

DOI: 10.5846/stxb202204151011

张璐, 吕楠, 程临海. 干旱区生态系统稳态转换及其预警信号——基于景观格局特征的识别方法. 生态学报, 2023, 43(15): 6486-6498.

Zhang L, Lü N, Cheng L H. Regime shifts and early warning signals in dryland ecosystems—an identification method based on landscape pattern characteristics. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(15): 6486-6498.

干旱区生态系统稳态转换及其预警信号 ——基于景观格局特征的识别方法

张 璐^{1,2}, 吕 楠^{1,2,*}, 程临海^{1,2}

1 中国科学院生态环境研究中心, 城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085

2 中国科学院大学, 资源与环境学院, 北京 100049

摘要: 在日益加剧的气候变化和土地开垦、放牧等人类活动干扰下, 具有多稳态特征的干旱区生态系统可能会经历从相对健康状态到退化状态的稳态转换, 导致生态系统的功能下降。早期预警信号的识别是生态系统稳态转换研究的热点, 也是管理实践中防止生态系统退化的关键环节。以往预警信号研究聚焦于通用信号如自相关性、方差等统计学指标, 然而这些指标对于具有特定机制的干旱区生态系统可能并不适用。基于干旱区景观格局特征所发展起来的景观指标为生态系统稳态转换提供了独特的空间视角, 对于理解干旱区生态系统退化过程和机理具有科学意义和实践价值。介绍了干旱区生态系统稳态转换现象及其转换机制; 聚焦景观生态学的指标和方法, 从空间视角总结基于干旱区景观格局特征的关键预警指标(植被覆盖度、植被斑块形态、植被斑块大小频率分布和水文连通性等), 重点剖析这些关键指标的概念、量化方法、识别特征及其实际应用; 最后针对指标的优势和局限性对未来的研究方向进行展望, 包括发掘潜在景观指标, 加强干旱区生态系统变化的多种驱动要素的相互作用机制研究, 开展多时空尺度的实证研究, 构建生态系统稳态转换预警信号的整体分析框架, 以及加强指标阈值的量化研究等方面。

关键词: 干旱区; 稳态转换; 预警信号; 景观格局; 植被覆盖度; 植被模式; 水文连通性

Regime shifts and early warning signals in dryland ecosystems—an identification method based on landscape pattern characteristics

ZHANG Lu^{1,2}, LÜ Nan^{1,2,*}, CHENG Linhai^{1,2}

1 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

2 College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Dryland ecosystems with alternative stable states may undergo a regime shift from a relatively healthy state to a degraded state under the increasing climate change and disturbances from human activities such as land reclamation and grazing, resulting in the decline of ecosystem functions. The identification of early warning signals is a hot topic in the study of ecosystem regime shifts and a key aspect of management practices to prevent ecosystem degradation. Previous studies on early warning signals have focused on generic signals such as autocorrelation, variance and other statistical indicators, however, these indicators may not be applicable to dryland ecosystems with specific mechanisms. The spatial indicators developed based on landscape pattern characteristics provide a uniquely spatial perspective for ecosystem regime shift identification, which has scientific significance and practical value for understanding ecosystem degradation processes and

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(41991234); 中国科学院-马普学会双边合作项目(HZXM20225001MI)

收稿日期: 2022-04-15; **采用日期:** 2022-12-02

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: nanlv@rcees.ac.cn

mechanisms in drylands. In this review, the phenomenon of regime shifts in dryland ecosystems and its characteristic mechanisms are first introduced. Then, focusing on the indicators and methods of landscape ecology, the key early warning indicators (vegetation coverage, vegetation patch morphology, vegetation patch size and frequency distribution and hydrological connectivity, etc.) based on the characteristics of landscape pattern in drylands are summarized from a spatial perspective, and the concepts, quantitative methods, identification characteristics and practical applications of these key indicators are analyzed. Finally, based on the advantages and limitations of indicators, the review points out the future direction of the research, including exploring potential landscape indicators, strengthening research on the interaction mechanisms of multiple driving factors of ecosystem change in drylands, carrying out empirical research at multiple spatial and temporal scales, constructing an overall analytical framework for early warning signals of ecosystem regime shifts, and strengthening the quantitative research on indicator thresholds.

Key Words: dryland; regime shift; early warning signal; landscape pattern; vegetation cover; vegetation pattern; hydrological connectivity

生态系统中广泛存在稳态转换现象,即在压力作用下从一种稳定状态跨越阈值转变为具有不同动态和反馈的另一种稳定状态^[1]。干旱区生态系统作为陆地生态系统的重要组成部分,对全球生物地球化学循环有重要影响^[2-3]。干旱区缺水少雨,生态环境脆弱,在全球变化(如气候变化、氮沉降、生物入侵)和人类活动(如放牧、农田扩张)的影响下极易发生退化^[4-5],生态系统的结构和功能发生根本性变化^[6]。然而,使退化的生态系统恢复到先前的状态通常是困难的(比如从退化的裸地恢复到稳定的植被覆盖),可能需要花费几十年的时间^[7]。因此识别干旱区生态系统稳态转换的早期预警信号对于尚未发生但可能发生稳态转换的区域十分重要。通过预警信号的识别从而对面临退化风险的区域进行干预,建立相关的管理政策对于干旱区的可持续发展具有重要意义。

已有的稳态转换研究集中在构建有效的预警指标,以检测潜在的稳态转换风险^[8-12]。基于系统动力学中的“临界减速”现象,发展了相关性、方差、偏度等一系列通用的统计学特征指标,例如通过检测系统变量随时间序列增加的自相关性和方差等来确定生态系统是否发生稳态转换^[13],但由于需要长时间序列数据的支撑,其实用性有限。考虑到生态系统通常由空间单元构成,空间数据可能可以提供更多的信息,因此,也有研究致力于识别系统变化的空间信号,空间自相关性、空间方差等也可以在一定条件下对生态系统稳态转换做出预警,例如当系统接近稳态转换阈值点时,相邻单元变得越来越相似,空间单元之间的相关性增加^[14-15]。然而,以上预警信号是基于系统状态指标的统计分析,无法解释稳态转换背后复杂的生态过程和反馈机制,对于一些具有特定生态机制的系统可能并不适用。例如 Dakos 等^[16]在对产生自组织植被模式的干旱区生态系统模型模拟中发现,系统退化并未产生与之对应的方差增大和自相关性增加的特征。因此,发展具有生态学意义的生态系统稳态转换的预警指标是必要的,可以对现有的统计学指标进行补充,并从空间过程机理的角度解读稳态转换的过程和表现特征^[17]。

受水资源条件的影响,干旱区植被形成了适应当地环境的生理生态特性,在景观格局上表现出一定的独特性,植被和裸土镶嵌分布的斑块状植被格局是干旱区常见的景观^[18-19]。景观格局的变化与生态系统功能密切相关,且通常更容易监测和量化,近年来逐渐成为干旱区生态系统稳态转换研究的热点领域^[12, 17-18]。由于数据和方法的限制,早期的研究主要是描述性和半定量化的研究,而高分辨率遥感技术的发展使景观格局特征的精细量化成为可能^[20],为从空间格局的视角深入探索生态系统稳态转换提供了数据支撑。

景观格局特征指标为研究干旱区生态系统稳态转换提供了重要的空间视角,并且对于理解稳态转换现象和其背后的生态过程具有十分重要的意义。从景观生态学的基本概念和原理出发构建和识别生态系统空间结构信号,可能从机理上获得对干旱区生态系统稳态转换认知的理论突破。本文对目前已有的关键指标进行梳理,剖析指标的概念,分析指标的特征变化与生态系统稳态转换之间的关系,进一步明确不同指标的适用条

件和潜在应用价值,从而为实践中开展监测、预警和人为干预提供科学依据,防止发生大规模的生态系统退化。

1 干旱区生态系统稳态转换的现象、特征与机理

1.1 干旱区生态系统稳态转换现象及其特征

生态系统对外界压力变化通常表现出非线性响应^[21]。稳态理论为研究生态系统的非线性变化提供了一个理论框架,该理论认为,生态系统在同一环境下可以存在多种稳定状态,每种状态都有一定的弹性使生态系统在外界的干扰下保持稳定^[22],但当干扰超过一定阈值时,系统弹性丧失,具有多稳态的系统可能会经历不同稳态间的突然变化,即发生稳态转换^[1]。由于新的稳态本身也具有弹性,因此稳态转换一旦发生,生态系统恢复到原来的状态会非常困难^[23]。

