DOI: 10.5846/stxb202203090564
王涵,赵文武,尹彩春.生态系统稳态转换检测研究进展.生态学报,2023,43(6):2159-2170.
Wang H, Zhao W W, Yin C C.Research progress and prospect of ecosystem regime shifts detection.Acta Ecologica Sinica,2023,43(6):2159-2170.

生态系统稳态转换检测研究进展

王 涵[1,2],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

摘要:在气候变化、人类活动等影响下,生态系统结构和功能可能发生大规模的突变,导致生态系统从一个相对稳定的状态进入另一个稳定状态,这种现象称为稳态转换。由于生态系统的复杂性,准确刻画生态系统多稳态并界定其临界点尚存在挑战,提升对生态系统稳态转换的检测和预测能力依旧是生态学领域研究的热点和难题。基于多稳态理论和稳态转换经典概念框架,阐释了稳态转换检测的理论基础;归纳总结出四种稳态转换检测方法的原理和优劣势;鉴于稳态转换的尺度依赖性,梳理了单一生态系统、区域综合生态系统和全球生态系统不同尺度下的稳态转换检测方法、研究思路和应用案例。基于研究进展和问题现状,提出在未来研究中,亟待发展适应复杂系统的综合检测方法;创新稳态转换多尺度分析的技术方法体系;深化生态系统稳态转换驱动机制研究,构建多元耦合机理模型;进而深化稳态转换检测结果链接生态系统管理的实践研究;解析生态系统服务和可持续发展机制。

关键词:稳态转换;多稳态;分岔;临界点;早期预警信号;尺度效应

Research progress and prospect of ecosystem regime shifts detection

WANG Han[1,2], 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*

Abstract: Under the influence of climate change and human activities, the structure and function of an ecosystem may change abruptly in a large scale. It leads an ecosystem to change from a relatively stable state to another stable state, a phenomenon known as the regime shifts. Because of the complexity of ecosystem, it is still a challenge to accurately characterize the alternative states of ecosystem and define its tipping point. In terms of that, improving the ability of detecting and predicting the regime shifts of ecosystem is still a hot topic and difficulty in the field of ecology. Based on the alternative states′ theory and the classical concept frame of regime shift, this research explained the theoretical basis of regime shift detection. In view of the scale dependence, this paper summarized the detection methods and application cases of regime shift under different scales including single ecosystem, regional integrated ecosystem and global ecosystem. Based on the research progress, it is urgent to develop a comprehensive detection method to adapt to the complex system, innovate the scaling technique system, deepen the research of driving mechanism of regime shifts, gradually develop practice of ecosystem management, and further understand ecosystem services and sustainable development mechanisms.

Key Words: regime shift; alternative states; bifurcation; tipping points; early warning signals; scale effects

面对复杂的环境变化,生态系统通常以缓慢而渐进的方式做出响应[1]。然而,当环境变化接近某一临界

基金项目:地表过程与资源生态国家重点实验室自主课题经费资助(2022-ZD-08);中央高校基本科研业务费专项资金资助
收稿日期:2022-03-09; **网络出版日期**:2022-11-04
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zhaoww@bnu.edu.cn

水平时,生态系统会在短时间内发生系统性的突变,即在外部条件驱动下发生稳态转换,转换后的系统因具有较高的稳定性而难以逆转[1—4]。深入了解生态系统稳态转换的机理并进行早期预警是全球环境变化研究的一个紧急优先事项[5]。

进入人类世以来,气候变化和人类活动的频繁干扰使得生态系统复杂性加剧[6]。生态系统稳态转换的模拟与预测必须基于对系统动态过程的深入理解,并且需要利用大量详尽的数据对系统稳态变化过程进行定量化表达[7],生态系统稳态转换的检测与预测存在困难。此外,生态系统行为机制研究需要综合分析不同时空尺度的系统过程,但是由于不同尺度间或不同类型系统间组分的非线性关系以及系统内部复杂的反馈机制使得多尺度研究成为稳态转换检测的难点[8—9]。因此,深入理解生态系统稳态转换机制,提高预测和检测生态系统稳态转换的能力,探寻稳态转换的多尺度分析路径,是生态学领域研究的重点和难点,也是生态系统机理研究和生态系统的适应性管理的关键命题。

本研究基于概念模型对稳态转换的理论基础进行系统整理,综合分析识别与预测稳态转换的方法路径,梳理不同尺度生态系统稳态转换检测的研究思路和应用案例,探讨稳态转换的尺度效应,并对未来研究的重点领域和方向进行了探讨,以期服务于生态系统稳态转换研究和生态系统管理决策。

1 生态系统稳态转换检测理论基础

1.1 生态系统多稳态理论

稳态转换(Regime shift)在生态学领域是指生态系统结构和功能发生大规模的、持续和突然的变化,生态系统从一个相对稳定的状态快速重组为另一个稳定状态[1, 5, 10]。多稳态的存在是这种突变现象发生的前提条件[11]。多稳态在生态学意义上是指生态系统的多种可替代状态,是生态系统在相同的外部条件下由于系统功能和结构变化导致的生态系统特征截然不同的稳定状态[12]。在多稳态理论中,生态系统稳态受负反馈过程控制,而稳态转换是由正反馈所驱动的,正反馈使得系统远离平衡态进而加速系统动态变化,外部环境条件朝特定方向的持续变化导致稳态转换的发生(图 1)[13]。在这个过程中,系统发生反馈转换,即由负反馈主导转换为正反馈主导。在现实生态系统中,当一个巨大的干扰(如飓风)破坏了系统的主导反馈环路或改变了反馈环路的方向时,这种转换就会发生。更常见的情况是,渐进的变化过程,如栖息地的丧失,可能缓慢侵蚀主导反馈的作用强度直至达到临界点,进而触发反馈转换,导致系统重组为一个新的稳态(图 1)[5]。

