DOI: 10.5846/stxb202103280808
白晓航,赵文武,尹彩春.稳态转换视角下生态系统服务变化过程与作用机制.生态学报,2022,42(15):6054-6065.
Bai X H, Zhao W W, Yin C C.Change process and interaction mechanism of ecosystem services from the perspective of regime shift.Acta Ecologica Sinica, 2022,42(15):6054-6065.

稳态转换视角下生态系统服务变化过程与作用机制

白晓航[1,2,3],赵文武[1,2,*],尹彩春[1,2]
1 北京师范大学地理科学学部 地表过程与资源生态国家重点实验室,北京 100875
2 北京师范大学地理科学学部 陆地表层系统科学与可持续发展研究院,北京 100875
3 北京师范大学自然科学高等研究院 地表过程与资源生态国家重点实验室珠海基地,珠海 519087

摘要:优化生态系统服务供给是实现人类社会与自然生态系统和谐发展的必然途径。生态系统在平衡与非平衡之间复杂的转化模式使生态系统服务研究备受阻力,如何科学地解析生态系统服务内在调控机制是实现从自然资源利用到生态系统功能优化的关键。从论述生态系统稳态转换驱动机制入手,阐明扰动发生后稳态转换的路径、生态系统功能对扰动的响应模式;基于稳态转换视角深入诠释生态系统服务内涵及变化过程,以“结构-过程-功能-服务-人类福祉-可持续性”为核心架构来发展生态系统服务理论框架,并从生态系统敏感性和恢复力等内在属性探讨生态系统服务对结构和功能变化的响应情况;解析当土地利用变化超过生态系统阈值时,各项生态系统服务间的互馈作用。基于稳态转换视角评述生态系统服务变化过程与作用机制,以期为生态系统服务研究及生态系统管理提供新视角。

关键词:稳态转换;格局与过程;生态系统功能;生态系统服务;互馈机制;敏感性和恢复力

Change process and interaction mechanism of ecosystem services from the perspective of regime shift

BAI Xiaohang[1,2,3], ZHAO Wenwu[1,2,*], YIN Caichun[1,2]
1 *State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Faculty of Geographical Science, Beijing Normal University, Beijing* 100875, *China*
2 *Institute of Land Surface System and Sustainable Development, Faculty of Geographical Science, Beijing Normal University, Beijing* 100875, *China*
3 *Zhuhai Branch of State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Advanced Institute of Natural Sciences, Beijing Normal University at Zhuhai, Zhuhai* 519087, *China*

Abstract: Optimizing ecosystem service supply is an inevitable way to realize the harmonious development of human society and natural ecosystem. The complex transformation modes between equilibrium and non-equilibrium of ecosystem and interaction mechanism make it difficult to study the formation mechanism of ecosystem services. How to scientifically interpret the internal regulation mechanism of ecosystem services is the key to realize the transformation from natural resource utilization to ecosystem function optimization. In this paper, the driving mechanism of ecosystem regime shift is discussed, as well as the steady-state transformation paths after disturbance and the response mode of ecosystem function to disturbance are clarified. The theory connotation and change process of ecosystem services are deeply interpreted from the perspective of regime shift. The theoretical framework of ecosystem services is developed based on the core chain of structure - process - function-service-human welfare-sustainability, and the responses of ecosystem services to structural and functional changes are discussed from the intrinsic attributes of ecosystem sensitivity and resilience. The feed-back effects

基金项目:国家自然科学基金(41771197,42101097);中国博士后科学基金(2020M670196);辽宁省自然科学基金博士启动金(20180540005)
收稿日期:2021-03-28; **网络出版日期**:2022-01-24
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zhaoww@ bnu.edu.cn

among ecosystem services are analyzed when land use change exceeds ecosystem thresholds. The paper reviews the formation process and interaction mechanism of ecosystem service from the perspective of regime shift in order to provide a new viewpoint for ecosystem services research and ecosystem management.

Key Words: regime shift; pattern and process; ecosystem function; ecosystem service; interaction mechanism; sensitivity and resilience

生态系统服务是人类赖以生存和发展的基础,如何将生态系统服务纳入管理决策是保障区域生态安全面临的重大科学问题,也是当前国际生态学领域研究的前沿课题[1]。联合国千年生态评估表明,24 项生态系统服务中有 15 项正在退化,这将直接威胁到区域乃至全球的生态安全和人类健康[2]。人类为实现社会经济发展目标或适应气候变化而改变对生态系统服务的需求,影响着资源的类型、利用强度和空间配置,国家政策与宏观调控、公共卫生突发事件、社会经济发展等诸多因素引起生态系统过程尺度与人类管理尺度的错配,供给与需求长期不匹配发展引起生态系统退化、生态系统服务能力降低[3]。全球气候变化、联合国 2030 年可持续发展议程、生态文明建设等议题的研究重点都聚焦在人类经济社会与自然生态系统的协调可持续发展上,但是生态系统发展的不确定性和系统内的非线性关系为生态系统服务研究带来新的挑战[4—5]。因此,生态系统服务研究需要协调环境、经济和社会之间的相互关系,明晰生态系统服务形成机制和作用机理,集成服务评估方法、调控复杂的生态系统状态,建立适应性治理策略,为国家生态文明建设、生态安全格局构建、生态补偿机制完善等重大议题提供重要的科学支撑与保障[6]。

现有的生态系统服务研究大多围绕生态系统服务评估、生态系统服务协同或权衡关系分析、生态系统服务时空分布、对人类福祉的影响与效益、服务调控与系统管理等方面开展[7—8]。然而,目前对生态系统服务的研究多集中在中小尺度,多以地形等自然条件划分研究区域,全球大尺度研究相对不足[9];多以静态研究探讨供需在某一时间点的空间位置及数量关系,供给与需求的时空动态研究相对匮乏[10];多以模型模拟等空间化方法为主,研究范式和理论机理的探讨有待发展[11—12]。例如,学者通过多元数据集和生态系统模拟等方法建立生态系统服务模型,对其进行定量模拟、空间分析、协同权衡分析、服务价值评估等[13—15]。但是,不可预知的环境变化以及生态系统的复杂的非线性特点使得生态系统服务内在作用机制仍然模糊不清,亟需深化生态系统服务维持机理和互馈机制的理论研究,加强人们对复杂生态系统耦合关系的理论认知[16]。

气候变化和人类活动影响生态系统结构、功能和服务能力之间的正、负反馈作用,在某种程度上系统会对环境变化产生时滞现象或稳定状态,持续加大的环境压力会使系统状态由某一种稳态转变为另一稳态[17]。生态系统是一个复杂的动态系统,各个组分非线性关联且具有时空异质性,极大地阻碍了人们对其评测和判别,虽然生态系统稳定机制的研究发展了近半个世纪,但系统多个组分之间的作用形式、强度、潜在的因果关系仍然值得被深入研究与探索。生态系统状态转变及转变后的系统服务能力影响生态系统服务功能的提供、生态安全以及社会经济利益等众多问题。因此,明晰生态系统服务内在调控机理和跨尺度转化机制,可以从根本上改善生态系统服务功能,进而科学地调控生态系统服务,服务人类福祉与可持续发展。本研究从讨论生态系统稳态转换驱动机制入手,解析生态系统服务内涵,以“结构-过程-功能-服务-人类福祉-可持续性”为核心架构来发展生态系统服务理论框架,基于稳态转换视角评述生态系统服务的变化过程及服务间的互馈机制,以期为生态系统服务研究及生态系统管理提供新视角。

