

生态系统重大突变检测研究进展

孙云 于德永* 刘宇鹏 郝蕊芳

北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室, 人与环境系统可持续性研究中心, 北京100875

摘要 当一个存在多稳态的生态系统临近突变阈值点时, 外界条件即使发生一个微小变化, 也会引发生态系统的剧烈响应, 使之进入结构和功能截然不同的另一稳定状态, 这种现象称为重大突变(critical transition)。重大突变所导致的稳态转换总是伴随着生态系统服务的急剧变化, 可能对人类可持续发展产生重大影响。预测生态系统突变的发生非常困难, 但科学家在此领域的大量研究结果表明, 通过监测一些通用指标可以判断生态系统是否不断临近重大突变阈值点, 进而可以进行生态系统重大突变预警。该文对近年来生态系统重大突变检测领域所取得的成果进行总结与归纳, 论述了生态系统重大突变的产生机制及其后果, 介绍了生态系统突变预警信号提取的理论基础, 从时间和空间两个维度总结了近年来生态系统重大突变预警信号的提取方法, 概述了当前研究面临的挑战, 指出生态系统突变预警信号的检测应充分利用时空动态数据, 并且联合多个指标, 从多个角度进行综合预警, 此外, 还应重视生态系统结构与重大突变之间的关系, 增强生态系统突变预警能力。

关键词 临界放缓, 重大突变, 早期预警信号, 生态系统弹性, 稳态

Review on detection of critical transition in ecosystems

SUN Yun, YU De-Yong*, LIU Yu-Peng, and HAO Rui-Fang

Center for Human-Environment System Sustainability, State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract

Ecosystem with alternative stable states would respond abruptly to minor changes in the external conditions and switch into an alternative stable state with different ecosystem structures and functions when the system approaches the transition threshold. This phenomenon is called critical transition. It is often the case that such transition can result in marked changes in ecosystem services, which are much likely to impact the sustainable development of human being. It is difficult to predict the critical transitions in ecosystems, but the large amount of research in this field show that by monitoring some generic properties (i.e. early-warning signals) relating to ecosystem status, we are able to discern if the system approaches the transition threshold; this can be used to predict the critical transitions in ecosystems. This paper summarizes the major findings and achievements in the field of detecting critical transitions in ecosystems. It first discusses the mechanism and consequence of critical transitions, and then introduces the basic theory behind the early-warning signals. We sum up the methods used to extract early-warning signals both from temporal and spatial dimensions. Finally, challenges confronting the contemporary research are summarized. In future, the application of early-warning signals should make full use of both temporal and spatial data and combine different indicators to improve our ability to forecast unfavorable environmental events. Also, special attention needs to be paid to the relationship between critical transitions and ecosystem structures so that we can strengthen the ability to predict critical transitions in ecosystems.

Key words critical slowing down, critical transition, early-warning signal, ecological resilience, stable state

在全球气候变化和人类活动日益增强的情形下, 生态系统面临前所未有的压力。为了满足人类快速增长的食物、淡水、木材、纤维和燃料需求, 人类改变生态系统的规模和速度史无前例。然而, 这种大规模改造活动带来许多棘手的环境问题, 如陆

地生态系统中氮和磷的流通量以及大气中的CO₂浓度发生显著变化、江河湖海中营养盐和有毒化学污染物浓度不断增加、生物多样性锐减、地下水位不断下降(Millennium Ecosystem Assessment, 2005)。大量证据表明目前地球系统沿着一条不可持续的

轨道发展(Wu, 2013)。在这样的背景下, 可持续性(sustainability)或可持续发展(sustainable development)对人类未来尤为重要。国际科学理事会(International Council of Scientific Union, ICSU)和国际社会科学理事会(International Social Science Council, ISSC)于2011年启动了一项为期10年的“未来地球-全球可持续性研究”计划。该计划旨在发展有效地应对全球环境变化所带来的风险与机遇的知识并支持向全球可持续性的转变。

生态系统重大突变是指生态系统对较小的外界条件变化产生剧烈的不可逆响应, 研究表明生态系统多稳态的存在是产生重大突变的主要原因(Scheffer *et al.*, 2001)。全球变化下的生态系统面临着诸多“突变”的挑战, 这在一定程度上影响了可持续发展。生态系统已发生的突变案例包括湖泊生态系统由清澈状态转变为浑浊状态(Scheffer *et al.*, 1993; Carpenter, 2005; van Nes *et al.*, 2007)、干旱生态系统由草木茂盛状态转变为沙漠化状态(deMenocal *et al.*, 2000)、部分远海与近海生态系统由以高等捕食鱼类为优势的状态转变为在过度捕捞下以浮游水母为优势的状态(Steneck *et al.*, 2004)等。Luo和Weng (2011)认为, 在一定的条件下生态系统碳循环也可能会突变为另外的状态, 如果在有着大量碳存储的区域发生状态改变, 则有可能导致全球陆地碳汇的不稳定。按照动力学观点, 生态突变属于分岔(bifurcation)现象。分岔是指具有多个参数的系统, 当参数变动并经过某些临界值时, 系统的定性性态(例如平衡状态或周期运动的数目和稳定性等)会突然发生变化。分岔理论关注系统经某种小扰动后其基本结构是否发生变化。

生态系统在外界干扰条件下的响应通常是一个逐渐变化的缓慢过程, 但随着生态系统的加速恶化, 快速的剧烈响应也时有发生(Scheffer *et al.*, 2001)。这可能是由不可预测的强烈外部扰动造成, 也可能由重大突变导致(Kuehn, 2011)。生态系统若发生重大突变, 系统的结构与状态将发生改变, 而生态系统结构的变化导致相应的物质流、能量流以及信息流也随之发生变化, 这一切将可能对人类社会产生重要影响。同时, 生态系统重大突变具有滞后效应, 这意味着如果想让系统恢复到原来的状态则需要更大的外界干扰(Mäler, 2009), 这种不可逆性使得生态系统重大突变检测研究更加具有现实

意义。由于缺少长时间段高分辨率数据以及对现实生态系统内在复杂性的认识不足, 预测生态系统重大突变是一项艰难的任务(deYoung *et al.*, 2008)。近年来的研究工作表明, 即使在对生态系统机制了解不足、无法建立可靠预测模型的前提下, 也可以借助一些通用指标来监测生态系统状态是否不断接近突变阈值, 进而进行生态系统重大突变预警。

1 稳态与重大突变(critical transition)

1.1 生态系统多稳态

1.1.1 生态系统多稳态定义

动力学理论研究的稳态(stable states)是指系统的解在一定条件下稳定。从生态学角度看, 稳态指的是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稳定(冯剑丰等, 2009)。多稳态指在相同条件下, 系统可以存在结构和功能截然不同的稳定状态(Scheffer, 1990; Scheffer & Carpenter, 2003)。生态系统稳态并非指永恒不变的状态, 首先系统中会存在一些缓慢变化趋势, 比如充满沉积物的湖泊渐渐演化为陆地, 紧接着一些生物开始生长繁衍进化。其次, 自然种群总是随着季节更替处于波动状态。尽管很难透彻地了解种群内部更替机制和外力作用的影响, 但是生态系统处于波动而不是恒定不变的状态是无可争议的(Ellner & Turchin, 1995; Bjørnstad & Grenfell, 2001)。

