念的外推,也是为了给生态系统空间异质性研究提供一个重要的分析路径,对研究和理解生态系统的结构、过程、功能和异质性具有重要意义。通过对相关文献的梳理分析,简述了集合生态系统研究的基本状况,分析了对集合生态系统概念的狭义和广义两种理解,指出了探讨集合生态系统结构的两个方向,构建了分析集合生态系统研究的六维整体框架,综述了研究集合生态系统的两类方法,探讨了经验化的集合生态系统(empirical meta-ecosystem)的 3 种空间结构和两种构建路径。最后,将集合生态系统概念和理论引入流域复合生态系统(integrated watershed ecosystem)的分析,希望藉此为流域生态学研究带来新的概念框架,进而为流域可持续发展和流域生态文明建设提供支持。

关键词:集合生态系统;集合系统;空间异质性;生态系统过程;流域生态系统;流域生态学;生态系统生态学;景观生态学;空间生态学

Meta-ecosystem: Achievements in the first 15 years and the perspectives

YANG Haile¹, CHEN Jiakuan^{1,2,*}

¹ Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200438, China

² Center for Watershed Ecology, Institute of Life Science, Nanchang University, Nanchang 330031, China

Abstract: In 2003, Loreau, Mouquet, and Holt from France proposed the meta-ecosystem concept as a natural extension of the meta-population and meta-community concepts. A meta-ecosystem is defined as a set of ecosystems connected by spatial flows of energy, materials, and organisms across ecosystem boundaries. This concept provides a useful theoretical framework toward better understanding and exploring the structures, processes, functions, and heterogeneity of ecosystems. In this paper, we initially introduce the backgrounds of the meta-ecosystem concept, then, describe the development of meta-ecosystem studies, recapitulate the understandings of the meta-ecosystem concept in the current literature, summarize the frameworks for understanding the structure of meta-ecosystems, construct a six-dimensional general framework for describing a meta-ecosystem study, delineate two approaches to studying meta-ecosystems, and describe three spatial structures in empirical meta-ecosystems and two methods for constructing empirical meta-ecosystems. Finally, we explore the frameworks from a meta-ecosystem perspective, that might help future studies of integrated watershed ecosystems. We hope that 1) the review on meta-ecosystems could provide an overall framework for understanding the meta-ecosystem concept and meta-ecosystem studies, and then promote studies using the meta-ecosystem concept and theory; and 2) combining the meta-ecosystem theory and an integrated watershed ecosystem framework could provide a useful conceptual framework for watershed ecosystem studies and watershed ecology, and then support the sustainable development and ecological civilization at the watershed scale.

收稿日期:2017-06-24; 网络出版日期:2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jkchen@fudan.edu.cn

Key Words: Meta-ecosystem; meta-system; spatial heterogeneity; ecosystem process; watershed ecosystem; watershed ecology; ecosystem ecology; landscape ecology; spatial ecology

生态系统是生态学研究当中一个非常重要的生态单元(ecological unit)^[1-2]。虽然有特定边界,但一个生态系统与其相邻生态系统之间并非完全隔离,而总是存在一定的相互作用^[3-4],而这些具有一定相互作用的生态系统的集合(set)就被概念化(conceptualized)为“集合生态系统(meta-ecosystem)”^[5]。集合生态系统是指“由跨生态系统边界的物质流、能量流和生物体流所连接起来的一系列生态系统的集合”,是生态系统生态学(ecosystem ecology)中的一个新概念,也是空间生态学(spatial ecology)中的一个新研究框架^[5]。集合生态系统概念的提出和应用对生态系统的结构、过程、功能和异质性研究具有重要的推动作用^[6],对推动理解和建设生态保护网络具有重要意义^[7]。本文的目的在于1)通过对相关文献的梳理,对集合生态系统研究做一个整体性的回顾和盘点,为集合生态系统研究的进一步发展提供坐标参照;2)将集合生态系统概念和理论引入流域生态系统研究中,给流域生态学研究提供新的思路。

1 集合生态系统概念的提出:两个思路背景

从概念的词源上来讲,集合生态系统概念是对只关注生物体(organism)迁移交换的集合种群(meta-population)和集合群落(meta-community)概念的外推(图1)^[5],也是对斑块动态概念与各组织水平研究相结合的进一步深化^[8]。从20世纪中后期开始,跨时空尺度的生态过程逐渐开始受到关注,集合种群(meta-population)^[9]和集合群落(meta-community)^[10]概念先后被提出。集合种群是“一个种群的种群(a population of populations)”,说得更确切一点,就是由大量在空间呈斑块状离散分布的小局域种群通过迁移连接而成的一个局域种群集合(the set of local populations)^[9]。集合群落概念是集合种群概念的多物种外推(multispecies extension),因而集合群落可以表述为由多个潜在相互作用的物种通过相互之间的扩散而连接在一起的一个局域群落集合(the set of local communities)^[10]。集合生态系统概念则是集合种群和集合群落概念的进一步外推,其核心在于囊括了所有类型的空间流(spatial flows),进而藉以量化分析由局域生态系统(local ecosystems)空间耦合而产生的整体与局部之间的约束、反馈及其它特征,探讨集合生态系统的动态和演化^[5-6]。

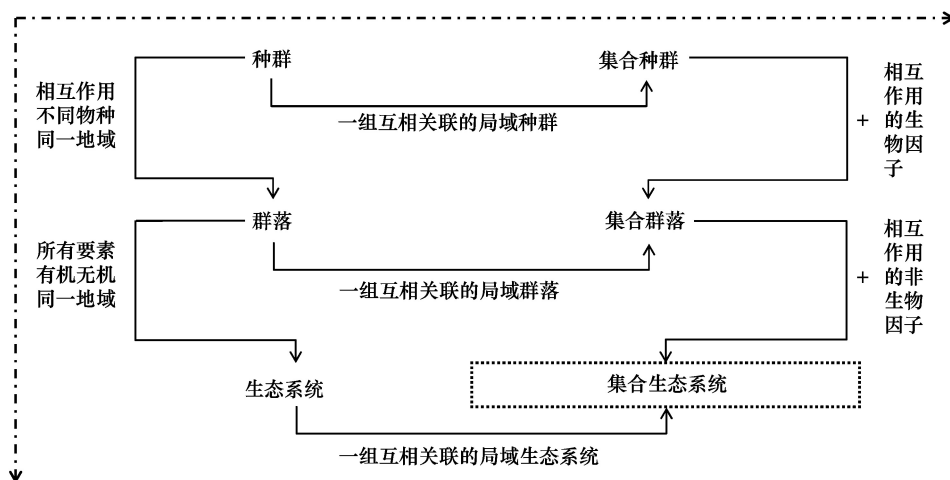


图1 集合生态系统概念提出的背景框架

Fig.1 Etymological background of meta-ecosystem

从知识的结构上来讲,集合生态系统概念是生态系统空间异质性研究的一个重要分析路径(图2)。对生态系统空间异质性的研究,传统上由景观生态学来做,但主要关注景观的格局、尺度、过程等问题^[11-12]。集合

生态系统概念则从生态系统生态学的角度出发,探讨在空间上异质的一组生态系统之间的物质、能量、生物体的流动,以及由这些流动所产生的对局域生态系统和对集合生态系统所产生的影响和约束^[5]。在自然界当中,无机盐、碎屑物、生物体的跨生态系统边界的流动非常普遍,而且这种流动往往对流出和流入双方生态系统都有影响^[13],甚至在很多情况下这种流动是双向的^[14]。因而,集合生态系统概念的提出就是“为了给空间生态系统生态学(spatial ecosystem ecology)提供一个理论框架”^[5],具体来讲,集合生态系统研究主要就是通过整合局域生态系统之间的空间流和局域生态系统之内的生态流,来研究跨局域生态系统边界的异速迁移过程对集合生态系统整体和局部的结构、过程和功能的影响^[6]。

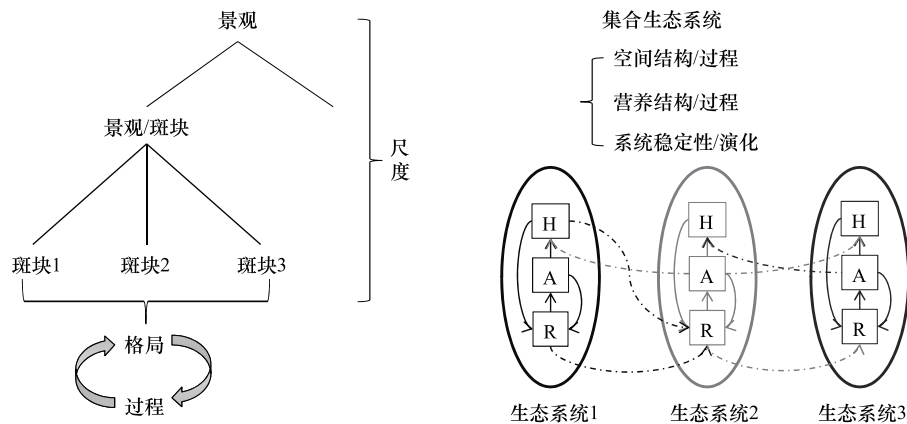


图2 生态系统空间异质性研究的重要分析路径——景观概念的体系和集合生态系统概念的体系

Fig.2 Pathways for studying spatial heterogeneity of ecosystem: (1) the landscape conceptual system and (2) the meta-ecosystem conceptual system

R: 无机营养资源, resources; A: 自养生物, autotrophs; H: 异养生物, heterotrophs

2 集合生态系统研究的 15 年回顾

从 Loreau 等第一次提出集合生态系统概念到现在,15 年的发展中,集合生态系统研究既有概念框架的探讨^[15-19],也有实践案例研究的开展^[20-27],更多的则是模型模拟研究^[28-40]。

2.1 集合生态系统研究的法语科学家轴心

在 ISI Web of Science 核心集中分析“Loreau M, Mouquet N, Holt R D. Meta-ecosystems: A theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. Ecology Letters. 2003, 6(8): 673-679.”^[5]的引文,得到施引文献记录 161 篇(截至 2017 年 5 月 1 日),可以反映全世界学者关注集合生态系统概念的基本状况(图 3)。在 ISI Web of Science 中以“meta-ecosystem” OR “metaecosystem”为主题词搜索 2003—2017 年发表的英文期刊论文,获得 56 条记录(截至 2017 年 5 月 1 日),可以反映全世界集合生态系统研究的基本状况(图 3)。

从 2011 年开始,提出集合生态系统概念的这篇文章的引文记录数和以集合生态系统为主题的论文记录数同步出现了阶段性突破(图 3)。整体来看,来自法国、美国和加拿大的引文记录和研究工作都最多;具体来

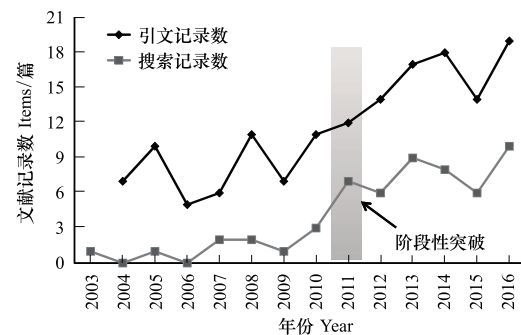


图3 集合生态系统研究的相关文献记录数

Fig. 3 Published items and citations of meta-ecosystem in each year

引文记录数:“Loreau M, Mouquet N, Holt R D. Meta-ecosystems: A theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. Ecology Letters. 2003, 6(8): 673-679.”^[5]在 Web of Science 核心集中的施引文献记录数。搜索记录数:以“meta-ecosystem” OR “metaecosystem”为主题词在 Web of Science 核心集中搜索所得的文献记录数(2017-5-1)