目前已在多种生态系统中观察到稳态转换现象,例如珊瑚礁从珊瑚主导的健康状态退化为藻类主导的状态;湖泊中沉水植物被浮游植物所替代等^[1]。在干旱区,生态系统退化和恢复演替等很多现象可以通过稳态转换来描述和解释,反映在植被覆盖、组成和空间分布的变化上。史上著名的例子有在北非的撒哈拉和萨赫勒地区发生的两次生态系统巨变^[24]。第一次在大约 5500 年前,撒哈拉和邻近的萨赫勒地区的气候突然变得干旱,植被覆盖度发生大幅度下降,在短短几百年间从植被突然转变为沙漠并且未能从沙漠状态恢复到稳态转换前茂盛的植被覆盖状态^[25]。第二次发生在近代,20 世纪前半叶,萨赫勒地区都处于湿润的状态,但大约在 1968—1997 年间经历了长时间的干旱,降水量比 1931—1960 年降低了 25%—40%,并且自 1970 年以来几乎每年都异常干旱^[24]。

近年来,干旱区草原生态系统的灌木入侵、土地退化以及生态系统恢复和保护工程等,使生态系统发生了剧烈的变化。研究表明草地生态系统存在以草本为主和以灌木为主的两种稳定状态^[26],过去几十年,全球许多干旱草原受到灌木入侵的影响,植物群落组成从草本占优势转变为以灌木占优势,这种现象在澳大利亚南部^[27]、巴西南部^[28]、北美西部^[29]等干旱地区均有发生。灌木入侵往往与过度放牧有关^[30],适度放牧有利于草本植物的生长,但是过度放牧会使生物多样性和植被覆盖显著下降^[31],增加了土壤侵蚀的风险,剩余草本植物遭受着更大的被啃食的压力,系统对外部压力的敏感性增加,稳定性下降,当放牧压力达到阈值点,草本植物主导的状态崩溃,物种类群开始转向以灌木占主导^[32—34]。从管理的角度,我国西北部腾格里沙漠沙坡头地区采用“草方格”技术进行植被恢复是通过重塑景观结构促使生态系统“逆向”转换的典型实例^[35]。通过填充秸秆和人工种植抗旱灌木显著减少了风蚀,栽植灌木形成的“沃岛效应”改善了其周围的土壤资源,生物多样性、土壤养分等显著增加^[36—37],生物土壤结皮的形成提高了浅层土壤的水分可用性,减少了深层土壤的水分入渗,灌木的主导作用减弱,浅根草本植物逐渐增加^[38],生态系统逐渐形成了自我维持机制,建成稳定的草本群落。另一个生态恢复的典型实例是澳大利亚退化牧场的恢复。研究人员发现,在裸土区域铺设树枝可以减少土壤和水分的流动和损失,经过 3 年的实验,退化牧场的土壤表层有机氮、有机碳等显著高于对比样地,土壤水分入渗速率也显著提高,促进了多年生草本的建立和生长,退化的景观显著恢复^[39—40]。

1.2 干旱区生态系统稳态转换的机制

系统状态在系统外力(如干旱、放牧压力)和内部过程(如养分循环、资源再分配)共同作用下处于不断变化中,当变化超过一定界限时,驱动系统动力学的反馈发生变化,系统朝着不同的平衡方向移动,导致稳态之间的转换^[41]。当前生物(如植被)与非生物(如水、营养物质)之间相互作用的正反馈被认为是生态系统发生稳态转换的原因^[1]。正负反馈调节系统的动态变化,当系统处在一个稳态时,系统内部的负反馈使系统对于外界压力有一定的调节能力,从而使生态系统保持该稳态的存在,不会转移到替代稳态^[1],而正反馈与之相反,正反馈会放大环境变化和干扰带来的影响,当干扰达到一定阈值时会触发正反馈调节,系统在正反馈的作用下转变到新的稳态,使系统发生较大的转变,产生灾难性后果^[42]。

研究普遍认为,水分、植被、土壤之间的反馈作用是调节干旱区生态系统的多稳态及其转变的一种重要机

制^[1, 43]。植被通过其根系保持疏松的土壤增加地表径流的渗入并且通过冠层遮荫减少水分的蒸发,从而增加植被水分的可用性;而植被的地上部分通过拦截沉积物增加了植物生长所需的营养物质^[43-44]。这种机制是自我强化的,因为植物生长有利于其下方土壤水分和养分条件的改善,从而有利于维持自身生长,形成局部正反馈作用。当植被因外部干扰(如干旱、放牧)丧失之后,裸地面积增加,导致地表径流的增加并且增加了水资源和营养物质从系统中的损失,使之无法用于植被生长;同时土壤失去植被的保护作用,土壤侵蚀增加,水分入渗减少,进一步形成不利于植被生长的环境条件,从而导致植被覆盖的进一步减少;随着土壤变薄而降低持水能力,最终增加流速,加强正侵蚀反馈^[43]。另一方面植被减少导致地表反照率增加,使得区域降水进一步减少^[25, 45]。在这些正反馈作用下,使得生态系统最终发生不可逆的稳态转换。

2 基于景观生态学的干旱区生态系统稳态转换的空间预警信号

干旱区植被对总量较小且时间分配高度变异的降雨量的长期适应,形成了独特的景观空间特征。这些空间结构在很大程度上影响了生态系统的过程和功能^[46],与生态系统退化状况的变化密切相关^[12]。基于对于干旱区生态系统结构与功能关系的深入认识,空间结构特征在生态系统稳态转换的预警研究中引起了广泛的兴趣,基于此发展了一些用作指示干旱区生态系统稳态转换预警的量化指标。早期预警信号的研究主要围绕植被覆盖度等植被指标,随着景观生态学和遥感技术的发展,生态系统稳态转换预警研究可以着眼于与干旱区植被相关的多维度特征,不仅包括植被覆盖等简单的度量,还包括基于一系列与景观斑块和廊道理论相关的量化指标,比如植被斑块的大小、形状、分布格局、连通性等。

2.1 植被覆盖度

植被是干旱区生态系统最基本的组成,对于干旱区生态系统的功能至关重要。植被会拦截径流,防止土壤侵蚀^[47],与土壤养分、微生物活动等生态系统关键过程密切相关^[48-50],在维持生物多样性、保持水土、调节水资源以及碳循环等过程中发挥重要作用^[51-52]。

随着干旱度的增加,植被覆盖度总体发生由高到低的变化,植被在旱地景观中的外观表现为从基质到斑块的转变。调查植被覆盖度的变化是指示干旱区生态系统健康或退化的常用方法,也是“旱地监测计划”的重要组成部分^[53-54]。植被覆盖度通常是指植被(冠层、枝叶)在地面的垂直投影面积占统计区域面积的百分比^[55]。过度放牧或干旱加剧使植被覆盖度降低,裸土面积增大,土壤侵蚀增加,形成不利于植被生长的环境,限制植被生长,进一步降低植被覆盖度,植被与土壤过程形成正反馈使生态系统发生退化^[56]。研究表明当植被覆盖度低于10%时,土壤将遭受严重的风蚀;当植被覆盖度达到40%时,土壤侵蚀基本稳定^[57]。Maestre等^[58]用土壤养分变量(如有机碳、总磷、总氮等)表征生态系统的健康或退化状况,他们发现在西班牙29个沿纬度梯度分布的半干旱草原样点中,植被覆盖度与土壤养分变量之间存在强的线性正相关关系,说明植被覆盖度可用于指示与生态系统退化过程有关的关键土壤变量的变化^[59-60]。但植被覆盖度本身也有局限性,在一些情况下植被覆盖度的动态变化可能难以预测生态系统的突然变化,因此需要结合其他指标进行综合分析。有研究表明,进一步区分总覆盖度中不同物种的构成比例可以提供关于生态系统退化的信息^[61]。例如deSoyza等^[62]用裸露斑块指数即平均裸露斑块大小与裸土比例的乘积来表征生态系统的健康或退化状况。他们在墨西哥奇瓦瓦沙漠进行了样方调查,评价了不同物种覆盖度对于裸露斑块指数的敏感性,研究结果表明与总植被覆盖度和灌木覆盖度相比,多年生草本覆盖度对裸露斑块指数最为敏感,可作为预警指标^[62]。一些研究结合了植被覆盖度与植被的空间异质性指标来对生态系统变化进行预警。例如Li等^[63]对青藏高原草原退化的研究表明,较低的植被覆盖度并不总是表明退化更严重,入侵物种的出现增加了植被覆盖,但植被覆盖度与植被空间异质性的结合可以表明草原退化程度,可作为生态系统退化的有效预警信号。