1.1.2 生态系统多稳态产生的原因

越来越多的证据表明较强的正反馈作用是系统产生多稳态的主要原因(May, 1977; Scheffer *et al.*, 2001; Staver *et al.*, 2011; Isbell *et al.*, 2013)。生态系统中某一成分发生变化时, 必然会引起其他成分出现一系列的相应变化, 这些变化最终又反过来影响最初发生变化的那种成分, 这个过程叫反馈。反馈有两种类型, 即负反馈(negative feedback)和正反馈(positive feedback)。负反馈比较常见, 它的作用是使生态系统达到并且保持平衡或稳态, 反馈的结果是抑制和减弱最初发生变化的那种成分所发生的变化。例如, 如果草原上的食草动物因为迁入而增加, 植物就会因为受到过度啃食而减少, 植物数量减少以后, 反过来就会抑制动物数量。正反馈作用正好相反, 它能使系统远离平衡态, 即系统中某一成分的变化所引起的响应不是抑制而是加速这种变化。正反馈往往具有极大的破坏作用,

并且具有爆发性(Lerdau, 2007)。

1.2 生态系统重大突变的表现

生态系统对于渐变的外界条件具有不同的响应方式。部分生态系统状态与外部条件之间的响应函数曲线是光滑且连续的(图1A)。这一点可以用日常生活中的例子来形象地说明: 在一定的弹性限度内, 逐渐增加对橡皮筋的拉力, 橡皮筋逐渐伸长, 并且这种变化是可逆的, 即当减小拉力时, 橡皮筋就会回到先前的状态。有些时候外部条件的微小变化会导致系统状态发生强烈响应, 这种显著变化也是连续且可逆的(图1B)。然而还存在如图1C所示的另外一种情形, 该图像存在上下两个分支, 分别代表两个稳态。假设系统的初始状态位于图像上支并且远离F1, 随着条件变化, 系统状态会沿着箭头所示方向发生变化; 当靠近F1时, 若此时外部条件再发生微小的变化, 系统状态将发生突变, 沿着垂直向下的箭头进入图像下支, 条件进一步改变时, 系统状态变化遵循下支图像的走向。此时, 如果想使系统状态恢复到图像上支状态, 仅仅改变外部条件使之恢复到突变点F1的水平是不够的, 而是要继续改变外部条件, 当到达F2点水平时, 才会发生突变跳转至图像上支。这种类型的系统状态响应是不连续且不可逆的。这种情形称之为重大突变(Scheffer *et al.*, 2001)。在F1和F2之间, 同一外部条件对应于两种截然不同的生态系统状态, 满足前文论述的生态系统多稳态。重大突变与前两种变化具有本质的

不同, 当一个系统拥有多稳态时, 才可能出现重大突变。

将生态系统状态变化类比成一个球在景观中的运动(如图2), 该景观包括山谷和山顶, 球的位置代表系统当前所处的状态, 球趋向于谷底运动, 意味着系统趋向于某种平衡状态。整个山谷部分对应着多稳态系统的吸引域(basin of attraction), 吸引域的宽度和倾斜度决定了生态系统吸收外界干扰却始终处于当前稳态而不转向另一个稳态的能力, 反映出系统状态的弹性(resilience)。弹性的概念由Holling (1973)首次提出, 是指生态系统在保持原有结构和功能的情况下所能承受的最大干扰力。山顶部分表示将不同吸引域分隔开的阈值, 对应着生态系统的突变阈值。随着外部条件的变化, 当前生态系统所处稳态的吸引域不断收缩, 生态弹性减少, 而另一个稳态的吸引域不断扩张, 生态弹性增加, 即使一个很小的扰动也能促使小球越过山顶进入另一个吸引域, 即生态系统发生重大突变。

1.3 生态系统重大突变的影响

生态系统若发生重大突变将可能对人类产生重要影响, 这主要反映在两个方面。首先, 由于在相同的条件下, 生态系统可以存在不同的稳态, 这些稳态对应着生态系统的不同结构和功能, 同时也会提供不同的生态系统服务(Scheffer & Carpenter, 2003)。因此, 有些系统状态是人们希望达到的(如干净清澈的湖泊), 而有些是人类希望避免其出现的

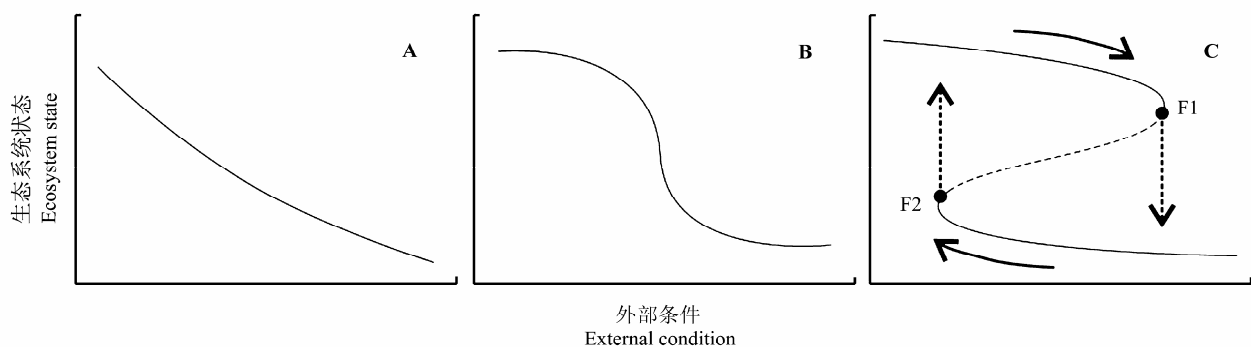


图1 生态系统对外部条件变化的不同响应方式。**A**, 生态系统状态与外部条件之间的响应函数曲线是光滑且连续的。**B**, 当外部条件达到某一水平时, 生态系统状态发生剧烈变化。**C**, 在一定的外部条件下生态系统有两个稳态, F1和F2是生态系统突变点。(引自Scheffer & Carpenter, 2003)

Fig. 1 Different responses of an ecosystem to changes in external conditions. **A**, Response function curve is smooth and continuous between ecosystem state and external conditions. **B**, Ecosystem changes profoundly when external conditions approach a critical level. **C**, Ecosystem has two stable states over a range of conditions. F1 and F2 are transition points of ecosystem. (Cited from Scheffer & Carpenter, 2003)