1　生态系统稳定性与稳态转换

1.1　生态系统稳定性及其发展

19 世纪 50 年代,生态学家 MacArthur 和 Elton 首先提出生态系统稳定性理论,认为一个群落内种类组成和种群大小保持恒定,就是稳定的群落[18—19]。随后,生态学家从多维角度对其进行不断发展,赋予不同的内

涵和外延。其中,与稳定性密切相关的概念包括恒定性、持久性、恢复性、敏感性、变异性或变幅等[20];从不同类型而言,稳定性又可以表述为局部稳定性、全局稳定性、相对稳定性、绝对稳定性、结构稳定性、循环稳定性等[21]。关于稳定性的基础理论研究往往侧重于关注稳定性的各个组成部分之间的差异,或是衡量总体特征的时间或空间变异性[22]。在系统动力学中,稳定状态指的是系统的解在一定条件下稳定;在生态学意义上,通常被理解为在一定的时间和空间尺度上,生态系统保持现有的结构和功能不变。平衡生态学认为,生态系统通过种内种间竞争、植物-动物-微生物互作等内在的生物学过程,进行自我调节与约束,将系统限定在某一个稳定状态。然而,生态系统的自我调节能力是有限的,可能受到外界强烈干扰的影响,这使非平衡理论在生态学研究中得到应用,它强调生态系统的动态变化和难以预测性,并重视干扰、空间异质性及多稳态现象对生态系统动态变化的影响[23]。

多稳态最早由 Lewontin 在 19 世纪 60 年代提出,随后 Holling 和 May 采用多稳态描述生态动力系统在相同的参数条件下存在不同稳态解的现象,奠定了生态学界对生态系统稳态的认知基础[24—26]。Walker 和 Meyers 将多稳态描述为“系统能发生从一种稳态到另一种稳态的重大变化”[27]。多稳态是指在相同的外界环境条件下(可能是由一种条件主导或多种条件共同主导),有些生态系统可能出现两种或多种结构(系统结构)和功能(系统物质流、能量流、信息流等)截然不同的稳定状态。多稳态现象广泛存在于各类生态系统中,为生态系统稳态转换提供了可能,不同的稳态具有不同的吸引域,当外界干扰强度大于系统自身恢复力时,系统有可能会越过阈值发生稳态转换[28]。

1.2 生态系统稳态转换及其对环境的响应

长期胁迫和短期扰动会引发生态系统稳态转换(ecosystem regime shift),转换前后生态系统结构和关键过程会发生明显的变化,生态系统稳态转换过程如图 1 所示,相关概念归纳为表 1[29—35]。稳态转换的发生常具有突发性、难以预测性,并伴随着系统结构和功能的变化,跃变后的状态一般相对稳定,可能存在多个稳态或多个阈值[36]。外部和内部驱动力均可引起系统发生稳态转换,外界环境扰动强度、频次、持续时间长短、干扰类型等诸多因素影响生态系统各个要素间的相互作用,系统内部的驱动因子包括种内种间关系、营养级、物质循环等系统内部的变化会影响系统的结构与功能。生态系统在干扰下发生改变,当这种改变超过一定水平后会导致生态系统结构和功能改变,从而造成生态系统退化或进化(图 1)。

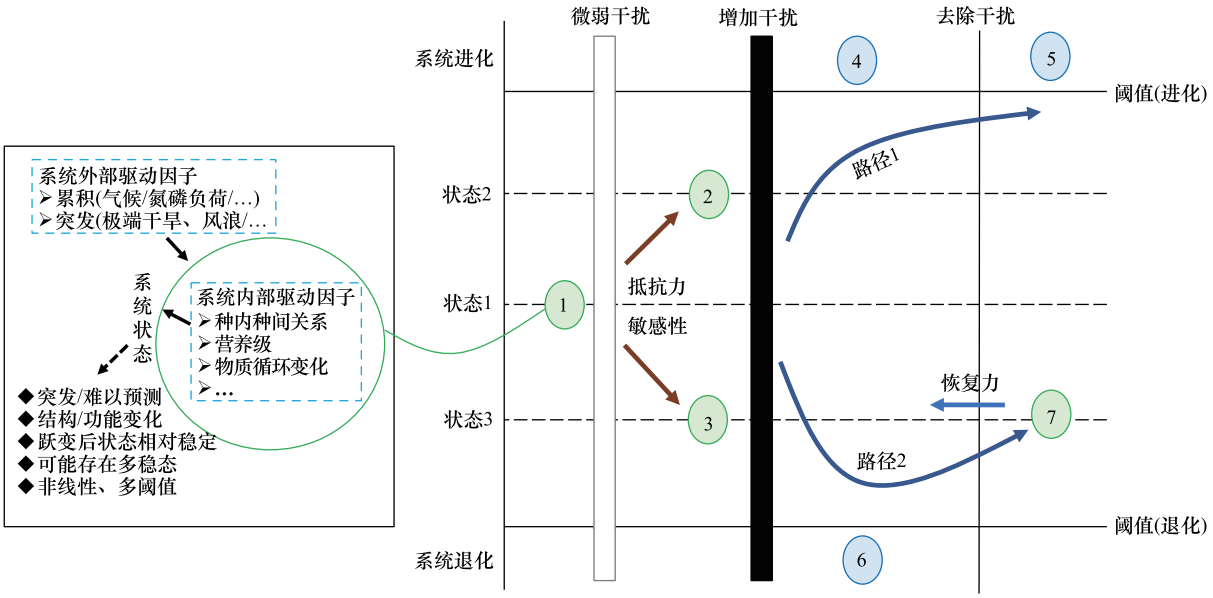

图 1 生态系统稳态转换路径示意图

Fig.1 Schematic diagram of ecosystem regime shift

图中彩色圆代表状态

表 1　生态系统稳态转换中的关键词

Table 1　Keywords in ecosystem regime shift

关键词 Keywords	释义 Paraphrase
阈值 Threshold	生态系统在改变为另一个退化或进化系统前所能承受的干扰限度[29,30]
稳态转换 Regime shift	生态系统服务的转变以及随后对人类社会的影响,其发生常具有突发性、难以预测性,并伴随着系统结构和功能的变化,跃变后的状态一般相对稳定,可能存在多个稳态或多个阈值[31—32]
敏感性 Sensitivity	生态系统为了缓冲干扰而产生变化的大小和维持原有状态的时间。敏感性体现在两个方面,一是抗性,即生态系统受到干扰后结构或功能改变的大小;二是持久性,即生态系统受到干扰后保持原有状态的时间[33—34]
恢复力 Resilience	受到干扰的生态系统在去除干扰以后,会逐渐回到受干扰前状态,生态系统回到前一状态的能力,体现在恢复速度和原有状态的相似程度。恢复力是系统回到原有状态的能力,体现在两个方面,一是回复性,即生态系统干扰后回到以前状态的速度;二是滞变性,即恢复路径不同于退化路径的程度[33—34]
生态系统服务 Ecosystem service	生态系统所形成和维持的人类赖以生存和发展的自然环境条件与效用,是人类直接或间接地从自然生态系统中所获得的所有惠益[35]

在没有干扰的情况下,生态系统在一定的时空范围内其状态相对稳定;在微弱的扰动下,它会通过自组织能力进行调节,维持其原有的结构和功能(图 1)。生态系统为了缓冲干扰而产生适应性变化,偏离原有的波动状态在新范围内逐渐达到平衡。路径 1 展示了生态系统在正向干扰的作用下,向更优化的方向发展而呈现新的状态,如果没有负向干扰,系统将维持现有状态,在干扰消除后不会回到原有状态。路径 2 展示了系统受负向干扰的情况,负向干扰使生态系统趋向退化,当负向干扰超过系统承受的阈值时,生态系统结构和功能发生变化,变为退化的生态系统状态,干扰消失后,会缓慢恢复到以前的状态。在系统恢复的过程中,系统可能无法按照预想轨迹恢复到未受损害时的状态,而进入另一种状态(图 1)[37]。