讲,来自法语系统的学者(比如 Loreau, Michel; Mouquet, Nicolas; Gravel, Dominique; Guichard, Frederic; Massol, Francois 等)的相关工作最多也最集中,尤其是在概念框架探讨和模型模拟研究方面,而这些学者主要来自法国国家科学研究院(CNRS)、蒙彼利埃大学(Univ Montpellier)、麦吉尔大学(McGill Univ)、魁北克大学(Univ Quebec)等单位。

2.2 对集合生态系统概念的两种主要理解

通过对主题词搜索所得条目的梳理,可以将集合生态系统研究的文献进行分析归类;其中“概念框架探讨”类型的文献有 6 篇,“模型模拟研究”类型的文献有 13 篇,“实践案例研究”类型的文献有 8 篇,而“其它用法和研究”则列举了对集合生态系统概念和集合生态系统研究有不同理解的案例研究文献中的 13 篇典型文献(表 1)。

对集合生态系统研究的主要文献进行逐一分析,可以发现在目前的研究和使用当中,集合生态系统主要有 2 层意义,或者说 2 种用法。第一种是在狭义上用“集合生态系统”这个概念,依照 Loreau 提出“集合生态系统”概念的本意,以集合生态系统中的“相邻生态系统之间的相互作用”为核心,指向由相邻生态系统通过相互作用而构成的集合生态系统整体,研究集合生态系统内相邻生态系统之间的相互作用过程对各个生态系统,尤其是对整个集合生态系统所产生的影响,往往研究的是双向(bidirectional)过程和全局(global)影响^[21,25,34]。定性来讲,就是把集合生态系统当成一种方法框架,以相互作用为关键,探讨集合生态系统的内部作用、维持和演化机制。

第二种是在广义上用“集合生态系统”这个概念,借集合生态系统中的“相邻生态系统之间具有关联性”的思想,指向相邻生态系统之间的关联和影响,研究相邻生态系统之间的物质、能量的辅加(subsidy)对供体(donor)和受体(recipient)生态系统,尤其是对受体生态系统所产生的影响,往往研究的是单向(unidirectional)过程和局域(local)影响^[41-43]。对比第一种用法来讲,该用法就是把集合生态系统当成了一种认识框架,以广义的关联性为关键,探讨生态系统之间的空间流对供体生态系统或受体生态系统的影响。

除此之外,还有一些其它用法^[44-53](表 1),比如将集合生态系统泛化,也就是将 meta-ecosystem 当作 meta-system 来用^[44];比如将集合生态系统理解为空间离散的同类型生态系统的集合,但并不关注这些生态系统之间的空间流^[45-46];比如将集合生态系统理解为多个不同类型生态系统的集合,但并不关注这些生态系统之间的空间流^[47-49]。对这些用法的判断和称谓,在坚持原意的角度来讲可以说是对集合生态系统概念的“一种误用”,在意义开放的角度来讲或可称之为是对集合生态系统概念的“另一种阐释”。

下文对集合生态系统研究的综述和分析只针对对集合生态系统进行狭义理解的相关研究。

表 1 集合生态系统研究的主要文献梳理归类

Table 1 Main literature meta-ecosystem theory

概念框架探讨 Conceptual frameworks		
编号	标题	注释
F1	Loreau M, Mouquet N, Holt R D. Meta-ecosystems: A theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. <i>Ecology Letters</i> . 2003, 6(8): 673-679. ^[5]	集合生态系统概念的提出
F2	Massol F, Gravel D, Mouquet N, et al. Linking community and ecosystem dynamics through spatial ecology. <i>Ecology Letters</i> . 2011, 14(3): 313-323. ^[15]	再次阐释集合生态系统概念内涵
F3	Loreau M, Daufresne T, Gonzalez A, et al. Unifying sources and sinks in ecology and Earth sciences. <i>Biological Reviews</i> . 2013, 88(2): 365-379. ^[16]	打通生态学和地学的源汇概念
F4	Mouquet N, Gravel D, Massol F, et al. Extending the concept of keystone species to communities and ecosystems. <i>Ecology Letters</i> . 2013, 16(1): 1-8. ^[17]	集合生态系统的生态系统单元化
F5	Wang S, Loreau M. Ecosystem stability in space: α , β and γ variability. <i>Ecology Letters</i> . 2014, 17(8): 891-901. ^[18]	集合生态系统的生态系统单元化
F6	Massol F, Altermatt F, Gounand I, et al. How life-history traits affect ecosystem properties: effects of dispersal in meta-ecosystems. <i>Oikos</i> . 2017, 126(4): 532-546. ^[19]	生物生活史中的扩散行为对集合生态系统的影响

续表

模型模拟研究 Modeling studies		
编号	标题	注释
M1	Jenerette G D, Lal R. Modeled carbon sequestration variation in a linked erosion-deposition system. <i>Ecological Modelling</i> . 2007, 200(1/2): 207-216. ^[29]	(开放,二元,同型,单向,两级,简单)
M2	Cloern J E. Habitat connectivity and ecosystem productivity: Implications from a simple model. <i>The American Naturalist</i> . 2007, 169(1): E21-E33. ^[28]	(封闭,二元,异型,双向,两级,简单)
M3	Gravel D, Guichard F, Loreau M, et al. Source and sink dynamics in meta-ecosystems. <i>Ecology</i> . 2010, 91(7): 2172-2184. ^[31]	(有限开放,二元,异型,双向,两级,简单)
M4	Gravel D, Mouquet N, Loreau M, et al. Patch dynamics, persistence, and species coexistence in metaecosystems. <i>The American Naturalist</i> . 2010, 176(3): 289-302. ^[32]	(有限开放,二元,异型,双向,两级,简单)
M5	Marleau J N, Guichard F, Mallard F, et al. Nutrient flows between ecosystems can destabilize simple food chains. <i>Journal of Theoretical Biology</i> . 2010, 266(1): 162-174. ^[30]	(有限开放,二元,同型,双向,两级,简单)
M6	Ryabov A B, Blasius B. A graphical theory of competition on spatial resource gradients. <i>Ecology Letters</i> . 2011, 14(3): 220-228. ^[33]	(封闭,二元,同型,双向,两级,简单)
M7	Leroux S J, Loreau M. Dynamics of reciprocal pulsed subsidies in local and meta-ecosystems. <i>Ecosystems</i> . 2012, 15(1): 48-59. ^[34]	(有限开放,二元,同型,双向,两级,简单)
M8	Haegeman B, Loreau M. General relationships between consumer dispersal, resource dispersal and metacommunity diversity. <i>Ecology Letters</i> . 2014, 17(2): 175-184. ^[37]	(封闭,二元,同型,双向,两级,简单)
M9	Marleau J N, Guichard F, Loreau M. Meta-ecosystem dynamics and functioning on finite spatial networks. <i>Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences</i> . 2014, 281(1777): 20132094. ^[36]	(封闭,多元,同型,双向,两级,简单)
M10	Gounand I, Mouquet N, Canard E, et al. The paradox of enrichment in metaecosystems. <i>The American Naturalist</i> . 2014, 184(6): 752-763. ^[35]	(有限开放,二元,同型,双向,两级,简单)
M11	Marleau J N, Guichard F, Loreau M. Emergence of nutrient co-limitation through movement in stoichiometric meta-ecosystems. <i>Ecology Letters</i> . 2015, 18(11): 1163-1173. ^[38]	(封闭,多元,同型,双向,三级,简单)
M12	Spiecker B, Gouhier T C, Guichard F. Reciprocal feedbacks between spatial subsidies and reserve networks in coral reef meta-ecosystems. <i>Ecological Applications</i> . 2016, 26(1): 264-278. ^[40]	(有限开放,多元,同型,双向,两级,简单)
M13	Gravel D, Massol F, Leibold M A. Stability and complexity in model meta-ecosystems. <i>Nature Communications</i> . 2016, 7(12457). ^[39]	(封闭,多元,同型,双向,两级,复杂)
实践案例研究 Empirical studies		
编号	标题	注释
E1	Largaespada C, Guichard F, Archambault P. Meta-ecosystem engineering: Nutrient fluxes reveal intraspecific and interspecific feedbacks in fragmented mussel beds. <i>Ecology</i> . 2012, 93(2): 324-333. ^[20]	(有限开放,多元,异型,双向,两级,简单)
E2	Jäger C G, Diehl S. Resource competition across habitat boundaries: Asymmetric interactions between benthic and pelagic producers. <i>Ecological Monographs</i> . 2014, 84(2): 287-302. ^[21]	(有限开放,二元,异型,双向,两级,简单)
E3	Saint-Beat B, Dupuy C, Agogue H, et al. How does the resuspension of the biofilm alter the functioning of the benthos-pelagos coupled food web of a bare mudflat in Marennes-Oleron Bay (NE Atlantic)? <i>Journal of Sea Research</i> . 2014, 92(SI): 144-157. ^[23]	(有限开放,二元,异型,双向,两级,简单)
E4	Ryabov A B, Blasius B. Depth of the biomass maximum affects the rules of resource competition in a water column. <i>The American Naturalist</i> . 2014, 184(5): E132-E146. ^[22]	(有限开放,二元,异型,双向,两级,简单)
E5	Harvey E, Gounand I, Ganesanandamoorthy P, et al. Spatially cascading effect of perturbations in experimental meta-ecosystems. <i>Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences</i> 2016, 283(20161496). ^[24]	(封闭,二元,异型,双向,两级,简单)
E6	Stephens J P, Altman K A, Berven K A, et al. Bottom-up and trait-mediated effects of resource quality on amphibian parasitism. <i>Journal of Animal Ecology</i> . 2017, 86(2): 305-315. ^[27]	(有限开放,二元,异型,单向,两级,简单)
E7	Limberger R, Birtel J, Farias D D S, et al. Ecosystem flux and biotic modification as drivers of metaecosystem dynamics. <i>Ecology</i> . 2017, 98(4): 1082-1092. ^[25]	(封闭,多元,异型,双向,两级,简单)
E8	Gounand I, Harvey E, Ganesanandamoorthy P, et al. Subsidies mediate interactions between communities across space. <i>Oikos</i> . 2017, 126(7): 972-979. ^[26]	(封闭,二元,异型,双向,两级,简单)