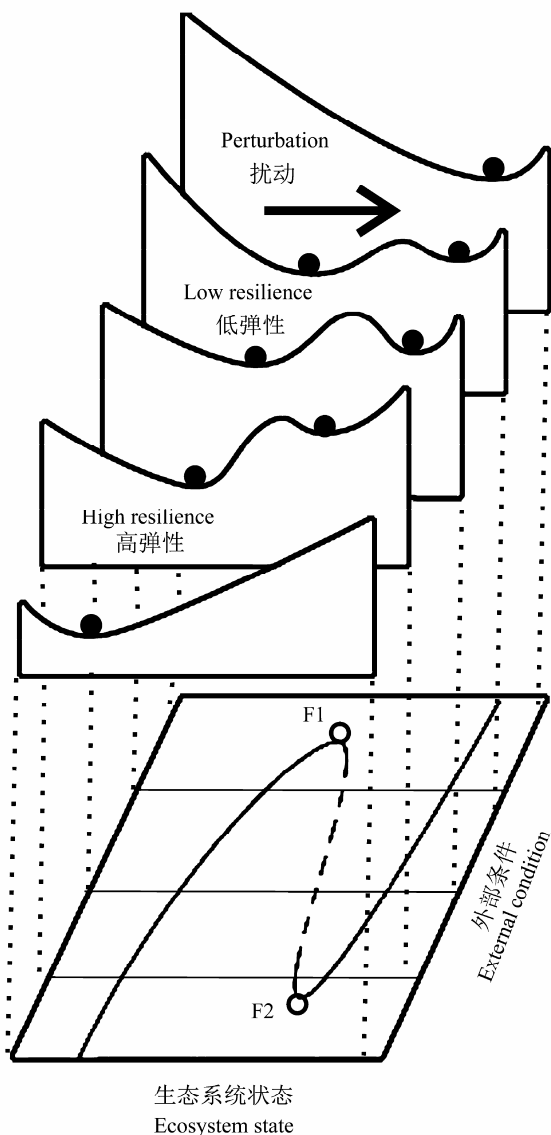


图2 外部条件对生态系统弹性的影响。F1和F2是生态系统突变点。(引自Scheffer *et al.*, 2001)

Fig. 2 Effects of external conditions on ecological resilience. F1 and F2 are transition points of ecosystem. (Cited from Scheffer *et al.*, 2001)

(如经常爆发水华导致湖泊水质浑浊)。突变的发生意味着两种状态的转化,这与人类福祉(human well-being)密切相关。其次,多稳态系统存在着滞后现象(hysteresis),如前文所述,当系统状态位于图1C的下支时,要使其跳转至上支,仅仅控制外部条件,使之恢复到突变点F1的水平是不够的,必须要继续降低至F2点的水平。人类若想朝一个方向改变外部条件的某个参数值并使其超越自然水平是可以做到的(外部条件从F2对应水平变化到F1对应水

平容易),但是如果为了消除影响尝试朝着相反的方向改变外部条件参数值是比较困难的(外部条件从F1对应水平变化到F2对应水平较困难)(Wissel, 1984)。这一点在现实中很容易找到案例,如人类活动很容易增加湖泊营养元素的输入,导致水体富营养化,最终发生稳态转换,但是通过减少营养元素输入使湖泊恢复清澈状态则相对困难。综上所述,若能在生态系统发生重大突变前进行早期预警,并采取相应的措施阻止对人类社会产生不利影响的突变的发生,将具有非常重要的现实意义。

2 生态系统突变预警指标与检测方法

生态系统突变的早期预警存在很大困难,这主要是由于生态系统发生突变前,系统状态可能只呈现微小的变化,很难察觉和监测,类似于骆驼被最后一根稻草压倒之前不会看出其状态将会有多大改变;其次,生态系统组分多,各成分之间的联系错综复杂,过程非线性以及反馈机制难以完全掌握,导致预测结果不准确(Peters *et al.*, 2004),并且不同的生态系统具有不同结构与功能,一个系统的突变特征可能只为该系统所特有,现有的预警模型普适性较差。

研究表明许多生态系统在临近突变前呈现相似的特征,即不论系统的内部差异如何显著,在临近突变点的过程中,系统动态变化皆呈现一系列“通用指标”(generic properties)可以描述的特征(Scheffer *et al.*, 2009)。这些特征可称为“预警信号”,根据它们的变化可以预测生态系统是否具有重大突变的趋势。本文从时间维度(temporal dimension)和空间维度(spatial dimension)概述近年来生态系统重大突变的预警信号提取方法。

时间维度的预警指标研究主要包括两方面:(1)将预警指标的成因归结于临界放缓(critical slowing down)理论,(2)将预警指标与稳定性景观的不对称性或系统在不同吸引域之间的频繁波动联系起来。

空间维度预警指标一方面与临界放缓相关,另一方面也由不同系统的内在主导机制决定。

2.1 时间维度的生态系统突变预警指标与检测方法

2.1.1 临界放缓的直接指标

临界放缓是统计物理学中的概念,它指的是动力系统由一种相态向另一种相态发生转变之前,系

统趋近临界点附近, 尤其是临界点上会出现有利于新相态形成的分散涨落现象, 这种分散涨落不仅表现为幅度的增大, 而且还表现为涨落的持续时间拉长、扰动的恢复速率变慢, 以及恢复到旧相位的能力变小等现象(于淦和郝柏林, 1984)。研究表明存在突变阈值点的多稳态系统皆存在临界放缓现象(Wissel, 1984)。本文以生态系统典型的折叠突变模型(fold bifurcation model)为例(见图1C)表述临界放缓现象。当系统接近突变点F1或F2时, 对于较小的外界干扰, 系统自身的恢复速率不断降低, 直至突变点减少为0, 相应地, 系统恢复到平衡态所需的时间不断增加。

基于上述理论, 辨别系统是否接近可能的突变

点的最简单方法就是直接测量系统遭受微小事件扰动时恢复到最初平衡态的时间(或速率)。如果系统朝突变点发展, 则恢复时间必然增加, 这也是临界放缓的本质。van Nes等(2007)进行扰动模拟试验, 用梅氏模型表达放牧压力(啃食率)对S型增长种群的影响(May, 1977)。该实验分别模拟了两种情形, 其中一种情形下系统状态远离突变点, 另一个系统状态靠近突变点。给每个状态施加的扰动分别为减少各自当前生物量的10%, 每隔一段时间记录系统生物量, 绘制出变化曲线(图3)。由图3可以看出, 不同情况下系统返回至初始平衡态所需时间具有明显的差异, 所需时间越长, 系统越不稳定, 并且越接近突变点。