不同生态系统具有不同的敏感性与恢复力,所能承受干扰水平不同。假设一个系统所能承受的外界扰动能力是有限的,横坐标代表系统所具有的敏感性,纵坐标代表系统所具有的恢复力,阈值线代表生态系统在当前外界压力下所处的平衡状态(图 2)[38]。前人多采用“杯中弹子模型”来描述稳态转换,当弹子处于杯子底部时表明生态系统处于平衡状态,当弹子处于杯子斜面代表一种不稳定的状态,当外界环境条件发生变化时,生态系统的恢复力和抵抗力发生变化,杯子的形状会发生变化,当杯子中的谷峰消失时,弹子发生突然的跃迁[39]。图 2 展示引起生态系统状态发生变化的两种机制:第一种情况,系统状态转化由于生态系统对扰动的敏感性增加而产生,敏感性增加,系统更加容易到达阈值 1,甚至越过阈值 1 到达阈值 2,发生稳态转换,使系统处于新的稳态平衡中。第二种情况,系统状态转化由于环境扰动下系统恢复力的丧失而发生,系统恢复力丧失,系统只需到达阈值 3 即可具有新的平衡。从图 2 中还可以看出,随着系统结构退化程度以及扰动强度或频度增加程度的增加,系统功能逐渐下降,具有狭阈值的系统比具有广阈值的系统更容易发生稳态转换。因此,生态系统功能对相同类型相同程度的环境扰动的响应主要取决于生态系统所具有的敏感性和恢复力等自身特征(图 2)。

生态系统功能对环境变化的响应速率取决于生态系统功能的恢复力随时间的变化趋势。图 3 展示了环境(Ω)、时间(t)、生态系统功能(φ)三者之间可能存在的不同关系[40]。在环境与时间的关系中,曲线 A 体现了环境随时间迅速变化;直线 B 体现了环境随时间缓慢变化;曲线 C 体现了环境随时间发生短暂的扰动(图 3)。在生态系统功能与环境的关系中,曲线 D 体现了生态系统功能对环境变化的抵抗力;曲线 E 体现了生态系统功能对于环境变化的抵抗力较弱;曲线 F 体现生态系统功能对环境变化的滞后效应(图 3)。在生态系统功能与时间的关系中表现出四种不同结果,直线 H 体现了生态系统功能对环境具有很强的抵抗力,随时间变化,外界扰动对生态系统功能基本不造成影响;曲线 I 体现了系统有一定抵抗力,受环境变化的轻微影响后能较快恢复;曲线 J 体现了生态系统功能对环境的扰动有一定的抵抗力,但不具有恢复能力;曲线 K 体现了生态系统功能对环境扰动具有很低的抵抗力,不具备恢复能力(图 3)。图 3 展示了生态系统功能 φ 对干扰的不同恢复能力,恢复力的损失量是生态系统功能低于正常功能水平的某个最小阈值($\varphi 1$)的时间长度。恢复时间越长或与最小阈值构成面积越大,功能缺失程度越高,越难恢复到初始的状态。随着干扰强度的增大,

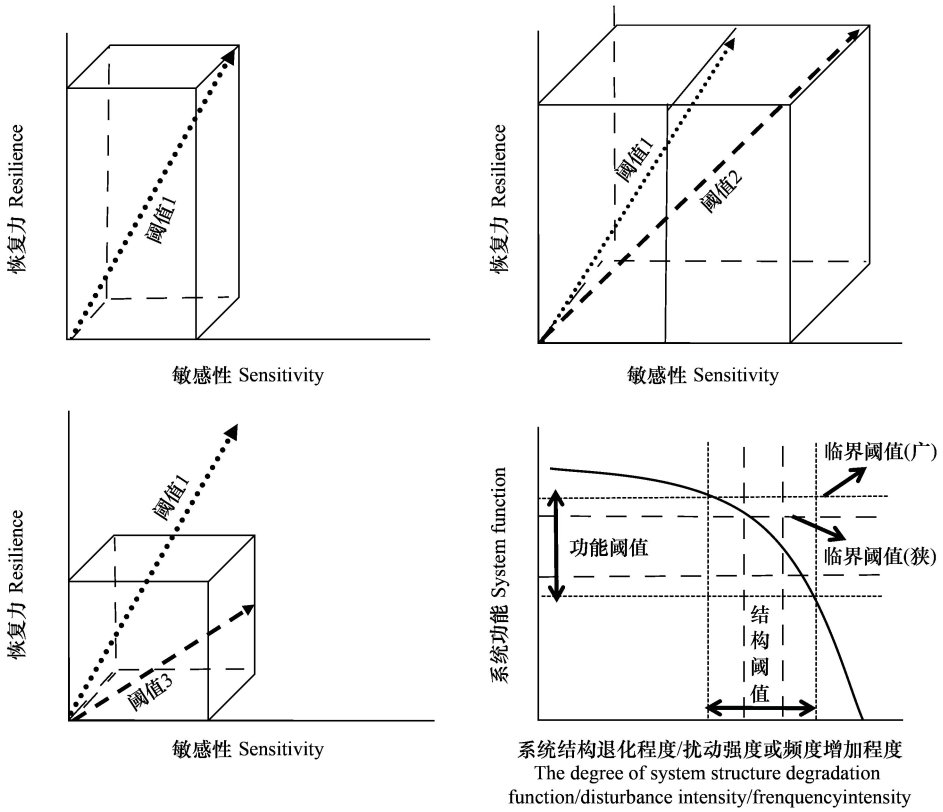

图 2 引起生态系统发生稳态转换的内在因素示意图(参考 Hu 等[38])

Fig.2 The internal factors of ecosystem regime shift

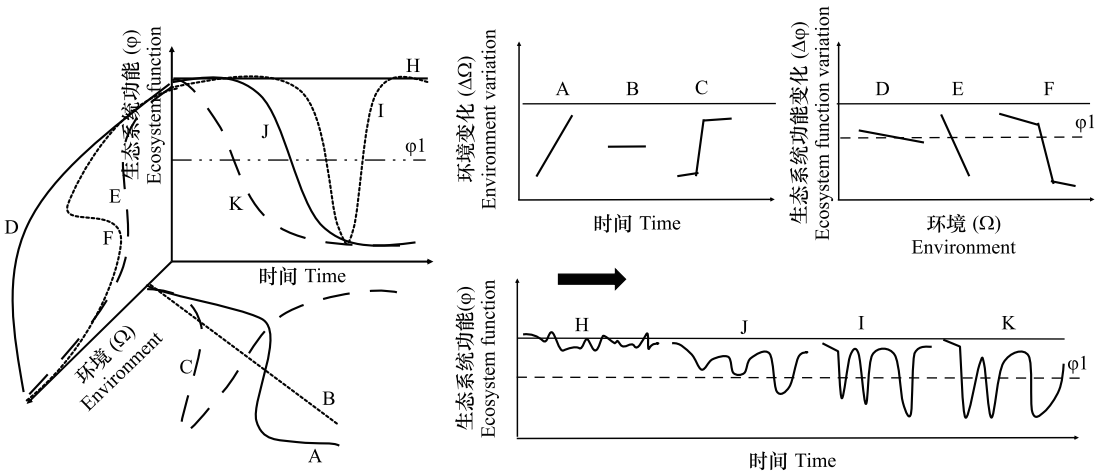

图 3 环境(Ω)、时间(t)、生态系统功能(φ)之间可能存在的关系示意图(参考 Oliver 等[40])