续表

其它用法和研究 Related studies		
编号	标题	注释
R1	Varpe Ø, Fiksen Ø, Slotte A. Meta-ecosystems and biological energy transport from ocean to coast: The ecological importance of herring migration. <i>Oecologia</i> . 2005, 146(3): 443-451. ^[41]	1.辅加(subsidy)对受体的影响,2.辅加过程
R2	Shen W, Lin Y, Jenerette G D, et al. Blowing litter across a landscape: Effects on ecosystem nutrient flux and implications for landscape management. <i>Landscape Ecology</i> . 2011, 26(5): 629-644. ^[42]	1.辅加(subsidy)对受体的影响,2.辅加过程
R3	McLoughlin P D, Lysak K, Debeffe L, et al. Density-dependent resource selection by a terrestrial herbivore in response to sea-to-land nutrient transfer by seals. <i>Ecology</i> . 2016, 97(8): 1929-1937. ^[43]	1.辅加(subsidy)对受体的影响
R4	Lai, S., J. Bêty and D. Berteaux, Movement tactics of a mobile predator in a meta-ecosystem with fluctuating resources: the arctic fox in the High Arctic. <i>Oikos</i> , 2017, 126(7): 937-947. ^[49]	异质生态环境条件下的动物迁徙行为分析
R5	Griffiths J R, Schindler D E, Seeb L W. How stock of origin affects performance of individuals across a meta-ecosystem: An example from sockeye salmon. <i>PLoS ONE</i> . 2013, 8(3): e58584. ^[50]	异质生态环境条件下的集合种群
R6	Carscallen W M A, Romanuk T N. Structure and robustness to species loss in Arctic and Antarctic ice-shelf meta-ecosystem webs. <i>Ecological Modelling</i> . 2012, 245(SI): 208-218. ^[51]	集合群落的动态
R7	Vinueza L R, Menge B A, Ruiz D, et al. Oceanographic and climatic variation drive top-down/bottom-up coupling in the Galápagos intertidal meta-ecosystem. <i>Ecological Monographs</i> . 2014, 84(3): 411-434. ^[52]	集合群落的动态
R8	van Deurs M, Persson A, Lindegren M, et al. Marine ecosystem connectivity mediated by migrant-resident interactions and the concomitant cross-system flux of lipids. <i>Ecology and Evolution</i> . 2016, 6(12): 4076-4087. ^[53]	集合群落的动态
R9	Menge B A, Menge D N L. Dynamics of coastal meta-ecosystems: The intermittent upwelling hypothesis and a test in rocky intertidal regions. <i>Ecological Monographs</i> . 2013, 83(3): 283-310. ^[45]	对同质不同域多生态系统的研究(meta→multi)
R10	Menge B A, Gouhier T C, Hacker S D, et al. Are meta-ecosystems organized hierarchically? A model and test in rocky intertidal habitats. <i>Ecological Monographs</i> . 2015, 85(2): 213-233. ^[46]	对同质不同域多生态系统的研究(meta→multi)
R11	Yue K, Yang W, Peng C, et al. Foliar litter decomposition in an alpine forest meta-ecosystem on the eastern Tibetan Plateau. <i>Science of the Total Environment</i> . 2016, 566: 279-287. ^[47]	对异质异域多生态系统的研究(meta→multi)
R12	Yue K, Wu F, Yang W, et al. Cellulose dynamics during foliar litter decomposition in an alpine forest Meta-Ecosystem. <i>Forests</i> . 2016, 7(1768). ^[48]	对异质异域多生态系统的研究(meta→multi)
R13	Heffernan J B, Watts D L, Cohen M J. Discharge competence and pattern formation in peatlands: A meta-ecosystem model of the Everglades ridge-slough landscape. <i>PLoS ONE</i> . 2013, 8(5): e64174. ^[44]	集合系统内的组织结构和格局形成

2.3 集合生态系统概念框架探讨的两个方向

梳理集合生态系统概念的发展脉络,可以呈现出一个简洁的理解集合生态系统概念的图景(图4)。2003年, Loreau 等提出集合生态系统概念,它是对集合种群和集合群落的外推,因而对集合生态系统概念的理解和阐释可以有2个方向:1)关注有机体的集合群落加上非生物物质迁移,2)一组相互作用的生态系统^[5]。

沿着第一个理解和阐释方向,2011年 Massol 等对集合生态系统概念的内涵进行了进一步的阐释,强调要对传统上关注生物体迁移的食物网集合种群生态学(‘food web metacommunity’ ecology)和关注生态系统间物质迁移的景观生态系统生态学(‘landscape ecosystem’ ecology)进行整合^[15],2017年 Massol 等对其又进行了进一步的强调的阐述^[19]。沿着这个维度向前,集合生态系统对非生物物质迁移的关注可以延伸到地学相关层面,由于“源(source)”和“汇(sink)”是集合生态系统中的核心概念,而这2个概念在生态学和地学中的含义并不一致,所以2013年 Loreau 等对“源”、“汇”概念在生态学和地学语境中进行了比较和讨论,来达成内涵的统一^[16]。

沿着第二个理解和阐释方向,集合生态系统内的各个局域生态系统被单元化。在2013年 Mouquet 等提出通过类比于关键种(keystone species)概念来建构关键生态系统(keystone ecosystems)概念,关键种是对群落结构和功能具有不成比例的重要性的物种,关键生态系统就是对集合生态系统结构和功能具有不成比例的重要性的局域生态系统^[17]。2014年 Wang 等提出通过类比于生物多样性的描述方式而建构集合群落的 α 多样性、 β 多样性和 γ 多样性评价体系,进而在多尺度上探讨和评价整个(集合)生态系统的稳定性^[18]。

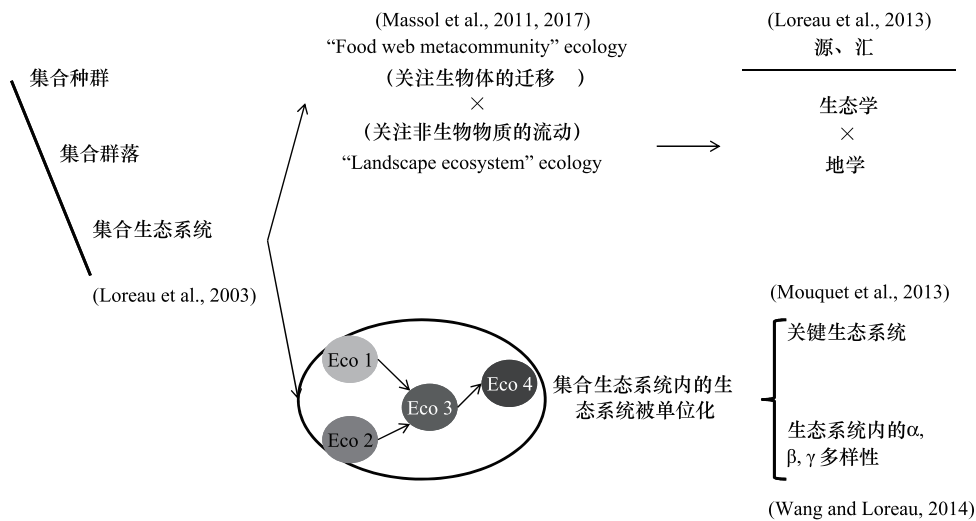


图4 集合生态系统概念和研究框架探讨的学术链

Fig.4 Academic chains; conceptual framework development of meta-ecosystem

2003 年, Loreau 等提出“集合生态系统”概念^[5]; 2011 年, Massol 等提出将“生物体的迁移”和“非生物物质的流动”融合起来^[15, 19]; 2013 年, Loreau 等提出将生态学和地学中的“源”、“汇”概念进行统一^[16]; 2013 年, Mouquet 等提出“关键生态系统”概念^[17]; 2014 年, Wang 等提出对生态系统进行 α , β , γ 多样性量化^[18]。

2.4 开展集合生态系统研究的六维整体框架

梳理集合生态系统模型研究和经验研究中的集合生态系统特征, 可以构建出一个具有 6 个维度的相空间来表示集合生态系统模型研究和经验研究的整体框架 (因为六维相空间无法用几何图形直观展示, 所以采用矩阵的方式来表示, 如图 5)。

在这个整体框架中, 6 个维度分别是: ① 集合生态系统的开放度 (openness, M_{open}), 其中 $x \in [0, 1]$, x 为实数。如果 $x = 0$, 即集合生态系统内外之间无物质流动, 就称之为“封闭”; 如果 $x > 0$, 即有物质流动, 则称“开放”, 开放度可以由跨集合生态系统边界的流量与集合生态系统内总的流量之比来表示。开放的集合生态系统, 如果有内部循环, 就称之为“有限开放”; 如果无内部循环, 则称之为“开放”。② 集合生态系统内的局域生态系统个数 (number of local ecosystems, M_{num}), 其中 $x \in [2, n]$, x 为正整数, n 为正整数。如果 $x = 2$, 即集合生态系统由 2 个基本的局域生态系统构成, 即称之为“二元”; 如果 $x > 2$, 则称之为“多元”。多元的集合生态系统, 如果需要可以直接定量表述为“三元”、“四元”、“五元”等。③ 集合生态系统内局域生态系统间的异质性 (type of local ecosystems, M_{type}), 其中 $x \in [1, n]$, x 为正整数, n 为正整数。如果 $x = 1$, 即集合生态系统内的所有局域生态系统具有一致的“局域生态系统-生态系统要素”结构, 即称之为“同型”; 如果 $x > 1$, 则称之为“异型”。异型的集合生态系统, 如果需要可以直接定量表述为“二型”、“三型”、“四型”等。④ 集合生态系统内生态过程的方向性 (unidirectional or bidirectional, M_{dir}), 其中 $x \in [1, 2]$, x 为实数。如果 $x = 1$, 即集合生态系统内的物质流动只是从一个局域生态系统流向另一个局域生态系统, 就称之为“单向”; 如果 $x > 1$, 即还存在某种形式的反向流动, 则称之为“双向”。在多元集合生态系统内, 因每对有相互作用的局域生态系统间的物质流既有单向也有双向, 所以整体的方向性会需要用分数来描述, 即 $x \in (1, 2)$ 。⑤ 集合生态系统的等级 (hierarchy, M_{hierar}), 其中 $x \in [2, n]$, x

$$F_x = M_{\text{open}} \times M_{\text{num}} \times M_{\text{type}} \times M_{\text{dir}} \times M_{\text{hierar}} \times L_{\text{complex}}$$

$$M_{\text{open}} = \begin{bmatrix} 0 \\ x \\ 1 \end{bmatrix} \begin{matrix} \text{封闭} \\ \text{有限开放} \\ \text{开放} \end{matrix}$$

$$M_{\text{num}} = \begin{bmatrix} 2 \\ x \\ n \end{bmatrix} \begin{matrix} \text{二元} \\ \text{多元} \\ \text{四元} \\ \dots \end{matrix}$$

$$M_{\text{type}} = \begin{bmatrix} 1 \\ x \\ n \end{bmatrix} \begin{matrix} \text{同型} \\ \text{二型} \\ \text{三型} \\ \dots \end{matrix}$$

$$M_{\text{dir}} = \begin{bmatrix} 1 \\ x \\ 2 \end{bmatrix} \begin{matrix} \text{单向} \\ \text{双向} \end{matrix}$$

$$M_{\text{hierar}} = \begin{bmatrix} 2 \\ x \\ n \end{bmatrix} \begin{matrix} \text{两级} \\ \text{多级} \\ \text{四级} \\ \dots \end{matrix}$$

$$L_{\text{complex}} = \begin{bmatrix} a \\ x \\ b \end{bmatrix} \begin{matrix} \text{简单} \\ \text{复杂} \end{matrix}$$

图5 集合生态系统模型研究和经验研究的六维整体框架

Fig.5 Six-dimensional general framework of the theoretical and empirical studies on meta-ecosystem theory

为正整数, n 为正整数。通常 $x=2$, 即整个集合生态系统只有局域生态系统-生态系统要素和集合生态系统-局域生态系统 2 个结构等级, 就称之为“两级”; 如果 $x>2$, 即生态系统要素内部还有更为精细的需要研究的结构, 则称之为“多级”。在具体研究当中, “多级”通常是“三级”, “四级”或以上等级通常比较少见。⑥ 集合生态系统内局域生态系统的复杂度 (complexity of local ecosystems, L_{complex}), 其中 $x \in [a, b]$, x 为实数, a 和 b 在此分别预设生态系统复杂度的 2 个边界指标。局域生态系统的复杂度 (L_{complex}) 是对整个集合生态系统复杂度的分形式 (fractal) 的嵌套, 也由开放度、生态系统要素个数、生态系统要素同质性、内部过程方向性、等级、生态系统要素复杂度 6 个因子构成。对于局域生态系统复杂度可以用“简单”和“复杂”来进行模糊定性表述, 是对“局域生态系统-生态系统要素”结构的判断, 基本上可以依据“生态系统要素”个数及其彼此间的相互作用关系来判断。这种判断通常取决于对局域生态系统的处理方式, 比如是将局域生态系统分析到具体食物网-无机环境的复杂结构层面? 还是只分析到无机环境-生产者-消费者-分解者四元结构层面? 还是只关注无机环境-生物群落二元结构或者类似的简单结构层面?

