DOI: 10.20103/j.stxb.202405111068
胡甜,彭文英,任艳姣,张鹏岩.人类活动-气候变化影响下植被生态系统稳态转换研究进展.生态学报,2025,45(9):4120-4130.
Hu T, Peng W Y, Ren Y J, Zhang P Y.Regime shifts of vegetation ecosystems driven by human activities and climate change: a review.Acta Ecologica Sinica,2025,45(9):4120-4130.

人类活动-气候变化影响下植被生态系统稳态转换研究进展

胡 甜[1,2,*],彭文英[1],任艳姣[1,2],张鹏岩[1]
1 首都经济贸易大学 城市经济与公共管理学院,北京 100070
2 首都经济贸易大学城市群系统演化与可持续发展的决策模拟北京市重点实验室,北京 100070

摘要:人类活动和气候变化对植被内部组分的相互作用和反馈机制产生显著而持续的影响,导致植被生态系统状态发生变化。目前围绕植被生态系统多稳态及稳态转换已经形成一系列理论和实证层面的成果。以人类活动和气候变化为特定干扰域,对植被生态系统稳态转换的理论基础演变进行综述,并从机理层面解析植被结构-功能-状态响应过程;系统梳理植被稳态转换的阈值效应,识别出可能指示生态阈值的驱动力-响应关系;最后,从临界域视角整合植被生态系统稳态转换的信号特征,包括临界慢化、空间关系异常和斑块规律性构型等。在对目前研究不足和未来研究重点进行归纳分析的基础上,主张基于阈值的植被生态系统管理路径,但需要建立在认知植被临界响应机制和非线性自组织规律的前提之上。

关键词:多稳态;临界响应;生态阈值;气候变化适应;生态系统管理

Regime shifts of vegetation ecosystems driven by human activities and climate change: a review

HU Tian[1,2,*], PENG Wenying[1], REN Yanjiao[1,2], ZHANG Pengyan[1]
1 *School of Urban Economics and Public Administration, Capital University of Economics and Business, Beijing* 100070, *China*
2 *Capital University of Economics and Business Beijing Key Laboratory of Megaregions Sustainable Development Modelling, Beijing* 100070, *China*

Abstract: In the context of human activities and climate change, understanding the regime shifts in vegetation ecosystems, particularly during degradation and restoration processes, is of paramount importance. Despite a series of studies indicating that human activities and climate change have led to significant changes in the interactions and feedback mechanisms within vegetation ecosystems, uncertainties still remain regarding the critical response and ecological threshold. Here, a systematic review is conducted based on the findings of prior studies. Firstly, we synthesize the theoretical understanding of ecosystem regime shifts, defined as transformations from linear and equilibrium states to nonlinear and dynamic non-equilibrium states. Simultaneously, the biophysical structure and function of vegetation are used to elucidate the underlying mechanisms of regime shifts within ecosystems. Secondly, we analyze the threshold effects within vegetation ecosystems and sort out potential driver-response curves that might lead to the occurrence of ecological threshold. Finally, the signaling features of vegetation under regime shifts are organized to include the critical slowing phenomenon, spatial relationship anomalies, and regular patches. In light of the existing research gaps and the identified future research focuses, this study promotes that the management of vegetation based on thresholds ought to be grounded on the understanding of the critical response

基金项目:北社科重点项目(24LLGLB109);北京市教委一般项目(SM2024100380)
收稿日期:2024-05-11; **网络出版日期**:2025-03-03
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: tianahu@ cueb.edu.cn

mechanisms and nonlinear self-organizing processes occurring within ecosystems.

Key Words: alternative stable states; critical responses; ecological threshold; climate change adaptation; ecosystem management

植被是陆地生态系统的重要组成部分,同时也是人类活动和气候变化响应研究的关键单元。探究人类活动和气候变化影响下植被生态系统的自组织规律是前沿科学议题[1]。一方面,人类活动和气候变化显著而持续影响全球和局地尺度植被,是植被结构和功能变化加速的重要原因[2]。另一方面,植被生态系统提供维持碳氧平衡、降温、生物多样性等多种功能,在气候变化适应和人类可持续发展中发挥重要作用[3]。目前围绕植被响应人类活动和气候变化的基础理论和方法体系已经得到长足发展,但对其临界域的非线性自组织规律还未能清晰认知。

稳态转换理论拓展了植被生态系统在引力域边界的生态过程,是探究植被响应人类活动和气候变化临界规律的前沿理论。人类活动和气候变化影响下植被结构和功能会发生实质性、根本性的变化,植被生态系统会从一种相对稳定状态进入另外一种状态。学者们将植被状态转变前后的不同态势(regime)定义为稳态,并逐步提出存在多个“替代稳态”,即多稳态[4—5]。目前围绕植被多稳态以及稳态转换已经形成一些研究成果,包括在现象层面诊断稳态转换的信号特征、识别生态阈值,以及在机制层面进行稳态转换的生态学解释,探究植被结构和功能的内部反馈等等[6—8]。

本文以人类活动和气候变化为干扰域,对植被生态系统稳态转换的相关研究成果进行系统梳理,包括对稳态转换的理论基础演变进行总结概述,并从机理层面解析植被结构-功能-状态响应过程;系统梳理植被稳态转换的阈值效应,并识别指示生态阈值的驱动力-响应关系;从临界域视角整合植被生态系统稳态转换的信号特征。通过对目前研究不足和未来研究重点的探讨,以期为国土空间生态修复实践中植被生态系统阈值管理提供科学依据。

1　人类活动-气候变化影响下植被生态系统稳态转换的理论认知

1.1　植被生态系统稳态转换的理论基础演变

围绕植被稳态转换的理论认知整体上经历了从线性、单一平衡态,向非线性、多平衡态到动态非平衡态的转变。从最经典的生态演替理论到复杂系统的耗散结构,再到当下备受关注韧性范式的动态非平衡理论,植被结构和功能可能处于一系列完全不同状态的观点被广泛认可(图 1)。目前已经形成多种假设和研究框架,涉及生态学、物理学、工程学和复杂系统科学等多个学科领域。

经典平衡生态学的生态演替理论在很长一段时期内作为主流被关注[9],强调植被受到干扰后的演替路径是具有方向和可预测的。其假设条件是植被生态系统通过内部要素的线性变化过程完成自我调节,并被约束于某个单一稳定状态(climax)[10]。以生态演替理论为指导,人们长期寻找植被结构和功能线性变化的证据,探讨干扰胁迫下维持植被状态稳定的路径。但现实的观测结果却无法支持平衡态和线性变化过程的假设,因此学者们开始尝试对生态演替理论进行修正[11]。特别是在 20 世纪 90 年代,Ellis 提出持续多平衡模型,带动了“新草原生态学”的发展[12]。