1.2 生态系统稳态转换概念模型

Scheffer 等[1]提出折叠分岔概念模型,描述了外部环境条件渐变下的生态系统多稳态以及稳态转换现象(图 2)。随着环境条件的变化(气候变化、放牧强度变化等),生态系统状态以平稳且持续的变化特征做出响应,呈现双稳态(图 2 的实线)。而稳态之间存在不稳定的非平衡态(图 2 的虚线),标志着上下双稳态的边界。当外部环境条件沿特定方向(图 2 箭头方向)接近临界水平时,系统通过非平衡点(即 F_1 或 F_2)由原稳态突变为另一种稳态,这种非线性变化过程即为稳态转换。发生突变的非平衡点称为分岔点或临界点[2]。正向稳态转换(a 点到 b 点)和逆向稳态转换(b 点到 a 点)具有不同的路径。由于分岔点 F_1 和 F_2 具有显著的环境梯度差异,生态系统逆向稳态转换往往伴随滞后特征(Hysteresis)[6,10]。这意味着稳态转换发生后缺乏可逆性,系统在当前稳态的分岔点附近无法进行恢复,除非系统达到历史稳态的分岔点才能触发恢复过程。滞后效应阐释了生态系统退化与恢复路径的不同,即使将环境条件改善至突变前的水平也难以实现生态系统恢复[13—14]。滞后水平取决于多稳态系统的环境参数范围(图 2)[15]。如果多稳态的特征环境变量范围较大,那么滞后效应较强,难以将系统推向历史稳态;如果多稳态只存在于一个较小的变量范围内,那么滞后效应较弱,系统可以相对容易地恢复到历史稳态[15]。

然而外部环境条件的变化并不总是平稳缓慢的,随机干扰事件也会对生态系统产生强烈而迅速的影响,改变生态系统的扰动机制,引发系统状态突变[1]。经典“球-杯”概念模型可以直观的阐释此类稳态转换过程[1—2](图 1)。“球-杯”模型构造了系统稳定性景观[16]。球所在位置对应于系统当前状态,山谷部分表征多

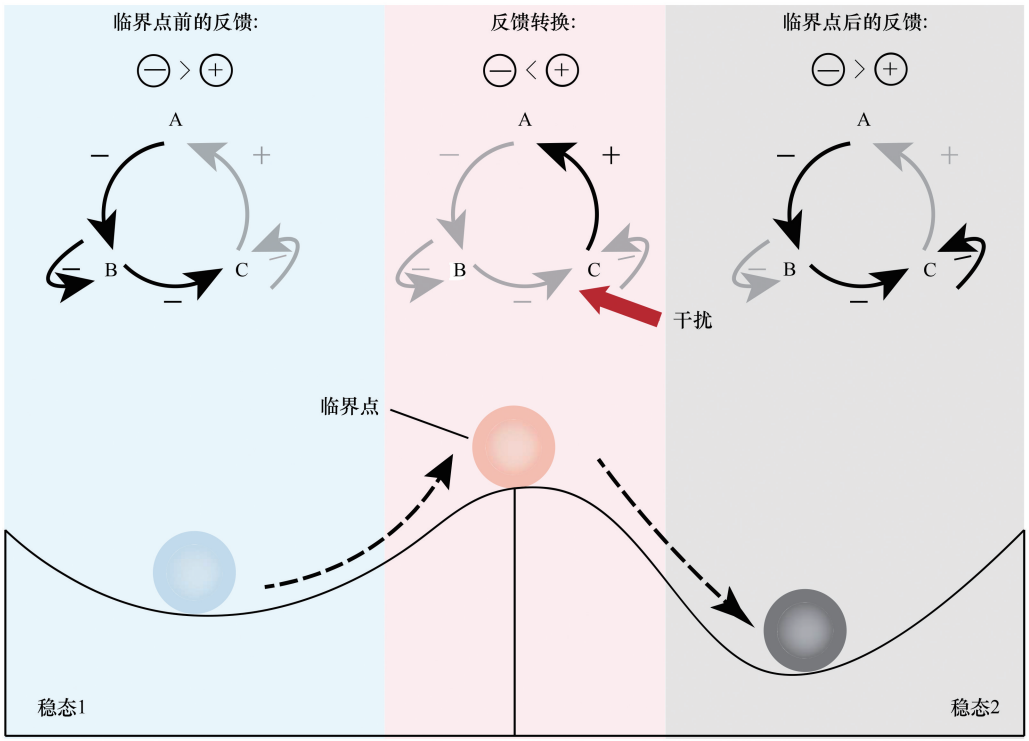

图 1　经典“球-杯”模型解释多稳态理论以及稳态转换过程中的反馈控制

Fig.1　The classic ball and cup explanation of alterative stable states and feedbacks associated with regime shifts

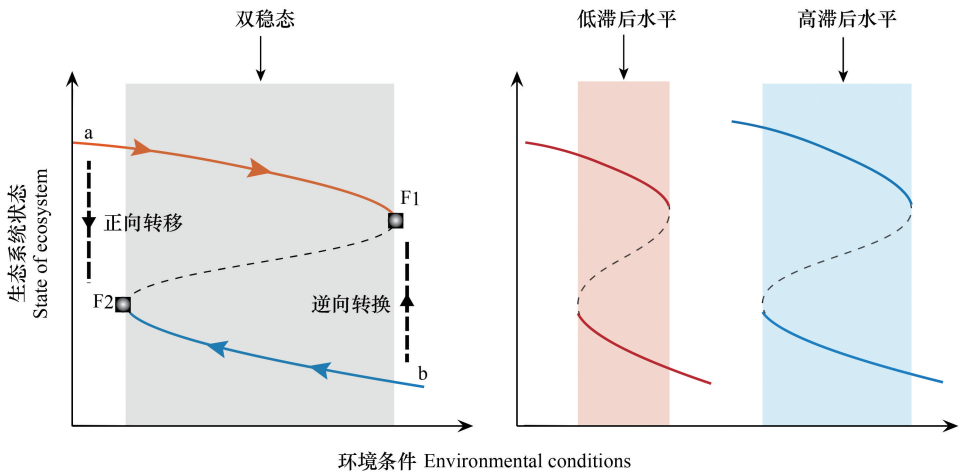

图 2　折叠分岔概念模型

Fig.2　Fold bifurcation model

稳态生态系统的吸引域。吸引域的形状和大小衡量生态系统弹性,即生态系统在保持其基本结构、功能的同时抵抗干扰的能力[17]。小球位于谷底时生态系统处于稳态;干扰驱动系统偏离稳态,小球沿山坡方向移动,但此时系统具有弹性,小球可重新回到谷底;然而若发生剧烈干扰可推动小球到达山顶进入另一山谷,系统转向另一种稳态[1]。此时,山顶代表稳态转换的临界点。综合以上两种模型构建相位空间图[1]进一步阐释稳态转换理论(图 3)。稳态转换过程主要存在两种路径[14, 18]。第一种情况是在环境条件自然变化下,生态系统状态变量改变,使得稳定性景观中的吸引域收缩,生态系统弹性减小至临界值,触发稳态转换过程。第二种