依集合生态系统模型研究和经验研究的整体框架, 可以将任意一个集合生态系统模型研究或经验研究用六维相空间中的元素 (即六维向量) 来进行半定量描述和归类。比如, 在 2007 年, Jenerette 等在研究一个相连接的侵蚀-沉积系统的碳封存变化问题时, 构建了一个只包含 2 个局域生态系统 (原文中称之为斑块 (patch)) 的集合生态系统, 整个集合生态系统有一个输出项, 每个局域生态系统也都有一个穿过整个集合生态系统边界的输入和输出项, 这 2 个局域生态系统之间只有单向的物质流动 (图 6) [29]。分析来讲, 这个集合生态系统是一个开放系统, 只有 2 个局域生态系统, 这 2 个局域生态系统是同类型的, 局域生态系统之间的物质流动是单向的 (无内部循环), 整个系统只有局域生态系统-生态系统要素和集合生态系统-局域生态系统 2 个结构等级, 局域生态系统是一个比较简单的系统。因而这个集合生态系统研究可以被半定量描述和归类为“(开放, 二元, 同型, 单向, 两级, 简单)”。同样, 集合生态系统的其它各模型研究或经验研究都可以以此方式来半定量描述和归类 (表 1)。不同类型的集合生态系统研究 (包括模型研究和经验研究) 探讨不同的问题。

应用集合生态系统研究的六维向量描述方式, 梳理集合生态系统研究的发展, 可以分析刻画出集合生态系统研究的整体发展趋势。对上述所梳理文献的统计来看, 在集合生态系统的 21 篇模型研究或经验研究论文中, 集合生态系统是开放系统的有 12 篇, 集合生态系统只含 2 个局域生态系统的有 15 篇, 而这些局域生态系统具有同型结构的有 11 篇, 这些局域生态系统之间具有双向空间流的占了绝大多数 (有 19 篇), 所研究的集合生态系统的等级结构绝大多数 (有 20 篇) 都是两级, 而局域生态系统的结构绝大多数 (有 20 篇) 也都比较简单 (表 1)。从逐年分析来看, 集合生态系统模型研究和经验研究有从简单的“(开放, 二元, 同型, 单向, 两级, 简单)”的集合生态系统类型向复杂的“(封闭, 多元, 异型, 双向, 多级, 复杂)”的集合生态系统类型发展的趋势 (图 7)。考虑到集合生态系统在现实条件中的开放性, 对开放 (尤其是有限开放) 的集合生态系统的研究在未来仍将是集合生态系统模型研究或经验研究的重要组成部分。考虑到集合生态系统内部双向物质流的情况多样性, 未来在集合生态系统模型研究或经验研究当中, 将会逐渐向复杂条件双向物质流的研究延伸。

应用集合生态系统研究的六维向量描述方式, 梳理集合生态系统研究的发展, 可以分析刻画出集合生态系统研究的整体发展趋势。对上述所梳理文献的统计来看, 在集合生态系统的 21 篇模型研究或经验研究论文中, 集合生态系统是开放系统的有 12 篇, 集合生态系统只含 2 个局域生态系统的有 15 篇, 而这些局域生态系统具有同型结构的有 11 篇, 这些局域生态系统之间具有双向空间流的占了绝大多数 (有 19 篇), 所研究的集合生态系统的等级结构绝大多数 (有 20 篇) 都是两级, 而局域生态系统的结构绝大多数 (有 20 篇) 也都比较简单 (表 1)。从逐年分析来看, 集合生态系统模型研究和经验研究有从简单的“(开放, 二元, 同型, 单向, 两级, 简单)”的集合生态系统类型向复杂的“(封闭, 多元, 异型, 双向, 多级, 复杂)”的集合生态系统类型发展的趋势 (图 7)。考虑到集合生态系统在现实条件中的开放性, 对开放 (尤其是有限开放) 的集合生态系统的研究在未来仍将是集合生态系统模型研究或经验研究的重要组成部分。考虑到集合生态系统内部双向物质流的情况多样性, 未来在集合生态系统模型研究或经验研究当中, 将会逐渐向复杂条件双向物质流的研究延伸。

2.5 集合生态系统研究的两类方法: 实践案例和模型模拟

抛开那些对集合生态系统进行概念框架探讨的文献不讲, 集合生态系统研究主要有两类: 实践案例研究 [20-27] 和模型模拟研究 [28-40], 其中早期模型模拟研究占多数, 近几年实践案例研究开始增多 (表 1, 图 7)。

实践案例研究通常有三种情况 (图 8)。1) 构建野外的原位集合生态系统并进行相关探讨 [20], 比如

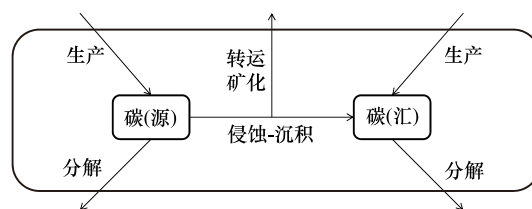


图 6 集合生态系统的框式图解及其碳流 [29]

Fig.6 Box diagram depicting the two patches and carbon fluxes between patches and the environment [29]

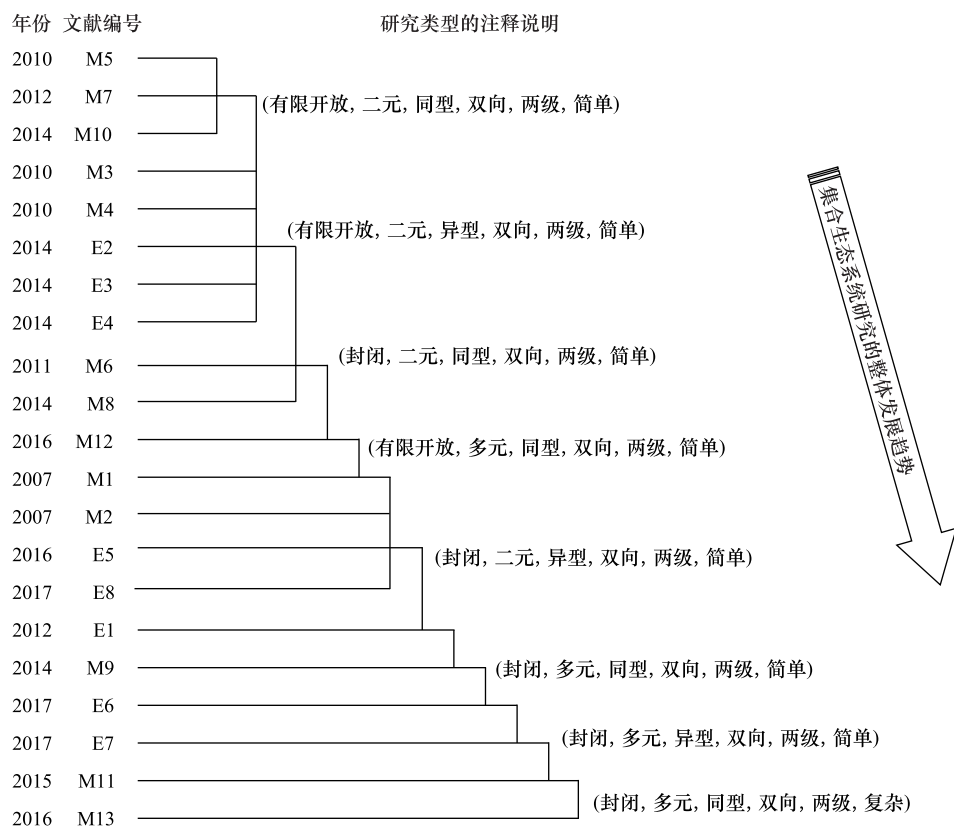


图 7 基于集合生态系统六维特性对主要集合生态系统模型研究和经验研究的聚类分析及发展趋势

Fig.7 Cluster and trend of theoretical and empirical studies on meta-ecosystem constructed according to the six-dimensional general framework

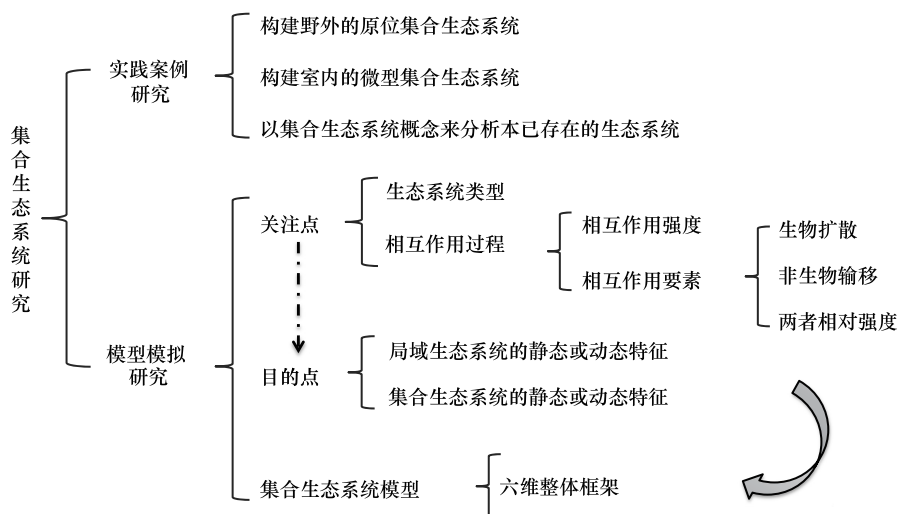


图 8 集合生态系统研究的方法框架

Fig.8 Overall framework of the approaches for studying meta-ecosystem

Largaespada 等在圣劳伦斯河河口用 4 种不同处理的贻贝床 (mussel bed) 的两种空间配置来构建集合生态系统, 探讨不同贻贝床之间的相互作用及贻贝床与相关生态系统之间的相互作用^[20]。2) 构建室内的微型集合生态系统并进行相关探讨^[24-26], 比如 Harvey 等设计了由两个异型 (autotrophic & heterotrophic) 的局域生态系统通过局域生态系统之间的流量要素对比 (living biomass & dead biomass) 和流量强度梯度 (5%, 30%, 80%)

而构成的一组(7个,包括对照组)二元原生生物集合生态系统(two-patch protist meta-ecosystems),探讨不同的要素流和不同的流动强度对局域生态系统的影响^[24];比如 Gounand 等设计了一组(9个)由不同物种特征和营养结构的两个异型局域生态系统构成的二元微宇宙集合生态系统(two-patch microcosm meta-ecosystem)来探讨自养与异养生态系统两两之间进行非生物资源交换对两个生态系统产生的影响^[26]。3)以集合生态系统概念来分析本已存在的生态系统^[21-23,27],比如 Jäger 等把水层(pelagic)和水底(benthic)2个生态系统当作一个集合生态系统,研究跨生态系统边界的不平衡资源竞争对整个集合生态系统的影响^[21]。

