生物互作与全球变化下的生态系统动态：从理论到应用

贺 强*

复旦大学生命科学学院, 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200438

摘 要 随着气候变化和人类活动的加剧, 生态系统组成与结构的时空动态正变得日益剧烈和复杂, 许多生态系统呈退化趋势。全球变化背景下的生态系统动态及其形成机制既是生态学的基础理论问题, 也是生态系统修复和保护中亟需认识的关键应用问题。该文在概述连续型、阈值型和随机型等生态系统动态模式的基础上, 分析生物互作影响生态系统动态的机理; 结合次生演替、稳态转换、物种分布区移位等研究热点, 总结有关生物互作对生态系统动态影响的主要研究进展; 并探讨相关生物互作理论在生态系统保护和修复中的应用。日益丰富的研究表明, 竞争、促进(包括共生)、营养级间的互作等一系列生物互作可直接或间接驱动或改变生态系统在不同时空尺度上变化的模式、方向及速率; 在生态系统管理实践中, 应用生物互作的相关理论有望大幅提升生态系统保护和修复的成效。进一步丰富和完善该领域的基础理论及应用实践, 需要今后在生物互作对生态系统动态影响的时空变异机制、多重干扰下生物互作对生态系统动态的影响、生物互作在生态系统保护和修复中的应用等方面开展深入研究。

关键词 生物互作; 次生演替; 稳态转换; 物种分布区移位; 生态修复; 生态学应用

贺强 (2021). 生物互作与全球变化下的生态系统动态: 从理论到应用. 植物生态学报, 45, 1075-1093. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0055

Biotic interactions and ecosystem dynamics under global change: from theory to application

HE Qiang*

MOE Key Laboratory of Biodiversity Science and Ecological Engineering, School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai 200438, China

Abstract

Under intensifying human activities and climate change, spatiotemporal changes in ecosystem composition and structure are becoming increasingly drastic and intricate, and there are trends of degradation in many ecosystems. An improved understanding of ecosystem dynamics and their underlying mechanisms in the context of global change can not only help resolve fundamental theoretical questions in ecology, but can also inform applied issues in ecosystem restoration and conservation. Here, we review different models of ecosystem dynamics (gradual continuum, threshold/regime shift, and stochastic) and conceptualize the mechanisms by which biotic interactions can potentially modulate ecosystem dynamics. We then synthesize the state of understanding how biotic interactions regulate secondary succession, regime shift, and species range shift—ecosystem dynamics subject to intense recent investigation. We further discuss results from studies that applied theories on biotic interactions in ecosystem restoration and conservation. We show that there is a growing body of research revealing 1) that multiple types of biotic interactions, such as competition, facilitation (including mutualism), and trophic interactions, can drive or substantially alter the patterns, directions, and rates of ecosystem change at various spatiotemporal scales, and 2) that managing biotic interactions is likely to greatly enhance the performance of ecosystem restoration and conservation. To move forward, we highlight that further research is needed to better understand how the impacts of biotic interactions on ecosystem dynamics vary spatially and temporally, how biotic interactions modulate ecosystem dynamics under multiple anthropogenic disturbances, and how best to manage biotic interactions to optimize ecosystem conservation and restoration.

Key words biotic interactions; secondary succession; regime shift; species range shift; restoration ecology; ecological application

收稿日期Received: 2020-03-03 接受日期Accepted: 2020-07-02

基金项目: 国家自然科学基金(31870414). Supported by the National Natural Science Foundation of China (31870414).

* E-mail: he_qiang@hotmail.com

He Q (2021). Biotic interactions and ecosystem dynamics under global change: from theory to application. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1075-1093. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0055

自20世纪初以来, 原生演替和次生演替等生态系统动态就受到了生态学家, 特别是植物生态学家的关注(Clements, 1916; Shantz, 1917)。从广义而言, 生态系统动态是生态系统中生物个体、种群、群落、景观等组织层次在不同时间(以及空间)尺度上发生的变化。由于自然界中生物往往不是完全孤立存在的, 而是常与其他生物存在竞争、促进、植食、捕食、寄生等多种类型的相互作用(即“生物互作”)(Begon *et al.*, 2006; Blois *et al.*, 2013), 生态系统结构和功能在不同时空尺度上的变化会受到生物互作的强烈影响。生态系统动态的特征及生物互作驱动机制不仅是长期以来生态学研究的基础理论问题, 也是大规模、高强度人类活动影响下生态系统保护和修复中亟需认识的关键应用问题。