2.2 植被斑块形态

植被斑块和裸地斑块在空间上有不同的组合形式。一些干旱地区观察到植被和裸土在空间中呈现带状、间隙、迷宫、斑点等形态(图1),这些图案非常规则,有明显的规律性,这种模式被称为规则模式也叫周期性模

式^[18]。东非、萨赫勒地区、澳大利亚、墨西哥等多地均观察到了这种模式的存在^[64-67]。该模式的特点是具有典型的斑块大小,其规模从几米到几十米不等,往往发生在竞争作用主导的生态系统中^[68]。水在植被区域的渗透速度快于在裸土区域渗透的速度,导致地表水向植被斑块流动,从而使资源集中在植被斑块,随着限制生产力的环境限制的增加,竞争将变得更加激烈,植被与土壤水分之间强的正反馈导致资源变得更加集中,导致远离植被斑块区域资源更加枯竭^[64, 68]。规则模式的规模和形状一般是由降雨和地形坡度决定的^[67]。间隙、条纹和斑点模式更常见于平坦地区,间隙模式更有可能发生在年降雨量相对较高的干旱地区^[69]。典型的带状植被模式一般在干旱半干旱地区的山坡上观察到^[67, 70],其宽度在几十米范围内,由树木、灌丛和多年生草组成^[71]。在纳米比亚干旱草原以及澳大利亚干旱区观察到的“仙女环”是另外一种特殊的规则植被模式,表现为被植物包围着的裸露土壤圆环,在景观中有高度规则性^[72]。

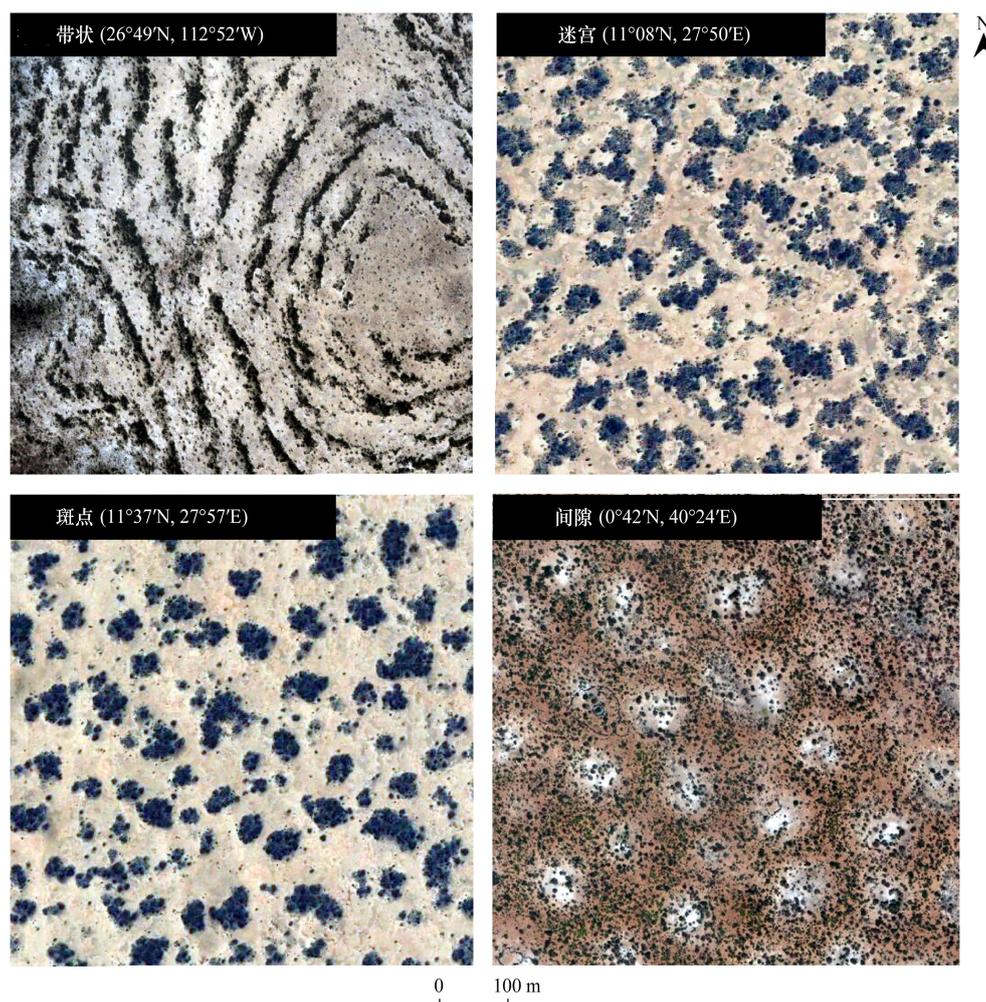


图1 植被规则模式示例(样点位置来源于 Deblauwe 等^[64],影像来源于 Bigemap GIS Office)

Fig.1 Examples of regular patterns of vegetation (Sample locations are obtained from Deblauwe et al^[64], the images come from Bigemap GIS Office)

在表现出规则植被模式的生态系统中,随着外界压力的增加,植被模式以可预测的模式序列出现。研究人员通过模型模拟再现了真实生态系统中观察到的植被规则模式^[73-74]。在不同的降雨条件下植被规则模式的变化呈现一定的规律(图2):随着降雨的减少,均匀分布的植被中开始出现裸露的土壤,植被结构呈现间隙状;降雨继续减少,裸露的区域逐渐变大并进行合并,使之成为植被与裸土间隔存在的条纹状;最后植被条纹断裂,裸土区域继续增大,形成植被斑点;最终植被完全消失,形成沙漠^[66, 69, 71]。这种特定结构出现在资源

(比如水分)可用性降低的情况下,因此,Rietkerk 等^[75]提出植被规则模式的转变可以用来预测生态系统即将发生的转变。Parra-Rivas 等^[76]通过模型从理论上研究了接近稳态转换的植被局部状态,结果表明,斑点模式在系统发生稳态转换前就已出现,斑点的存在可能表明生态系统已接近退化。一些实地研究为植被模式序列的变化提供了证据,如 Barbier 等^[65]通过 40 年间隔的高分辨率遥感数据发现了非洲萨赫勒地区近几十年来降雨量的减少伴随着从均匀植被覆盖到斑点模式的转变。

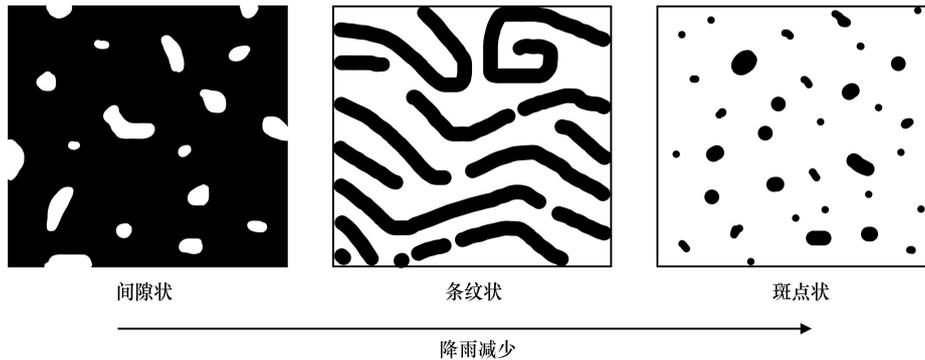


图 2 植被规则模式随降雨梯度的变化(图片改编于 Rietkerk 等^[69])

Fig.2 Changes of regular vegetation patterns with rainfall gradients (Adapted from Rietkerk et al^[69])