模型模拟研究只有一种情况,即在集合生态系统概念框架下,根据所要研究的问题中的关注点(自变量)和目标点(因变量),设计不同复杂程度的集合生态系统模型,然后通过数学建模进行相应的模拟计算(图8)。关注点可以是集合生态系统中局域生态系统(local ecosystem/ patch)类型^[31],也可以是局域生态系统之间的相互作用过程(流量),对相互作用过程的关注可以是关注相互作用的强度^[28,31,39-40],也可以是关注相互作用(流量)的要素——生物的扩散^[34]、非生物营养的输移^[30,32-33]、两者皆有(区分或者不区分两者的相对强度)^[36-38]。目标点可以是集合生态系统中局域生态系统的生产力水平、多样性、复杂性、稳定性、动态特征等的变化^[28,30-31,34,36-38],也可以是集合生态系统整体的生产力水平、多样性、复杂性、稳定性、动态特征等的变化^[30,32-34,36-40]。集合生态系统模型的复杂程度可以用“集合生态系统六维特性”来进行描述(表1)。例如,为了探讨集合生态系统(保护地网络(reserve network))中局域生态系统之间的空间辅加(spatial subsidy)是如何和整个集合生态系统之间产生互相的反馈的,Spiecker 等构建了一系列(有限开放,多元,同型,双向,两级,简单)集合生态系统模型^[40]。

2.6 经验化集合生态系统的3种空间结构

对比集合生态系统的模型模拟研究和实践案例研究,很容易发现,实践案例研究的整体框架要比模型模拟研究多一个维度,即集合生态系统的空间结构(图9)。就目前的经验化集合生态系统(empirical meta-ecosystem)研究来讲,集合生态系统的空间结构暂可归为3种:水平异域的集合生态系统空间结构^[20,25]、垂直异域的集合生态系统空间结构^[21-23]和同域的集合生态系统空间结构^[27]。

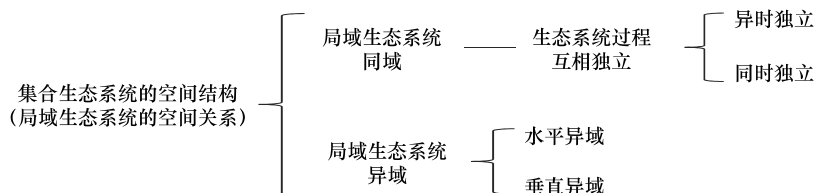


图9 集合生态系统的空间结构的整体逻辑框架

Fig.9 The overall logical framework of the spatial structures of empirical meta-ecosystems

在水平异域的集合生态系统空间结构中,不同局域生态系统在空间上呈水平展布,各个生态系统在水平方向上都有相对明确的功能性生态系统边界,在垂直方向上不具需要区分的结构特征,不同局域生态系统之间往往通过生态系统过程空间流而相互连接。比如,在 Limberger 等设计的水生围隔生态系统实验(aquatic mesocosm experiment)中,3个蓄水池拥有初始相同的生物体(微生物、浮游动物、浮游植物),但维持不同的营养物质和溶解氧浓度,这3个蓄水池通过一定的空间流(包括生物的和非生物的)而连接为一体,构成一个集合生态系统,进而可以通过与对照实验的比较来分析集合生态系统内空间流对整个集合生态系统动态的影响^[25]。

在垂直异域的集合生态系统空间结构中,不同局域生态系统在空间上呈垂直展布,各个生态系统在垂直方向上都有相对明确的功能性生态系统边界,在水平方向上不具需要区分的结构特征,不同局域生态系统之间往往通过生态系统过程空间流而相互连接。比如,在浅水生态系统中,水层和水底是2类生境(2个生态系统),而水底植物和浮游植物通常沿着垂直方向在营养物质和阳光的获取上相互竞争,浮游植物遮住了水底植物的阳光,水底植物截留了浮游植物的营养,因而可以通过这种竞争把水层和水底2个生态系统连接为一

个集合生态系统,进而用来研究这种不平衡的跨生态系统边界的资源竞争对整个集合生态系统的影响^[21]。

在同域的集合生态系统空间结构中,不同局域生态系统在空间上具有重叠甚至重合,但不同局域生态系统的生态系统过程之间往往整体上相对独立,只通过某一个或某几个特定生态系统过程而相互连接。不同局域生态系统的生态系统过程之间的相对独立,通常可以通过时间(比如季节)的相互错开来达成,也可以通过同时间范围内生态系统过程之间的低相互关涉性来达成。比如,在沿岸带湿地中,凋落物-蝌蚪生态系统和凋落物-螺-吸虫生态系统两者的相互关涉性本来很低,但通过吸虫尾蚴感染蝌蚪而连接为一个集合生态系统,进而可以在集合生态系统的理论框架中探讨凋落物中营养物质含量与多酚物质含量对寄生的影响^[27]。

在具有同域空间结构的集合生态系统中,有一个需要特别指出的集合生态系统类型,这个集合生态系统类型通常还有另一个称谓,即复合生态系统(integrated ecosystem)。在复合生态系统中,不同局域生态系统在空间上相重合,局域生态系统之间通过生态系统过程的不同属类(比如社会过程、经济过程、自然生态过程、水文过程、地貌过程等)来区分,不同局域生态系统之间通过特定生态系统过程或特定作用关系来相互连接,形成集合生态系统,即复合生态系统。比如 1984 年马世骏和王如松提出的“社会-经济-自然复合生态系统”^[54],比如 2016 年杨海乐和陈家宽用来描述流域生态系统的“地貌-水文-生态-人文复合生态系统”^[55]。

3 经验化集合生态系统的两种典型构建路径

构建经验化的集合生态系统,有 3 个需要关注的要点,分别是集合生态系统边界结构、局域生态系统确定方式、局域生态系统连接方式(图 10)。集合生态系统的边界结构(集合生态系统的划定)可以分为 2 类:确定边界,如流域的边界;不确定边界,如景观的边界。局域生态系统的确定方式也可以分为 2 类:依对生态系统过程有约束力的地理单元来确定局域生态系统,如流域-亚流域,如群岛-岛屿;依生态系统类型来确定局域生态系统,如森林、农田、草地、水体。局域生态系统的连接方式也可分为 2 类:明确连接(单通道连接),如流域-亚流域集合生态系统中水循环及其驱动的生态系统过程所形成的连接;模糊连接(任意通道连接),如某区域内森林-农田-沿岸带-水体集合生态系统中人类活动及其带动的相关生态系统过程所形成的连接。

一般来讲,构建一个经验化的集合生态系统,有 2 种典型的模式:(1)不确定的集合生态系统边界-以特定类型的生态系统为局域生态系统-不明确的局域生态系统空间连接,可以称为“异质生态系统集合”,如某经济区或政治区内的森林-草地-农田-湿地集合生态系统;(2)确定的集合生态系统边界-以地理单元为局域生态系统-明确的局域生态系统空间连接,可以称为“特定空间区域集合”,如流域-亚流域集合生态系统(图 11)。

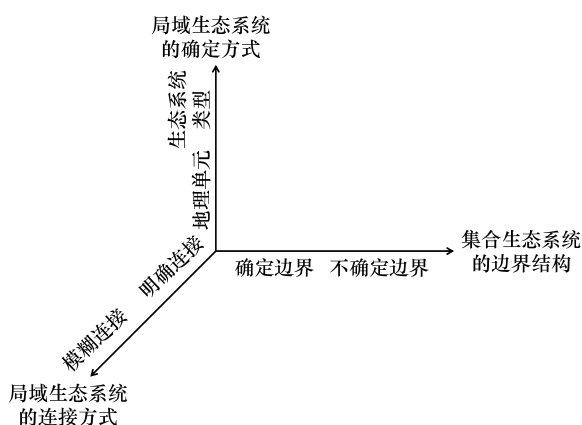


图 10 经验化的集合生态系统构建所需要考虑的 3 个要点

Fig.10 Three key points on constructing empirical meta-ecosystem

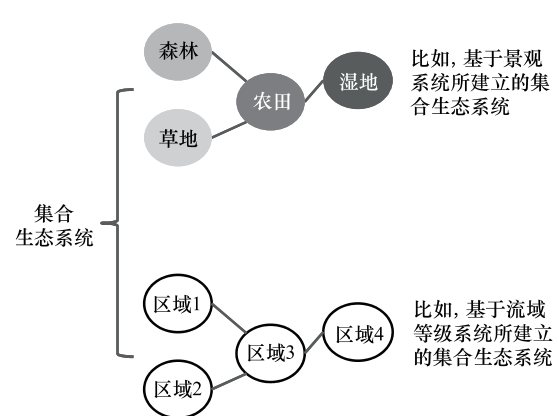


图 11 集合生态系统的 2 个典型构建路径

Fig.11 Two general pathways for constructing empirical meta-ecosystem

3.1 “异质生态系统集合”类型的集合生态系统构建

构建“异质生态系统集合”类型的集合生态系统,可以借景观系统(landscape system)分析^[56-57]的思路来进行。沿着景观系统分析,可以构建一个典型的“异质生态系统集合”类型的集合生态系统,即由一个或一系列生态系统过程所连接的不同类型生态系统的集合。该典型集合生态系统的构建路径可以划分为3个环节:第一、根据所要解决的科学问题确定研究区域,并将区域内的生态系统划分为一系列斑块,这些斑块的集合即“景观系统”;第二、以特定生态系统过程为指标,分析斑块之间、斑块与景观系统的外环境之间的关系,进而对该景观系统进行整体评估;第三、对照集合生态系统的判定标准,对该景观系统进行相应调整,使其最终满足定义集合生态系统的边界条件,成为一个集合生态系统。

在浅水生态系统中,水层和水底2个局域生态系统所组成的集合生态系统可以归入“异质生态系统集合”类型^[21]。该集合生态系统在垂直方向上的边界相对确定,上边界是水面下边界是底质,但在水平方向上的边界则显得相对任意;2个局域生态系统之间的边界具有一定的模糊性,但通过水底植物和浮游植物对资源利用能力的分析可以划出一个相对的局域生态系统边界;将阳光输入作为一个特定的外源输入,其先到达水层由浮游植物先利用,然后穿过水层到达水底供水底植物利用,将营养物质辅加也作为一个特定的外源输入,其先到达水体供浮游植物和水底植物共同利用,同时有一部分沉积到水底,而后再慢慢释放出来供水底植物优先使用,剩余部分供浮游植物使用;基于此可以构成一个由2类生态系统过程(阳光竞争和营养物竞争)连接起2个局域生态系统(水层和水体)而构成的有限开放集合生态系统(包含2个外源输入项)^[21]。

3.2 “特定空间区域集合”类型的集合生态系统构建

构建“特定空间区域集合”类型的集合生态系统,可以借鉴基于流域等级系统(watershed hierarchy)的集合生态系统构建路径^[58-59]。基于流域等级系统所构建的集合生态系统是一个典型的“特定空间区域集合”类型的集合生态系统,该集合生态系统将一个完整的流域描述为一系列由水文过程连接起来的亚流域和干流区间所组成的一个具有整体系统特征的集合生态系统。该集合生态系统的构建路径可以划分为3个环节:第一、选定待描述待分析的流域,并确定其流域边界,比如长江流域;第二、按照特定规则划分亚流域和干流区间,包括设定亚流域最小面积、确定河流等级赋值规则、划分亚流域和干流区间3个内容,比如长江流域的亚流域和干流区间划分;第三、通过水文过程或其所驱动的特定制生态系统过程将亚流域和干流区间连接为一个集合生态系统,比如长江流域集合生态系统。