实际上, 有关生态系统动态的研究在近50年来发生了重要变化。早期的生态系统动态研究多关注偶然性或脉冲性的自然干扰(如火灾、风暴、火山喷发、山体滑坡、洪泛等)后生态系统的变化(Smith *et al.*, 2009)。随着全球人类社会经济活动的加剧, 人类活动已直接或间接成为生态系统中干扰发生频率和强度的决定性因素(Smith *et al.*, 2009)。人类活动对生态系统造成的直接干扰包括森林砍伐、猎捕、放牧、湿地围垦、重金属污染、富营养化等; 在由人类活动驱动的气候变化影响下, 极端热浪、台风、火灾、洪泛等自然干扰呈频发或强化趋势(White & Jentsch, 2001); 除脉冲性干扰(pulse disturbance)外, 连续性环境变化(例如气温上升、CO₂浓度上升、海平面上升、氮沉降等)对生态系统造成的持续性干扰(press disturbance)也日益普遍(Harris *et al.*, 2018)。地球上完全不受人类干扰影响的生态系统已几乎不复存在(Boivin *et al.*, 2016)。随着人类活动对生态系统影响的剧烈化、普遍化和多样化, 生态系统组成与结构的时空动态也变得日益剧烈和复杂。因此, 生态系统动态研究的焦点已快速转移到人类活动干扰下生态系统的变化规律及机制上。

目前, 国内外已经开展了大量有关生态系统动态特征与机制的研究。相关研究目前多围绕以下几个方面开展: (1)生态系统动态的时空特征及一般性模式; (2)生态系统动态的调控机制; (3)生态系统动态的预测和管理。特别是近年来, 有关生态系统动

态的一般性模式及调控机制的研究取得了诸多重要进展。这包括对生态系统动态模式由简单线性变化到非线性复杂变化的认识(Suding & Gross, 2016), 由不同组织层次独立响应到层级响应模式的提出(Smith *et al.*, 2009)等。实际上, 全球变化下的稳态转换、物种分布区移位等已成为广受认可的生态系统动态特征(Scheffer *et al.*, 2001; Parmesan & Yohe, 2003)。此外, 日益丰富的研究表明, 干扰后生态系统的变化不仅受干扰类型、频率、强度及尺度的影响(Fraterriro & Rusak, 2008; Turner, 2010), 而且会受到生态系统中不同类型生物互作的调控(图1)(Bai *et al.*, 2004; Suttle *et al.*, 2007; Smith *et al.*, 2009; Siliman *et al.*, 2013)。这些有关生态系统动态的新发现、新认知也开始得到有关生态系统管理和恢复研究的关注和讨论(Ladd *et al.*, 2018)。

本文通过回顾近年来国内外有关生态系统动态的重要研究进展, 总结分析有关生物互作对生态系统动态影响的现有认识, 重点探讨以下几个关键科学问题: (1)生态系统动态的典型模式和特征是什么? (2)生物互作对生态系统动态的影响涉及哪些方面, 其机理是什么? (3)是否可通过调控生物互作而提升生态系统的修复和保护成效? 此外, 本文还将进一步总结当前研究中存在的主要问题, 并在此基础上提出今后有关生物互作与生态系统动态的重点研究方向。

1 生态系统动态: 类型与特征

生态系统动态研究需要首先识别生态系统变化的轨迹及其类型。生态系统变化的轨迹并不是唯一的, 而是存在连续动态、阈值动态及随机动态等多种类型(表1)。经典观点认为, 生态系统以线性渐变的方式响应干扰(将气温上升等连续性环境变化视为持续性干扰; Harris *et al.*, 2018), 并在干扰消退后向原有的单一顶极状态(或平衡态)平稳演替。这一连续型生态系统动态被早期有关干扰和生态系统演替的研究广泛采用(Clements, 1916; Odum, 1969), 包括长期以来有关中国退化草原群落恢复过程的研究(李永宏, 1994)。研究发现, 气候变化影响下内蒙古、青海等地区草地长期监测样地中植物群落结构也呈渐变趋势(Zhang *et al.*, 2018; Wang