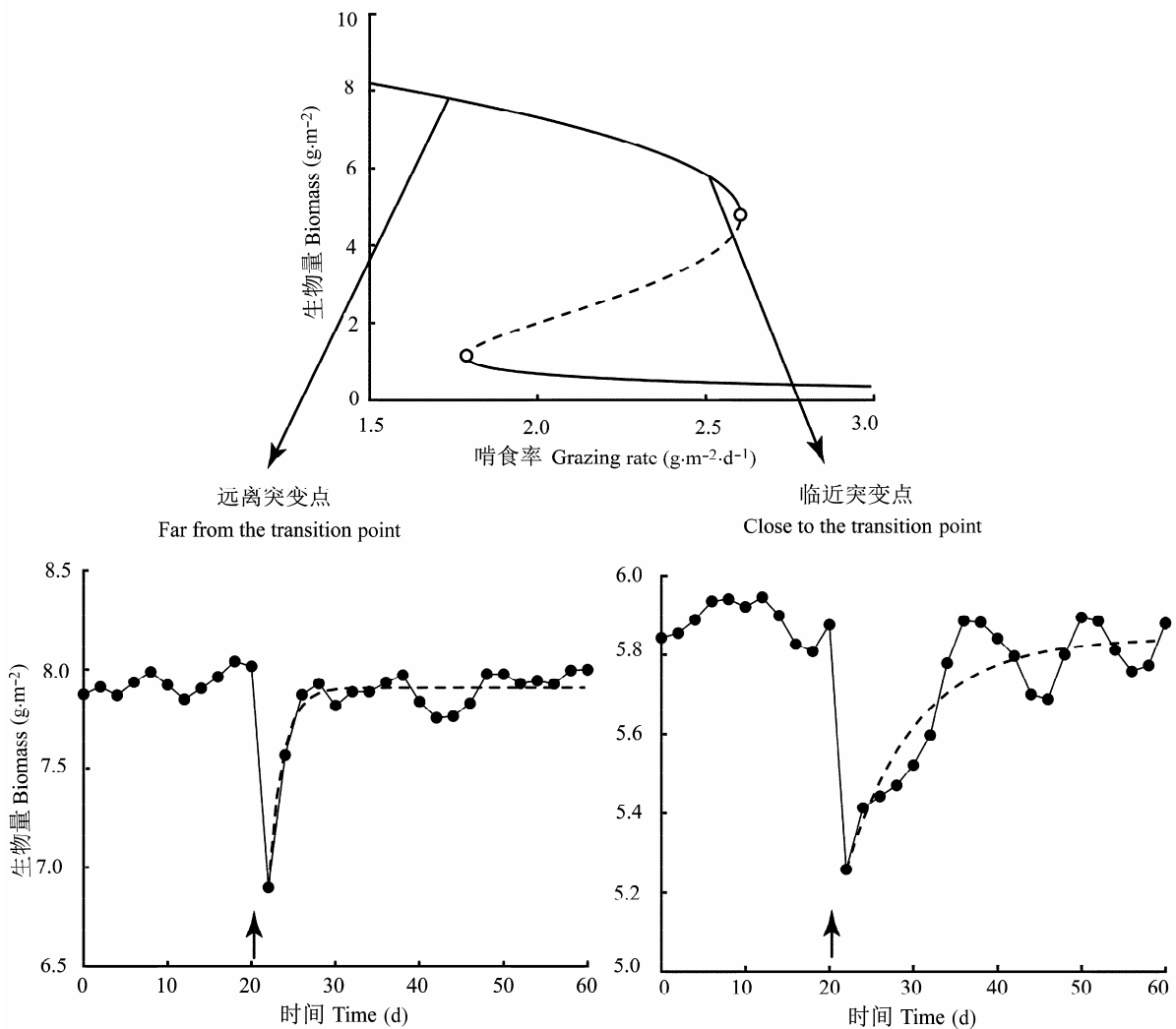


图3 不同情形下生态系统经历扰动后的恢复能力。(引自van Nes & Scheffer, 2007)

Fig. 3 Recovery ability of ecosystem following perturbation under different circumstances. (Cited from van Nes & Scheffer, 2007)

van Nes等(2007)的数值模拟试验比较简单,其中对于生物量的测量和操纵都是将系统视为一个整体。若要更加接近现实情况,可以设计一个空间延展模型(spatially extended systems),即每个格网都拥有一个系统状态,且相邻格网之间相互影响,这样才能体现空间异质性。Dakos等(2011)基于空间延展模型进行模拟,每个格网的生物量分别减少各自当前状态的10%,随之测量系统恢复到平衡态的时间,最终结果与van Nes等(2007)的结论相一致,这表明临界放缓在空间维度上也同样适用。

以上两个实验都是基于模型模拟,Veraart等(2011)在实验室中通过对浮游生物的控制实验检测到临界放缓的信号。Carpenter等(2011)通过对水域食物网中处于不同营养级的鱼进行控制实验发现食物网在重大突变发生前一年就出现了明显的临界放缓信号。

尽管临界放缓是个相对普遍的现象,然而不是所有的系统突变之前都会出现这种信号。有些突变的发生可能源于外界突发的巨大冲击,突变前一刻,系统的状态还处于离稳态突变点很远的地方,这种突变不是源于累积性的弹性逐步收缩,因此不会出现临界放缓现象。同时,恢复速率的降低也可能由其他原因导致(如温度的骤然下降等),并不一定指示着系统正在靠近突变阈值点,在这种情况下,如果想要预测生态系统下一步的走向如何,还需要补充其他信息(Scheffer *et al.*, 2012)。

2.1.2 临界放缓的间接指标

通过扰动模拟实验测量系统恢复时间是测量临界放缓的最直接途径,然而现实生态系统的干扰因子远较模拟实验复杂,模拟实验中用到的直接指标可操作性差。由于现实生活中存在一些随机扰动(stochastic perturbation),如受随机干扰的影响,生物种群的密度一直围绕平衡态上下波动,因此可以通过一些间接指标来表征临界放缓(Dai *et al.*, 2013)。间接指标反映系统状态变量的时序变化特征,系统变化的过程可以用公式(1)来简单描述。

$$dx = f(x, \theta) dt + g(x, \theta) dw \quad (1)$$

式中, x 是系统状态, $f(x, \theta)$ 是系统的决定部分, $g(x, \theta)$ 是随机部分, dw 表示白噪声。系统驱动因子 θ 的逐渐变化驱使系统不断接近突变点。

系统在接近突变点的过程中,首先随着系统内部变化速率不断降低,系统倾向于不断逼近上一个

时刻的状态,因此自相关系数不断增大(Ives *et al.*, 2003; Held & Kleinen, 2004)。其次,系统在平衡态附近的波动更加剧烈,指示系统状态的变量的方差增加(Carpenter & Brock, 2006)。Kleinen等(2003)研究了系统变量的功率谱,揭示整个时间维度上的光谱特征所发生的变化,一个接近突变点的系统会出现“光谱红化”现象。

2.1.3 与稳定性景观变化相关的指标

Guttal和Jayaprakash (2008)通过研究3种反馈机制证明,描述概率分布不对称性的偏度是个较好的生态系统突变预警指标。临近突变点时,在“鞍点”附近(图4),由于生态系统状态波动的不对称性增强,使得系统稳定性景观(stability landscape)显示出不对称性,而系统倾向于徘徊在平缓区域而不是陡峭区域,所以导致系统状态变量的偏度发生变化。