2.3 植被斑块大小频率分布

在一些干旱区生态系统中,还可以观察到大小不一的植被斑块,这些斑块没有形成很容易辨别的图案和形状,并且大型斑块数量少而小斑块数量多,通常被称为无尺度模式或不规则模式(图 3)^[18]。在这种模式的生态系统中,植被斑块大小的频率分布(简称斑块大小分布)提供了一种定量描述景观斑块空间特征的工具,用于分析干旱区生态系统的典型植被斑块结构^[17]。这些无尺度模式中的植被斑块大小分布可以通过函数如纯幂律、截断幂律、对数正态等重尾函数来进行描述,即通过量化每个斑块的大小并计算不同斑块大小出现的频率,从而描述斑块数量随斑块大小的变化^[17]。理论和实地研究表明,植被斑块大小分布拟合函数的变化可能是生态系统退化的预警信号^[12, 17, 77]。物种间的促进作用主导了这种无尺度植被模式的形成,植物间相互促进形成大斑块^[68, 78]。植物个体通过土壤条件改善、遮荫效应等产生的促进作用能够形成正反馈,促进植被生长,在具有强促进作用的植被斑块中,植被周围的裸土区域也更容易被植被种子重新定居,从而形成新的植被斑块^[78]。

Kefi 等^[17]通过搜集不同放牧压力下的野外观测数据,对西班牙、希腊和摩洛哥的地中海干旱区生态系统的植被格局进行了分析,结果表明在低放牧压力的样地中植被斑块大小分布符合幂律分布,而在中高强度放牧压力的样地中,斑块大小分布逐渐偏离幂律。如图 4 所示,在遵循幂律分布的样地中,图像更接近一条直线,而在不遵循幂律分布的样地中,图像更弯曲。通过模型模拟也得到了同样的结果,当外推到更大的放牧压力时,大的植被斑块分裂成小斑块,幂律斜率减小,分布变得弯曲^[17]。这种弯曲与生态系统的低功能状态有关^[12],大型斑块的丧失对生态系统功能具有显著的影响,随着大型植被斑块的破碎、消失,景观中裸露土壤的比例增加,土壤侵蚀增强,加剧了土壤资源的流失以及生物多样性的丧失,并且可能导致初级生产力和土壤碳固存减少、水土保持能力下降^[79],进而导致生态系统的不可逆退化。因此 Kefi 等^[17]提出斑块大小分布偏离纯幂律分布可作为指示生态系统退化的早期信号。但也有一些研究得到了不同的结论,例如 Maestre 等^[58]的研究结果表明,在干旱梯度上植被斑块大小分布都更适合截断幂律模型,并没有表现出随着干旱的增加而导致最适分布模型从幂律到截断幂律的转变。Lin 等^[77]在中国内蒙古具有不同放牧梯度的草原地区也做了相关研究,研究表明在对数据进行分箱后做拟合时出现了随放牧强度的增加,斑块大小分布偏离幂律模型转向截断幂律模型的特征,但在没有分箱的情况下,所有样地的斑块大小分布更适合截断幂律,这表明幂律模

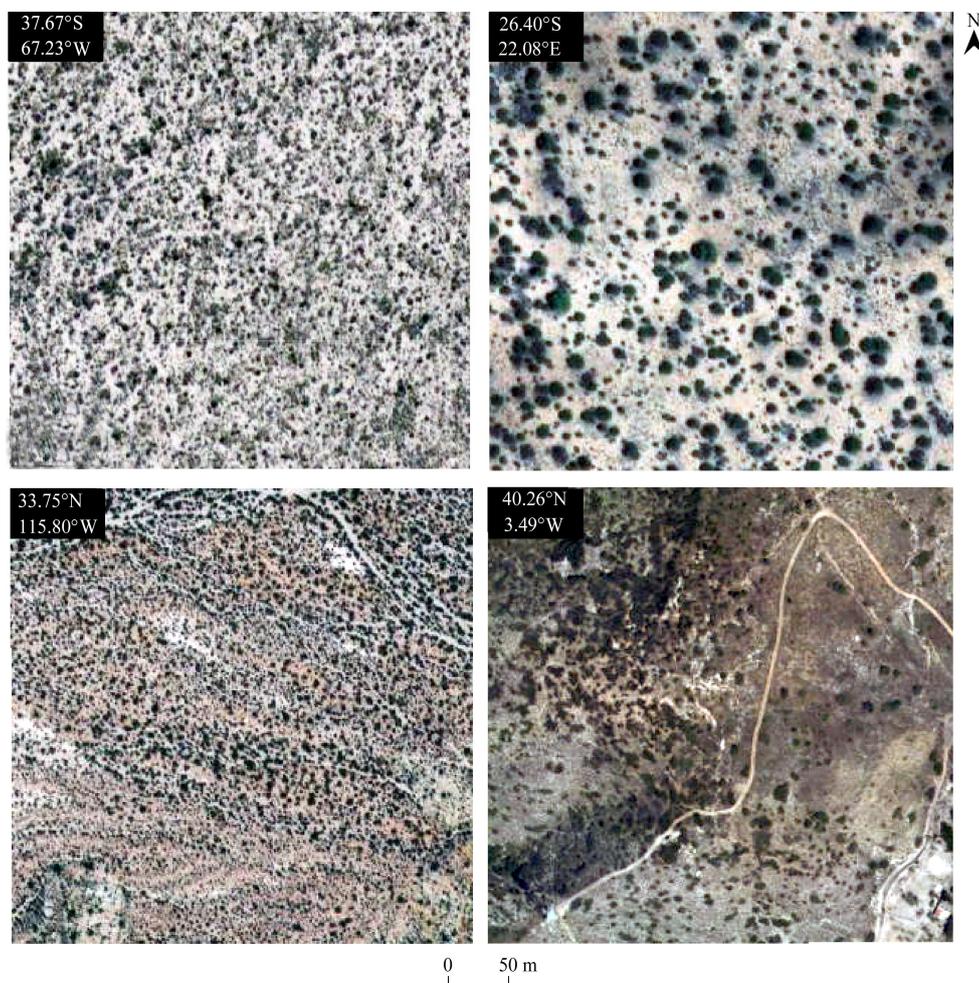


图3 植被无尺度模式示例(样点位置来源于 Berdugo 等^[12], 影像来源于 Bigemap GIS Office)

Fig.3 Examples of scale-free patterns of vegetation (Sample locations are obtained from Berdugo et al^[12], the images come from Bigemap GIS Office)

型的拟合优度受统计方法的影响。Moreno-de las Heras 等^[80]的结果也显示统计方法的选择会影响斑块大小分布最适模型的拟合。这打破了幂律的普遍适用性,因此需要寻找一个通用的度量指标来描述斑块大小分布。最近关于全球旱地的一项研究中提出了幂律相对范围指标(PLR),该指标首次量化了植被斑块大小分布拟合函数的适用范围,量化将斑块大小分布划分为遵循幂律分布与不遵循幂律分布;并且通过野外数据和遥感数据的结合,成功用 PLR 捕获到了生态系统多功能性的非线性变化,在生态系统多功能性从高功能状态突然转变为低功能状态时,幂律相对范围从遵循幂律状态转变为不遵循幂律分布的状态^[12]。

2.4 水文连通性

连通性是景观结构的重要参数。水文连通性通常被认为是景观的结构连通性,对于植被的生长和生存至关重要^[81],被定义为物质资源(如水、沉积物、种子等)在景观中通过某种方式(如水流、风、动物等)从一个地方移动、传播和重新分配到另一个地方的程度^[82]。大多数裸土区域表现为径流和沉积物的来源,被称为“源”,而这些沉积物和水资源被植被斑块所捕获,因而植被斑块被认为是“汇”,水文连通性为直接改变资源分配(如从“源”到“汇”)和植被空间分布的过程提供了路径^[82-83]。景观格局的变化可以通过影响水资源和营养物质等的流动影响生态系统功能,虽然植物间的相互作用(促进和竞争)影响了植被模式的形成,但在更大尺度上,斑块间的物质和能量流动(即连通性)可能主导植物间的动态变化。当小尺度植物间的相互作用