图1 自然界中的典型生物互动与生态系统动态。**A**, 森林生态系统中树皮甲虫导致的树木大面积死亡(开源图片, CC BY-NC 2.0, Michael McCullough拍摄)。**B**, 高寒生态系统中的保育植物与促进作用(开源图片, CC BY-SA 3.0, Hermanhi拍摄)。**C**, 热带生态系统中大型动物植食作用驱动的稀树草原稳态(开源图片, CC BY-NC 2.0, Arthur Chapman拍摄)。**D**, 滨海盐沼湿地中蟹类植食作用驱动的大幅度植被退化(贺强拍摄)。**E**, 海草床湿地与入侵植物互花米草(*Spartina alterniflora*)的竞争作用(贺强拍摄)。**F**, 滩涂湿地中红树林幼苗更新与外来植物互花米草的竞争作用(贺强拍摄)。**G**, 湖泊生态系统捕食性鱼类影响水体清澈度(开源图片, CC BY-SA 2.0, Paul Korecky拍摄)。**H**, 退化海藻林生态系统中海胆植食作用维持的瘠地稳态(开源图片, CC BY 2.0, Claire Fackler, CINMS, NOAA拍摄)。**I**, 珊瑚礁生态系统中大型藻类挤占珊瑚生存空间(开源图片, CC BY-NC-ND 2.0, FWC Fish and Wildlife Research Institute拍摄)。

Fig. 1 Representative biotic interactions and ecosystem dynamics in nature. **A**, Bark beetle-driven massive tree mortality in a forest (photographed by Michael McCullough, CC BY-NC 2.0). **B**, Nurse plants with facilitative effects in an alpine ecosystem (photographed by Hermanhi, CC BY-SA 3.0). **C**, Savanna as a stable state maintained by wildlife herbivory in tropical ecosystems (photographed by Arthur Chapman, CC BY-NC 2.0). **D**, Large-scale vegetation die-off driven by crab herbivory in a coastal salt marsh (photographed by HE Qiang). **E**, Exotic cordgrass *Spartina alterniflora* compete with seagrasses in the Yellow River Delta (photographed by HE Qiang). **F**, Mangrove regeneration affected by exotic cordgrass competition (photographed by HE Qiang). **G**, Predatory fish affect water clarity in a lake ecosystem (photographed by Paul Korecky, CC BY-SA 2.0). **H**, Barren state maintained by sea urchin grazing in a kelp forest (photographed by Claire Fackler, CINMS, NOAA, CC BY 2.0). **I**, Macroalgae compete with corals for space in a degraded coral reef (photographed by FWC Fish and Wildlife Research Institute, CC BY-NC-ND 2.0).

et al., 2020)。

不同于连续型动态, 阈值型生态系统动态是指生态系统以非线性的方式响应干扰, 当干扰导致临界阈值被超出时即发生生态系统的突变。这种临界阈值也被称为“临界点”(tipping point)或“突变分叉点”(catastrophic bifurcation)(Scheffer & Carpenter, 2003)。阈值型生态系统动态最早于1969年提出(Lewontin, 1969), 但直到20世纪90年代以后才开始得到广泛关注。阈值型生态系统动态的一种特殊类型是稳态转换(regime shift), 即带有迟滞效应的非线性响应干扰方式。稳态(regime或stable state)是由

系统内部相互强化的过程或正反馈过程所维持的。典型的正反馈过程包括促进作用。例如, 干旱区陆生植被的遮阴作用可改良微气候环境而提高土壤湿度及降水量, 土壤湿度及降水量的升高会通过反馈作用进一步促进植被的生长。这种正反馈作用就会在一定范围内对陆生植被系统起到维持作用(Scheffer & Carpenter, 2003; Xu *et al.*, 2015a)。稳态转换现象的发生并不一定由强烈的外部干扰触发。稳态转换可由系统内部反馈过程或外部环境因子的平缓变化所触发, 甚至当环境因子的微幅变化导致临界阈值被超出时, 生态系统稳态转换即可发