当系统远离突变点时,偏度为0,因此可以由一个描述系统状态变量的时间序列数据计算出的偏度绝对值来衡量系统离突变点的远近。

生态系统在重大突变点附近可能呈现的另一个现象是频繁波动(flickering)。频繁波动是指强烈的随机扰动使得系统在进入双稳态区域(图1C中F1和F2之间的部分)后未发生突变前,在两个稳态的吸引域之间来回波动(Horsthemke & Lefever, 1984; Berglund & Gentz, 2002)。此类现象也可以作为一种预警指标,因为如果外界扰动一直持续,生态系统可能永久性地进入一个吸引域,不再发生来回波动。生态系统状态变量的方差增加、频率分布的偏度增加,以及出现双峰性(代表两个稳态)可以表示频繁波动现象(Carpenter & Brock, 2006)。频繁波动这一预警指标的视角与临界放缓不太相同,后者表达的是系统突变为一个未知状态的概率不断增加,而频繁波动是指生态系统最终可能会永久进入在波动过程中所经历的某一个稳态的吸引域内(Scheffer *et al.*, 2001)。

Wang等(2012)以云南洱海为例,采用古湖沼和现代湖泊监测数据并结合描述湖泊营养元素动态的模型(Carpenter *et al.*, 1999),研究洱海富营养化过程中生态系统结构的变化特点,并探讨了湖泊生态系统突变的早期信号表征,研究结果揭示了在强烈干扰条件下,生态系统在突变前存在频繁波动特征。时间维度的生态系统突变预警指标总结见表1。

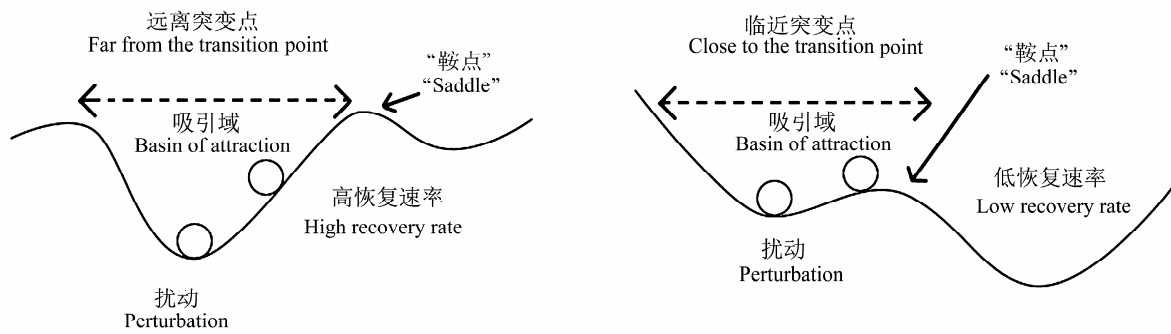


图4 不同情形下生态系统稳定性景观。(Synergy Program for Analyzing Resilience and Critical Transitions, 2012)

Fig. 4 Ecologically stable landscape under different circumstances. (Synergy Program for Analyzing Resilience and Critical Transitions, 2012)

表1 时间维度的生态系统突变早期预警指标

Table 1 Early-warning indicators in ecosystems in temporal dimension

主要突变检测方法 Key methods of detecting critical transition	主要内容 Main contents	计算公式 Formula	局限性 Limitation
测量恢复时间 Measuring the recovery time	直接测量系统遭受微小事件扰动时恢复到最初平衡态的时间 Directly measuring the recovery time to equilibrium after a small perturbation		适用于模拟试验, 对现实生态系统可操作性差 Suitable to simulation experiments, but not feasible in reality
计算自相关系数、方差、功率谱分析 Computing autocorrelation and variance, and performing power spectrum analysis	计算指示系统状态的变量的自相关系数、方差, 对时间序列进行功率谱分析 Computing autocorrelation and variance of the variables that indicate the status of the ecosystem, and analyzing the power spectrum of the time series	$\rho = \frac{E[(z_t - \mu)(z_{t+1} - \mu)]}{s_z^2}$ $s^2 = \frac{1}{n} \sum_{t=1}^n (z_t - \mu)^2$	数据获取困难和数据处理过程带入的误差和主观性 Difficult to acquire data; error and subjectivity are easily brought to the processing
计算偏度 Computing the skewness	由一个描述系统状态变量的时间序列数据计算出偏度绝对值 Computing the absolute value of skewness from the time series of variables that indicate ecosystem state	$S_k = \frac{\frac{1}{n} \sum_{t=1}^n (z_t - \mu)^3}{\sqrt{\frac{1}{n} \sum_{t=1}^n (z_t - \mu)^2}}$	偏度计算结果有时候仅反映出外部噪声变化并非生态系统本身状态 Skewness sometimes reflects external noise rather than the ecosystem itself
观察频繁波动 Observing flickering	计算生态系统状态变量的方差、频率分布的偏度或观察是否出现双峰性 Computing the variance, skewness of frequency distribution of the variables that indicates ecosystem state or observing the bimodality		适用于出现频繁波动现象的生态系统 Suitable to the ecosystems that flick

μ 和 s_z^2 分别表示状态变量 z_t 的平均值和方差
 μ and s_z^2 represent the average and variance of z_t , respectively

2.2 空间维度的生态系统突变预警指标与检测方法

除了时间维度的预警指标, 在重大突变发生前, 生态系统还会呈现一些特殊的空间格局。空间格局可以提供更加明确的预警信号, 与单个点的一段时间序列相比, 它们包含更多信息(Donangelo *et al.*, 2010)。

许多类型的生态系统可以视作是由很多耦合单元组成的, 每个单元都倾向于同相邻的单元呈现

相似状态。在这样的形势下, 当逐渐变化的外界条件驱使生态系统逼近突变点时, 临界放缓使得系统内单元的状态分布呈现某些独特特征。除了上文提及的空间维度上直接呈现出临界放缓, Dakos等(2010)通过模型模拟发现空间相关性增强可以作为生态系统突变的预警指标。Guttal和Jayaprakash(2009)提出的系统状态变量的空间方差增加以及空间偏度的改变这一联合指标也可以作为生态系统

突变预警指标。

一些类型的空间生态系统在突变发生前不具有上述特征,但是拥有更加具体的预警指标。例如,干旱半干旱区裸地与植被斑块形成独特的空间自组织(spatial self-organization)格局(Aguiar & Sala, 1999),这一特征对干旱半干旱生态系统突变预警具有独特意义。当前关于空间自组织格局形成机制的解释主要分为两类,一类强调局部易化作用(local facilitation),另一类强调尺度依赖反馈作用(scale-dependent feedback)。不同的空间自组织格局形成机制将产生不同的预警指标。