Fig.3 The relationship between environment(Ω), time(t) and ecosystem function(φw)

Ω:环境 Environment; t:时间 Time; φ:生态系统功能 Ecosystem function; ΔΩ:环境变化 Environment variation; Δφ:生态系统功能变化 Ecosystem function variation; φ1:表示达到生态系统功能的某个最小阈值 represent a minimum threshold for ecosystem function; A—K 代表各相对应曲线

H 类型系统功能基本不随干扰强度的变化而变化,系统功能基本维持在 φ 处波动;随着干扰强度的增大,J 类型系统具有较高阻力,但恢复较慢;随着干扰强度的增大,I 类型系统阻力低,但恢复迅速;随着干扰强度的增大,K 类型系统阻力较低,恢复缓慢。

生态系统对干扰的响应能力是由生物组织不同生态层次的多种因素决定,且这些生态层次常常具有关联

性,响应的结果体现在生态系统服务功能的变化。在同一系统中,某个特定层次的变化可以级联到其他层次,例如,个体对环境变化的响应引起种群丰度的变化,产生种群与其他种群的相互作用,进而影响了群落结构和组成,从而延伸到整个生态系统的层面[41]。如果生态系统中引起稳态转换的各个组分不相关,关于生态系统稳态转换的研究变得相对简单,然而,生态系统各个组成部分常常相互关联,生态系统功能的改变导致服务功能的变化,在生态系统管理中,需要优先考虑影响生态系统发生稳态转换的某些组分,厘清引起服务改变的内在机制,才能从根本上优化并提升生态系统服务带来的惠益。

2　稳态转换视角下的生态系统服务及其变化过程

2.1　稳态转换视角下的生态系统服务

生态系统服务作为连接自然环境与人类福祉的桥梁,其服务功能取决于生态系统的结构和过程。各类生态系统服务之间的耦合关系复杂,单一的生态系统服务可能由多个生态系统组分或生态过程构成,某一生态系统组分或生态过程也可能会支持多种生态系统服务。也就是说,不同生态系统服务之间的关系可能是此消彼长的权衡,也可能是相互促进和相互抑制的协同[42]。在相同的条件下,系统中不同的稳态对应着系统不同的结构和功能,具有不同的生态系统服务价值。例如,牧场中植被茂密土肥丰富和植被稀少沙漠化是草地生态系统的稳态,如果过度放牧,牧场会由前者向后者过渡,导致生态系统服务价值大大降低,且恢复退化后的生态系统相当困难[43]。Costanza 等回顾了生态系统服务提出以来各个阶段生态系统服务研究的关键问题与争议,认为如果我们要实现人类社会可持续发展,生态系统服务的实质性贡献应该作为社会经济理论实践的变革核心[44]。近年来,学者们在探讨生态系统服务过程中,从生态过程出发,探讨生态系统服务的形成机制,诸如“结构-功能-服务-惠益-价值”[45]、“景观服务能力-景观服务流-景观服务需求”[46]、“生态系统-社会经济系统-供需评估框架”[47],并以此为基础形成了人地系统耦合研究框架,如“格局-过程-服务-可持续性”[48]、“土地利用-景观格局-生态过程/功能-生态系统服务-人类福祉”[49]。

生态系统服务能力取决于生态系统的结构与功能,不同决策情景下各类服务的变化及其相互作用关系会影响生态系统服务的变化。生态系统是由有机生物和无机环境所组成的具有一定结构与功能的复杂系统,为人类提供的产品与效用是生态系统服务形成的生物基础。生态系统组分、结构、过程、功能、服务、人类福祉之间的关系归纳如图 4,明确生态系统各组分稳态转换前后的内在关系,有助于明晰系统服务变化所带来的影响,从而为生态系统可持续管理提供科学基础。

2.2　稳态转换视角下的生态系统服务变化过程

生态系统服务在扰动下的变化过程,自然因素、人类干扰等外力作用影响生态系统组成和格局,组成和格局的变化引起结构的改变,结构变化过程牵动着系统功能的变化,系统功能决定着系统的服务,系统服务的时空分布或协同权衡关系影响着人类福祉(图 5)。当外界压力在生态系统内部进行传递和累积时,生态系统整体上偏离了初始的平衡态,系统结构和功能均发生了变化,超过系统临界阈值,改变造成不同于初始状态的服务提供能力时,生态系统服务发生改变。因此,扰动对生态系统服务的影响是一系列生态系统结构、功能的变化过程,最终体现在生态系统所提供的服务能力的改变。

敏感性和恢复力是决定生态系统发生稳态转换的两种重要因素[50—51]。对于整个生态系统来说,当生态系统与外界环境及生态系统内部保持着稳定的物质能量交换时,系统内部处于相对稳定的状态,这是系统的结构和功能通过复杂的非线性过程保持着动态平衡。当外界环境轻微扰动时,生态系统具有一定的抵御能力来维持现有的结构和功能,也就是说扰动没有超过系统敏感性的阈值时,或者是说恢复力的丧失没有到达引起系统发生稳态转换时,系统继续提供相对稳定的生态系统服务[52—53]。当外界环境扰动增大,外界压力作用于生态系统的某一种或某几种结构时,生态系统结构发生变化,系统内原有的物质能量交换的动态平衡关系发生改变,生态系统由一种稳态进入另一种稳态,系统内部组成或格局发生了变化,系统提供的功能不变,因此系统没有对生态系统服务造成明显的影响,存在服务改变的潜在风险[54—56]。