近现代复杂系统科学发展提出了耗散结构理论[13],为理解植被的非线性反馈提供了新的依据。植被是具有耗散结构的复杂适应系统成为共识[14]。依据耗散结构理论,植被生态系统能够通过自组织维持宏观状态稳定,但其微观组分及其结构可能呈现异质性;当微观组分的相互作用达到一定的阈值条件,植被生态系统的宏观状态也会发生转变,即发生相变。植被稳态转换可以通过要素自组织的产生条件、动力机制和产生途径进行认识。涨落导致有序,植被稳态转换通常伴随着熵的变化,是旧的结构不断消散和新的耗散结构不断形成的过程[15]。耗散的植被生态系统可能表现出呼吸和蒸腾作用增强,能量流通和物质循环路径增多,生物

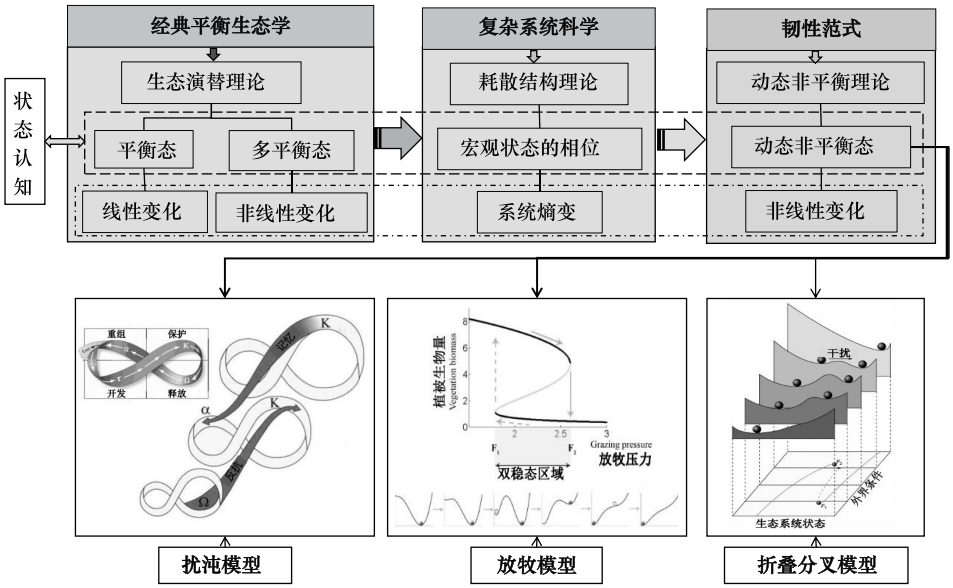

图 1 植被生态系统稳态转换的理论基础

Fig.1 Theoretical framework concerning the regime shift of vegetation ecosystem

图中扰沌模型参考 Gundersonand 和 Holling[22];放牧模型参考 Kéfi 等[25],曲线表示植被生物量与放牧压力的函数关系,F1 和 F2 限定了两种稳定状态共存的参数空间,即双稳态区域;球代表植被生态系统,球的位置代表随着放牧压力增大,植被生态系统的状态差异。折叠分叉模型参考 Scheffer 等[26],球代表植被生态系统

量和生物多样性特征也随之增大[16]。

当前蓬勃发展的韧性范式以“球盆”模型和适应性循环模型为理论基础,强调动态非平衡特性和阈值效应,为理解植被生态系统的稳态转换提供了临界域的理论视角[17—18]。其中,动态非平衡态是相对“平衡态”而言,用来描述系统稳态转换的一系列过程。传统研究主张人类活动和气候变化因子的微小变化会导致植被结构和功能的微小变化。然而,动态非平衡态理论认为很小的干扰可能会导致植被跨越阈值发生剧烈变化[19]。学者们围绕湖泊、森林、草地等开展了大量临界过程的研究,发现了植被结构和功能存在临界域的诸多证据[20—21]。其中有一些理论模型被大量借鉴(图 1)。首先,扰沌模型是传统适应性循环理论在多尺度的层级演变,将植被稳态转换过程描述为开发(γ)、保护(k)、释放(Ω)、和重组(α)四个不同状态,并识别在空间和时间尺度上通过记忆和反抗形成的扰沌现象[22]。依据扰沌模型,植被在不同状态转变的生态阈值,以及不同状态环之间的嵌套点是需要重点关注的。其次是在草地生态学领域应用广泛的放牧模型,最早由 Noy 提出[23],用于刻画植被生长与食草动物捕食的关系,后经多位学者完善[24—25]。放牧模型关注植被多种稳定状态共存的现象,并尝试进行动力学机制的解释。依据放牧模型,放牧压力是导致植被稳态转换的动力,可能呈现图中 A 到 F 的多种转变路径。折叠分叉模型[26]是目前最广泛认可的理论框架,提出植被对初始条件的路径依赖和滞后效应。植被生态系统本身存在恢复力等固有属性的差异,表现为引力域大小不同。外部人类活动和气候条件会改变引力域但并不会影响植被生态系统的理想平衡状态。整体上,三种理论模型的侧重点各有不同,在不同学科领域内应用的假设条件存在差异。

1.2 植被生态系统结构-功能-状态响应机理

植被生态系统响应人类活动和气候变化驱动力的过程关联植被、土壤、大气、社会经济等多个界面的复杂相互作用,从机理上可解析为植被物理过程和化学生物过程的非线性变化;当变化超过一定范围,植被生态系统可能发生多种状态之间的转换,并显化为一系列退化或恢复过程(图 2)。理解人类活动和气候变化影响下植被结构与功能的非线性变化规律是识别稳态转换的关键[27]。