情况是强烈的干扰事件迅速而显著的改变外部条件变量,诱使系统直接跨越临界点,稳定性景观中的吸引域不变,但小球急速跨越山顶进入另一山谷,导致稳态转换的发生。

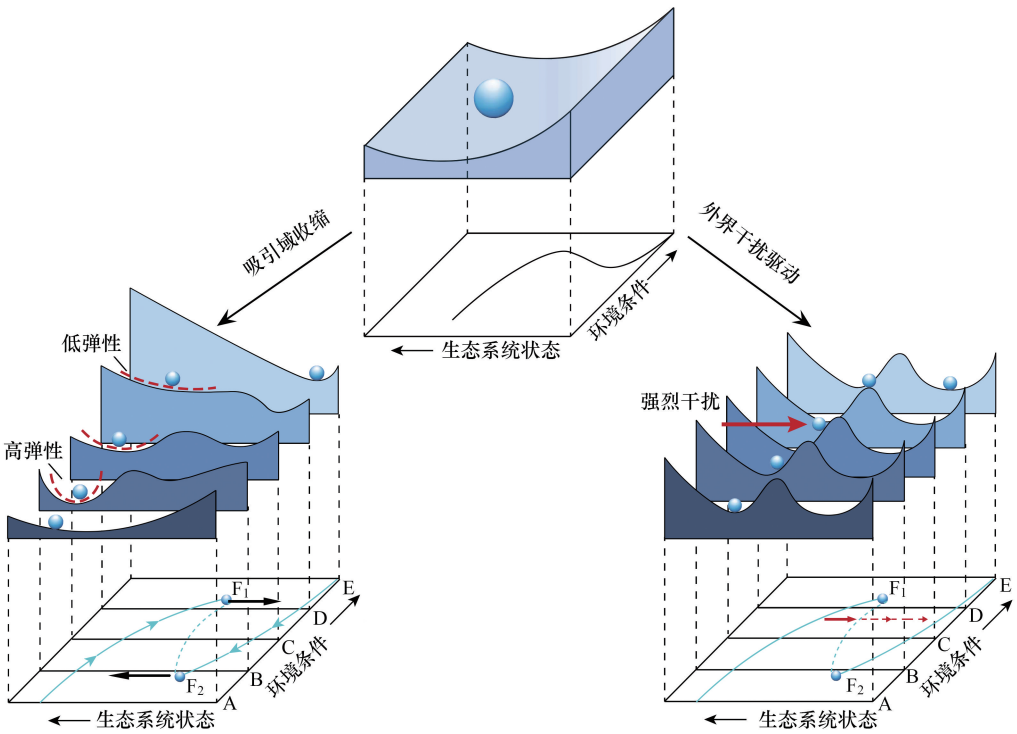

图 3 基于多稳态相位空间解释稳态转换的两种路径

Fig.3 Phase space of alternative stable states showing two ways of regime shifts

2 生态系统稳态转换检测方法

目前稳态转换检测研究主要基于四种分析路径:(1)基于概念模型界定稳态转换临界点;(2)识别系统状态变量的时间序列突变点;(3)检测系统解释变量或驱动因素的阈值;(4)检测稳态转换早期预警信号。四种分析路径存在关联性:基于概念模型的方法和检测系统解释变量阈值的方法,均可以通过构建系统状态变量和环境变量之间的关系,量化环境梯度下系统稳态转换的阈值;而识别系统状态变量的时间序列突变点和检测稳态转换早期预警信号两种方法,均是在时间尺度上捕捉稳态转换临界点,对数据的时间序列长度和分辨率要求较高。四种方法的适用性和局限性见表 1。

2.1 基于概念模型的稳态转换临界点识别

在稳态转换的概念模型中,系统由状态变量和环境条件变量构成。因此稳态转换的检测首先需要确定系统状态变量和条件变量,穷举系统可能的状态,或者基于反馈循环机制构造系统动力模型,在此基础上得到系统状态变量随条件变量变化的折叠分岔模型,通过模型可以确定该生态系统的多稳态范围以及稳态转换发生的临界点[11]。另外,也可以利用势能分析量化稳定性景观中的地形起伏,进一步构造该系统的“球-杯”模型,势能极小值对应于山谷谷底,势能极大值对应于山谷顶峰(即稳态转换临界点),通过模型可以判断该生态系统在不同条件变量下的稳态特征以及稳态转换临界值[16, 19]。

2.2 系统状态变量时间序列突变点识别

生态系统状态变量在一定时间范围内发生急剧变化是多稳态存在的重要证据之一,也是稳态转换发生的关键特征[18]。因此最常用的分析思路是确定系统特征变量以表征系统状态,检测一系列系统状态变量的时间序列突变点,以该突变点确定系统发生稳态转换的临界点,突变点前后即为不同的稳态。时间序列突变点

的检测即检测一系列随机变量平均值的阶跃变化[4]。识别时间序列突变点的方法有很多,如序贯 *F* 检验、序贯 *T* 检验、序贯 *STARS* 算法、回归分析方法[4]。尽管大多数生态系统的稳态转换都是从随着时间的推移而产生的突然变化中推断出来的,但不同的生态系统和外部条件之间存在交互关系,时间本身并不是真正的驱动因素[7],因此通过系统状态变量时间变化判断系统行为存在局限性。

表 1　稳态转换检测方法对比

Table 1　Comparison of regime shifts detection methods

方法 Methods	适用性 Applicability	局限性 Limitation
基于概念模型界定稳态转换临界点 Defining the critical point of regime shift based on the conceptual model	建立环境条件、系统状态和系统稳定程度的三维关系,分析稳态数目和边界,识别多稳态共现区。	模拟空间表征的多稳态范围是静态的,无法刻画多重干扰下的稳态转换现象。
识别系统状态变量的时间序列突变点 Identifying the time series tipping points of system state variables	检测系统状态变量在一定时间范围内的突变点,识别稳态转换发生时间。	缺乏考虑外界环境条件影响及系统对其响应机制,易产生假性突变信息;难以获取系统阈值信息。
检测系统解释变量或驱动因素的阈值 Detecting the threshold of explanatory variables or driving factors of the system	分析系统解释变量在环境梯度上的阈值或响应关系的变化综合界定稳态阈值。	缺少稳态转换时间信息和早期预警信息。
检测稳态转换早期预警信号 Detecting the early warning signals of regimes shift	利用系统在临近突变前呈现的特征作为早期信号,通过监测系统是否接近稳态转换阈值进行预警。	并非所有系统都会释放同种早期信号,易产生假性预警信息;需要长时间序列和高分辨率数据。