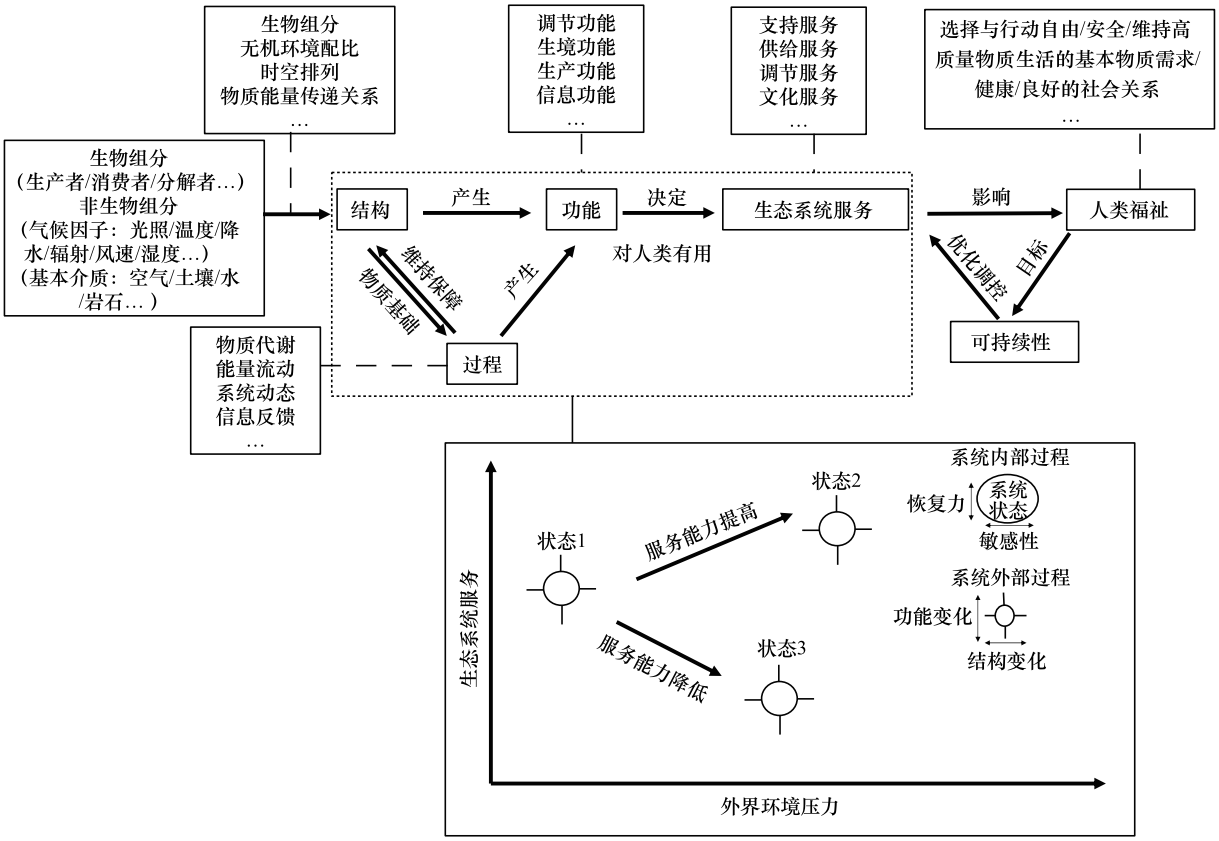

图 4 稳态转换视角下生态系统服务理论框架

Fig.4 Theoretical framework of ecosystem services from the perspective of regime shift

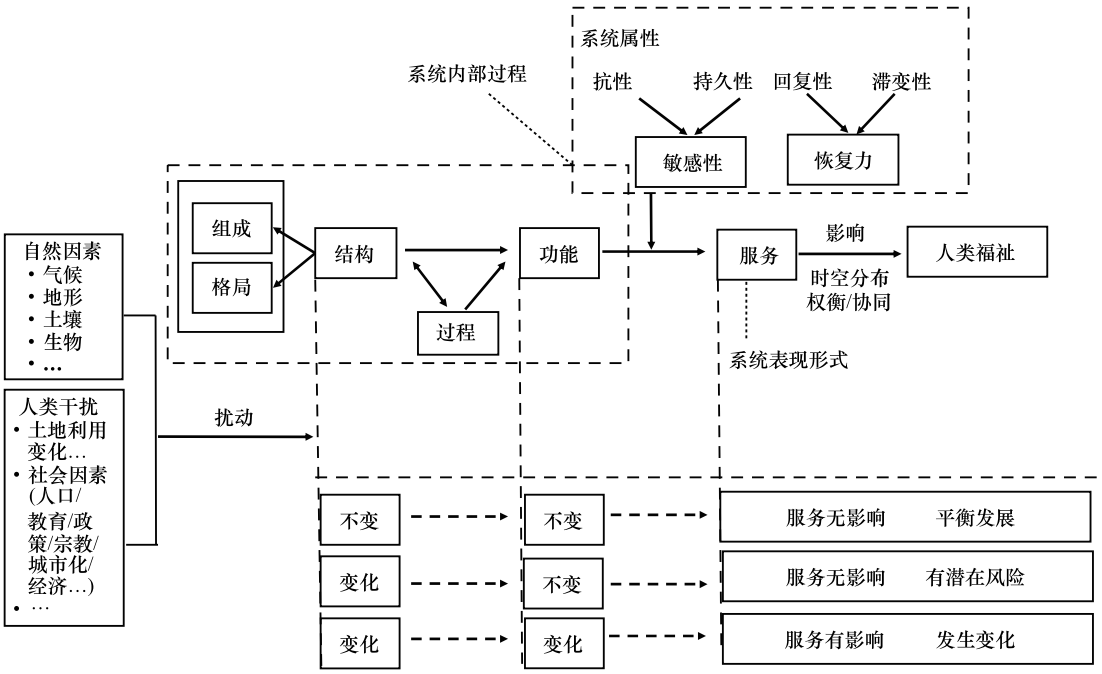

图 5 稳态转换视角下生态系统服务变化过程

Fig.5 Change process of ecosystem services from the perspective of regime shift

地形、土壤、生物、气候等自然因素的时空异质性影响着生态系统服务的时空格局,前人从情景预测、优化调控、利益者权衡、不同尺度域等方面探讨生态系统服务时空分布格局与变化规律,为科学的管理与决策提供了支持[57—58]。例如,地形通过控制局地水热再分配影响各个生态系统服务类型之间权衡或协同,坡面尺度淡水供给服务随坡度的增加而增加,但其粮食供给服务随坡度的增加而减少,故人们利用梯田改造地形来提高生态系统服务[59]。对自然资源的利用等人为因素影响着生态系统服务价值的变化,例如,土地利用变化改变了生态系统原有的服务功能,当森林资源作为木材供给服务被大量砍伐时,生态系统原有的固碳服务和土壤保持服务均会减少[60]。此外,人类干扰对社会因素的选择偏好影响着生态系统服务供给与需求,人口、教育、政策、宗教、城市化、经济作为重要的社会因素具有分布不均、多元化发展的特点,如何获得生态系统服务最优解、合理协调人们对生态系统服务的选择偏好,是提高生态系统服务功能的有效途径[61]。

3　稳态转换视角下的生态系统服务作用机制

各类生态系统服务之间常表现出错综复杂的非线性关系,辨析其权衡协同关系及互馈机制,有助于筛选、调控、优化生态系统服务[62]。当干扰超过生态系统所能承受的临界阈值时,系统的结构和功能均发生改变,对生态系统服务造成影响,本文选取常见的干扰类型及系统内部响应特点来描述生态系统服务的互馈机制(图 6)。生态系统对外界扰动的响应服从“压力-状态-响应”模式,系统状态在平衡与非平衡、非平衡与平衡之间循环转化,当外界扰动造成的压力超过系统自身阈值时,系统发生稳态转换,系统达到新的平衡状态,此时的系统与原系统相比,或是进化或是退化[63]。