植被生态系统响应人类活动和气候变化的作用具有时空尺度的差异。一般情况下,气候变化通过改变环

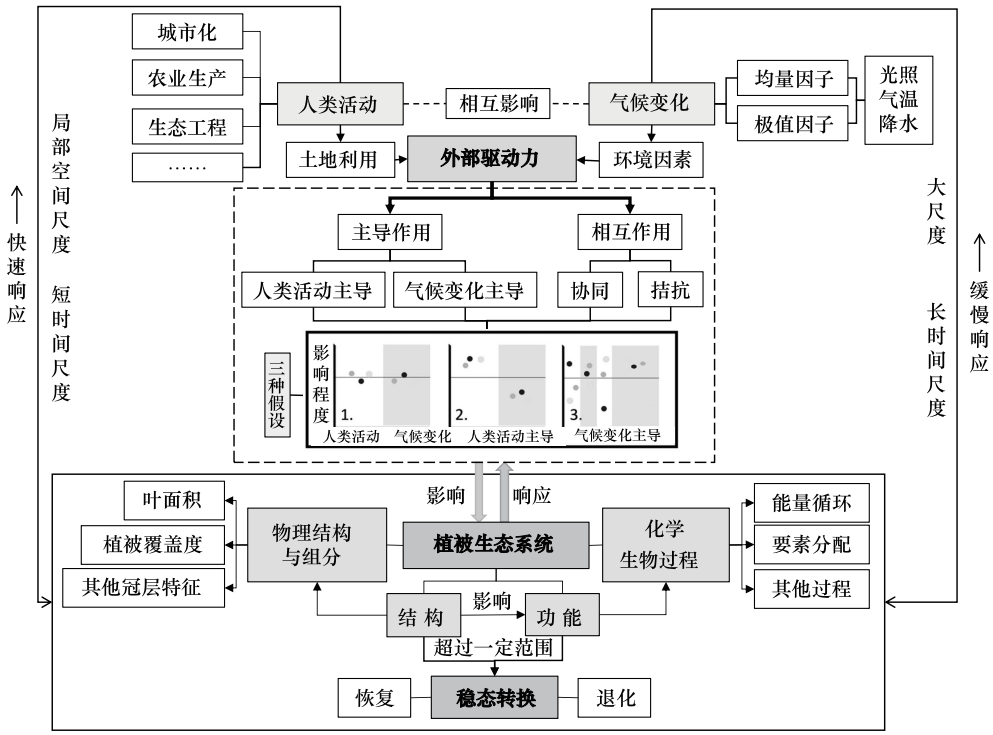

图 2　人类活动-气候变化驱动力作用下植被生态系统的结构-功能-状态响应过程

Fig.2　The mechanism through which human activities and climate change impact the vegetation ecosystem regarding to its structure, function, and state shift

境因素对全球、区域等较大空间尺度植被产生长期影响。光照、温度、降水等气候均量因子直接影响植被的能量循环和要素分配过程,显化为植被结构和功能的缓慢渐变响应,并呈现滞后效应[28—29]。气候变暖影响下植被生长紊乱、与物候特征不一致的变绿现象已在全球被观测[30—31]。少数情况下,气候因子极端值引发的极端气候事件,如暴雨、洪水、寒潮等也可能导致瞬时的灾变后果,直接影响植被物种格局和功能特征。如极端高温引起叶片脱落,长期影响植被生产力[32—33];洪水淹没直接造成植被根系腐烂死亡。植被对气候因子响应的尺度和滞后效应是导致负反馈产生的重要原因。研究证据表明不同时空尺度植被对气候因子响应具有不确定性。如以月为单位进行观测,气温是主要的驱动力,以年为单位植被对降水响应显著[34]。此外,区域环境限制作用导致植被响应差异性。如高温在高纬度地区会促进植被生长,而在低纬度地区则会抑制植被初级生产力[35]。滞后性体现在植被生长过程的响应慢于气候因子的变化。相关研究显示滞后时间通常在 3 个月左右[36—37]。

相比气候驱动因子,人类活动通过土地利用在较短时间内更为直接改变局域植被的演替格局。已有研究中考虑的人类活动因子包括城市化、农业生产、生态工程等[38—39]。地表水热环境在人类活动的作用下发生改变,可能导致植被适生区的迁移。人类活动行为模式同样影响植被覆被格局。为解决极端降雨导致的城市内涝问题,规划中通常采用减少建设用地,增加公园绿地等方式对地表径流进行调节,一定程度上提高了城市中植被覆被[40]。近些年来国土空间生态修复工程的开展引发对其生态效应的关注。多数研究认为人类主导的生态修复工程有利于植被进入正向循环的自组织过程。如云南天保工程的实施很大程度上促进了植被净初级生产力的增加,是增加碳汇的主要途径[41]。但也有研究指出目前的生态工程实践可能会削弱长期的生态福祉[42]。

此外,人类活动和气候变化对植被生态系统的影响存在相互作用,表现为协同和拮抗。人类活动对陆地表层环境的塑造,与局地微气候相互作用,通过影响物质能量的再分配过程直接改变植被物理结构与组分[43]。一方面,人类活动排放的温室气体、植被砍伐、过度放牧等关联气候变化过程,协同作用于植被的物理

化学过程。如,城市化的热岛效应改变局域环境气候条件,强化温度升高的影响作用[44];人类活动和气候变化协同作用明显提升森林火灾的发生率[45]。另一方面,人类活动和气候变化的相互作用可能表现为拮抗,即作用方向相反。如,植树造林可以增加碳汇,缓解气候变化对植被产生的负面影响;农业灌溉有利于植被生长,但当同时出现极端高温事件,则容易导致土壤次生盐碱化,抑制植被生长[46]。人类活动和气候变化对植被影响存在程度的差异,对应主导驱动和相互作用的几种不同假设[47]。如研究发现三北地区植被生产力的变化主要由气候变化驱动,生态修复工程的影响仅占 23%[48]。

当人类活动和气候变化的影响达到一定条件,或植被内部多种相互作用的非线性变化超过一定范围,植被反馈机制可能发生变化,呈现退化或恢复的多种状态。全球范围多个案例发现人类活动和气候变化影响下植被结构-功能-状态响应的规律[49—51]。如干扰因子的变化幅度过大、胁迫时间过长,或短期干扰过强,植被生态系统的结构和功能会发生质变,从健康稳定状态转变为退化不稳定状态[52]。人类活动干扰频繁的草地呈现出功能的非线性动态反馈,发生退化[53]。长期处于降雨减少环境的植被抵抗力和恢复力明显低于相对湿润地区[54]。《全国生态脆弱区保护规划纲要》中提出脆弱区植被多处于相变的临界状态,对人类活动和气候变化干扰敏感,在空间上表现为结构或功能的不稳定位移。

2 人类活动-气候变化影响下植被生态系统稳态转换的阈值效应

植被生态系统发生稳态转换时一些状态变量可能呈现明显阈值效应。即驱动因子与植被结构和功能之间的非线性关系发生了显著、不可逆变化,在一定范围内指示植被生态系统整体的状态转换。

2.1 植被生态系统稳态转换的状态变量

综述已有研究,植被状态变量的选择路径包括基于生态系统综合评估的属性指标和基于驱动力响应关系的单一指标等[55—56]。生态系统综合评估包括广义上的生态系统服务评估、生态安全格局、生态健康、生态承载力以及近些年热点的脆弱性、韧性评估等。单一指标多通过微观实验观测,宏观模型模拟,以及驱动力响应关系的耦合特征分析获取。植被覆盖度和生产力指标因其明显的阈值效应,在很多研究中作为植被生态系统稳态转换的指示器。

首先,植被生产力对人类活动和气候变化的响应敏感,达到一定阈值条件,会引发植被生态系统的稳态转换。Odum[57]最早根据全球植被总初级生产力的变化情况,提出森林和草地状态转换的生产力阈值,至今还是生态退化研究中重要的参考标准。当初级生产力降低幅度在 3650—1095 $gm^{-2}a^{-1}$时会发生森林退化为灌草,当变化范围在 182.5—36.5 $gm^{-2}a^{-1}$时会发生植被向沙漠退化。植被生产力指标的变化同时揭示其抵御扰动的能力变化[58]。近期欧洲的一项实验证明净初级生产力变化超过 10%会发生无法逆转的稳态转换[59]。国内学者采用净初级生产力变化的 40%、60%、80%进行植被生态系统适应状态的划分[60]。