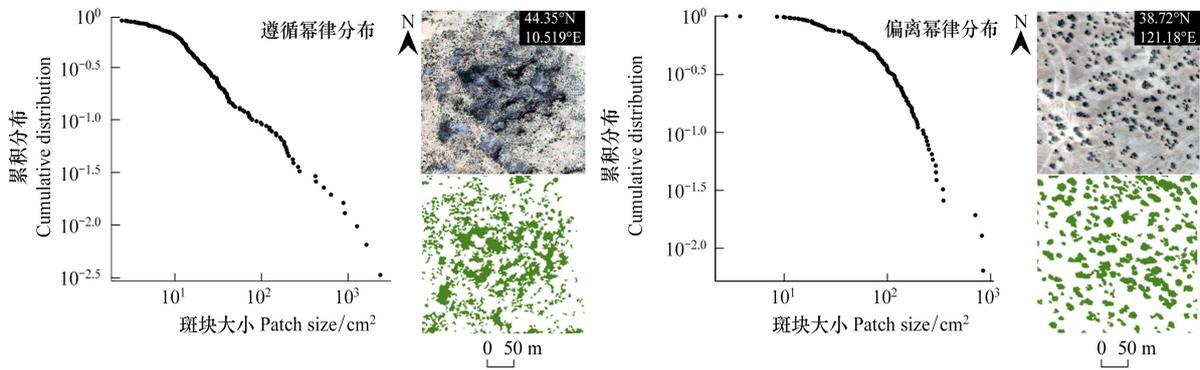


图 4 斑块大小分布变化(影像来源于 Bigemap GIS Office)

Fig.4 Changes in patch size distribution (The images come from Bigemap GIS Office)

无法通过调整资源的使用和分配来适应大尺度的变化时,生态系统可能会发生稳态转换^[82, 84]。

干扰(如放牧、火灾)和气候变化会破坏植被的空间分布,增强景观的水文连通性,而植物间相互作用通过调整资源利用可以缓冲这种变化。当可利用资源的变化速度远远超出其调整速度时,植被模式在很大程度上失去了阻碍和捕获植物生长所需物质的能力^[85],从而减少植被资源的可用性,引发植被斑块的损失。长的连通路程将导致资源的进一步损失和更长距离的物质运输^[34],形成的正反馈将加剧高度关联的景观的退化,最终导致稳态转换(图 5)。

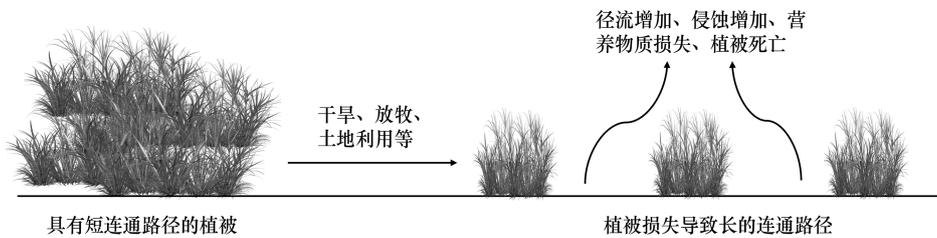


图 5 水文连通性变化导致生态系统退化示意图(图片改编于 Okin 等^[34])

Fig.5 Schematic of ecosystem degradation caused by changes in hydrological connectivity (Adapted from Okin et al^[34])

目前已发展了一些指标如景观渗漏指数 (leakiness)^[85]、水流长度 (flowlength)^[86]、连通路程长度 (LOCOP)^[34] 等来量化水文连通性。Moreno-de las Heras 等^[87] 对澳大利亚带状景观的研究发现,水流长度的非线性增加导致资源损失(以归一化植被指数 NDVI 与降雨量斜率表示降雨利用效率,作为景观功能指标)超过退化阈值,从而导致生态系统功能的急剧下降(图 6)。Turnbull 等^[88] 提出了相对连接指数(RCI),研究发现,在 RCI>1 时,大尺度径流和沉积物的运输覆盖了较小尺度的结构连通性,从而超出了系统缓冲极端事件(如强降雨)的能力,导致资源的损失和生态系统退化。将连通性参数进一步整合到植被动态的空间模型中是研究生态系统退化的重要一步。Rodríguez 等^[89] 对比了随机模型和包含局部促进的零模型、以及空间显式模型中的水流长度,结果表明,空间显示模型与零模型中水流长度预期值的正偏差在植被接近退化状态之前急剧增加,这表明水文连通性的异常增加可能导致退化。Mayor 等^[90] 提出水流长度增加将导致整个系统资源的损失,但同时也会使裸土区域流向植被斑块的资源增加,为此他们在空间显式模型基础上加入水文连通性变化介导的全球正反馈和局部负反馈,通过水流长度量化连通性,评估了不同反馈强度组合对旱地生态系统变化的影响,模型模拟表明由连通性介导的负反馈强度的增加降低了退化的风险。

3 讨论

为避免生态系统发生退化,需设定适当的监测指标,以预警和预防生态系统突变。捕捉景观空间格局变化特征为预警指标的发展提供了独特的空间视角,这些特征包含了关于生态系统稳态转换的信息。目前发展的这些景观指标在不同尺度、不同生态系统类型和特征等特定条件下各有优势。

基于植被指标的方法是评估生态系统变化最直接和常用的。在具体研究中,通常选取在生态系统发生退化时有明显下降趋势的植被指标作为预警信号。总植被覆盖度常被用来指示生态系统的健康或退化状态,一般来说生态系统退化往往伴随着总植被覆盖度的下降,但由于干旱区生态系统可能发生复杂多样的非线性变化,仅仅依靠总植被覆盖度可能难以预测^[61],在草原的灌木入侵的例子中,灌木入侵可能增加灌木的植被覆盖度,虽然总覆盖度不变,但生态系统可能已经退化^[63]。因此在检测生态系统退化时,总植被覆盖度可能与群落物种调查结合使用,但这需要在各个地区进行植被调查,由于工作量巨大,该方法通常只适用于小尺度研究。考虑到总植被覆盖度的局限性,一些研究选取了多种指标结合使用,例如将植被覆盖度与植被空间异质性的变化结合来对生态系统退化做出预警^[63],弥补单一植被覆盖度的缺陷。这些研究通过遥感数据获取相应的植被指标信息,可以对大范围区域进行长时间监测,但其评估结果受数据精度影响较大。

在一些地区其植被覆盖度相似,但植被的空间格局却存在很大的差异^[91]。受益于遥感技术和无人机技术的发展,高清遥感影像变得容易获取,通过高清影像能够将干旱区生态系统植被—裸土镶嵌的斑块状结构特征很好地识别出来,获取其景观结构信息^[20]。斑块大小分布和植被斑块形态是基于植被空间模式所发展的预警指标,在无尺度模式中,植被斑块大小分布捕获到了该模式下的植被空间特征,并且在一些实践中该指标表现出预警特征;在规则模式中,植被斑点状的形态被认为是系统接近退化的预警性信号,并且已通过时间序列的遥感数据在部分地区得到验证^[12, 17, 65, 75, 92]。这些指标考虑了植物间的相互作用(促进或竞争),相比于植被覆盖度,植被空间模式包含了更多的信息,能更有效地反映生态系统的动态变化。然而,通过植被空间模式来预测稳态转换还存在诸多需要明确的问题。例如,对于要研究的区域,多大范围的样方才能监测到生态系统动态变化的有效信息;对景观中的植被和裸土进行识别时应选择多分辨率的遥感影像数据、以及植被分类应采用什么标准以获得植被格局特征的准确量化等。关于使用植被空间模式作为生态系统退化的预警指标的能力,迄今为止的一些实证研究得出了不同的结果^[17, 58, 77],未来还需要更多的实证研究。

与植被模式相比,水文连通性在更大尺度上提供了生态系统结构和功能的关键信息,对于了解干旱区生态系统退化过程至关重要。在样方尺度上,植被模式强调植被间的相互作用(促进、竞争),而在景观和区域尺度上,连通性的变化使资源分配发生变化,可能会掩盖植物间相对精细的相互作用,从而主导景观的动态过程^[81]。模型研究表明水文连通性是指示生态系统退化的一个强有力的指标,整合连通性参数和植被间相互作用参数,可以更好地对真实生态系统进行模拟^[90],但模型模拟在实地的参数化和验证还有待深入的研究。

与植被模式相比,水文连通性在更大尺度上提供了生态系统结构和功能的关键信息,对于了解干旱区生态系统退化过程至关重要。在样方尺度上,植被模式强调植被间的相互作用(促进、竞争),而在景观和区域尺度上,连通性的变化使资源分配发生变化,可能会掩盖植物间相对精细的相互作用,从而主导景观的动态过程^[81]。模型研究表明水文连通性是指示生态系统退化的一个强有力的指标,整合连通性参数和植被间相互作用参数,可以更好地对真实生态系统进行模拟^[90],但模型模拟在实地的参数化和验证还有待深入的研究。