Limberger等设计的水生围隔生态系统实验也可以归为“特定空间区域集合”类型^[25]。在该实验中,每3个蓄水池(局域生态系统)为一组,构成一个集合生态系统,这个集合生态系统有其明确的区域边界,3个蓄水池也有其明确的区域边界,3个蓄水池通过定期的取水-混合-重新注入来实现3个蓄水池之间的空间流,进而将3个蓄水池连接为一个具有整体系统特征的集合生态系统^[25]。3个蓄水池(局域生态系统)之间可以是同质的,也可以是异质的;空间流可以是单要素的(比如只包括某非生物物质),也可以是多要素的(比如包括生物和非生物)^[25]。与之类似的还有Harvey等设计的二元原生生物集合生态系统^[24],Gounand等设计的二元微宇宙集合生态系统^[26]。

4 集合生态系统理论给研究流域生态系统的借鉴

用集合生态系统思想来理解流域生态系统的思路在国内早有萌芽^[60-61]。傅兴启在1982年指出,干旱区内陆河流域是一个完整的功能单元,是一个由水系统串联起山地亚生态系统-绿洲亚生态系统-荒漠亚生态系统而形成的近似于封闭的生态系统,即流域生态系统^[60];吕拉昌在1998年进一步指出,流域生态系统是由山脉、冰川、森林、草原、农田、荒漠、湖泊等通过河流水体联系和统一起来的有机整体,各子系统之间通过物质、能量的传输关系耦合成一个整体^[61];类似的还有1980年代初的“山-江-湖概念模型”^[62-63]、2000年“山-河-湖-海互动模型”^[64-65]等。然而后续研究者却没有很好地继承和发展这种对集合生态系统的理解,在一些研究中虽然用了“meta-ecosystem”这个术语,但只抓住了“不同生态系统类型的集合”,对不同生态系统之间的相

互关系并不关注,其汉语对应术语用成了“复合生态系统”^[66-70]。虽然林慧龙等(2004)在“河西走廊山地-荒漠-绿洲复合生态系统耦合模式及耦合宏观经济价值分析”中关注到了不同生态系统之间的相互作用,但相互作用并不内涵于“meta-ecosystem(复合生态系统)”这个概念中^[71]。

借集合生态系统理论来分析和研究流域生态系统具有非常重要的意义。在复合生态系统意义上来讲^[54, 72],流域生态系统(watershed ecosystem)是指“以流域为空间单元组织起来的地貌-水文-生态-人文复合生态系统”,而贯穿整个系统并使其成为一个整体的是“以流域水循环为核心和驱动的流域过程”^[55, 61, 73]。在分析一个集合生态系统中,跨边界流动的物质流、能量流和生物体流对某单个的生态系统(作为源或者作为汇),及对作为整体的集合生态系统的重要影响时,通常需要将集合生态系统作为一个近封闭系统来处理^[5]。所以用集合生态系统理论来分析和研究流域生态系统,从集合生态系统需要近封闭性和流域具有确定边界上来讲,正好合适;从集合生态系统分析具有系统化特征和流域生态系统具有整体组织性来讲,非常有益。

由于流域生态系统是一个“地貌-水文-生态-人文复合生态系统”^[55],所以要借集合生态系统理论来分析和研究流域生态系统,就需要对集合生态系统概念的内涵进行重新阐释。经典意义上的集合生态系统通常是自然生态系统^[5],跨边界流动的物质流、能量流和生物体流也通常是指无机盐/凋落物/排泄物/碎屑等物质流、光合作用/食物链所串联起来的能量流、动物的迁徙/植物的扩散/群落演替等生物体流^[15, 31, 34-35]。而沿着集合种群、集合群落、集合生态系统这 3 个概念的衍生路径,可以进一步衍生出更具普遍性的“集合系统(meta-system)”概念,那么在这个意义上来讲,狭义的集合生态系统就是集合系统对狭义生态系统(即自然生态系统)的应用,广义的集合生态系统就是集合系统对广义生态系统(即地貌-水文-生态-人文复合生态系统)的应用。比如,2015 年李耀锟与巢纪平的“孤立绿洲系统演化的动力学理论研究”就具有广义集合生态系统概念的特点^[74]。而对流域生态系统结构、过程和功能分析所要应用的正是广义的集合生态系统概念。

4.1 基于“异质生态系统集合”路径的流域生态系统分析

因为可以将集合生态系统作为一个近封闭系统来处理,所以从“异质生态系统集合”类型的经验化集合生态系统构建来讲,集合生态系统理论非常适合于描述和阐释具有空间异质性且异质性斑块之间有密切相互作用的流域生态系统的结构、功能和动态^[75]。从异质性角度来讲,流域生态系统具有的非常强的内部空间异质性;从整体性角度来讲,流域生态系统内各个生态系统单元之间通过由水循环所驱动的生物地球化学过程而连接为一个整体;非常重要的一点是,从物理时空来讲,流域生态系统具有明确的外部边界,这个边界使得由流域过程所整合的流域生态系统成为一个近封闭系统(图 12)^[60-61, 76]。

由于流域生态系统的“地貌-水文-生态-人文复合生态系统”特性^[55],所以用“异质生态系统集合”类型的集合生态系统概念和理论对流域生态系统结构、过程和功能分析可以从“地貌-水文-生态-人文”4 个层面上进行。在分析过程中,可以在各单要素层面或多要素特征组合层面构建一系列流域生态系统过程网络,并对其进行量化分析来研究跨局域生态系统边界的异速迁移过程对集合生态系统整体和局部的结构、过程和功能的影响,比如用“生态网络分析”的方法来对其进行分析^[75, 77]。

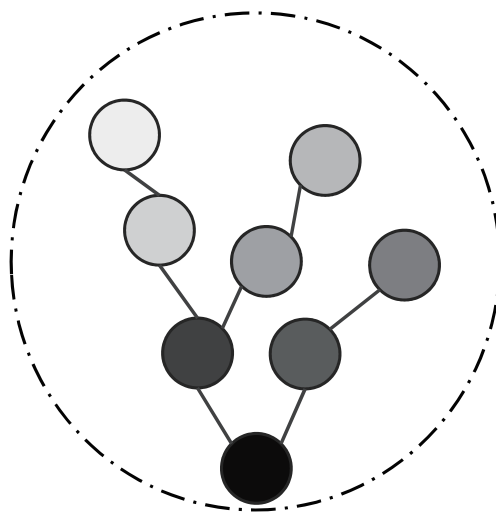


图 12 流域集合生态系统之异质生态系统集合的示意图

Fig.12 Diagram of a set of heterogeneous ecosystems which are constructed as a meta-ecosystem

不同颜色的小圆圈代表占据特定空间的不同类型生态系统,虚线大圆圈代表流域的边界,小圆圈间的连接线代表不同生态系统类型之间的流域生态系统过程。

流域地貌层面:从异质性的角度来讲,流域的地貌系统具有非常强的异质性,往往可划分出一系列不同尺度的斑块(如侵蚀区-搬运区-沉积区,山峰-坡地-沟谷-洼地),而这些斑块通过一系列地貌过程(如抬升-侵蚀-搬运-堆积-沉降)而连接为一个整体。在流域地貌集合系统中,异质性体现在流域内的地貌体可以划分出斑块;整体性体现在地貌过程对所有地貌体的连接,其中地貌过程主要指物理和化学的过程;近封闭性体现在抬升和沉降可以作为方向性偏移,而侵蚀-搬运-沉积通常都在流域内进行和完成,少部分输出流域的物质质量可以作为一个外部项来处理,进而可以对流域地貌过程进行局域影响力和整体约束度的研究。

流域水文层面:受异质性的流域地貌集合系统的支撑,流域的水文系统也具有明显的异质性,进而可以划分出不同类型的区域(如坡面汇水区-暂时性地表径流区-流水系统-静水系统),这些不同类型的区域通过一系列水文过程(如汇水过程-径流过程)而连接为一个整体。在流域水文集合系统中,异质性体现在流域内可以划分出不同类型的区域;整体性体现在水文过程将所有区域连接为一个整体;近封闭性体现在将降水/蒸发/出流作为外部项,流域内的水文过程通常都不越流域边界,进而可以对以水量及其溶解质为物质基础的流域水文过程、地球化学过程进行局域影响力和整体约束度的研究。

流域生态层面:受异质性的流域地貌和流域水文集合系统的支撑,流域的生态系统也具有明显的异质性,进而可以划分出一系列不同类型的生态系统斑块(如森林-草地-农田-沼泽-水体),这些不同类型的斑块在营养盐、碎屑物、部分活动能力不强的生物(无力进行自主跨流域边界迁徙的生物)等层面通过一系列生态过程和生物地球化学过程而连接为一个整体。在流域生态集合系统中,异质性体现在流域内可以划分出不同类型的生态系统;整体性体现在生态过程和生物地球化学过程将所有生态系统连接为一个整体;近封闭性体现在将光合作用、呼吸作用、生态要素出流作为外部项,流域内的生态过程和生物地球化学过程通常都不越流域边界,进而可以对以营养盐、有机物等为物质基础的流域生态过程、生物地球化学过程进行局域影响力和整体约束度的研究。

流域人文层面:受异质性的流域地貌、流域水文和流域生态集合系统的支撑,流域内的人类活动也具有明显的空间异质性,进而可以划分出一系列不同类型的人类活动区域(如城市-农村-原野-交通通道),这些不同类型的区域通过一系列经济-社会-文化活动(物质的生产-运输-消费,文化的传播,人口的流动)而连接为一个整体。在流域人文集合系统中,异质性体现在流域内不同区域的人类活动强度的异质性、经济社会文化发展水平的异质性;整体性体现在经济-社会-文化活动将所有区域连接为一个整体;近封闭性体现在流域内的社会-经济-文化的关联性更强(如在流域内人口流动相对稳定、经济交流相对紧凑、文化元素相对趋同),随着人类文明的发展人类活动能力的增强这种近封闭性特征日渐趋弱,但不会消失,因为人类活动受流域对生态要素的组织和配置作用的影响。

当然,对这4个层面的阐释,可以在一定情况下,根据需要进行相应的组合,进而实现用集合生态系统概念和理论对流域生态系统的结构、过程和功能在复合生态系统意义上的分析。

4.2 基于“特定空间区域集合”路径的流域生态系统分析

因为可以将集合生态系统作为一个近封闭系统来处理,所以从“特定空间区域集合”类型的经验化集合生态系统构建来讲,集合生态系统理论非常适合用来描述和阐释具有特定空间划分且细分空间区域之间有密切相互作用的流域生态系统的结构、过程和功能。从特定空间划分上来讲,流域生态系统可以根据一定的边界条件(比如最小亚流域面积、河流等级赋值规则等)而划分为一系列的亚流域和干流区间;从细分空间区域间密切联系的角度来讲,这一系列亚流域和干流区间通过以流域水循环为核心和驱动的流域过程而连接为一个系统整体;从空间边界上来讲,在划分规则和条件一定的情况下,整个流域的边界以及亚流域和干流区间的边界都是确定的,是一个明确的近封闭系统(图13)^[58-59,76]。

因为流域生态系统是一个“地貌-水文-生态-人文复合生态系统”^[55],所以用“特定空间区域集合”类型的集合生态系统概念和理论对流域生态系统结构、过程和功能进行分析是一个多要素系统分析的过程。在这个过程中,可以基于各单个要素特征或多个要素特征组合来构建一系列流域生态系统结构网络或过程网络,并

对其进行量化分析来研究跨局域生态系统边界的异速迁移过程对集合生态系统整体和局部的结构、过程和功能的影响,比如用“生态网络分析(ecological network analysis)”方法来对其进行分析^[58-59,77]。