植被生态系统缓慢变化到临界状态的过程中,还存在植被物理结构对环境胁迫的临界响应[61]。植被覆盖度成为指示稳态转换的关键状态变量。研究表明植被覆盖度的增加能促进区域生态系统服务提升,并存在约 32%—44%的阈值效应[62]。国家技术规程(GB/T 24255—2009)中以植被覆盖度的 10%、30%和 50%对草地沙化的几种状态作了明确规定。Rayden 等[63]将冠层覆盖大于 30%的植被识别为原始森林,并进一步根据理论最大生物量的百分比设置阈值将森林划分为四类不同状态,认为在 50%—80%范围时森林具有强恢复力,25%—50%需要人工措施才能恢复,<25%为完全不能恢复。非洲地区一项研究认为植被覆盖度小于 60%就发生了森林向草原的退化[64]。

2.2 基于驱动力-响应关系的生态阈值

生态阈值是指植被在不同状态之间连续或跃迁转换时其状态变量的值或范围[65—66]。在星球边界框架、安全空间以及承载力研究中,生态阈值多被视为静态环境因子的范围。人类活动和气候变化干扰域下,生态阈值可能以点(阈值点)或连续带(阈值带)的形式呈现。已有研究对生态阈值的识别多是基于理论上植被状态指标偏离原有状态条件的检测,通过模型模拟将系数发生变化的拐点或分叉点作为临界点[67—68]。常采用

的检测方法包括分段线性回归、阶跃函数、通用模型等[69—71]。不同的模型方法,拟合得到的生态阈值理论值可能存在很大的差异。

人类活动和气候变化驱动力影响下植被状态变量的非线性变化是识别生态阈值的重要前提,但并非所有的驱动-响应关系都能检测到生态阈值。Ratajczak 等[72]总结了响应驱动因子显化生态阈值的三种可能规律(图 3),提出(1)当驱动力呈现单一方向变化时,(2)驱动力呈现突然且持续变化时,(3)驱动力呈现突然但短暂变化时,植被生态系统最有可能发生稳态转换,在这些情况下很大概率能诊断到生态阈值。而当驱动力未呈现明显的单一变化方向时,植被稳态转换通常难以提前观测,显现出生态阈值的概率较小。例如,在热带雨林地区的研究发现森林响应持续干旱时呈现连续渐变状态,很难检测到生态阈值[73]。除了单一驱动因子,在现实中通常存在多种人类活动和气候变化驱动因子相互作用的情况。因此,需要考虑不同类型驱动因子协同与拮抗作用共同影响植被的情况。

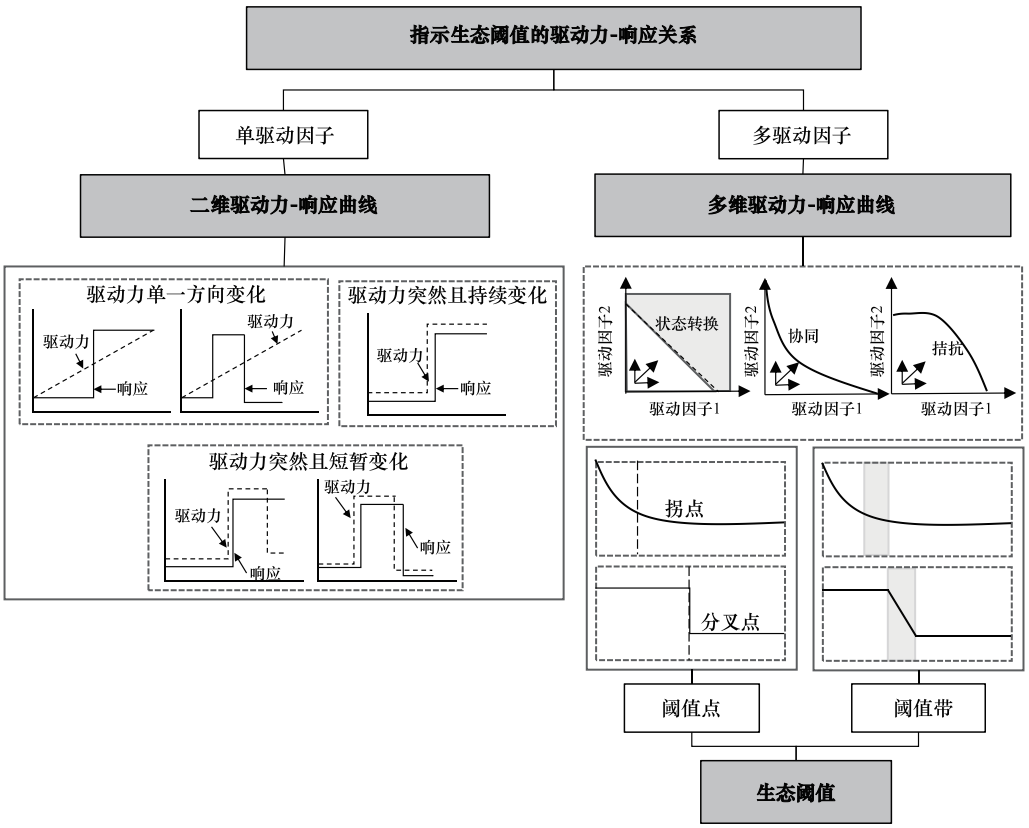

图 3　指示生态阈值的驱动力-响应曲线

Fig.3　Ecological thresholds and the relationship between human-climatic drivers and ecosystem responses

参考 Ratajczak 等[72]

依据驱动力-响应关系的不同,植被生态阈值分为分类阈值和间断点阈值两种类型[74]。分类阈值指的是植被状态变量在某个值两边时显示为不同的组态,一般采用判别分析或分类树回归等方法可以获取。间断点阈值一般通过分段回归方法识别。中国环境科学研究院新建立的“生态阈值与稳态转换案例数据库”,包含了约 60 个典型的生态阈值案例[75]。其案例区多集中在中国西部干旱区和青藏高原区,几乎都是依据驱动力-响应曲线的拐点位置进行植被生态阈值的判别。

3　人类活动和气候变化影响下植被生态系统稳态转换的信号特征

植被生态系统在稳态转换临界域可能会产生一些特殊的规律。综述已有研究中植被稳态转换的信号特征,总体有三大类(图 4)。一是基于统计学的减速或慢化现象,如植被状态变量的恢复速率降低可以作为稳