2.3　系统解释变量或驱动因素的阈值分析

生态系统稳态转换导致系统结构和功能发生剧变的同时,稳态转换驱动因素也具有相应的变化规律。因此,系统解释变量或驱动因素的阈值点的存在也是检测稳态转换发生的重要证据。通过分析一系列与稳态转换直接相关的解释变量或驱动因素的变化,捕捉生态系统变化特征,界定其阈值点来综合反映系统的稳态变化趋势。研究常用时间序列聚类、功率谱密度、Lanzante method 方法等来界定阈值[4]。由于解释变量和驱动因素的复杂性,研究常借助主成分分析、非线性降维方法等方法将大量数据进行压缩使阈值现象更加显著,然后进行统计检验以减少对阈值的主观干扰[7]。如果几种独立的方法之间有普遍的一致性,或具有对稳态转换原因假设的检验,阈值检测结果也可以得到强化[7]。然而系统解释变量和驱动因素的预设具有主观性,应对相应的反馈循环过程具有一定的先验知识,全面捕捉生态系统结构和功能变化特征。

2.4　早期预警信号检测

生态系统的动态变化在突变点附近具有一些共有特征,这些特征可以用一系列“通用指标”来刻画。这些共有特征即“早期预警信号”,它们通过监测生态系统是否接近稳态转换阈值进行预警。预警信号指标包括时间维度指标和空间维度指标。

(1)时间维度预警指标

基于临界减速理论,稳态转换早期预警指标主要有恢复速率变慢、自相关和方差增加、条件异方差增加、光谱红化[13]。以球-杯模型表征临界减速现象(图 4)。当系统接近稳态转换的临界点时,系统弹性下降,系统内部恢复速率逐渐降低,直至在临界点降低为零,同时系统恢复时间不断增加[20]。系统在接近临界点时,其波动模式也会发生变化,生态系统特征变量的自相关系数和方差增加。在此基础上,发展出条件异方差增加、光谱密度比降低等临界减速的间接指标[21]。

基于概念模型构造的稳定性景观特征,探索出一系列预警指标,包括方差和时序偏斜度增加、双峰性的存在、概率密度分布的不连续性以及偏度增加(图 5)。生态系统在靠近稳态转换临界点时可能呈现的另一重要

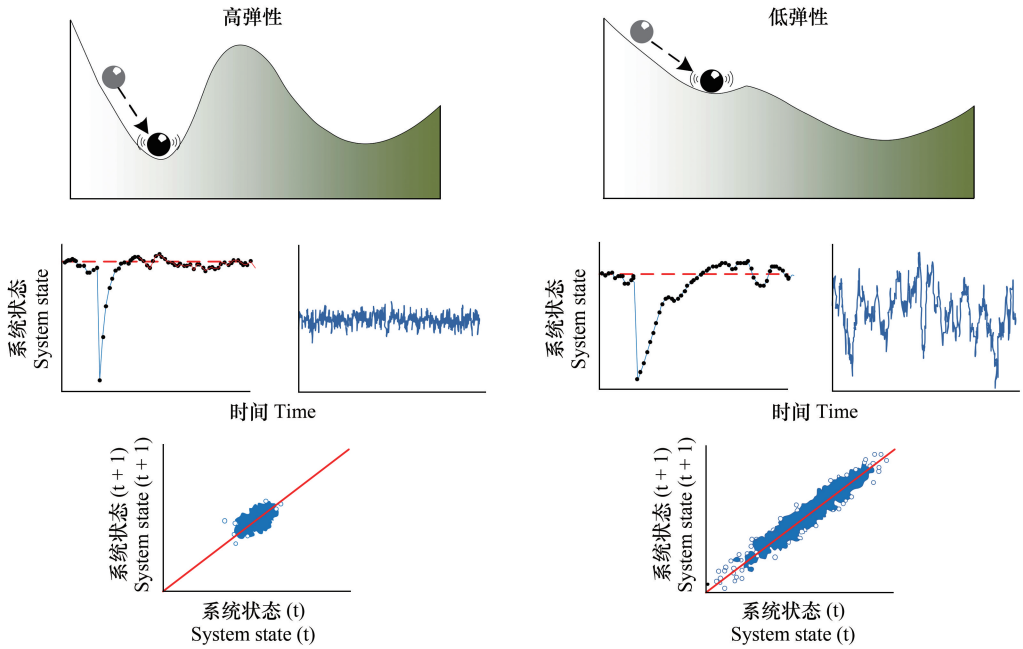

图 4 临界减速理论图示

Fig.4 The graphic model of critical slowing down

在外界扰动下,低弹性系统的恢复速率比高弹性系统的恢复速率慢;这种减速效应也可能会引起系统状态的随机波动,导致系统状态变量的方差和自相关性的增加(引自 Scheffer 等[22])

特征是状态“闪烁”(Flickering),即当系统进入非平衡区域(图 5 的虚线部分),强烈的干扰使得系统在两个稳态的吸引域之间频繁波动[22]。在统计上,闪烁表现为生态系统状态变量方差增加、时序偏斜度增加、双峰性的存在、概率密度分布的不连续性等[20]。此外,在临近稳态转换临界点时,稳定性景观不对称性增强,系统状态变量的概率分布呈现不对称性[21]。偏度可以衡量系统与临界点的距离,偏度值越大系统越逼近稳态转换临界点,当系统远离临界点时,偏度为零[23]。

(2)空间维度预警指标

相比时间序列中的单个数据点,空间数据包含更多信息,因此空间性预警指标通常比时间性预警指标更可靠[22, 24]。空间维度的早期预警信号主要分为空间统计信号和空间模式信号两类。

空间相关性增强、空间方差和空间偏度增加、空间异方差性等空间统计信号可以作为稳态转换预警指标[25—26]。生态系统由许多空间单元组成[21]。当系统靠近稳态转换临界点时,临界减速和单元间的扩散交换过程为主导过程,单元之间存在高度空间相关性[26]。在趋向于临界点时,生态系统会围绕势能极小值而不断波动,空间方差增加[22]。空间异方差性与空间变异性的聚集程度有关。如在荒漠化过程中,随着植被和裸地之间的边界收缩,由边界引起的局部变异性在空间上逐渐呈现高度聚集性,空间异方差性相应增加[22]。

在具有空间自组织格局特征的生态系统中,斑块大小分布规律和组织结构的变化等空间模式信号可以指示生态系统稳态转换[19, 27]。在干旱半干旱区,植被斑块和裸地斑块的大小分布通常符合幂律分布格局[28]。研究表明,如果斑块大小分布格局偏离幂律分布函数,旱区生态系统趋向于稳态转换临界点[19, 27]。另外,规则斑块的形状变化也可以指示稳态转换的发生。例如,在到达稳态转换临界点前,植被斑块由迷宫状变为斑点状[29]。