流域集合生态系统的地貌拓扑结构可以用非加权有向图来表示,而其地貌空间结构则可以用加权有向图来表示,这个加权值可以是每个亚流域/干流区间的面积、水系密度、形状参数等。在此,面积通常影响着总的径流量,水系密度通常反映和影响流域的侵蚀程度和沉积物运输量,形状参数通常能够反映洪峰特征。

流域集合生态系统的水文特征可以用加权有向图来描述,具有加权的节点(亚流域/干流区间)通常有一个四元的内部结构,比如水循环节点的四元结构是“降水-蒸散-输入-输出”,沉积物输送节点的四元结构是“侵蚀-沉积-输入-输出”,生物地球化学循环节点的四元结构是“淋溶-吸收-输入-输出”。在此,水循环通常决定着自然资源,沉积物输送通常反映和影响流域地貌的演化,生物地球化学通常影响着生态环境的动态。

流域集合生态系统的生态特征可以用加权有向图来描述,对于生态空间结构来讲,每个加权节点的加权值可以是某个物种或群落的栖息地面积,也可以是某个生态系统类型的面积;对于生态空间过程来讲,每个加权节点通常有一个五元的内部结构,比如关注生态系统生产力的五元结构是“总初级生产量-呼吸-积累-输入-输出”,关注水陆相互作用的五元结构是“添加-呼吸-反馈-输入-输出”;对于生态空间过程来讲,每个加权节点甚至有一个更多元的内部结构,比如关注食物链食物网的结构与过程。

流域集合生态系统的人文特征可以用加权有向图来描述,对于经济社会文化空间结构来讲,每个加权节点的加权值可以是国内生产总值,可以是人口或中心城市数量,也可以是高校或艺术院团数量;对于经济社会文化空间过程来讲,每个加权节点通常有一个五元结构,比如经济/资本的“生产-消费-输入-输出-积累”,比如人口的“出生-死亡-迁入-迁出-净增”,比如文化单位的“设立/拆分-取缔/兼并-迁入-迁出-净增”等。

在复合生态系统的意义上,可以在一定情况下,根据需要将流域集合生态系统的不同层面的特征予以相应的组合(即每个加权节点有一个复合的内部结构,比如用水系统和自然水系统的复合,排污与生态服务的复合,生产-运输-消费与相应的资源环境足迹的复合),进而探讨流域集合生态系统的结构、过程和功能。

5 结论与展望

5.1 结论

集合生态系统概念由 Loreau 提出,至今已逐渐获得了学者们的认可并得以推广应用,而推动这一发展进程的主要是以 Loreau、Guichard、Mouquet、Gravel 为核心的法语科学家群体。集合生态系统概念的提出,一方面是对只关注生物体迁移交换的集合种群和集合群落概念的外推,另一方面也是为了给生态系统空间异质性研究提供一个新的分析路径。这两个思路背景延伸到对集合生态系统结构框架的探讨,就是两个方向:集合群落与非生命生态系统过程组合,不同生态系统之间的相互组合。其中对由不同生态系统组合的集合生态系统结构的探讨向经验化集合生态系统的构建延伸,局域生态系统之间的空间关系就分三种具体情况:水平异

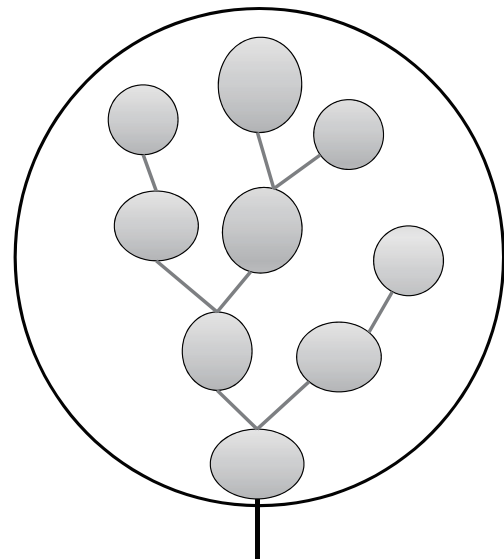


图 13 流域集合生态系统之特定空间区域集合的示意图

Fig. 13 Diagram of a set of sub-watersheds and main stream regions which are constructed as a meta-ecosystem

不同大小的小圆圈代表不同面积的亚流域或干流区间,大圆圈代表流域的边界,小圆圈间的连接代表不同亚流域或干流区间之间的流域生态系统过程,穿越大圆圈的连接代表流域与外部环境之间的流域生态系统过程

域、垂直异域、同域但生态系统过程互相独立(异时或同时),其中由水平异域的局域生态系统组成的集合生态系统的构建路径可以有两个思路:作为异质生态系统集合和作为特定空间区域集合。这两个构建思路用到流域生态系统的研究中,就促进了对流域生态系统进行新的、更为系统和深刻的理解。

在目前的研究中,对集合生态系统主要有两种理解:狭义的和广义的,在狭义的理解中,对集合生态系统的研究主要是探讨其内部作用、维持和演化机制,在广义的理解中,对集合生态系统的研究主要是探讨相邻生态系统之间一方对另一方的影响。针对对集合生态系统进行狭义理解的集合生态系统研究进行分析统计,可以将其所研究的集合生态系统用一个六维整体框架来描述。根据这个六维整体框架来分析,集合生态系统研究有从对简单的“(开放,二元,同型,单向,两级,简单)”的集合生态系统类型研究向对复杂的“(封闭,多元,异型,双向,多级,复杂)”的集合生态系统类型研究的发展趋势,但总体来看,目前集合生态系统研究还只是刚开始,还有很多的研究空缺。研究集合生态系统有两类方法:实践案例研究和模型模拟研究,早期模型模拟研究占多数,近几年实践案例研究开始增多。

5.2 展望

从文献统计所显示的发展趋势来看,集合生态系统研究正处于增长的早期阶段,未来一段时间很有可能迎来一个大发展的时期。集合生态系统作为生态系统生态学和空间生态学的一个新概念新理论,其概念及理论本身已逐渐趋于成熟,下一步的主要工作在于应用此概念和理论开展相应研究。1)从集合生态系统研究的六维整体框架的视角来看,目前集合生态系统的模型研究和实例研究都还有很多的研究空缺,未来一段时期内需要持续的积累性研究来填补其中的知识空缺。2)其中,对于实践案例研究来讲,未来还需要根据实际问题结合现实条件进行经验化的集合生态系统构建并对其进行相应的研究,对生产活动给出确切的建议,比如对保护区网络建设^[7],比如对小流域管理^[78]等。3)在经验化集合生态系统的构建中,有3组需要考虑的要点,有8条可能的构建路径,而本文只列出了2条典型的构建路径,因而需要进一步探索其它路径,或许其它路径可以基于这2条路径衍生出来。

集合生态系统理论处于渐趋成熟的阶段,流域生态系统理论处于发展的早期阶段,未来一段时间将是用集合生态系统理论来研究流域生态系统的黄金切入点。将集合生态系统概念和理论重新阐释后引入流域生态系统研究,并与流域生态系统的“地貌-水文-生态-人文复合生态系统”理论相融合,一方面可以拓宽集合生态系统研究的视野,更重要的是可以为流域生态学研究带来新的概念框架。用集合生态系统概念和理论研究流域生态系统,下一步的主要工作在于沿着这个新的概念框架将流域生态系统研究落实到实践案例上。1)根据社会经济发展的现实需求,基于“异质生态系统集合”路径对特定的流域进行地貌、水文、生态、人文方面的系统分析和研究,为流域的水资源管理、水环境治理、生态保护建设、经济-社会-文化布局等服务。2)根据相关基础数据的可用度,基于“特定空间区域集合”路径对相应流域进行地貌、水文、生态、人文方面的系统分析和研究,为流域经济可持续发展、流域生态文明建设进程提供新的认知支撑。

参考文献(References):

- [1] Willis A J. The ecosystem; an evolving concept viewed historically. *Functional Ecology*, 1997, 11(2): 268-271.
- [2] Pickett S T A, Cadenasso M L. The ecosystem as a multidimensional concept: meaning, model, and metaphor. *Ecosystems*, 2002, 5(1): 1-10.
- [3] Post D M, Doyle M W, Sabo J L, Finlay J C. The problem of boundaries in defining ecosystems: a potential landmine for uniting geomorphology and ecology. *Geomorphology*, 2007, 89(1/2): 111-126.
- [4] Kolasa J. Ecological boundaries: a derivative of ecological entities. *Web Ecology*, 2014, 14(1): 27-37.
- [5] Loreau M, Mouquet N, Holt R D. Meta-ecosystems: A theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters*, 2003, 6(8): 673-679.
- [6] Guichard F. Recent advances in metacommunities and meta-ecosystem theories [version 1; referees: 2 approved]. *F1000Research*, 2017, 6 (F1000 Faculty Rev): 610.
- [7] Harvey E, Gounand I, Ward C L, Altermatt F. Bridging ecology and conservation: from ecological networks to ecosystem function. *Journal of Applied Ecology*, 2017, 54(2): 371-379.

- [8] 邬建国. 景观生态学——格局、过程、尺度与等级 (第二版). 北京: 高等教育出版社, 2007:1-266.
- [9] Hanski I, Gilpin M. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1991, 42(1/2): 3-16.
- [10] Leibold M A, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase J M, Hoopes M F, Holt R D, Shurin J B, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 2004, 7(7): 601-613.
- [11] Pickett S T A, Cadenasso M L. Landscape ecology: spatial heterogeneity in ecological systems. *Science*, 1995, 269(5222): 331-334.
- [12] Turner M G. Landscape ecology: what is the state of the science? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2005, 36: 319-344.
- [13] Polis G A, Anderson W B, Holt R D. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1997, 28: 289-316.
- [14] Bartels P, Cucherousset J, Steger K, Eklov P, Tranvik L J, Hillebrand H. Reciprocal subsidies between freshwater and terrestrial ecosystems structure consumer resource dynamics. *Ecology*, 2012, 93(5): 1173-1182.
- [15] Massol F, Gravel D, Mouquet N, Cadotte M W, Fukami T, Leibold M A. Linking community and ecosystem dynamics through spatial ecology. *Ecology Letters*, 2011, 14(3): 313-323.
- [16] Loreau M, Daufresne T, Gonzalez A, Gravel D, Guichard F, Leroux S J, Loeuille N, Massol F, Mouquet N. Unifying sources and sinks in ecology and Earth sciences. *Biological Reviews*, 2013, 88(2): 365-379.
- [17] Mouquet N, Gravel D, Massol F, Calcagno V. Extending the concept of keystone species to communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 2013, 16(1): 1-8.
- [18] Wang S P, Loreau M. Ecosystem stability in space: α , β and γ variability. *Ecology Letters*, 2014, 17(8): 891-901.
- [19] Massol F, Altermatt F, Gounand I, Gravel D, Leibold M A, Mouquet N. How life-history traits affect ecosystem properties: effects of dispersal in meta-ecosystems. *Oikos*, 2017, 126(4): 532-546.
- [20] Largaespada C, Guichard F, Archambault P. Meta-ecosystem engineering: nutrient fluxes reveal intraspecific and interspecific feedbacks in fragmented mussel beds. *Ecology*, 2012, 93(2): 324-333.
- [21] Jäger C G, Diehl S. Resource competition across habitat boundaries: asymmetric interactions between benthic and pelagic producers. *Ecological Monographs*, 2014, 84(2): 287-302.
- [22] Ryabov A B, Blasius B. Depth of the biomass maximum affects the rules of resource competition in a water column. *The American Naturalist*, 2014, 184(5): E132-E146.
- [23] Saint-Béat B, Dupuy C, Agogué H, Carpentier A, Chalumeau J, Como S, David V, De Crignis M, Duchêne J C, Fontaine C, Feunteun E, Guizien K, Hartmann H, Lavaud J, Lefebvre S, Lefrançois C, Mallet C, Montanié H, Mouget J L, Orvain F, Ory P, Pascal P Y, Radenac G, Richard P, Vézina A F, Niquil N. How does the resuspension of the biofilm alter the functioning of the benthos-pelagos coupled food web of a bare mudflat in Marennes-Oléron Bay (NE Atlantic)? *Journal of Sea Research*, 2014, 92: 144-157.
- [24] Harvey E, Gounand I, Ganesanandamoorthy P, Altermatt F. Spatially cascading effect of perturbations in experimental meta-ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2016, 283(1838): 20161496.
- [25] Limberger R, Birtel J, Farias D D S, Matthews B. Ecosystem flux and biotic modification as drivers of metaecosystem dynamics. *Ecology*, 2017, 98(4): 1082-1092.
- [26] Gounand I, Harvey E, Ganesanandamoorthy P, Altermatt F. Subsidies mediate interactions between communities across space. *Oikos*, 2017, 126(7): 972-979.
- [27] Stephens J P, Altman K A, Berven K A, Tieg S D, Raffel T R. Bottom-up and trait-mediated effects of resource quality on amphibian parasitism. *Journal of Animal Ecology*, 2017, 86(2): 305-315.
- [28] Cloern J E. Habitat connectivity and ecosystem productivity: implications from a simple model. *The American Naturalist*, 2007, 169(1): E21-E33.
- [29] Jenerette G D, Lal R. Modeled carbon sequestration variation in a linked erosion-deposition system. *Ecological Modelling*, 2007, 200(1/2): 207-216.
- [30] Marleau J N, Guichard F, Mallard F, Loreau M. Nutrient flows between ecosystems can destabilize simple food chains. *Journal of Theoretical Biology*, 2010, 266(1): 162-174.
- [31] Gravel D, Guichard F, Loreau M, Mouquet N. Source and sink dynamics in meta-ecosystems. *Ecology*, 2010, 91(7): 2172-2184.
- [32] Gravel D, Mouquet N, Loreau M, Guichard F. Patch dynamics, persistence, and species coexistence in metaecosystems. *The American Naturalist*, 2010, 176(3): 289-302.
- [33] Ryabov A B, Blasius B. A graphical theory of competition on spatial resource gradients. *Ecology Letters*, 2011, 14(3): 220-228.
- [34] Leroux S J, Loreau M. Dynamics of reciprocal pulsed subsidies in local and meta-ecosystems. *Ecosystems*, 2012, 15(1): 48-59.
- [35] Gounand I, Mouquet N, Canard E, Guichard F, Hauzy C, Gravel D. The paradox of enrichment in metaecosystems. *The American Naturalist*,