态转换的信号[76]。另外,临界状态植被前期积累的干扰会增加状态变量的方差,甚至随机干扰强烈的情况下会产生闪烁现象。二是植被结构与功能的空间特征会发生明显变化,如空间自相关性增强、双峰现象、连通性发生变化等。研究显示当森林响应气候变化达到死亡临界点时,相邻单元植被覆盖指数的空间自相关会异常地高[77]。植被发生退化或恢复状态转变时,净初级生产力的时间变异性和自相关性也会增加[78]。三是植被物理结构的形态特征发生变化,如光谱率、斑块化构型等。当植被在适宜尺度上通过自组织形成高度自相似斑块时,很可能处于退化或恢复状态转换的临界点[79]。在干旱地区,均质化稀疏植被可能表征荒漠状态的显现,但最终还是由水分和养分等资源的分配决定[80]。目前植被生态系统稳态转换信号特征识别多基于系统动力学原理的统计方法,包括时间变异模型、非参数扩散-跳跃模型、空间自相关模型等。此外,还涵盖一些基于光谱分析和阈值检测的模型方法等。

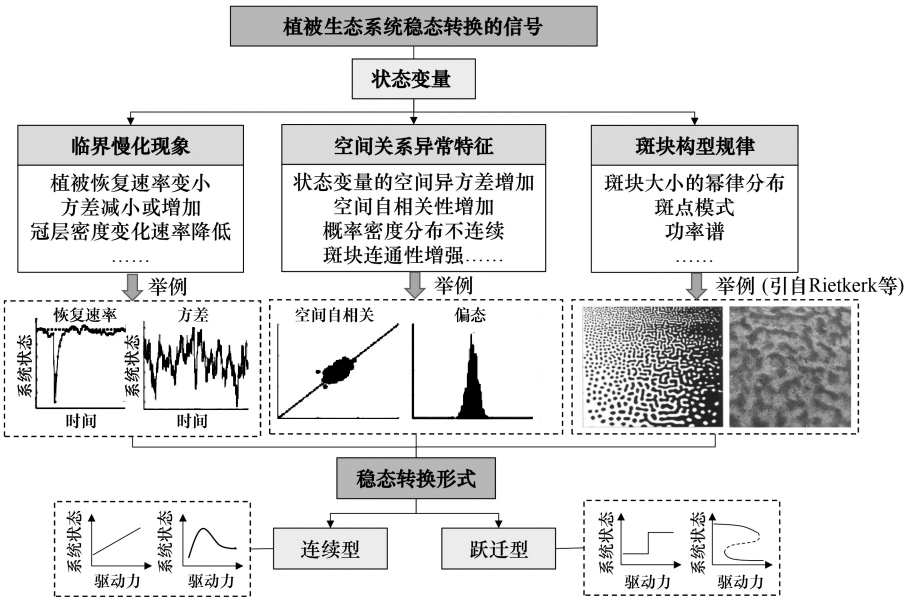

图 4 植被生态系统稳态转换的信号特征

Fig.4 Response signal of regime shift within vegetation ecosystem

植被生态系统稳态转换的信号特征由反馈机制决定,可能表现出连续或突变的信号形式。人类活动和气候变化驱动力与植被生态系统相互作用导致正反馈和负反馈的产生。其中正反馈会放大人类活动和气候变化的作用,是导致植被发生稳态转换的原因,负反馈则负责维持植被状态的稳定[81]。植被生态系统稳态转换的响应信号依赖其内部的反馈机制,可能以逐渐变化或突然、不连续的形式呈现。例如,森林会随气温和降雨条件改变经历多种连续变化的替代状态。由于环境限制因子往往具有滞后效应,植被生态系统在多个替代状态之间会呈现分叉或跃迁现象。Scheffer 等[26]建立的折叠分岔理论模型描述了植被生态系统在临界域的跃迁,被很多学者用于解释植被退化和恢复的不可逆性[82]。

4 讨论与结论

4.1 研究不足与展望

人类活动和气候变化主要驱动因子作用下,植被生态系统稳态转换是重要的研究主题,已经形成一系列研究成果。但由于植被物理结构组分和生物化学过程的复杂性,完整描述其稳态转换过程和轨迹是困难的。理论上,植被生态系统始终处于不断变化且永远无法达到平衡态的动态过程中,并在长时间尺度上处于开发、保护、释放和重组的适应性循环过程中[83—84]。在实践中,植被多稳态是否存在仍然有讨论的空间。从理论走向实证,从方法到管理应用,亦有诸多需要探讨的问题。

首先,在理论层面,动态非平衡理论作为稳态转换研究的前沿基础,在多个学科领域中得到广泛应用。但由于假设条件不同,存在方法冗余、认知角度多样、无法整合到同一体系等方面的问题。植被多稳态研究主题下的稳态转换、引力域、生态阈值、临界点等概念虽然有重要的理论价值,但存在较难界定和识别的问题,在方法论层面还需要完善。

其次,临界域植被的非线性响应特征能够为稳态转换研究和实践提供很好的切入视角,但目前识别的响应信号是植被生态系统发生稳态转换的必要但非充分条件[85]。有结果显示一些地区的退化植被表现出低韧性和即将发生稳态转换的信号特征,但实际并未跨越临界点[77]。此外,只有特定的植被结构和功能指标能够作为状态变量显化生态系统稳态转换过程,但由于局地环境条件的影响,同一指标面对不同驱动力作用呈现的阈值效应不一致,导致临界响应信号存在诸多不确定性。在此方面,植被物理结构与化学生物过程指标相结合,能够更有效解释植被生态系统在临界域的反馈机制。

第三,诊断植被生态系统临界响应的生态阈值是研究难点。目前植被生态阈值的检测方法比较单一,多是通过统计学上模型系数的检验找到发生转变的拐点或分叉点。一方面,不同模型拟合得到的理论值可能存在较大差异,导致生态阈值的不确定性较大。另一方面,用于检测生态阈值的数学模型的生态学意义不明确,很难基于实际情境进行准确预测。基于此,一些学术组织、研究团队通过整理已有研究成果,通过构建案例库,形成样板模式,以期将生态阈值纳入环境管理实践中。从国际韧性联盟生态阈值在线数据库,中国生态阈值与稳态转换案例数据库,到预警信号工具库等,普遍存在研究对象类型较少、限制在特定地区、规律缺少普适性等问题。

最后,人类活动和气候变化是影响生态系统结构和功能主要的驱动因素,但并不一定是作为负向干扰因子存在,还可能带来正向的作用结果,即植被可能处于生态恢复的循环过程中。当植被生态系统处于正向循环,植被呈现出稳定性高、适应能力强等特点。目前对人类活动和气候变化正向干扰作用下植被生态系统的过渡性演变过程及临界响应规律研究不足,无法满足国土空间全域保护修复的现实需求。在有限的自然资源和人类社会多目标权衡决策背景下,基于生态阈值的植被生态系统管理是协调人地关系与适应气候变化的有效路径。