3 生态系统稳态转换检测的尺度特征与尺度效应分析

3.1 单一生态系统

单一生态系统是研究稳态转换机理的基本尺度。在单一生态系统尺度上,常用实地监测、小型控制实验、

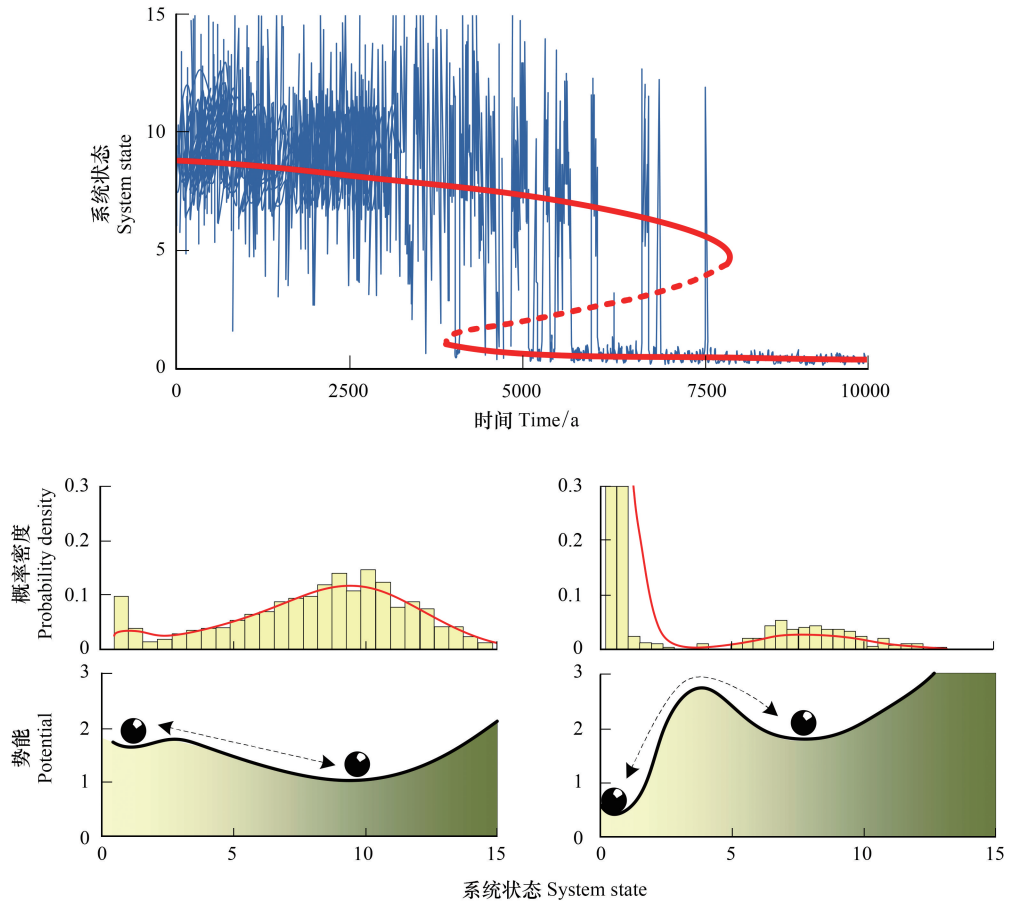

图 5　在高度随机系统中多稳态之间的闪烁现象

Fig.5　Flickering between alternative states in highly stochastic systems

系统状态的概率密度分布的形状可以近似表示多稳态的吸引域(引自 Scheffer 等[22])

简单模拟系统等方法进行稳态转换的实证研究。

在稳态转换的早期研究中,湖泊生态系统是代表性的生态系统[11, 29]。研究通常通过开展小型干扰实验,调整外部环境条件以捕捉稳态转换临界特征。Carpenter 等[30]设置多年实地控制实验,在实验湖泊中逐渐增加顶级捕食者以破坏食物网的稳定,设置邻近湖泊作为参考生态系统对其进行同步监测。研究发现在发生稳态转换的前一年,实验湖泊释放了明显的预警信号,证实了稳态转换预警信号理论。

森林生态系统中广泛存在着导致稳态转换发生的正反馈机制。如干旱可以引发树木死亡,迫使物种更替加速,此时系统弹性降低,对气候的调节能力受限,局地气候进一步恶化,反过来加剧干旱和高温等极端事件的发生,导致森林生态系统退化[31—32]。Camarero 等[33]基于实地测量数据和树木年轮资料评估森林死亡率和森林生长量,比较衰退和非衰退树种的生长趋势及其对干旱的响应,检测到森林死亡的预警信号。

草地生态系统的稳态转换通常表现为草地荒漠化、草地灌丛化等。放牧形成的正反馈循环是稳态转换关键过程之一[25]。过度放牧使植被覆盖度降低,风和径流对土壤的侵蚀作用增强,形成不利于植被生长的土壤条件,进而抑制草本的恢复,加速草地退化[34—35]。Guttal 等[25]利用简单放牧模型模拟放牧压力下的双稳态系统,监测不同干扰下的植被系统崩溃,确定空间方差增加和空间偏度峰值可作为草地退化预警信号。

3.2　区域综合生态系统

区域尺度是获取生态系统状态与环境梯度关系信息的最佳尺度,也是分析生态系统格局与稳态转换过程的相互关系的最佳尺度。在区域尺度上,通常应用卫星遥感动态监测、空间-时间代换法等方法检测生态系

统的稳态转换。

干旱生态系统是研究稳态转换空间模式预警信号的典型生态系统[3]。研究常通过卫星数据监测景观格局变化,以分析系统稳态转换特征[19, 35]。研究发现,干旱区从植被斑块状态向全裸地状态转换时,斑块构型呈现从均匀的植被覆盖到空隙状、迷宫状或条纹状、最终到斑点状的一系列变化特征[36]。全球旱区研究表明,随着系统接近临界值,植被格局由高连通度、低数量的大斑块转为低连通度、高数量的小斑块,斑块大小和数量的关系偏离幂律分布[19]。

陆地植被生态系统也具有多稳态特征。研究通常采用空间代替时间的方法识别稳态转换的发生。在热带地区,树木盖度的频率分布呈多峰分布格局,指示热带森林、热带草原和无树草地三种稳态[16]。在温带和寒带地区也观测到植被不连续的多峰分布特征[37—38]。在中国内蒙古地区的一项研究将地上净初级生产力(ANPP)的动态指标与干旱荒漠草原、半干旱典型草原到半湿润草甸草原的过渡建立联系,研究显示 ANPP 动态指标呈现出植被类型间的峰值转换,ANPP 动态格局可以预警稳态转换的发生[39]。