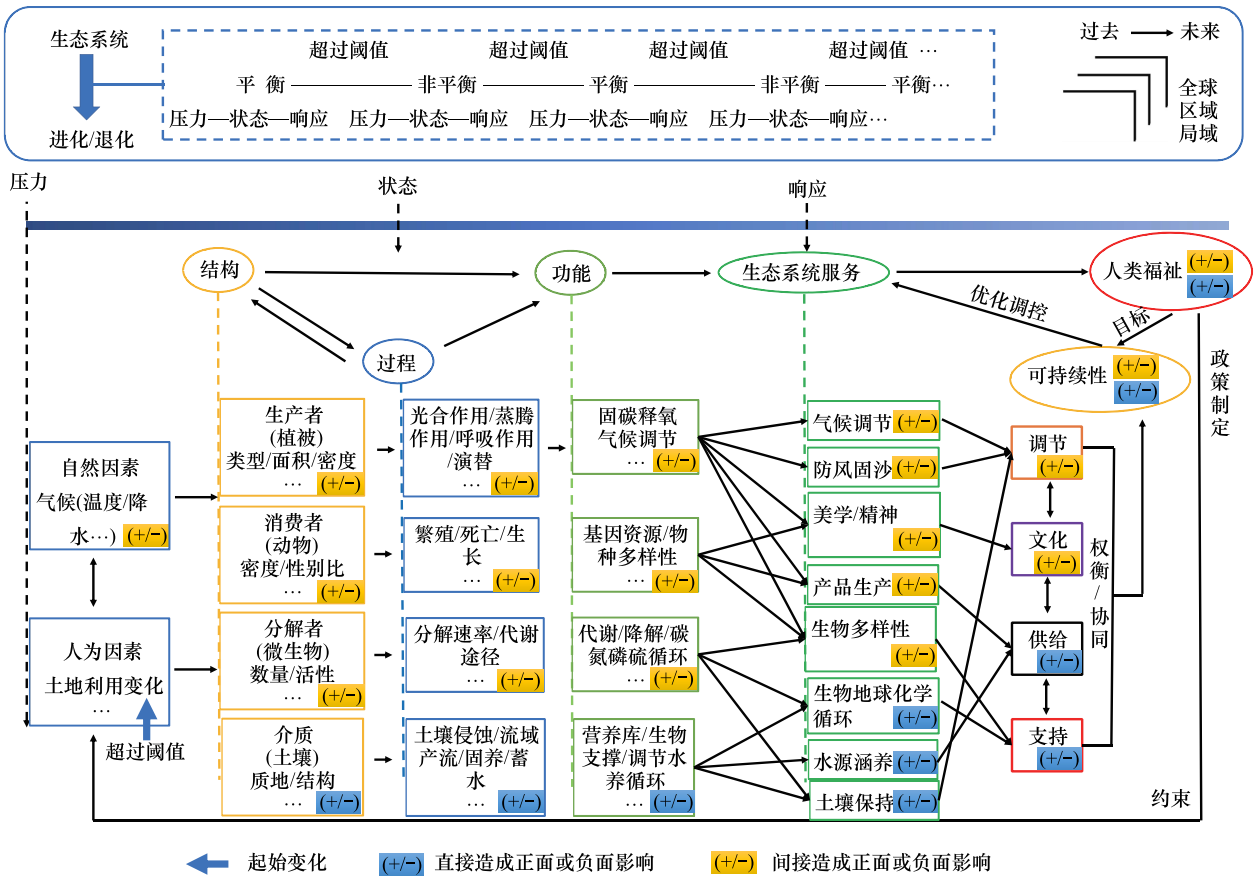

图 6　稳态在转化视角下生态系统服务互馈机制示意图

Fig.6　Interaction mechanism of ecosystem services from the perspective of regime shift

从图 6 中可看出,当人为改变土地利用方式,干扰压力超过系统承受阈值时,引起土地覆被变化,这时,会对土壤质地或结构造成正面或负面影响,直接影响侵蚀、产流、固养、蓄水等过程,对营养库、生物支撑、水养循环等方面功能造成影响。系统功能的变化直接影响地球化学循环、水源涵养及土壤保持,间接影响气候调节、防风固沙、美学或精神、产品生产、生物多样性等方面的服务,这些服务的变化体现在系统的调节、文化、供给、支持等方面的服务能力,且系统内部各类服务的变化相互耦合(图 6)。人类发展的需求影响政策的制定,政策的制定约束人类活动,进而调节生态系统服务。整个系统从人类活动对土壤介质的直接影响,到对生产者、消费者、分解者造成的间接影响,到营养级内的一系列变化间接对造成气候反馈作用,到气候的变化影响人类活动,形成了完整闭环(图 6)。

生态系统服务以“资源被人类利用”为核心,存在从“源”流向“汇”的过程,在这过程中会产生生态系统服务的权衡或协同[64]。例如,草原生态系统提供的生物产量具有空间异质性,气候变化影响了生态系统服务盈余或亏缺,供给与需求服务通过调控服务流来维持系统内部的能量平衡,因此,在对草地的恢复与管理时,不但要考虑干扰对草地生态系统能量循环造成的影响,也要关注生态系统服务间的权衡与协同[65]。生态系统服务权衡具有可逆性,力求在生态系统可逆性变化和不可逆性变化之间找到平衡点,防止生态系统因严重退化而无法恢复。例如,土地利用变化显著改变了生态系统格局和过程,如何协调土地生态系统供给服务、支持服务与调节服务之间的权衡关系是实现区域土地资源可持续发展的关键问题[66—67]。生态系统权衡具有外部性,全球生态系统作为一个有机整体,利益相关者在权衡管理时既要关注利益范围内的生态系统服务,也要重视周边区域或上下级区域,以及对全球生态系统平衡发展具有重要意义的服务功能[68]。生态系统服务权衡具有时空尺度特征,在空间上,生态系统服务供给和需求能力的空间差异造成不同空间尺度上利益相关者对生态系统服务的竞争[69];在时间上,不同类型生态系统服务供给需求对生态系统管理的反馈周期不同,生态系统服务在当前与未来利用之间的关系形成时间上的权衡[70]。

在实际生产中,自然组分减少、物质循环路径改变、结构单一化、生境破碎化等土地利用变化带来的负面效应都可能引起生态系统服务能力的下降。为实现人类福祉,促进资源可持续利用,人类通过制定相关政策调节并优化生态系统服务能力。例如,生态补偿就是一种调节生态系统服务的重要政策手段,生态系统服务的需求与供给、时空尺度特征、权衡程度、驱动因素等都影响着生态补偿政策的制定,生态补偿以经济手段为主调节利益相关者之间的关系[71]。再如,退耕还林(草)与退田还湖等生态恢复工程的目的就是恢复生态系统的支持与调节服务,从而实现对生态系统的保护和资源的可持续利用[72]。因此,在不同的自然和人文因素影响下,只有深入理解压力因子-生态过程-生态系统服务三者内在机制和转化关系,才能合理优化生态系统服务,提升人类福祉。

4 研究展望

(1)稳态视角下生态阈值量化与生态系统服务功能调控。生态系统服务调控涉及多种服务类型和利益相关者之间在时间或空间内的权衡或协同关系,若要调整生态系统来维持和提高生态系统服务的供给,需要厘清稳定状态下系统能够提供服务功能的临界阈值。生态阈值响应的复杂性决定了生态系统临界值或拐点的不确定性,因此,后续研究需聚焦生态系统阈值探测与模型定量模拟,剖析生态系统稳定机制与生态系统阈值,为生态系统服务可持续管理提供精准的决策支持。

(2)生态系统稳态转换与环境效应相互作用。全球气候变化的加剧和人类活动的频繁干扰日益威胁着生态系统提供的功能和服务,若是能够在系统接近阈值、即将发生稳态转换时提供早期预警,并结合气候变化与政策管理科学地制定生态系统服务调控政策,就能及时地降低环境变化对生态系统服务造成的不利影响。因此,后续研究需聚焦生态系统服务对环境扰动的响应机制,解析生态系统态转换过程以及各项服务之间的耦合关系等,探寻外界扰动后各类生态系统服务之间发生稳态转换的主要驱动力,以期明确生态系统服务形成与维持机制,为未来生态系统服务价值预测及生态系统功能修复奠定基础。

(3)稳态视角下生态系统服务流的传递与调控。生态系统服务流是基于供给与需求的空间不匹配,通过量化人类实际利用的生态系统服务,探索生态系统服务供需平衡状况;或是通过生态系统服务从供给区到需求区传递过程中传递路径、流向、流量等属性,反映生态系统服务传递的过程。审视生态系统服务流的定量化与空间化,不仅有助于识别需求未被满足的区域、调控服务传递过程与途径,而且有助于决策者的统筹管理,通过规避权衡、强化协同、跨区域协作、生态补偿等干预手段,实现空间内服务效益优化与可持续供给。

(4)基于稳态转换的生态系统服务的自组织格局及远程耦合。正反馈作用有助于原来平衡的生态系统在环境压力下发生突变,并产生有序的空间自组织格局。在经济发展与生态环境保护冲突区域,利用自组织特征映射网络识别生态系统服务簇,提高生态系统服务的空间异质性的监测能力。将自然系统与社会系统紧密关联,平衡发展社会经济与生态保护之间的关系,从根本上实现从自然资源利用到生态系统服务功能优化。借助远程耦合等新方法探究生态系统服务供需、簇、驱动力、尺度、情景、流等方面与社会经济系统的耦合,预测生态系统服务发展的未来格局,科学合理地制定生态系统管理策略,实现人类福祉的可持续发展。

参考文献(References):

[1] 傅伯杰. 联合国可持续发展目标与地理科学的历史任务. 科技导报, 2020, 38(13): 19-24.