以Kéfi为代表的科学家强调局部易化作用在格局形成过程中的重要作用。易化作用是指物种与生境之间的互利共生关系,正是这种作用形成了植被的斑块性,并且决定着斑块对外界环境变化的响应(Kéfi *et al.*, 2007a, 2007b; Stachowicz, 2001)。研究人员依据放牧压力的大小选择了9块实验样地,针对每块样地逐个分析斑块大小 S 与斑块数目 $N(S)$ 之间的关系。当放牧压力较小时,对 S 和 $N(S)$ 分别取对数,发现两者的对数之间存在非常好的线性关系,说明幂律分布函数 $N(S)=CS^{-\gamma}$ (γ 是标度指数)能够很好地拟合 S 与 $N(S)$ 之间的关系,这种情况下大面积斑块的数量远少于小面积斑块。在放牧压力较大的样地,截尾幂律函数能够最佳地描绘斑块大小分布规律,此时生态系统中缺少大面积斑块的存在。由于较大的植被斑块能够提升物种丰度,影响物种组成等,所以其对于干旱半干旱区生态系统结构和功能的维持具有重要作用。由此研究人员提出:如果斑块大小分布偏离幂律分布格局,那么这一现象可作为干旱半干旱区生态系统沙漠化的预警指标(Kéfi *et al.*, 2007a)。

这一结论的提出对于监测干旱半干旱区土地系统退化(沙漠化)进程具有重要意义。然而,目前这个指标并没有被广泛验证,而且也很难弄清楚幂律函数的变化与土地系统退化进程之间的具体关系。Maestre和Escudero (2009)选取一块实验样地测量斑块大小与斑块数目,同时研究者选择水土保持能力、土壤氮磷钾含量、pH值等土壤变量来表征土地系统退化程度,结果发现截尾幂律函数能很好地拟合植被斑块大小分布,而幂律函数效果很差,即使在没有放牧压力、条件适宜并没有出现退化趋势的样地也是如此,研究者认为斑块大小分布偏离幂律

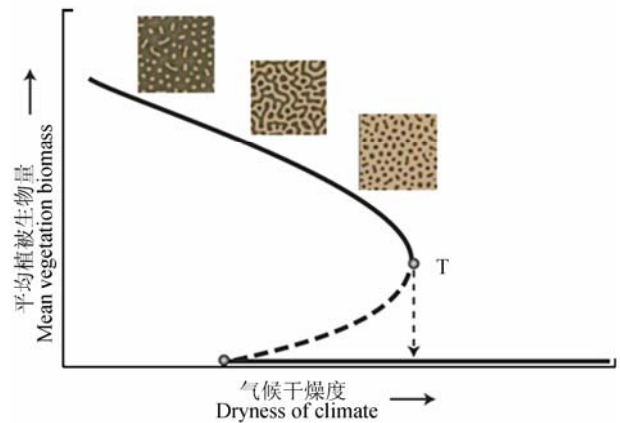


图5 具有自组织规则格局特征的生态系统动态变化。T点,由规则自组织状态至裸地状态的重大突变。图中实线表示平均均衡态植被密度,插入的3幅图表示植被斑块:深色表示植被,浅色表示裸地。在到达突变点T之前,斑块由迷宫状向点状变化。(引自Rietkerk *et al.*, 2004)

Fig. 5 Dynamical change of ecosystem with self-organized pattern formation. Point T, critical transition from a self-organized patchy state to a barren state. Solid lines represent mean equilibrium densities of vegetation. The three insets represent vegetation pattern: the dark color represents vegetation and the light color represents bare soil. As the bifurcation point for a critical transition into a barren state is approached, the nature of pattern changes from maze-like to spots. (Cited from Rietkerk *et al.*, 2004)

分布格局不一定都与沙漠化进程直接相关。虽然拟合植被斑块大小分布的截尾幂律函数的标度指数与一些描述沙漠化进程状态的土壤变量存在相关关系,但是其相关性远不如植被覆盖度这一指标与相应土壤变量的相关性强,说明植被覆盖度在监测和评估生态系统退化进程中更具实用性和可靠性。

Lin等(2010)通过在内蒙古草原的控制实验发现,拟合函数(幂律函数或者截尾幂律函数)的确定与数据处理方式相关,不同的处理方式得出的拟合函数差别很大。Lin等(2010)同时提出,虽然植被覆盖度是监测生态系统退化进程的重要指标,但在使用中还应谨慎。以地中海区域半干旱景观为例,虽然整个区域植被覆盖度分布大体一致,但是植被空间格局存在很大差异(Massada *et al.*, 2008)。另外,尽管植被覆盖度都在下降,但不同类型的生态系统会呈现不同的空间格局变化。较好的生态系统突变预警指标应该将植被覆盖度与植被空间格局紧密联系起来。

另一类空间机制强调尺度依赖反馈促成生态系统有规则的自组织格局的形成(Levin & Segel,

1985)。在许多半干旱区域, 植被呈现规则斑块, von Hardenberg (2001)等针对植被动态发展出独具特色的生态模型, 该模型包含植被生物量和植被可汲取水量两个变量, 同时模型中添加一项因子来模拟植被斑块对水资源的竞争。研究者成功地模拟出干旱半干旱区域常见的斑块图案, 如条纹(stripe)、迷宫(labyrinth)、点状(spot)。Rietkerk和van de Koppel (2008)综合前人研究成果, 提出生态系统的尺度依赖反馈由生物改造环境导致的短距离正反馈作用和由于资源竞争导致的长距离负反馈作用共同影响而形成。由von Hardenberg (2001)的模型可以获悉以这类机制为主导的生态系统在发生重大突变之前会呈现一系列特殊的空间构造变化, 而这些植被格局的变化是可以预测的, 因此可作为生态系统重大突变的预警指标(Rietkerk *et al.*, 2004)。空间维度的生态系统突变预警指标总结见表2。

3 生态系统突变检测研究存在的问题与未来展望

3.1 问题与挑战

生态系统突变理论与检测方法为生态系统风险预警提供了一条新思路, 但其理论方面还不完善, 应用方面的研究尤其缺乏, 这主要由以下3个原因造成:

- 1)由于数据获取的困难和数据处理过程带入的误差和主观性、外界干扰形态的不确定性等, 使得预警信号经常出现误报和漏报。
- 2)预警信号也无法告诉我们具体何时会发生生

态系统突变, 这不仅因为外界干扰会使生态系统在离突变点距离很远时就骤然发生变化, 从而可能不存在任何预警信号, 而且目前研究所用的指标都是一种相对度量, 无法提供与突变点之间的绝对距离。

3)目前多数研究都是基于模型模拟或控制实验, 由此得出的结论难以在实际中得到验证, 这是因为现实生态系统中多数变量是难以按照预定方案控制的, 甚至连简单的复制也很困难。