3.3 全球生态系统

全球尺度是理解全球变化生态效应的重要尺度。全球尺度的多稳态研究通常利用大气环流模型、地球系统模型、综合评估模型等模型模拟系统时间演变特征,然后进行稳态转换的识别和验证。目前已有许多研究综合地质记录和地球系统建模结果,提出目前的地球系统处于一种与全新世的古环境的“非相似状态”[40]。地球系统科学界提出,地球已经进入了一个新的地质时代——人类世[40—41]。研究从多个视角为地球系统的转变提供证据。Clark 等[42]基于耦合的中等复杂性气候-碳循环模型的气候情景模拟结果研究人为气候变化的影响,结果表明在末次盛冰期向当前间冰期转换的过程中,人为变暖增幅约 50%—200%。Barnosky 等[43]基于化石记录和模型模拟数据提出当前的物种灭绝率高于历史时期“五大”物种大灭绝事件的灭绝率。地球系统由全新世到人类世的这一稳态转换现象可以用“球-杯模型”来描述(图 6)。在没有大规模人类扰动的情况下,地球系统处于全新世的吸引域内。人类早期行为(如早期农业活动和工业革命)使地球系统接近自然变化的极限,导致吸引域变小,系统弹性下降,但地球系统仍处于全新世的稳态内,负反馈仍占主导地位[44]。20 世纪中期,随着人类活动对地球系统的压力的性质、强度和速率的急剧变化,人类压力形成的正反馈占主导,地球系统跨越阈值,由全新世的吸引域进入人类世的吸引域[45]。

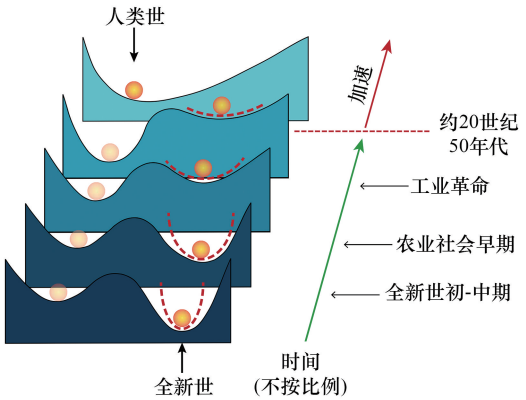

图 6 基于“球-杯”模型描述地球系统自全新世到人类世的转换(引自 Steffen 等[45])

Fig.6 Aball-and-cup depiction of a regime shift of earth system from the Holocene to the Anthropocene (Cited from Steffen et al.[45])

3.4 生态系统稳态转换的尺度效应

稳态转换是一个多尺度的过程,同一尺度或不同尺度过程之间的相互作用都会对系统稳态产生重要作用。一方面,尽管在局部地区可能会发生稳态转换,但在更大的空间尺度上,尺度间的交互作用会使系统过程趋于平稳,增加大尺度系统的弹性,消解由区域到全球的潜在的系统突变点[8, 46]。另一方面,局部生态系统的崩溃也可以通过不同尺度间生态过程的交互作用引发更大范围的系统退化现象[47]。生态系统之间的连通性特征会加剧尺度间的交互作用,增强局部稳态转换向更大尺度扩散的可能性[23, 47—48]。气候系统和生物圈是两个相关性很强的系统,二者之间存在高度的连通性[48]。气候模型预测,热带地区持续的森林砍伐可能通过陆地-大气反馈对全球气候产生影响,例如,导致欧洲风暴活动增加、欧亚大陆的变暖趋势增强[49]。这些相互连接的生态系统类似于两个相互依赖的网络,一个网络中的节点或集群的故障可以通过另一个网络级联,

导致两个网络的全系统崩溃[48]。由于人类活动的影响,生态系统的局地和远程连通性增加,区域和全球可能面临更大的稳态转换风险[50—51]。稳态转换的尺度效应研究仍处于初步探索阶段,尤其缺乏相关的实证研究。Rocha 等人[9]提出一种网络分析方法识别不同尺度间稳态转换潜在的级联效应,但由于该方法利用静态网络表征稳态转换,无法预测级联效应的时空动态特征,对尺度效应的解读仍不明确。

4　研究展望

多稳态存在性的检验和临界点的定量化仍处于探索初期,目前生态系统稳态转换的检测方法和技术体系仍不足以全面刻画生态系统动态过程。因此,建议未来研究应着重从以下四个方面推动:

1)发展多元耦合机理模型,综合解析生态系统稳态转换驱动机制。目前认为正反馈机制为稳态转换的主要产生机制,然而正反馈是稳态转换发生的必要但非充分条件,驱动因子的突变也可能引起系统的突然变化,是否还存在其他的驱动机制需要深入探讨[5,13]。目前研究常结合概念模型与观测数据检测稳态转换[18]。然而简单的概念模型在应用于复杂现实生态系统方面有待深入研究。因此,未来应整合多要素、多过程信息,识别关键驱动要素与生态系统响应变量的动态关联,综合评判稳态转换驱动机制[2];集成控制实验、模型模拟和长期监测以建立理论与实证研究的联结,发展多元耦合机理模型。

2)发展适应复杂系统的综合检测方法。目前研究者们发展了不同检测方法,但缺乏捕捉驱动路径、适应复杂系统与定量识别稳态转换的综合方法[10]。早期预警信号由于普适性成为稳态转换实证研究的主要方法。然而,预警信号可能会出现两种错误[2]:I 类错误指假阳性信号,即预警信号错误地指示系统将要发生稳态转换;II 类错误指假阴性信号,即系统发生稳态转换前未检测到预警信号。此外,稳态转换检测的关键是获取高质量和高分辨率的长时间序列数据,克服数据质量差以及消除外部噪声的干扰是稳态转换检测面临的主要困难。有待整合多种建模技术、检测方法和理论模型,研发能够显示表示反馈环路、追踪系统级联效应、定量表达稳态转换检测结果的适应复杂系统的综合方法。

3)创新稳态转换多尺度分析和尺度效应分析的技术体系。空间尺度的选择与空间预警信号的可靠性紧密相关,时间尺度的选择又与生态系统的演化进程相关,因此时空尺度的确定是稳态转换检测的重要环节[2]。另一方面,目前稳态转换研究侧重于单尺度系统的分析,研究方法和实验标准不同,难以将研究结果进行比对校验和综合集成[9]。未来需要探究实验设计的通用标准,提高不同尺度研究结果的可比性,发展多尺度稳态转换数据库;利用 meta 分析或网络分析方法,识别尺度间的级联效应、时空关联,探析多尺度稳态转换耦合效应[9];探索将小尺度研究方法上推到大尺度的路径、在大尺度上校正模型参数的方法以及多尺度稳态转换耦合的预警信号的构建,以建立多尺度综合分析和尺度效应分析技术体系。