[2] Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-Being: A Framework for Assessment. Washiongton, DC: Island Press, 2005.

[3] Fu B J, Wang S, Su C H, Forsius M. Linking ecosystem processes and ecosystem services. Current Opinion in Environmental Sustainability, 2013, 5(1): 4-10.

[4] Griggs D, Stafford-Smith M, Gaffney O, Rockström J., Öhman M C, Shyamsundar P, Steffen W, Glaser G, Kanie N, Noble I. Sustainable development goals for people and planet. Nature, 2013, 495: 305-307.

[5] Colglazier W. Sustainable development agenda: 2030. Science, 2015, 349(6252): 1048-1050.

[6] Chaffin B C, Gosnell H, Cosens B A. A decade of adaptive governance scholarship: synthesis and future directions. Ecology and Society, 2014, 19(3): 56.

[7] Dade M C, Mitchell M G, McApine C A, Rhodes J R. Assessing ecosystem service trade-offs and synergies: The need for a more mechanistic approach. Ambio, 2019, 48:1116-1128.

[8] Zhao Y Y, Liu Z F, Wu J G. Grassland ecosystem services: a systematic review of research advances and future directions. Landscape Ecology, 2020, 35(4): 793-814.

[9] Bagstad K J, Villa F, Batker D, Harrison-Cox J, Voigt B, Johnson G W. From theoretical to actual ecosystem services: mapping beneficiaries and spatial flows in ecosystem service assessments. Ecology and Society, 2014, 19(2): 64.

[10] Ayanu Y Z, Conrad C, Nauss T, Wegmann M, Koellner T. Quantifying and mapping ecosystem services supplies and demands: A review of remote sensing applications. Environmental Science & Technology, 2012, 46(16): 8529-8541.

[11] Wang C, Wang X B, Liu D W, Wu H H, Lü X T, Fang Y T, Cheng W X, Luo W T, Jiang P, Shi J, Yin H Q, Zhou J Z, Han X G, Bai E. Aridity threshold in controlling ecosystem nitrogen cycling in arid and semi-arid grasslands. Nature Communications, 2014, 5(1): 4799.

[12] Seidl R, Spies T A, Peterson D L, Stephens S L, Hicke J A. REVIEW: Searching for resilience: addressing the impacts of changing disturbance regimes on forest ecosystem services. Journal of Applied Ecology, 2016, 53(1): 120-129.

[13] Keane R E, Loehman R A, Holsinger L M, Falk D A, Higuera P, Hood S M, Hessburg P F. Use of landscape simulation modeling to quantify resilience for ecological applications. Ecosphere, 2018, 9(9): e02414.

[14] Mina M, Bugmann H, Cordonnier T, Irauschek F, Klopcic M, Pardos M, Cailleret M. 2017. Future ecosystem services from European mountain forests under climate change. Journal of Applied Ecology, 54(2): 389-401.

[15] Hu Z M, Shi H, Cheng K L, Wang Y P, Piao S, Li Y, Zhang L, Xia J Y, Zhou L, Yuan W P, Running S, Li L H, Hao Y B, He N P, Yu Q, Yu G R. Joint structural and physiological control on the interannual variation in productivity in a temperate grassland: a data-model comparison. Global Change Biology, 2018, 24(7): 2965-2979.

[16] Donohue I, Petchey O L, Montoya J M, Jackson A L, McNally L, Viana M, Healy K, Lurgi M, O'Connor N E, Emmerson M C. On the dimensionality of ecological stability. Ecology Letters, 2013, 16(4): 421-429.

[17] Scheffer M, Carpenter S, Foley J A, Folke C, Walker B. Catastrophic shifts in ecosystems. Nature, 2001, 413(6856): 591-596.

[18] MacArthur R. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. Ecology, 1955, 36(3): 533-536.

[19] Elton C S. The Ecology of Invasions by Animals and Plants. London: Chapman and Hall, 1958: 143-153.

[20] Dakos V, Soler-Toscano F. Measuring complexity to infer changes in the dynamics of ecological systems under stress. Ecological Complexity, 2017, 32: 144-155.

[21] Dakos V, Van Nes E H, D'Odorico P, Scheffer M. Robustness of variance and autocorrelation as indicators of critical slowing down. Ecology, 2012, 93(2): 264-271.

[22] O'Gorman E J, Emmerson M C. Perturbations to trophic interactions and the stability of complex food webs. Proceedings National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106(32): 13393-13398.

[23] Wu J G, Loucks O L. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. The Quarterly Review of Biology, 1995, 70(4): 439-466.

[24] Lewontin R C. The meaning of stability//Diversity and Stability in Ecological Systems. Upton: Brookhaven Symposium in Biology, 1969: 13-24.

[25] Holling C S. Resilience and stability of ecological systems. Annual Reviews of Ecology and Systematics, 1973, 4: 1-23.

[26] May R M. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. Nature, 1977, 269(5628): 471-477.

[27] Walker B, Meyers J A. Thresholds in ecological and social-ecological systems: a developing database. Ecology and Society, 2004, 9(2): 3.

[28] Scheffer M, Carpenter S R. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. Trends in Ecology & Evolution, 2003, 18(12): 648-656.

[29] Dakos V, Carpenter S R, Brock W A, Ellison A M, Guttal V, Ives A R, Kéfi S, Livina V, Seekell D A, van Nes E H, Scheffer M. Methods for detecting early warnings of critical transitions in time series illustrated using simulated ecological data. PLoS One, 2012, 7(7): e41010.

[30] Dakos V, Carpenter S R, van Nes E H, Scheffer M. Resilience indicators: prospects and limitations for early warnings of regime shifts. Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences, 2015, 370(1659): 20130263.

[31] Eby S, Agrawal A, Majumder S, Dobson A P, Guttal V. Alternative stable states and spatial indicators of critical slowing down along a spatial gradient in a savanna ecosystem. Global Ecology and Biogeography, 2017, 26(6): 638-649.

[32] Folke C, Carpenter S, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, Gunderson L, Holling C S. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2004, 35: 557-581.

[33] Pimm S L. The complexity and stability of ecosystems. Nature, 1984, 307(5949): 321-326.

[34] Haverd V, Ahlström A, Smith B, Canadell J G. Carbon cycle responses of semi-arid ecosystems to positive asymmetry in rainfall. Global Change Biology, 2017, 23(2): 793-800.

[35] Daily G C. Nature's Services, Societal Dependence on Natural Ecosystems. Washington: Island Press, 1997.

[36] Pettersson S, Savage V M, Nilsson Jacobi M. Predicting collapse of complex ecological systems: quantifying the stability-complexity continuum. Journal of the Royal Society Interface, 2020, 17(166): 20190391.

[37] 柳新伟, 周厚诚, 李萍, 彭少麟. 生态系统稳定性定义剖析. 生态学报, 2004, 24(11): 2635-2640.

[38] Hu Z M, Guo Q, Li S G, Piao S L, Knapp A K, Ciais P, Li X R, Yu G R. Shifts in the dynamics of productivity signal ecosystem state transitions at the biome-scale. Ecology Letters, 2018, 21(10): 1457-1466.