3.2 未来研究展望

生态系统空间格局较单个点的时间序列数据包括更多的信息, 理论上可以做到短时间内就可以使人们了解更多的生态系统状态变化信息(Biggs *et al.*, 2009)。遥感技术的日益成熟以及对空间格局更加深入的了解支撑现实生态系统中突变预警信号的提取。

在研究技术和实力不断增强的背景下, 未来的研究应注意以下几个方面:

- 1)将模型模拟、控制实验和现实案例分析结合起来, 从多个角度来提取生态系统突变的预警信号。
- 2)由于单个指标可能具有一定的局限性和独特性, 需要综合多个指标来进行突变预警, 以增强结果的可信度。
- 3)因为时间序列数据展示了事物发展过程, 有较强的连续性, 而空间数据能提供一个整体的视角, 包含丰富的信息量, 将时空两个维度的信息进行综合分析将是未来研究的重要方向和趋势。

表2 空间维度的生态系统突变早期预警指标
Table 2 Early-warning indicators in ecosystems in spatial dimension

主要突变检测方法 Key methods of detecting critical transition	主要内容 Main contents	计算公式 Formula	局限性 Limitation
计算空间自相关性和方差 Computing spatial autocorrelation and variance	计算指示系统状态的变量的空间自相关系数和方差 Computing spatial autocorrelation and variance of the variables that indicate the ecosystem state		数据获取困难和数据处理过程带入的误差和主观性 Difficult to acquire data; error and subjectivity are easily brought to the processing
观察power law现象 Observing power law	分析样地斑块大小 S 与斑块数目 $N(S)$, 观察它们的对数是否满足特定的方程 Analyzing the patch size S and number of patches $N(S)$, and see if their logarithm can meet specific equation	$N(S)=CS^7$	适用地区受限, 计算结果受数据计算方式影响大 Restricted to certain areas and the result is greatly influenced by the computation method
观察规则斑块 Observing regular patches	观察植被斑块是否呈现规则形状 Observing if the vegetation presents regular patches		难以对斑块进行量化与判断 Difficult to quantify and judge the patches

4)进行多体系的交叉研究。在研究如何通过预警信号来检测生态系统重大突变的同时,还有一些学者从系统网络组织结构的角度来研究重大突变。大量研究表明,对于拥有异质性结构的复杂系统,组成单元(结点)的空间异质性与组成单元之间的连接度对于认识生态系统的整体反应至关重要。van Nes和Scheffer (2005)探索了系统的网络组织结构对生态系统重大突变的影响,结果表明:若整个网络存在较强空间异质性和较低连接度,当环境发生变化时生态系统趋于渐变而不是突变。这是由于空间异质性的存在使得每个结点转入另外一个稳态所需的驱动因子值各不相同,且各结点相对孤立,相互影响小,因此生态系统总体对扰动的反应是较平缓的。相反,若整个空间网络同质性强(各结点相似)且连接度高,那么在一定范围内,当局部遭受扰动时,生态系统能够通过内部分散扰动及相邻结点及时的资源补充而阻止系统发生变化,但当外界条件变化超过一定阈值时,生态系统则会发生多米诺骨牌效应从而整体崩溃(Dunne *et al.*, 2002)。迄今为止,这两方面的研究各自进行,没有交叉联系。将二者结合起来,将有助于增强生态系统突变预警能力,强化对人类有益的系统状态,帮助我们设计出更加稳定、更加符合人类需要的生态系统。

尽管存在着一系列的问题与挑战,生态系统突变预警信号提取对于生态系统重大突变的预测还是具有重要的现实意义。部分通用指标具有普适性,因此即使对某一生态系统的驱动机制和反馈过程缺乏了解,人类仍然可以借助这些预警信号检测方法了解生态系统的弹性变化以及发生重大突变的可能性,进而为应对或预防生态系统突变的发生做好充分准备。

基金项目 国家重大科学研究计划“全球变化与环境风险演变过程与综合评估模型”(2012CB955-402)、中央高校基础研究基金项目及北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室项目(2012TDZY032)。

致谢 刘宇鹏、郝蕊芳、曹茜等在本文撰写过程中给予了大力帮助,谨致谢忱。

参考文献

Aguiar MR, Sala OE (1999). Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 273–277.

- Berglund N, Gentz B (2002). Metastability in simple climate models: pathwise analysis of slowly driven Langevin equations. *Stochastics and Dynamics*, 2, 327–356.
- Biggs R, Carpenter SR, Brock WA (2009). Turning back from the brink: detecting an impending regime shift in time to avert it. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 826–831.
- Bjørnstad ON, Grenfell BT (2001). Noisy clockwork: time series analysis of population fluctuations in animals. *Science*, 293, 638–643.
- Carpenter SR (2005). Eutrophication of aquatic ecosystems: bistability and soil phosphorus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 10002–10005.
- Carpenter SR, Brock WA (2006). Rising variance: a leading indicator of ecological transition. *Ecology Letters*, 9, 311–318.
- Carpenter SR, Cole JJ, Pace ML, Batt R, Brock WA, Cline T, Coloso J, Hodgson JR, Kitchell JF, Seekell DA (2011). Early warnings of regime shifts: a whole-ecosystem experiment. *Science*, 332, 1079–1082.
- Carpenter SR, Ludwig D, Brock WA (1999). Management of eutrophication for lakes subject to potentially irreversible change. *Ecological Applications*, 9, 751–771.
- Dai L, Korolev KS, Gore J (2013). Slower recovery in space before collapse of connected populations. *Nature*, 496, 355–358.
- Dakos V, Kéfi S, Rietkerk M, van Nes EH, Scheffer M (2011). Slowing down in spatially patterned ecosystems at the brink of collapse. *The American Naturalist*, 177, E153–E166.
- Dakos V, van Nes EH, Donangelo R, Fort H, Scheffer M (2010). Spatial correlation as leading indicator of catastrophic shifts. *Theoretical Ecology*, 3, 163–174.
- deMenocal P, Guilderson T, Adkins J, Sarnthein M, Baker L, Yarusinsky M, Ortiz J (2000). Abrupt onset and termination of the African Humid Period: rapid climate responses to gradual insolation forcing. *Quaternary Science Reviews*, 19, 347–361.
- deYoung B, Barange M, Beaugrand G, Harris R, Perry RI, Scheffer M, Werner F (2008). Regime shifts in marine ecosystems: detection, prediction and management. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 402–409.
- Donangelo R, Fort H, Dakos V, Scheffer M, van Nes EH (2010). Early warnings for catastrophic shifts in ecosystems: comparison between spatial and temporal indicators. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 20, 315–321.
- Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, 5, 558–567.
- Ellner S, Turchin P (1995). Chaos in a noisy world: new methods and evidence from time-series analysis. *The American*