4 结论与展望

基于景观生态学概念和方法发展起来的生态系统稳态转换预警指标,有助于理解干旱区生态系统稳态转换背后的生态机制,是生态系统稳态转换理论和实证研究的重要进步。目前在理论和应用方面还有很多需要

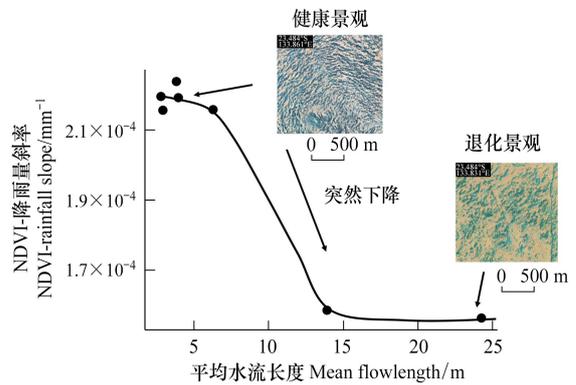


图6 平均水流长度与NDVI-降雨量斜率的关系(图片改编于Saco等^[43],影像来源于Bigemap GIS Office)

Fig.6 Relationship between mean flowlength and NDVI-rainfall slope (Adapted from Saco et al^[43], the images come from Bigemap GIS Office)

研究和探讨的问题。未来研究需要深入的方向:

(1) 构建和验证具有生态学意义的潜在景观指标。本研究总结归纳了景观格局指标在模型模拟或实地观测中指示干旱区生态系统稳态转换的应用案例,显示出景观生态学指标和方法在这一研究领域的潜力。未来研究应构建和验证其他潜在的景观特征指标在指示干旱区稳态转换中的有效性,充分挖掘其应用潜力,一方面可以丰富景观生态学的理论和案例,另一方面可以加深对干旱区生态系统变化机制的认识。

(2) 模型研究方面应深入了解干旱区生态系统变化的多种相互作用机制,提高模型结果的可靠性。干旱区景观格局形成的影响因素非常复杂,不同植物物种之间以及植物与土壤之间的相互作用,不同的植被类型等都影响着景观格局的形成。目前在生态系统稳态转换的模型研究中对于各种机制进行了简化,在未来的研究中应将不同的反馈机制耦合,并且考虑气候、土壤、地貌等外部条件,以及人类活动的影响,完善生态模型。

(3) 加强预警信号的实地验证。对于目前基于模型模拟开发的一些预警指标在不同干旱地区得到了不同的验证结果^[17, 77],未来应加强预警指标的野外实地验证;另外亟待开展基于时间序列数据的实证研究,验证空间格局指标在真实生态系统中预警信号的有效性。可开展控制实验来验证稳态转换的存在以及预警信号的适用性,对样地进行长期监测,建立相应数据库,为分析生态系统对外界压力的响应提供关键支撑。

(4) 加强稳态转换阈值的量化研究。生态系统稳态转换的阈值特征的识别对于预防干旱地区退化和制定生态系统管理策略至关重要。但这种特征变化的阈值目前还难以捕捉,因此对于各种景观格局指数转换阈值的识别是稳态转换的重要研究内容,景观格局指标变化的阈值可作为干旱地区保护的量化目标。

(5) 构建干旱区生态系统稳态转换预警信号分析框架。目前缺乏一个方法框架来概括和标准化预警信号所需要的步骤和方法。例如在应用植被空间模式的指标时,应首先判定该研究区域的植被模式特征,对于不同的植被模式选用不同的指标;在确定模式后,需要确定样地尺度,以确定样方包含了所需的空间信息等。未来研究应加强指标、研究尺度等的标准,构建分析框架,并探讨不同指标结果之间的一致性和互补性。

总之,景观生态学的概念和理论在解释干旱区生态系统格局与过程变化中具有独特的优势,未来的研究可以通过完善模型机理、增加实地验证、加强阈值量化和构建整体的分析框架等方面,加深对干旱区生态系统稳态转换的过程和机制的理解,进一步拓展更多潜在的可监测、可预测、可管理的景观生态学指标,从不同的尺度上进行验证和关联,挖掘其理论意义和应用价值。