4.2　结论

人类活动和气候变化对植被生态系统内部组分的相互作用和反馈机制产生显著而持续的影响,从机理上解析为植被物理过程和化学生物过程的非线性变化。依据动态非平衡前沿范式,当人类活动和气候变化的影响达到一定条件,或植被内部多种相互作用的非线性变化超过一定范围,植被的反馈机制可能发生变化,导致其在多种状态之间转换,呈现退化或恢复的一系列过程。

植被生态系统响应人类活动和气候变化的作用具有时空尺度的差异。一般情况下,气候变化通过改变环境因素对植被产生长期影响。即,在较大空间尺度上气候是植被格局的主要驱动因素。人类活动则在小尺度上起到筛选作用,主要通过土地利用在较短时间内更为直接改变植被的演替格局、限制脆弱植被的生态位。人类活动和气候变化对植被生态系统的影响还存在相互作用,表现为协同和拮抗。

人类活动和气候变化影响下植被生态系统稳态转换的临界响应有两个关键问题需特别关注。一是植被稳态转换过程中的状态变量特征。识别哪些关键指标的变化构成了植被生态系统稳态转换的证据,能够为人类他组织手段干预植被退化或恢复过程提供时间和空间。二是植被生态系统在特定环境或气候胁迫下的响应阈值。生态阈值广泛存在于植被生态系统和生态过程中,阈值识别是揭示植被临界反馈机制的关键步骤,为建立预警机制提供科学依据。

参考文献(References):

[1] 刘亚群, 吕昌河, 傅伯杰, 于伯华. 中国陆地生态系统分类识别及其近 20 年的时空变化. 生态学报, 2021, 41(10): 3975-3987.

[2] Mottl O, Flantua S G A, Bhatta K P, Felde V A, Giesecke T, Goring S, Grimm E C, Haberle S, Hooghiemstra H, Ivory S, Kuneš P, Wolters S, Seddon A W R, Williams J W. Global acceleration in rates of vegetation change over the past 18, 000 years. Science, 2021, 372(6544):

860-864.
[3] 刘纪远, 邵全琴, 黄麟. 大尺度土地利用变化对全球气候的影响. 中国基础科学, 2015, 17(3): 32-39.
[4] Holling C S. Resilience and stability of ecological systems. Annual Review of Ecology and Systematics, 1973, 4: 1-23.
[5] Flores B M, Montoya E, Sakschewski B, Nascimento N, Staal A, Betts R A, Levis C, Lapola D M, Esquível-Muelbert A, Jakovac C, Nobre C A, Oliveira R S, Borma L S, Nian D, Boers N, Hecht S B, Ter Steege H, Arieira J, Lucas I L, Berenguer E, Marengo J A, Gatti L V, Mattos C R C, Hirota M. Critical transitions in the Amazon forest system. Nature, 2024, 626(7999): 555-564.
[6] Xu L, Patterson D, Levin S A, Wang J. Non-equilibrium early-warning signals for critical transitions in ecological systems. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2023, 120(5): e2218663120.
[7] 赵东升, 张雪梅. 生态系统多稳态研究进展. 生态学报, 2021, 41(16): 6314-6328.
[8] 邱乐丰, 吕豪豪, 虞舟鲁, 祝锦霞, 潘艺, 吴绍华. 杭州湾围垦耕地土壤生态系统服务变化特征及阈值分析. 中国土地科学, 2023, 37(7): 114-124.
[9] Clements F E. Nature and structure of the climax. The Journal of Ecology, 1936, 24(1): 252.
[10] Pulsford S A, Lindenmayer D B, Driscoll D A. A succession of theories: purging redundancy from disturbance theory. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 2016, 91(1): 148-167.
[11] Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science, 1978, 199(4335): 1302-1310.
[12] Ellis James E, Swift David M. Stability of African pastoral ecosystems: alternate paradigms and implications for development. Journal of Range Management, 1988, 41(6): 450-459.
[13] Prigogine I. Time, structure, and fluctuations. Science, 1978, 201(4358): 777-785.
[14] Levin S A. Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems. Ecosystems, 1998, 1(5): 431-436.
[15] 王玉明. 地理环境演化趋势的熵变化分析. 地理学报, 2011, 66(11): 1508-1517.
[16] 黄宝荣, 欧阳志云, 郑华, 王效科, 苗鸿. 生态系统完整性内涵及评价方法研究综述. 应用生态学报, 2006, 17(11): 2196-2202.
[17] Higgins S I, Conradi T, Kruger L M, O'Hara R B, Slingsby J A. Limited climatic space for alternative ecosystem states in Africa. Science, 2023, 380(6649): 1038-1042.
[18] 鲁庆奥, 孙小平, 顾峰雪, 张远东, 刘世荣. 生态学中韧性的概念范畴及表征方法. 陆地生态系统与保护学报, 2023(4): 66-73.
[19] Walker, H., David Salt, Richa A., Christina V. Resilience thinking: sustaining ecosystems and people in a changing world. Washington: Island Press, 2006.
[20] Scheffer M, Carpenter S R. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. Trends in Ecology & Evolution, 2003, 18(12): 648-656.
[21] 林丽,兰玉婷,李本措,司梦可,樊博,张法伟,李以康,曹广民,李杰霞.高寒嵩草草甸稳态特征及退化演替过程.生态学报,2024,44(22): 10178-10188.
[22] Gunderson L H & Holling C S. Panarchy: understanding transformations in human and natural systems.Washington: Island Press, 2002.
[23] Noy-Meir I. Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. The Journal of Ecology, 1975, 63(2): 459.
[24] Beisner, B. E., Daniel T., Haydon, Kim Cuddington. Alternative stable states in ecology. Frontiers in Ecology and the Environment, 2003, 1: 376-382.
[25] Kéfi S, Holmgren M, Scheffer M. When can positive interactions cause alternative stable states in ecosystems? Functional Ecology, 2016, 30(1): 88-97.
[26] Scheffer M, Carpenter S, Foley J A, Folke C, Walker B. Catastrophic shifts in ecosystems. Nature, 2001, 413(6856): 591-596.
[27] 王志恒, 刘玲莉. 生态系统结构与功能: 前沿与展望. 植物生态学报, 2021, 45(10): 1033-1035.
[28] Coulon N, Elliott S, Teichert N, Auber A, McLean M, Barreau T, Feunteun E, Carpentier A. Northeast Atlantic elasmobranch community on the move: Functional reorganization in response to climate change. Global Change Biology, 2024, 30(1): e17157.
[29] 刘英, 雷少刚, 李心慧, 王藏姣, 宫传刚. 干旱矿区植被引导型修复中干旱阈值的生态机制. 煤炭学报, 2023, 48(6): 2550-2563.
[30] Piao S L, Wang X H, Park T, Chen C, Lian X, He Y, Bjerke J W, Chen A P, Ciais P, Tømmervik H, Nemani R R, Myneni R B. Characteristics, drivers and feedbacks of global greening. Nature Reviews Earth & Environment, 2020, 1: 14-27.
[31] Yan Y C, Piao S L, Hammond W M, Chen A P, Hong S B, Xu H, Munson S M, Myneni R B, Allen C D. Climate-induced tree-mortality pulses are obscured by broad-scale and long-term greening. Nature Ecology & Evolution, 2024, 8(5): 912-923.
[32] Magnani F, Mencuccini M, Borghetti M, Berbigier P, Berninger F, Delzon S, Grelle A, Hari P, Jarvis P G, Kolari P, Kowalski A S, Lankreijer H, Law B E, Lindroth A, Loustau D, Manca G, Moncrieff J B, Rayment M, Tedeschi V, Valentini R, Grace J. The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. Nature, 2007, 447(7146): 848-850.
[33] Lin M Y, Horowitz L W, Xie Y Y, Paulot F, Malyshev S, Shevliakova E, Finco A, Gerosa G, Kubistin D, Pilegaard K. Vegetation feedbacks during drought exacerbate ozone air pollution extremes in Europe. Nature Climate Change, 2020, 10: 444-451.
[34] Gao W D, Zheng C, Liu X H, Lu Y D, Chen Y F, Wei Y, Ma Y D. NDVI-based vegetation dynamics and their responses to climate change and human activities from 1982 to 2020: a case study in the Mu Us Sandy Land, China. Ecological Indicators, 2022, 137: 108745.