4)整合稳态转换检测结果与生态系统管理的实践研究。生态系统的治理和恢复面临着效益不稳定和难以可持续发展等挑战[5]。以往生态系统恢复措施主要是通过改善生态系统结构和重建非生物条件以恢复至退化前的环境条件,然而由于稳态转换的滞后特征,重建系统至恢复前的水平是远远不够的,需要做更多的努力才能实现生态系统的逆向稳态转换[6]。将稳态转换临界点识别与反馈控制纳入生态恢复实践是至关重要的。相对于生态退化恢复,更有效的措施是预防稳态转换的发生,在生态系统状态临近阈值之前,及时采取管理手段干预退化过程。因此,将早期预警信号、系统临界点纳入适应性管理及其决策框架是未来生态系统管理研究的关键路径[10]。

5)解析生态系统服务和可持续发展机制。生态系统服务是生态系统的功能性体现,是链接社会-自然系统研究的关键一环[52]。目前生态系统服务研究聚焦于不同类型服务关系及其变化的识别,对其驱动机制缺乏深度解析。将稳态转换识别纳入生态系统服务研究,基于生态系统状态与外界环境关系的动态变化,识别生态系统功能临界值,为生态系统服务的影响机理和变化机制提供科学支撑[52]。另一方面,可持续发展作为生态系统管理的重要目标,其路径探索是未来研究热点。稳态转换的阈值可为可持续发展路径提供关键节点,刻画路径边界[48]。未来应基于稳态转换分析,结合生态系统服务变化,深度解析可持续发展多元路径。

5 结论

全球变化背景下,生态系统多稳态和稳态转换研究受到越来越多的关注。本文在理论基础、检测方法和不同尺度的案例研究方面对生态系统稳态转换检测的重要前沿进展进行综述。

生态系统多稳态理论是稳态转换研究的理论基础,基于此,生态学家提出折叠分岔模型、“球-杯”模型和多稳态相位空间等概念模型进行理论阐释。在生态系统稳态转换检测中,逐渐形成了四种方法路径:(1)基于概念模型捕捉稳态转换临界点;(2)识别系统互馈变量的时间序列突变点;(3)检测系统解释变量或驱动因素的阈值;(4)检测稳态转换早期预警信号。然而在现实生态系统中,不同尺度的生态系统稳态转换过程和作用机制不同,各类稳态转换检测方法的适用性也存在差异。目前在单一生态系统尺度上,常用实地监测、小型控制实验、简单模拟系统等方法进行实证研究;在区域尺度上,通常应用遥感动态监测、空间-时间代换法等方法;全球尺度的研究通常利用大气环流模型、地球系统模型、综合评估模型等模拟系统时间演变特征。稳态转换的尺度效应研究仍处于初步探索阶段,尤其缺乏相关的实证研究。

未来亟待深化研究稳态转换驱动机制,发展多元耦合机理模型;研发能够显示反馈环路、追踪系统级联效应的适应复杂系统的综合检测方法;发展多尺度稳态转换数据库,构建稳态转换多尺度综合分析和尺度效应分析技术体系;将早期预警信号、系统临界点纳入生态系统管理体系;基于稳态转换分析,深度解析生态系统服务驱动机制和可持续发展多元路径。

参考文献(References):

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

[2] Clements C F, Ozgul A. Indicators of transitions in biological systems. Ecology Letters, 2018, 21(6): 905-919.

[3] Rietkerk M, Dekker S C, de Ruiter P C, van de Koppel J. Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. Science, 2004, 305(5692): 1926-1929.

[4] Filatova T, Polhill J G, van Ewijk S. Regime shifts in coupled socio-environmental systems: Review of modelling challenges and approaches. Environmental Modelling & Software, 2016, 75: 333-347.

[5] Biggs R, Peterson G D, Rocha J C. The Regime Shifts Database: a framework for analyzing regime shifts in social-ecological systems. Ecology and Society, 2018, 23(3): 9.

[6] Dakos V, Matthews B, Hendry A P, Levine J, Loeuille N, Norberg J, Nosil P, Scheffer M, De Meester L. Ecosystem tipping points in an evolving world. Nature Ecology & Evolution, 2019, 3(3): 355-362.

[7] Andersen T, Carstensen J, Hernández-García E, Duarte C M. Ecological thresholds and regime shifts: approaches to identification. Trends in Ecology & Evolution, 2009, 24(1): 49-57.

[8] Reyer C P O, Brouwers N, Rammig A, Brook B W, Epila J, Grant R F, Holmgren M, Langerwisch F, Leuzinger S, Lucht W, Medlyn B, Pfeifer M, Steinkamp J, Vanderwel M C, Verbeeck H, Villela D M. Forest resilience and tipping points at different spatio-temporal scales: approaches and challenges. Journal of Ecology, 2015, 103(1): 5-15.

[9] Rocha J C, Peterson G, Bodin Ö, Levin S. Cascading regime shifts within and across scales. Science, 2018, 362(6421): 1379-1383.

[10] Chaparro-Pedraza P C, de Roos A M. Ecological changes with minor effect initiate evolution to delayed regime shifts. Nature Ecology & Evolution, 2020, 4(3): 412-418.

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

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

[13] Scheffer M, Bascompte J, Brock W A, Brovkin V, Carpenter S R, Dakos V, Held H, van Nes E H, Rietkerk M, Sugihara G. Early-warning signals for critical transitions. Nature, 2009, 461(7260): 53-59.

[14] Beisner B E, Haydon D T, Cuddington K. Alternative stable states in ecology. Frontiers in Ecology and the Environment, 2003, 1(7): 376-382.

[15] Dudgeon S R, Aronson R B, Bruno J F, Precht W F. Phase shifts and stable states on coral reefs. Marine Ecology Progress Series, 2010, 413: 201-216.

[16] Hirota M, Holmgren M, van Nes E H, Scheffer M. Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. Science, 2011, 334(6053): 232-235.

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

[18] 徐驰, 王海军, 刘权兴, 王博. 生态系统的多稳态与突变. 生物多样性, 2020, 28(11): 1417-1430.

[19] Berdugo M, Kéfi S, Soliveres S, Maestre F T. Plant spatial patterns identify alternative ecosystem multifunctionality states in global drylands. Nature Ecology & Evolution, 2017, 1(2): 0003.

[20] 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.

[21] 孙云, 于德永, 刘宇鹏, 郝蕊芳. 生态系统重大突变检测研究进展. 植物生态学报, 2013, 37(11): 1059-1070.