[39] Knapp A K, Ciais P, Smith M D. Reconciling inconsistencies in precipitation-productivity relationships: implications for climate change. New Phytologist, 2017, 214(1): 41-47.

[40] Oliver T H, Heard M S, Isaac N J B, Roy D B, Procter D, Eigenbrod F, Freckleton R, Hector A, Orme C D L, Petchey O L, Proença V, Raffaelli D, Suttle K B, Mace G M, Martín-López B, Woodcock B A, Bullock J M. Biodiversity and resilience of ecosystem functions. Trends in Ecology and Evolution, 2015, 30(11): 673-684.

[41] Hofmann G E, Todgham A E. Living in the now: physiological mechanisms to tolerate a rapidly changing environment. Annual Review of Physiology, 2010, 72: 127-145.

[42] Bennett E M, Peterson G D, Gordon L J. Understanding relationships among multiple ecosystem services. Ecology Letters, 2009, 12(12): 1394-1404.

[43] Kouba Y, Merdas S, Mostephaoui T, Saadali B, Chenchouni H. Plant community composition and structure under short-term grazing exclusion in steppic arid rangelands. Ecological Indicators, 2021, 120: 106910.

[44] Costanza R, de Groot R, Braat L, Kubiszewski I, Fioramonti L, Sutton P, Farber S, Grasso M. Twenty years of ecosystem services: How far have we come and how far do we still need to go? Ecosystem Services, 2017, 28: 1-16.

[45] Primmer E, Jokinen P, Blicharska M, Barton DN, Bugter R, Potschin M, Potschin M. Governance of ecosystem services: a framework for empirical analysis. Ecosystem Services, 2015, 16:158-166.

[46] Fang X N, Zhao W W, Fu B J, Ding J Y. Landscape service capability, landscape service flow and landscape service demand: a new framework for landscape services and its use for landscape sustainability assessment. Progress in Physical Geography: Earth and Environment, 2015, 39(6): 817-836.

[47] Boerema A, Rebelo A J, Bodi M B, Esler K J, Meire P. Are ecosystem services adequately quantified? Journal of Applied Ecology, 2017, 54(2): 358-370.

[48] 赵文武, 王亚萍. 1981-2015 年我国大陆地区景观生态学研究文献分析. 生态学报, 2016, 36(23): 7886-7896.

[49] 于德永, 郝蕊芳. 生态系统服务研究进展与展望. 地球科学进展, 2020, 35(8): 804-815.

[50] Guttal V, Jayaprakash C. Changing skewness: an early warning signal of regime shifts in ecosystems. Ecology Letters, 2008, 11(5): 450-460.

[51] Fung T, Seymour R M, Johnson C R. Warning signals of regime shifts as intrinsic properties of endogenous dynamics. The American Naturalist, 2013, 182(2): 208-222.

[52] Burkhard B, Kandziora M, Hou Y, Müller F. Ecosystem service potentials, flows and demands- concepts for spatial Localisation, indication and quantification. Landscape Online, 2014, 34: 1-32.

[53] Egarter Vigl L, Depellegrin D, Pereira P, de Groot R, Tappeiner U. Mapping the ecosystem service delivery chain: Capacity, flow, and demand pertaining to aesthetic experiences in mountain landscapes. Science of the Total Environment, 2017, 574: 422-436.

[54] Mumby P J, Chollett I, Bozec Y M, Wolff N H. Ecological resilience, robustness and vulnerability: how do these concepts benefit ecosystem management? Current Opinion in Environmental Sustainability, 2014, 7: 22-27.

[55] Stein A, Gerstner K, Kreft H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. Ecology Letters, 2014, 17(7): 866-880

[56] Hautier Y, Tilman D, Isbell F, Seabloom E W, Borer E T, Reich P B. Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity. Science, 2015, 348(6232): 336-340.

[57] Harmáčková Z V, Vackar D. Future uncertainty in scenarios of ecosystem services provision: linking differences among narratives and outcomes. Ecosystem Services, 2018, 33: 134-145.

[58] Shi L, Halik Ü, Mamat Z, Wei Z C. Spatio-temporal variation of ecosystem services value in the Northern Tianshan Mountain Economic zone from 1980 to 2030. PeerJ, 2020, 8: e9582.

[59] Wei W, Chen D, Wang L X, Daryanto S, Chen L D, Yu Y, Lu Y L, Sun G, Feng T J. Global synthesis of the classifications, distributions, benefits and issues of terracing. Earth-Science Reviews, 2016, 159: 388-403.

[60] Cao S X, Yu Z Q, Zhang J Z, Feng F, Xu D Y, Mu X M. Cost-benefit analysis of ecosystem services in China. Ecological Engineering, 2018, 125: 143-148.

[61] Guerry A D, Polasky S, Lubchenco J, Chaplin-Kramer R, Daily G C, Griffin R, Ruckelshaus M, Bateman I J, Duraiappah A, Elmqvist T, Feldman M W, Folke C, Hoekstra J, Kareiva P M, Keeler B L, Li S Z, McKenzie E, Ouyang Z Y, Reyers B, Ricketts T H, Rockström J, Tallis H, Vira B. Natural capital and ecosystem services informing decisions: from promise to practice. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(24): 7348-7355.

[62] 傅伯杰, 于丹丹. 生态系统服务权衡与集成方法. 资源科学, 2016, 38(1): 1-9.

[63] Mori A S. Resilience in the studies of biodiversity-ecosystem functioning. Trends in Ecology & Evolution, 2016, 31(2): 87-89.

[64] Fisher B, Turner R K, Morling P. Defining and classifying ecosystem services for decision making. Ecological Economics, 2009, 68(3): 643-653.

[65] Jäger H, Peratoner G, Tappeiner U, Tasser E. Grassland biomass balance in the European Alps: current and future ecosystem service perspectives. Ecosystem Services, 2020, 45: 101163.

[66] da Silva R F B, Millington J D A, Moran E F, Batistella M, Liu J G. Three decades of land-use and land-cover change in mountain regions of the Brazilian Atlantic Forest. Landscape and Urban Planning, 2020, 204: 103948.

[67] Zhou J J, Zhao Y R, Huang P, Zhao X, Feng W, Li Q Q, Xue D X, Dou J, Shi W, Wei W, Zhu G F, Liu C F. Impacts of ecological restoration projects on the ecosystem carbon storage of inland river basin in arid area, China. Ecological Indicators, 2020, 118: 106803.

[68] Onaindia M, de Manuel B F, Madariaga I, Rodríguez-Loinaz G. Co-benefits and trade-offs between biodiversity, carbon storage and water flow regulation. Forest Ecology and Management, 2013, 289: 1-9.

[69] Bohensky E L, Reyers B, Van Jaarsveld A S. Future ecosystem services in a Southern African river basin: a scenario planning approach to uncertainty. Conservation Biology, 2006, 20(4): 1051-1061.

[70] Liu J G, Dietz T, Carpenter S R, Alberti M, Folke C, Moran E, Pell A N, Deadman P, Kratz T, Lubchenco J, Ostrom E, Ouyang Z Y, Provencher W, Redman C L, Schneider S H, Taylor W W. Complexity of coupled human and natural systems. Science, 2007, 317(5844): 1513-1516.

[71] 范明明, 李文军. 生态补偿理论研究进展及争论——基于生态与社会关系的思考. 中国人口·资源与环境, 2017, 27(3): 130-137.

[72] Su C H, Fu B J. Evolution of ecosystem services in the Chinese Loess Plateau under climatic and land use changes. Global and Planetary Change, 2013, 101: 119-128.