[35] Yuan M S, Zhu Q A, Zhang J, Liu J X, Chen H, Peng C H, Li P, Li M X, Wang M, Zhao P X. Global response of terrestrial gross primary productivity to climate extremes. Science of the Total Environment, 2021, 750: 142337.

[36] Wu D H, Zhao X, Liang S L, Zhou T, Huang K C, Tang B J, Zhao W Q. Time-lag effects of global vegetation responses to climate change. Global Change Biology, 2015, 21(9): 3520-3531.

[37] 马云飞,何全军,张月维,石艳军,李建平,袁福香.气候因子和人类活动对松辽流域植被叶面积指数动态的影响.生态学报,2024,44(5): 2043-2056.

[38] Fang G J, Sun X, Liao C, Xiao Y, Yang P, Liu Q H. How do ecosystem services evolve across urban-rural transitional landscapes of Beijing-Tianjin-Hebei region in China: patterns, trade-offs, and drivers. Landscape Ecology, 2023, 38(4): 1125-1145.

[39] Li C J, Fu B J, Wang S, Stringer L C, Zhou W X, Ren Z B, Hu M Q, Zhang Y J, Rodriguez-Caballero E, Weber B, Maestre F T. Climate-driven ecological thresholds in China's drylands modulated by grazing. Nature Sustainability, 2023, 6: 1363-1372.

[40] Meerow S, Newell J P, Stults M. Defining urban resilience: a review. Landscape and Urban Planning, 2016, 147: 38-49.

[41] 鲁韦坤, 李蒙, 程晋昕, 窦小东. 基于 BEPS 模型的云南省碳源/汇时空特征及其适用性分析. 生态学报, 2024, 44(4): 1441-1455.

[42] Foley J A, DeFries R, Asner G P, Barford C, Bonan G, Carpenter S R, Chapin F S, Coe M T, Daily G C, Gibbs H K, Helkowski J H, Holloway T, Howard E A, Kucharik C J, Monfreda C, Patz J A, Prentice I C, Ramankutty N, Snyder P K. Global consequences of land use. Science, 2005, 309(5734): 570-574.

[43] 杨新国, 刘春虹, 王磊, 陈林, 王兴, 曲文杰, 宋乃平. 荒漠草原生态恢复与重建: 人工植被推动下水分介导的系统响应、生态阈值与互馈作用. 生态学报, 2023, 43(1): 95-104.

[44] Kamal A, Mahfouz A, Sezer N, Hassan I G, Wang L L, Rahman M A. Investigation of urban heat island and climate change and their combined impact on building cooling demand in the hot and humid climate of Qatar. Urban Climate, 2023, 52: 101704.

[45] Turco M, Abatzoglou J T, Herrera S, Zhuang Y Z, Jerez S, Lucas D D, AghaKouchak A, Cvijanovic I. Anthropogenic climate change impacts exacerbate summer forest fires in California. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2023, 120(25): e2213815120.

[46] 张晶, 郝芳华, 吴兆飞, 李明蔚, 张璇, 付永硕. 植被物候对极端气候响应及机制. 地理学报, 2023, 78(9): 2241-2255.

[47] McKeon C M, Kelly R, Börger L, De Palma A, Buckley Y. Human land use is comparable to climate as a driver of global plant occurrence and abundance across life forms. Global Ecology and Biogeography, 2023

[48] Cai D W, Ge Q S, Wang X M, Liu B L, Goudie A S, Hu S. Contributions of ecological programs to vegetation restoration in arid and semiarid China. Environmental Research Letters, 2020, 15(11): 114046.

[49] 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.

[50] 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.

[51] 杨祎, 王根绪, 李阳, 王志伟. 三江源区草地水土保持与防风固沙功能临界植被覆盖度时空变化分析. 山地学报, 2024, 42(2): 143-153.

[52] Limberger R, Daugaard U, Gupta A, Krug R M, Lemmen K D, van Moorsel S J, Suleiman M, Zuppinger-Dingley D, Petchey O L. Functional diversity can facilitate the collapse of an undesirable ecosystem state. Ecology Letters, 2023, 26(6): 883-895.

[53] Moore S A, Wallington T J, Hobbs R J, Ehrlich P R, Holling C S, Levin S, Lindenmayer D, Pahl-Wostl C, Possingham H, Turner M G, Westoby M. Diversity in current ecological thinking: implications for environmental management. Environmental Management, 2009, 43(1): 17-27.

[54] Liang M Q, Cao R C, Di K, Han D R, Hu Z M. Vegetation resistance and resilience to a decade-long dry period in the temperate grasslands in China. Ecology and Evolution, 2021, 11(15): 10582-10589.

[55] Oliver I, Dorrough J, Travers S K. The acceptable range of variation within the desirable stable state as a measure of restoration success. Restoration Ecology, 2023, 31(1): e13800.