- Naturalist*, 145, 343–375.
- Feng JF, Wang HL, Zhu L (2009). Review on alternative stable states in ecosystems. *Ecology and Environmental Sciences*, 18, 1553–1559. (in Chinese with English Abstract) [冯剑丰, 王洪礼, 朱琳 (2009). 生态系统多稳态研究进展. *生态环境学报*, 18, 1553–1559.]
- Guttal V, Jayaprakash C (2008). Changing skewness: an early warning signal of regime shifts in ecosystems. *Ecology Letters*, 11, 450–460.
- Guttal V, Jayaprakash C (2009). Spatial variance and spatial skewness: leading indicators of regime shifts in spatial ecological systems. *Theoretical Ecology*, 2, 3–12.
- Held H, Kleinen T (2004). Detection of climate system bifurcations by degenerate fingerprinting. *Geophysical Research Letters*, 31, doi:10.1029/2004GL020972.
- Holling CS (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 1–23.
- Horsthemke W, Lefever R (1984). *Noise-Induced Transitions*. Springer, Berlin.
- Isbell F, Tilman D, Polasky S, Binder S, Hawthorne P (2013). Low biodiversity state persists two decades after cessation of nutrient enrichment. *Ecology Letters*, 16, 454–460.
- Ives AR, Dennis B, Cottingham KL, Carpenter SR (2003). Estimating community stability and ecological interactions from time-series data. *Ecological Monographs*, 73, 301–330.
- Kéfi S, Rietkerk M, Alados CL, Pueyo Y, Papanastasis VP, ElAich A, de Ruiter PC (2007a). Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature*, 449, 213–217.
- Kéfi S, Rietkerk M, van Baalen M, Loreau M (2007b). Local facilitation, bistability and transitions in arid ecosystems. *Theoretical Population Biology*, 71, 367–379.
- Kleinen T, Held H, Petschel-Held G (2003). The potential role of spectral properties in detecting thresholds in the earth system: application to the thermohaline circulation. *Ocean Dynamics*, 53, 53–63.
- Kuehn C (2011). A mathematical framework for critical transitions: bifurcations, fast-slow systems and stochastic dynamics. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 240, 1020–1035.
- Lerdau M (2007). A positive feedback with negative consequences. *Science*, 316, 212–213.
- Levin SA, Segel LA (1985). Pattern generation in space and aspect. *SIAM Review*, 27, 45–67.
- Lin Y, Han GD, Zhao ML, Chang SX (2010). Spatial vegetation patterns as early signs of desertification: a case study of a desert steppe in Inner Mongolia, China. *Landscape Ecology*, 25, 1519–1527.
- Luo YQ, Weng ES (2011). Dynamic disequilibrium of the terrestrial carbon cycle under global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 96–104.
- Maestre FT, Escudero A (2009). Is the patch size distribution of vegetation a suitable indicator of desertification processes? *Ecology*, 90, 1729–1735.
- Måler KG (2009). Development, ecological resources and their management: a study of complex dynamic systems. *European Economic Review*, 44, 645–665.
- Massada AB, Gabay O, Perevolotsky A, Carmel Y (2008). Quantifying the effect of grazing and shrub-clearing on small scale spatial pattern of vegetation. *Landscape Ecology*, 23, 327–339.
- May RM (1977). Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature*, 269, 471–477.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystem and Human Well-Being: Synthesis*. World Resource Institute, Washington, DC.
- Peters DPC, Pielke RA, Bestelmeyer BT, Allen CD, Munson-McGee S, Havstad KM (2004). Cross-scale interactions, nonlinearities, and forecasting catastrophic events. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 15130–15135.
- Rietkerk M, Dekker SC, de Ruiter PC, van de Koppel J (2004). Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. *Science*, 305, 1926–1929.
- Rietkerk M, van de Koppel J (2008). Regular pattern formation in real ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 169–175.
- Scheffer M (1990). Multiplicity of stable states in freshwater systems. *Hydrobiologia*, 61, 475–486.
- Scheffer M, Bascompte J, Brock WA, Brovkin V, Carpenter SR, Dakos V, Held H, van Nes EH, Rietkerk M, Sugihara G (2009). Early-warning signals for critical transitions. *Nature*, 461, 53–59.
- Scheffer M, Carpenter SR (2003). Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 648–656.
- Scheffer M, Carpenter SR, Foley JA, Folke C, Walker B (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591–596.
- Scheffer M, Carpenter SR, Lenton TM, Bascompte J, Brock W, Dakos V, van de Koppel J, van de Leemput IA, Levin SA, van Nes EH (2012). Anticipating critical transitions. *Science*, 338, 344–348.
- Scheffer M, Hosper SH, Meijer ML, Moss B, Jeppesen E (1993). Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution*, 8, 275–279.
- Stachowicz JJ (2001). Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities: positive interactions play a critical, but underappreciated, role in ecological communities by reducing physical or biotic stresses in existing habitats and by creating new habitats on which many species depend. *BioScience*, 51, 235–246.
- Staver AC, Archibald S, Levin SA (2011). The global extent and determinants of savanna and forest as alternative biome states. *Science*, 334, 230–232.

- Steneck RS, Vavrinec J, Leland AV (2004). Accelerating trophic-level dysfunction in kelp forest ecosystems of the western North Atlantic. *Ecosystems*, 7, 323–332.
- Synergy Program for Analyzing Resilience and Critical Transitions (2012). Early Warning Signals Toolbox. http://www.early-warning-signals.org/?page_id=480. Cited 18 July 2013.
- van Nes EH, Rip WJ, Scheffer M (2007). A theory for cyclic shifts between alternative states in shallow lakes. *Ecosystems*, 10, 17–28.
- van Nes EH, Scheffer M (2005). Implications of spatial heterogeneity for catastrophic regime shifts in ecosystems. *Ecology*, 86, 1797–1807.
- van Nes EH, Scheffer M (2007). Slow recovery from perturbations as a generic indicator of a nearby catastrophic shift. *The American Naturalist*, 169, 738–747.
- Veraart AJ, Faassen EJ, Dakos V, van Nes EH, Lürling M, Scheffer M (2011). Recovery rates reflect distance to a tipping point in a living system. *Nature*, 481, 357–359.
- von Hardenberg J, Meron E, Shachak M, Zarmi Y (2001). Diversity of vegetation patterns and desertification. *Physical Review Letters*, 87, 198101.
- Wang R, Dearing JA, Langdon PG, Zhang EL, Yang XD, Dakos V, Scheffer M (2012). Flickering gives early warning signals of a critical transition to a eutrophic lake state. *Nature*, 492, 419–422.
- Wissel C (1984). A universal law of the characteristic return time near thresholds. *Oecologia*, 65, 101–107.
- Wu JG (2013). Landscape sustainability science: ecosystem services and human well-being in changing landscapes. *Landscape Ecology*, 28, 999–1023.
- Yu L, Hao BL (1984). *Phase Transitions and Critical Phenomena*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [于淦, 郝柏林 (1984). 相变和临界现象. 科学出版社, 北京.]

责任编辑: 张大勇 责任编辑: 王 葳