[22] Seekell D A, Dakos V. Heteroskedasticity as a leading indicator of desertification in spatially explicit data. Ecology and Evolution, 2015, 5(11): 2185-2192.

[23] Scheffer M, Carpenter S R, Lenton T M, Bascompte J, Brock W, Dakos V, van de Koppel J, van de Leemput I A, Levin S A, van Nes E H, Pascual M, Vandermeer J. Anticipating critical transitions. Science, 2012, 338(6105): 344-348.

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

[25] Guttal V, Jayaprakash C. Spatial variance and spatial skewness: leading indicators of regime shifts in spatial ecological systems. Theoretical Ecology, 2009, 2(1): 3-12.

[26] Dakos V, van Nes E H, Donangelo R, Fort H, Scheffer M. Spatial correlation as leading indicator of catastrophic shifts. Theoretical Ecology, 2010, 3(3): 163-174.

[27] Kéfi S, Rietkerk M, Roy M, Franc A, de Ruiter P C, Pascual M. Robust scaling in ecosystems and the meltdown of patch size distributions before extinction. Ecology Letters, 2011, 14(1): 29-35.

[28] Lin Y, Han G D, Zhao M J, Chang S X. Spatial vegetation patterns as early signs of desertification: a case study of a desert steppe in Inner Mongolia, China. Landscape Ecology, 2010, 25(10): 1519-1527.

[29] Scheffer M, van Nes E H. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. Hydrobiologia, 2007, 584(1): 455-466.

[30] Carpenter S R, Cole J J, Pace M L, Batt R, Brock W A, Cline T, Coloso J, Hodgson J R, Kitchell J F, Seekell D A, Smith L, Weidel B. Early warnings of regime shifts: a whole-ecosystem experiment. Science, 2011, 332(6033): 1079-1082.

[31] Allen C D, Macalady A K, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears D D, Hogg E H, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim J H, Allard G, Running S W, Semerci A, Cobb N. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. Forest Ecology and Management, 2010, 259(4): 660-684.

[32] 鲁芮伶, 杜莹, 晏黎明, 夏建阳. 森林树木死亡的判定方法及其应用综述. 科学通报, 2019, 64(23): 2395-2409.

[33] Camarero J J, Gazol A, Sangüesa-Barreda G, Oliva J, Vicente-Serrano S M. To die or not to die: early warnings of tree dieback in response to a severe drought. Journal of Ecology, 2015, 103(1): 44-57.

[34] van de Koppel J, Rietkerk M, Weissing F J. Catastrophic vegetation shifts and soil degradation in terrestrial grazing systems. Trends in Ecology & Evolution, 1997, 12(9): 352-356.

[35] Bastiaansen R, Jaïbi O, Deblauwe V, Eppinga M B, Siteur K, Siero E, Mermoz S, Bouvet A, Doelman A, Rietkerk M. Multistability of model and real dryland ecosystems through spatial self-organization. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2018, 115(44): 11256-11261.

[36] von Hardenberg J, Meron E, Shachak M, Zarmi Y. Diversity of vegetation patterns and desertification. Physical Review Letters, 2001, 87(19): 198101.

[37] Scheffer M, Hirota M, Holmgren M, van Nes E H, Chapin III F S. Thresholds for boreal biome transitions. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(52): 21384-21389.

[38] Scheffer M, Vergnon R, Cornelissen J H C, Hantson S, Holmgren M, van Nes E H, Xu C. The mystery of missing trubs revisited: a response to McGlone *et al*. and Qian and Ricklefs. Trends in Ecology & Evolution, 2015, 30(1): 7-8.

[39] 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.

[40] Crutzen P J. Geology of mankind. Nature, 2002, 415(6867): 23.

[41] Steffen W, Persson Å, Deutsch L, Zalasiewicz J, Williams M, Richardson K, Crumley C, Crutzen P, Folke C, Gordon L, Molina M, Ramanathan V, Rockström J, Scheffer M, Schellnhuber H J, Svedin U. The anthropocene: from global change to planetary stewardship. Ambio, 2011, 40(7): 739-761.

[42] Clark P U, Shakun J D, Marcott S A, Mix A C, Eby M, Kulp S, Levermann A, Milne G A, Pfister P L, Santer B D, Schrag D P, Solomon S, Stocker T F, Strauss B H, Weaver A J, Winkelmann R, Archer D, Bard E, Goldner A, Lambeck K, Pierrehumbert R T, Plattner G K. Consequences of twenty-first-century policy for multi-millennial climate and sea-level change. Nature Climate Change, 2016, 6(4): 360-369.

[43] Barnosky A D, Matzke N, Tomiya S, Wogan G O U, Swartz B, Quental T B, Marshall C, McGuire J L, Lindsey E L, Maguire K C, Mersey B, Ferrer E A. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? Nature, 2011, 471(7336): 51-57.

[44] Schellnhuber H J. Tipping elements in the earth system. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106(49): 20561-20563.

[45] Steffen W, Leinfelder R, Zalasiewicz J, Waters C N, Williams M, Summerhayes C, Barnosky A D, Cearreta A, Crutzen P, Edgeworth M, Ellis E C, Fairchild I J, Galuszka A, Grinevald J, Haywood A, Ivar do Sul J, Jeandel C, McNeill J R, Odada E, Oreskes N, Revkin A, Richter D D, Syvitski J, Vidas D, Wagreich M, Wing S L, Wolfe A P, Schellnhuber H J. Stratigraphic and Earth System approaches to defining the Anthropocene. Earth's Future, 2016, 4(8): 324-345.

[46] Higgins S I, Scheiter S. Atmospheric CO_2 forces abrupt vegetation shifts locally, but not globally. Nature, 2012, 488(7410): 209-212.

[47] Elmhirst T, Connolly S R, Hughes T P. Connectivity, regime shifts and the resilience of coral reefs. Coral Reefs, 2009, 28(4): 949-957.

[48] Hughes T P, Carpenter S, Rockström J, Scheffer M, Walker B. Multiscale regime shifts and planetary boundaries. Trends in Ecology & Evolution, 2013, 28(7): 389-395.

[49] Snyder P K. The influence of tropical deforestation on the northern hemisphere climate by atmospheric teleconnections. Earth Interactions, 2010, 14(4): 1-34.

[50] van Nes E H, Scheffer M. Implications of spatial heterogeneity for catastrophic regime shifts in ecosystems. Ecology, 2005, 86(7): 1797-1807.

[51] 尹彩春, 赵文武, 李琰, 李冬冬. 气候系统中临界转变的研究进展与展望. 地球科学进展, 2021, 36(12): 1313-1323.

[52] 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): 1-12.