[56] Ewers R M, David L Orme C, Pearse W D, Zulkifli N, Yvon-Durocher G, Yusah K M, Yoh N, Yeo D C J, Wong A, Williamson J, Wilkinson C L, Wiederkehr F, Webber B L, Wearn O R, Wai L, Vollans M, Twining J P, Turner E C, Tobias J A, Thorley J, Telford E M, Teh Y A, Tan H H, Swinfield T, Svátek M, Struebig M, Stork N, Sleutel J, Slade E M, Sharp A, Shabrani A, Sethi S S, Seaman D J I, Sawang A, Roxby G B, Marcus Rowcliffe J, Rossiter S J, Riutta T, Rahman H, Qie L, Psomas E, Prairie A, Poznansky F, Pillay R, Picinali L, Pianzin A, Pfeifer M, Parrett J M, Noble C D, Nilus R, Mustaffa N, Mullin K E, Mitchell S, McKinlay A R, Maunsell S, Matula R, Massam M, Martin S, Malhi Y, Majalap N, MacLean C S, MacKintosh E, Luke S H, Lewis O T, Layfield H J, Lane-Shaw I, Kueh B H, Kratina P, Konopik O, Kitching R, Kinneen L, Kemp V A, Jotan P, Jones N, Jebrail E W, Hroneš M, Heon S P, Hemprich-Bennett D R, Haysom J K, Harianja M F, Hardwick J, Gregory N, Gray R, Gray R E J, Granville N, Gill R, Fraser A, Foster W A, Folkard-Tapp H, Fletcher R J, Fikri A H, Fayle T M, Faruk A, Eggleton P, Edwards D P, Drinkwater R, Dow R A, Döbert T F, Didham R K, Dickinson K J M, Deere N J, de Lorm T, Dawood M M, Davison C W, Davies Z G, Davies R G, Dančák M, Cusack J, Clare E L, Chung A, Chey V K, Chapman P M, Cator L, Carpenter D, Carbone C,

Calloway K, Bush E R, Burslem D F R P, Brown K D, Brooks S J, Brasington E, Brant H, Boyle M J W, Both S, Blackman J, Bishop T R, Bicknell J E, Bernard H, Basrur S, Barclay M V L, Barclay H, Atton G, Ancrenaz M, Aldridge D C, Daniel O Z, Reynolds G, Banks-Leite C. Thresholds for adding degraded tropical forest to the conservation estate. Nature, 2024, 631(8022): 808-813.

[57] Odum H T. Self-organization, transformity, and information. Science, 1988, 242(4882): 1132-1139.

[58] Forzieri G, Dakos V, McDowell N G, Ramdane A, Cescatti A. Emerging signals of declining forest resilience under climate change. Nature, 2022, 608(7923): 534-539.

[59] van Minnen J G, Onigkeit J, Alcamo J. Critical climate change as an approach to assess climate change impacts in Europe: development and application. Environmental Science & Policy, 2002, 5(4): 335-347.

[60] 吴绍洪, 尹云鹤, 赵慧霞, 李双成, 邵雪梅, 陶波. 生态系统对气候变化适应的辨识. 气候变化研究进展, 2005, 1(3): 115-118.

[61] 霍佳娟, 朱珏妃, 宋明华, 李以康, 徐兴良, 周华坤. 青藏高原高寒草甸退化演替进程中植被斑块特征. 草地学报, 2022, 30(11): 3113-3118.

[62] 张琨, 吕一河, 傅伯杰, 尹礼唱, 于丹丹. 黄土高原植被覆盖变化对生态系统服务影响及其阈值. 地理学报, 2020, 75(5): 949-960.

[63] Rayden T, Jones K R, Austin K, Radachowsky J. Improving climate and biodiversity outcomes through restoration of forest integrity. Conservation Biology, 2023, 37(6): e14163.

[64] 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.

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

[66] Hobbs R J, Harris J A. Restoration ecology: repairing the earth's ecosystems in the new millennium. Restoration Ecology, 2001, 9(2): 239-246.

[67] 张军泽, 陈锡云, 岳辉, 冯冲. 不同恢复模式下红壤区森林植被盖度变化的阈值效应分析. 自然资源学报, 2019, 34(11): 2403-2414.

[68] 龚金玉, 马致远, 胡琛, 何林轩. 综合生态系统管理的生态阈值理论研究进展. 生态学报, 2024, 44(22): 10499-10511.

[69] Qian S S, Cuffney T F. To threshold or not to threshold? that's the question. Ecological Indicators, 2012, 15(1): 1-9.

[70] 宗宁, 石培礼, 孙建. 高寒草地沙化过程植被与土壤特征变化的生态阈值估算. 干旱区研究, 2020, 37(6): 1580-1589.

[71] 唐海萍, 陈姣, 薛海丽. 生态阈值: 概念、方法与研究展望. 植物生态学报, 2015, 39(9): 932-940.

[72] Ratajczak Z, Carpenter S R, Ives A R, Kucharik C J, Ramiadantsoa T, Stegner M A, Williams J W, Zhang J E, Turner M G. Abrupt change in ecological systems: inference and diagnosis. Trends in Ecology & Evolution, 2018, 33(7): 513-526.

[73] Willis K J, Jeffers E S, Tovar C. What makes a terrestrial ecosystem resilient? Science, 2018, 359(6379): 988-989.

[74] Toms J D, Villard M A. Threshold detection: matching statistical methodology to ecological questions and conservation planning objectives. Avian Conservation and Ecology, 2015, 10: 2.

[75] Li D K, He P, Hou L P. A Chinese database on ecological thresholds and alternative stable states: implications for related research around the world. Ecology and Society, 2023, 28(3): art16.

[76] Hodgson D, McDonald J L, Hosken D J. What do you mean, 'resilient'? Trends in Ecology & Evolution, 2015, 30(9): 503-506.

[77] 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: 880-885.

[78] Fernández-Martínez M, Peñuelas J, Chevallier F, Ciais P, Obersteiner M, Rödenbeck C, Sardans J, Vicca S, Yang H, Sitch S, Friedlingstein P, Arora V K, Goll D S, Jain A K, Lombardozzi D L, McGuire P C, Janssens I A. Diagnosing destabilization risk in global land carbon sinks. Nature, 2023, 615(7954): 848-853.

[79] 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.

[80] Rietkerk M, Bastiaansen R, Banerjee S, van de Koppel J, Baudena M, Doelman A. Evasion of tipping in complex systems through spatial pattern formation. Science, 2021, 374(6564): eabj0359.

[81] 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.

[82] Yi C X, Mu G W, Hendrey G, Vicente-Serrano S M, Fang W, Zhou T, Gao S, Xu P P. Bifurcated response of a regional forest to drought. Expert Opinion on Environmental Biology, 2018, 7(2).

[83] Gunderson L H, Holling C S, & Stephen S L. Barriers and bridges to the renewal of ecosystems and institutions. Columbia University Press. 1995.

[84] 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.

[85] Davidson T A, Sayer C D, Jeppesen E, Søndergaard M, Lauridsen T L, Johansson L S, Baker A, Graeber D. Bimodality and alternative equilibria do not help explain long-term patterns in shallow lake chlorophyll-a. Nature Communications, 2023, 14(1): 398.