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] Ahlström A, Raupach M R, Schurgers G, Smith B, Arneeth A, Jung M, Reichstein M, Canadell J G, Friedlingstein P, Jain A K, Kato E, Poulter B, Sitch S, Stocker B D, Viovy N, Wang Y P, Wiltshire A, Zaehle S, Zeng N. Carbon cycle. The dominant role of semi-arid ecosystems in the trend and variability of the land CO sink. *Science*, 2015, 348(6237): 895-899.
- [3] Wang L X, D'Odorico P, Evans J, Eldridge D, McCabe M, Caylor K K, King E. Dryland ecohydrology and climate change: critical issues and technical advances. *Hydrology and Earth System Sciences*, 2012, 16: 2585-2603.
- [4] Hoover D L, Bestelmeyer B, Grimm N B, Huxman T E, Reed S C, Sala O, Seastedt T R, Wilmer H, Ferrenberg S. Traversing the wasteland: a framework for assessing ecological threats to drylands. *BioScience*, 2019, 70(1): 35-47.
- [5] Bestelmeyer B, Okin G, Duniway M, Archer S, Sayre N, Williamson J C, Herrick J. Desertification, land use, and the transformation of global drylands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2015, 13: 28-36.
- [6] 冯剑丰, 王洪礼, 朱琳. 生态系统多稳态研究进展. *生态环境学报*, 2009, 18(4): 1553-1559.
- [7] Chen N, Ratajczak Z, Yu K L. A dryland re-vegetation in Northern China: success or failure? Quick transitions or long lags? *Ecosphere*, 2019, 10(4): e02678.
- [8] van Nes E H, Scheffer M. Slow recovery from perturbations as a generic indicator of a nearby catastrophic shift. *The American Naturalist*, 2007, 169(6): 738-747.
- [9] Wu H, Hou W, Zuo D D, Yan P C, Zeng Y X. Early-warning signals of drought-flood state transition over the Dongting Lake Basin based on the critical slowing down theory. *Atmosphere*, 2021, 12(8): 1082.
- [10] Liu Y L, Kumar M, Katul G G, Porporato A. Reduced resilience as an early warning signal of forest mortality. *Nature Climate Change*, 2019, 9(11): 880-885.
- [11] 吴庆龙, 邢鹏, 李化炳, 曾巾. 草藻型稳态转换对湖泊微生物结构及其碳循环功能的影响. *微生物学通报*, 2013, 40(1): 87-97.
- [12] 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; 3.
- [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] Kéfi S, Guttal V, Brock W A, Carpenter S R, Ellison A M, Livina V N, Seekell D A, Scheffer M, van Nes E H, Dakos V. Early warning signals of ecological transitions; methods for spatial patterns. *PLoS One*, 2014, 9(3): e92097.
- [15] Nijp J J, Temme A J A M, van Voorn G A K, Kooistra L, Hengeveld G M, Soons M B, Teuling A J, Wallinga J. Spatial early warning signals for impending regime shifts: a practical framework for application in real-world landscapes. *Global Change Biology*, 2019, 25(6): 1905-1921.
- [16] Dakos V, Kéfi S, Rietkerk M, van Nes E H, Scheffer M. Slowing down in spatially patterned ecosystems at the brink of collapse. *The American Naturalist*, 2011, 177(6): E153-E166.
- [17] Kéfi S, Rietkerk M, Alados C L, Pueyo Y, Papanastasis V P, ElAich A, de Ruiter P C. Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature*, 2007, 449(7159): 213-217.
- [18] Maestre F T, Eldridge D J, Soliveres S, Kéfi S, Delgado-Baquerizo M, Bowker M A, García-Palacios P, Gaitán J, Gallardo A, Lázaro R, Berdugo M. Structure and functioning of dryland ecosystems in a changing world. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2016, 47: 215-237.
- [19] 刘庆生. 干旱半干旱区斑块状植被格局形成模拟研究进展. *生态学报*, 2020, 40(24): 8861-8871.
- [20] Smith W K, Dannenberg M P, Yan D, Herrmann S, Barnes M L, Barron-Gafford G A, Biederman J A, Ferrenberg S, Fox A M, Hudson A, Knowles J F, MacBean N, Moore D J P, Nagler P L, Reed S C, Rutherford W A, Scott R L, Wang X, Yang J L. Remote sensing of dryland ecosystem structure and function: progress, challenges, and opportunities. *Remote Sensing of Environment*, 2019, 233: 111401.
- [21] Scheffer M, Carpenter S R. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution*, 2003, 18(12): 648-656.
- [22] Holling C. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, 4: 1-23.
- [23] Beisner B, Haydon D, Cuddington K. Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, 1: 376-382.
- [24] Ja F, Mt C, Scheffer M, Gl W. Regime shifts in the Sahara and Sahel: interactions between ecological and climatic systems in northern Africa. *Ecosystems*, 2003, 6(6): 524-539.
- [25] DeMenocal P, Ortiz J, Guilderson T, Adkins J, Sarnthein M, Baker L, Yarusinsky M. Abrupt onset and termination of the African Humid Period. *Quaternary Science Reviews*, 2000, 19(1/2/3/4/5): 347-361.
- [26] Peng H Y, Li X Y, Li G Y, Zhang Z H, Zhang S Y, Li L, Zhao G Q, Jiang Z Y, Ma Y J. Shrub encroachment with increasing anthropogenic disturbance in the semiarid Inner Mongolian grasslands of China. *CATENA*, 2013, 109: 39-48.
- [27] PRICE JODI N M J W. Woody plant encroachment reduces species richness of herb-rich woodlands in southern Australia. *Austral Ecology*, 2008, 33(3): 278-289.
- [28] Sühs R B, Giehl E L H, Peroni N. Preventing traditional management can cause grassland loss within 30 years in southern Brazil. *Scientific Reports*, 2020, 10: 783.
- [29] van Auken O W. Causes and consequences of woody plant encroachment into western North American grasslands. *Journal of Environmental Management*, 2009, 90(10): 2931-2942.
- [30] D'Odorico P, Okin G S, Bestelmeyer B T. A synthetic review of feedbacks and drivers of shrub encroachment in arid grasslands. *Ecology*, 2012, 93(5): 520-530.
- [31] Papanastasis V, Bautista S, Chouvardas D, Mantzanas K, Papadimitriou M, Mayor A, Koukioumi P, Papaioannou A, Vallejo R. Comparative assessment of goods and services provided by grazing regulation and reforestation in degraded Mediterranean rangelands. *Land Degradation & Development*, 2017, 28: 1178-1187.
- [32] 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.
- [33] Chartier M P, Rostagno C M. Soil erosion thresholds and alternative states in northeastern Patagonian rangelands. *Rangeland Ecology & Management*, 2006, 59(6): 616-624.
- [34] Okin G S, Parsons A J, Wainwright J, Herrick J E, Bestelmeyer B T, Peters D C, Fredrickson E L. Do changes in connectivity explain desertification? *BioScience*, 2009, 59(3): 237-244.
- [35] 李新荣, 周海燕, 王新平, 刘立超, 张景光, 陈国雄, 张志山, 刘玉冰, 谭会娟, 高艳红. 中国干旱沙区的生态重建与恢复: 沙坡头站 60 年重要研究进展综述. *中国沙漠*, 2016, 36(2): 247-264.
- [36] Li X R, Xiao H L, Zhang J G, Wang X P. Long-term ecosystem effects of sand-binding vegetation in the Tengger Desert, Northern China. *Restoration Ecology*, 2004, 12(3): 376-390.
- [37] 李新荣, 肖洪浪, 刘立超, 张景光, 王新平. 腾格里沙漠沙坡头地区固沙植被对生物多样性恢复的长期影响. *中国沙漠*, 2005, 25(2): 173-181.
- [38] Li X R, Tian F, Jia R L, Zhang Z S, Liu L C. Do biological soil crusts determine vegetation changes in sandy deserts? Implications for managing artificial vegetation. *Hydrological Processes*, 2010, 24(25): 3621-3630.
- [39] Ludwig J A, Tongway D. Rehabilitation of semiarid landscapes in Australia. II. restoring vegetation patches. *Restoration Ecology*, 1996, 4(4): 398-406.
- [40] Tongway D J, Ludwig J A. Rehabilitation of semiarid landscapes in Australia. I. restoring productive soil patches. *Restoration Ecology*, 1996, 4

- (4): 388-397.
- [41] Lewontin R C. The meaning of stability. *Brookhaven Symposia in Biology*, 1969, 22: 13-24.
- [42] 刘书敏, 刘亮, 王强. 生态系统灾难性突变研究进展. *生态科学*, 2017, 36(2): 186-192.
- [43] Saco P M, Moreno-de las Heras M, Keesstra S, Baartman J, Yetemen O, Rodríguez J F. Vegetation and soil degradation in drylands: Non linear feedbacks and early warning signals. *Current Opinion in Environmental Science & Health*, 2018, 5: 67-72.
- [44] 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.
- [45] Claussen M, Kubatzki C, Brovkin V, Ganopolski A, Hoelzmann P, Pachur H. Simulation of an abrupt change in Saharan vegetation in the Mid-Holocene. *Geophysical Research Letters*, 1999, 26(14): 2037-2040.
- [46] Maestre F, Benito B, Berdugo M, Concostrina-Zubiri L, Delgado-Baquerizo M, Eldridge D, Guirado E, Gross N, Kéfi S, Le Bagousse-Pinguet Y, Ochoa-Hueso R, Soliveres S. Biogeography of global drylands. *New Phytologist*, 2021, 231(2): 540-558.
- [47] Saco P M, Willgoose G R, Hancock G R. Eco-geomorphology of banded vegetation patterns in arid and semi-arid regions. *Hydrology and Earth System Sciences*, 2007, 11(85): 1717-1730.
- [48] 张翀, 雷田旺, 宋佃星. 黄土高原植被覆盖与土壤湿度的时滞关联及时空特征分析. *生态学报*, 2018, 38(6): 2128-2138.
- [49] Li Q, Zhou D W. Soil respiration versus vegetation degradation under the influence of three grazing regimes in the Songnen Plain. *Land Degradation & Development*, 2018, 29(8): 2403-2416.
- [50] Jiang J X, Wan N F, Ji X Y, Dan J G. Diversity and stability of arthropod community in peach orchard under effects of ground cover vegetation. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao=the Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(9): 2303-2308.
- [51] Wang L X, Good S P, Caylor K K. Global synthesis of vegetation control on evapotranspiration partitioning. *Geophysical Research Letters*, 2014, 41(19): 6753-6757.
- [52] 杨春霞, 姚文艺, 肖培青, 秦东远. 植被覆盖结构对坡面产流产沙的影响及调控机制分析. *水利学报*, 2019, 50(9): 1078-1085.
- [53] Verstraete M M, Hutchinson C F, Grainger A, Smith M S, Scholes R J, Reynolds J F, Barbosa P, Léon A, Mbow C. Towards a global drylands observing system: Observational requirements and institutional solutions. *Land Degradation & Development*, 2011, 22(2): 198-213.
- [54] Fu B J, Stafford-Smith M, Wang Y F, Wu B F, Yu X B, Lv N, Ojima D S, Lv Y H, Fu C, Liu Y, Niu S L, Zhang Y J, Zeng H W, Liu Y X, Liu Y X, Feng X M, Zhang L, Wei Y P, Chen X. The Global-DEP conceptual framework—research on dryland ecosystems to promote sustainability. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2021, 48: 17-28.
- [55] 秦伟, 朱清科, 张学霞, 李文华, 方斌. 植被覆盖度及其测算方法研究进展. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2006, 34(9): 163-170.
- [56] Wen Z M, Lees B G, Jiao F, Lei W N, Shi H J. Stratified vegetation cover index: a new way to assess vegetation impact on soil erosion. *CATENA*, 2010, 83(1): 87-93.
- [57] Jiang C, Liu J G, Zhang H Y, Zhang Z D, Wang D W. China's progress towards sustainable land degradation control: insights from the northwest arid regions. *Ecological Engineering*, 2019, 127: 75-87.
- [58] Maestre F T, Adrian E. Is the patch size distribution of vegetation a suitable indicator of desertification processes? *Ecology*, 2009, 90(7): 1729-35.
- [59] 张光茹, 张法伟, 杨永胜, 贺慧丹, 祝景彬, 罗谨, 王春雨, 罗方林, 王军邦, 李英年. 三江源高寒草甸不同退化阶段植被和土壤呼吸特征. *冰川冻土*, 2020, 42(2): 662-670.
- [60] Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Gallardo A, Bowker M A, Wallenstein M D, Quero J L, Ochoa V, Gozalo B, García-Gómez M, Soliveres S, García-Palacios P, Berdugo M, Valencia E, Escolar C, Arredondo T, Barraza-Zepeda C, Bran D, Carreira J A, Chaieb M, Conceição A A, Derak M, Eldridge D J, Escudero A, Espinosa C I, Gaitán J, Gatica M G, Gómez-González S, Guzman E, Gutiérrez J R, Florentino A, Hepper E, Hernández R M, Huber-Sannwald E, Jankju M, Liu J S, Mau R L, Miriti M, Moneris J, Naseri K, Noumi Z, Polo V, Prina A, Pucheta E, Ramírez E, Ramírez-Collantes D A, Romão R, Tighe M, Torres D, Torres-Díaz C, Ungar E D, Val J, Wamiti W, Wang D L, Zaady E. Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands. *Nature*, 2013, 502(7473): 672-676.
- [61] Kéfi S, Alados C L, Chaves R C G, Pueyo Y, Rietkerk M. Is the patch size distribution of vegetation a suitable indicator of desertification processes? *Comment. Ecology*, 2010, 91(12): 3739-3742; discussion 3742-3745.
- [62] de Souza A G, Whitford W G, Herrick J E, van Zee J W, Havstad K M. Early warning indicators of desertification: examples of tests in the Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, 1998, 39(2): 101-112.
- [63] Li C X, Jong R D, Schmid B, Wulf H, Schaepman M E. Changes in grassland cover and in its spatial heterogeneity indicate degradation on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecological Indicators*, 2020, 119: 106641.
- [64] Deblauwe V, Barbier N, Couteron P, Lejeune O, Bogaert J. The global biogeography of semi-arid periodic vegetation patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 2008, 17(6): 715-723.
- [65] Barbier N, Couteron P, Lejoly J, Deblauwe V, Lejeune O. Self-organized vegetation patterning as a fingerprint of climate and human impact on semi-arid ecosystems. *Journal of Ecology*, 2006, 94(3): 537-547.
- [66] von Hardenberg J, Meron E, Shachak M, Zarmi Y. Diversity of vegetation patterns and desertification. *Physical Review Letters*, 2001, 87(19): 198101.
- [67] Leprun J C. The influences of ecological factors on tiger bush and dotted bush patterns along a gradient from Mali to northern Burkina Faso. *CATENA*, 1999, 37(1/2): 25-44.
- [68] Manor A, Shnerb N M. Facilitation, competition, and vegetation patchiness: from scale free distribution to patterns. *Journal of Theoretical Biology*,