- 2014, 184(6): 752-763.
- [36] Marleau J N, Guichard F, Loreau M. Meta-ecosystem dynamics and functioning on finite spatial networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2014, 281(1777): 20132094.
- [37] Haegeman B, Loreau M. General relationships between consumer dispersal, resource dispersal and metacommunity diversity. *Ecology Letters*, 2014, 17(2): 175-184.
- [38] Marleau J N, Guichard F, Loreau M. Emergence of nutrient co-limitation through movement in stoichiometric meta-ecosystems. *Ecology Letters*, 2015, 18(11): 1163-1173.
- [39] Gravel D, Massol F, Leibold M A. Stability and complexity in model meta-ecosystems. *Nature Communications*, 2016, 7: 12457.
- [40] Spiecker B, Gouhier T C, Guichard F. Reciprocal feedbacks between spatial subsidies and reserve networks in coral reef meta-ecosystems. *Ecological Applications*, 2016, 26(1): 264-278.
- [41] Varpe Ø, Fiksen Ø, Slotte A. Meta-ecosystems and biological energy transport from ocean to coast: the ecological importance of herring migration. *Oecologia*, 2005, 146(3): 443-451.
- [42] Shen W J, Lin Y B, Jenerette G D, Wu J G. Blowing litter across a landscape: effects on ecosystem nutrient flux and implications for landscape management. *Landscape Ecology*, 2011, 26(5): 629-644.
- [43] McLoughlin P D, Lysak K, Debeffe L, Perry T, Hobson K A. Density-dependent resource selection by a terrestrial herbivore in response to sea-to-land nutrient transfer by seals. *Ecology*, 2016, 97(8): 1929-1937.
- [44] Heffernan J B, Watts D L, Cohen M J. Discharge competence and pattern formation in peatlands: a meta-ecosystem model of the Everglades ridge-slough landscape. *PLoS One*, 2013, 8(5): e64174.
- [45] Menge B A, Menge D N L. Dynamics of coastal meta-ecosystems: the intermittent upwelling hypothesis and a test in rocky intertidal regions. *Ecological Monographs*, 2013, 83(3): 283-310.
- [46] Menge B A, Gouhier T C, Hacker S D, Chan F, Nielsen K J. Are meta-ecosystems organized hierarchically? A model and test in rocky intertidal habitats. *Ecological Monographs*, 2015, 85(2): 213-233.
- [47] Yue K, Yang W Q, Peng C H, Peng Y, Zhang C, Huang C P, Tan Y, Wu F Z. Foliar litter decomposition in an alpine forest meta-ecosystem on the eastern Tibetan Plateau. *Science of the Total Environment*, 2016, 566-567: 279-287.
- [48] Yue K, Wu F Z, Yang W Q, Zhang C, Peng Y, Tan B, Xu Z F, Huang C P. Cellulose dynamics during foliar litter Decomposition in an alpine forest meta-ecosystem. *Forests*, 2016, 7(8): 176.
- [49] Lai S, Bêty J, Berteaux D. Movement tactics of a mobile predator in a meta-ecosystem with fluctuating resources: the arctic fox in the High Arctic. *Oikos*, 2017, 126(7): 937-947.
- [50] Griffiths J R, Schindler D E, Seeb L W. How stock of origin affects performance of individuals across a meta-ecosystem: An example from sockeye salmon. *PLoS ONE*. 2013, 8(3): e58584.
- [51] Carscallen W M A, Romanuk T N. Structure and robustness to species loss in Arctic and Antarctic ice-shelf meta-ecosystem webs. *Ecological Modelling*. 2012, 245(SI): 208-218.
- [52] Vinuela L R, Menge B A, Ruiz D, Palacios D M. Oceanographic and climatic variation drive top-down/bottom-up coupling in the Galápagos intertidal meta-ecosystem. *Ecological Monographs*. 2014, 84(3): 411-434.
- [53] van Deurs M, Persson A, Lindegren M, Jacobsen C, Neuenfeldt S, Jorgensen C, Nilsson P A. Marine ecosystem connectivity mediated by migrant-resident interactions and the concomitant cross-system flux of lipids. *Ecology and Evolution*. 2016, 6(12): 4076-4087.
- [54] 马世骏, 王如松. 社会-经济-自然复合生态系统. *生态学报*, 1984, 4(1): 1-9.
- [55] 杨海乐, 陈家宽. 基于学科评价的流域生态学学科构建策略分析. *中国人口·资源与环境*, 2016, 26(11): 382-387.
- [56] Lovett G M, Jones C G, Turner M G, Weathers K C. Conceptual frameworks: plan for a half-built house//Lovett G M, Jones C G, Turner M G, Weathers K C, eds. *Ecosystem Function in Heterogeneous Landscapes*. New York: Springer, 2005: 463-470.
- [57] Turner M G, Gardner R H. Ecosystem Processes in heterogeneous landscapes//Turner M G, Gardner R H, eds. *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process*. New York, NY: Springer, 2015: 287-332.
- [58] Mao X F, Yang Z F. Functional assessment of interconnected aquatic ecosystems in the Baiyangdian Basin—an ecological-network-analysis based approach. *Ecological Modelling*, 2011, 222(23/24): 3811-3820.
- [59] Yang Z F, Mao X F. Wetland system network analysis for environmental flow allocations in the Baiyangdian Basin, China. *Ecological Modelling*, 2011, 222(20/22): 3785-3794.
- [60] 傅兴启. 石羊河流域生态系统及其调整方向的初步探讨. *中国沙漠*, 1982, 2(3): 32-37.
- [61] 吕拉昌. 试论我国西北内陆流域生态系统的特征——以塔里木河流域为例. *干旱区资源与环境*, 1988, 2(3): 43-51.
- [62] 吴国华. 治湖 治江 治山, 山江湖一起抓. *江西农业大学学报*, 1984, 6(4): 94-96.

- [63] 王耕今. 谈鄱阳湖的开发利用. 农业经济丛刊, 1986, 7(5): 34-36.
- [64] 李长安, 殷鸿福, 俞立中, 陈中原. 流域环境系统演化概念模型: 山-河-湖-海互动及对全球变化的敏感响应——以长江为例. 长江流域资源与环境, 2000, 9(3): 358-363.
- [65] 李长安, 陈进, 陈中原, 王建, 王超, 范北林. 长江流域水环境问题研究之思考——基于流域演化“山-河-湖-海互动理论”的认识. 长江科学院院报, 2009, 26(5): 11-17.
- [66] 刘学录, 任继周, 张自和. 河西走廊山地-荒漠-绿洲复合生态系统的景观要素及其成因类型. 草业学报, 2002, 11(3): 40-47.
- [67] 刘学录, 任继周. 河西走廊山地-绿洲-荒漠复合系统耦合的景观生态学机制. 应用生态学报, 2002, 13(8): 979-984.
- [68] 刘学录, 任继周, 张自和. 河西走廊山地-绿洲-荒漠复合生态系统的景观多样性. 草业学报, 2003, 12(4): 100-103.
- [69] 刘学录, 任继周. 河西走廊山地-绿洲-荒漠复合生态系统的景观异质性分析. 甘肃农业大学学报, 2003, 38(3): 290-295, 319-319.
- [70] 石福习, 宋长春, 赵成章, 张静, 史丽丽. 河西走廊山地-绿洲-荒漠复合农田生态系统服务价值变化及其影响因子. 中国沙漠, 2013, 33(5): 1598-1604.
- [71] 林慧龙, 肖金玉, 侯扶江. 河西走廊山地-荒漠-绿洲复合生态系统耦合模式及耦合宏观经济价值分析——以肃南山地-张掖北山地区荒漠-临泽绿洲为例. 生态学报, 2004, 24(5): 965-971.
- [72] 饶正富. 流域生态环境规划的系统生态学方法. 武汉大学学报: 自然科学版, 1991, 27(1): 85-92.
- [73] 王尚义, 张慧芝. 历史流域学论纲. 北京: 科学出版社, 2014: 1-251.
- [74] 李耀锟, 巢纪平. 孤立绿洲系统演化的动力学理论研究. 中国科学: 地球科学, 2015, 45(3): 305-317.
- [75] Mao X F, Cui L J, Wang C H. Exploring the hydrologic relationships in a swamp-dominated watershed-A network-environ-analysis based approach. Ecological Modelling, 2013, 252: 273-279.
- [76] Lotspeich F B. Watersheds as the basic ecosystem: this conceptual framework provides a basis for a natural classification system. Journal of the American Water Resources Association, 1980, 16(4): 581-586.
- [77] 罗伯特·乌兰诺维奇(美). 增长与发展——生态系统现象学. 黄茄莉, 译. 郑州: 黄河水利出版社, 2010: 1-147.
- [78] Soininen J, Bartels P, Heino J, Luoto M, Hillebrand H. Toward more integrated ecosystem research in aquatic and terrestrial environments. BioScience, 2015, 65(2): 174-182.