- 2008, 253(4): 838-842.
- [69] Rietkerk M, Boerlijst M C, van Langevelde F, Hillerislambers R, de Koppel J V, Kumar L, Prins H H T, de Roos A M. Self-organization of vegetation in arid ecosystems. *The American Naturalist*, 2002, 160(4): 524-530.
- [70] Valentin C, d'Herbès J M, Poesen J. Soil and water components of banded vegetation patterns. *CATENA*, 1999, 37(1/2): 1-24.
- [71] Meron E, Gilad E, von Hardenberg J, Shachak M, Zarmi Y. Vegetation patterns along a rainfall gradient. *Chaos, Solitons & Fractals*, 2004, 19(2): 367-376.
- [72] Getzin S, Erickson T E, Yizhaq H, Rojas M M, Huth A, Wiegand K. Bridging ecology and physics: Australian fairy circles regenerate following model assumptions on ecohydrological feedbacks. *Journal of Ecology*, 2021, 109(1): 399-416.
- [73] Sun G Q, Wang C H, Chang L L, Wu Y P, Li L, Jin Z. Effects of feedback regulation on vegetation patterns in semi-arid environments. *Applied Mathematical Modelling*, 2018, 61: 200-215.
- [74] Meron E. Pattern-formation approach to modelling spatially extended ecosystems. *Ecological Modelling*, 2012, 234: 70-82.
- [75] 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.
- [76] Parra-Rivas P, Fernandez-Oto C. Formation of localized states in dryland vegetation: Bifurcation structure and stability. *Physical Review E*, 2020, 101(5): 052214.
- [77] Lin Y, Han G D, Zhao M L, 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.
- [78] Kéfi S, Rietkerk M, van Baalen M, Loreau M. Local facilitation, bistability and transitions in arid ecosystems. *Theoretical Population Biology*, 2007, 71(3): 367-379.
- [79] van den Elsen E, Stringer L, De Ita C, Hessel R, Kéfi S, Schneider F D, Bautista S, Mayor A, Baudena M, Rietkerk M, Valdecantos A, Vallejo V, Geeson N, Brandt C, Fleskens L, Hemerik L, Panagos P, Valente S, Keizer J, Schwilch G, Riva M J, Sietz D, Christoforou M, Hadjimitsis D, Papoutsas C, Quaranta G, Salvia R, Tsanis I, Daliakopoulos I, Claringbould H, de Ruiter P D. Advances in understanding and managing catastrophic ecosystem shifts in Mediterranean ecosystems. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2020, 8: 561101.
- [80] Heras M M D L, Saco P, Willgoose G, Tongway D. Assessing landscape structure and pattern fragmentation in semiarid ecosystems using patch-size distributions. *Ecological Applications*, 2011, 21(7): 2793-2805.
- [81] Liu Y, Yu X B, Zhao L, Li S X. Evaluating the revegetation by shrub planting in degraded dryland rangeland: perspectives of hydrological and sediment connectivity. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2021, 48: 132-138.
- [82] Okin G, Heras M M L, Saco P, Throop H, Vivoni E, Parsons A, Wainwright J, Peters D. Connectivity in dryland landscapes: shifting concepts of spatial interactions. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2015, 13: 20-27.
- [83] Saco P M, Rodríguez J F, Moreno-de las Heras M, Keesstra S, Azadi S, Sandi S, Baartman J, Rodrigo-Comino J, Rossi M J. Using hydrological connectivity to detect transitions and degradation thresholds: applications to dryland systems. *CATENA*, 2020, 186: 104354.
- [84] Peters D P C, Bestelmeyer B T, Herrick J E, Fredrickson E L, Monger H C, Havstad K M. Disentangling complex landscapes: new insights into arid and semiarid system dynamics. *BioScience*, 2006, 56(6): 491-501.
- [85] Ludwig J A, Bastin G N, Chewings V H, Eager R W, Liedloff A C. Leakiness: a new index for monitoring the health of arid and semiarid landscapes using remotely sensed vegetation cover and elevation data. *Ecological Indicators*, 2007, 7(2): 442-454.
- [86] Mayor Á G, Bautista S, Small E E, Dixon M, Bellot J. Measurement of the connectivity of runoff source areas as determined by vegetation pattern and topography: a tool for assessing potential water and soil losses in drylands. *Water Resources Research*, 2008, 44(10): W10423.
- [87] Heras M M D L, Saco P M, Willgoose G R, Tongway D J. Variations in hydrological connectivity of Australian semiarid landscapes indicate abrupt changes in rainfall-use efficiency of vegetation. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2012, 117(G3): 117.
- [88] Turnbull L, Wainwright J. From structure to function: understanding shrub encroachment in drylands using hydrological and sediment connectivity. *Ecological Indicators*, 2019, 98: 608-618.
- [89] Rodríguez F, Mayor Á G, Rietkerk M, Bautista S. A null model for assessing the cover-independent role of bare soil connectivity as indicator of dryland functioning and dynamics. *Ecological Indicators*, 2018, 94: 512-519.
- [90] Mayor A G, Bautista S, Rodríguez F, Kéfi S. Connectivity-mediated ecohydrological feedbacks and regime shifts in drylands. *Ecosystems*, 2019, 22(7): 1497-1511.
- [91] Bautista S, Mayor Á G, Bourakhouadar J, Bellot J. Plant spatial pattern predicts hillslope runoff and erosion in a semiarid Mediterranean landscape. *Ecosystems*, 2007, 10(6): 987-998.
- [92] Rietkerk M, van de Koppel J. Regular pattern formation in real ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 2008, 23(3): 169-175.