表1 生态系统动态的主要类型与特征

Table 1 Main models and characteristics of ecosystem dynamics

类型 Model	主要特征 Characteristic	实例 Empirical example	参考文献 Reference
连续型 Gradual continuum models	生态系统以线性渐变的方式响应干扰, 并随着干扰的消退向干扰前的单一顶极状态平稳演替 Ecosystems exhibit linear continuous changes and gradually progress toward the pre-disturbance climax	中国内蒙古、青海等地区的长期草地监测样地中, 虽然植物群落生产力在20世纪80年代至21世纪10年代之间未大幅上升或下降, 但是, 物种组成随气候变化而逐渐发生变化; 内蒙古草地长期监测样地中的物种丰富度还呈线性减小趋势。 At long-term monitoring sites of grasslands in Nei Mongol and Qinghai, China, although the annual biomass production of plant communities did not greatly increase or decrease from the 1980s to the 2010s, species composition gradually changed with climate change, and there was a gradual decreasing trend in species richness at long-term monitoring sites of grasslands in Nei Mongol.	Bai <i>et al.</i> , 2004; Zhang <i>et al.</i> , 2018; Wang <i>et al.</i> , 2020
阈值型 Threshold models	生态系统以非线性的方式响应干扰, 当环境条件的变化导致临界阈值被超出时即发生生态系统的突变 Ecosystems exhibit nonlinear responses to disturbance, and abrupt changes occur when a threshold is approached	中国太湖水体叶绿素浓度以非线性方式响应氮、磷加载量的变化。 In Taihu Lake, China, chlorophyll concentration in the water column responded to loadings of nitrogen and phosphorus nonlinearly.	Xu <i>et al.</i> , 2015b; Janssen <i>et al.</i> , 2017
稳态转换 ¹⁾ Regime shift models ¹⁾	生态系统以带有迟滞效应的非线性方式响应干扰(迟滞效应指生态系统的退化轨迹不同于恢复轨迹) Ecosystems exhibit nonlinear responses to disturbance and the trajectory of degradation differs from that of recovery	在美国亚利桑那州半干旱草地生态系统中, 过度放牧导致乔木植物群落的扩张, 但降低放牧强度不能使系统恢复至原有的草地状态。 In Arizona, USA, livestock grazing has driven the encroachment of shrubs in semiarid grasslands, and subsequent protection from grazing failed to deter shrub encroachment.	Browning & Archer, 2011
随机型 Stochastic models	物种/生态系统主要受随机过程影响, 系统状态持续波动, 不向某一特定的长期平衡态演变 Species/ecosystems are mainly affected by stochastic processes, constantly fluctuate, and do not progress toward any equilibrium	英国苏格兰地区欧鸕种群大小在1963–2005年间持续强烈波动, 没有向平衡态发展的趋势。 In Scotland, UK, the population size of the European shag <i>Phalacrocorax aristotelis</i> continued to strongly fluctuate between 1963 and 2005, showing no tendency toward an equilibrium.	Frederiksen <i>et al.</i> , 2008

1) 稳态转换型生态系统动态是阈值型生态系统动态的一种特殊类型。由于相关研究较多, 这里特将稳态转换型生态系统动态单列。

1) Regime shift models are a specific type of threshold models. They are emphasized here in consideration of the large body of research on regime shifts.

生。在存在多稳态的生态系统中, 稳态转换发生后, 通过恢复原来的环境条件难以使生态系统恢复到原有的状态(表1)。

连续型动态和阈值动态都属于平衡动态, 而随机动态是一种非平衡动态。处于随机动态的生态系统与环境条件关系不明显, 处于该类型的生态系统主要由随机过程、随机事件控制。随机型生态系统动态不具预测性, 不会向某一特定的长期平衡态演变。随机型生态系统动态是在20世纪七八十年代, 随机效应在群落动态中的作用得到认可的基础上提出的(Suding & Gross, 2016)。随机效应至少包括种群统计随机和环境随机两种类型(Lande, 1993)。种群统计随机效应由有限种群死亡、出生及迁入、迁出等机会事件导致, 常对濒危动植物等小型种群起重要影响(Liebholt & Bascompte, 2003; Fukami, 2015)。环境随机效应由近乎连续的环境随机干扰导致, 对小型和大型种群都起重要作用(Liebholt & Bascompte, 2003)。常见的环境随机干扰包括降水、干旱、洪泛等。有研究认为, 随机过程或更倾向于影响个体较小的生物(Farjalla *et al.*, 2012)。

目前生态学家仍不能确定哪一类生态系统动态

在自然界中更具普适性, 或者在哪些情况下哪一类模型能更好地表征生态系统的动态。实际上, 不同类型的生态系统动态不是完全互斥的。一些生态系统动态需要结合多个模型来阐释。例如, 随机型动态在原生演替或干扰后次生演替的早期阶段可起主导作用。在这一阶段, 植被与环境之间的关系十分微弱, 植物的定植很大程度上取决于随机性的繁殖体扩散(Walker & del Moral, 2008)。而在演替的后期, 由于多种内部和外部因素的共同作用, 物种替代逐渐发生, 连续型动态就更可能成为主导(Walker & del Moral, 2008)。此外, 由于长期稳定的平衡态很难在实际研究中被证实, 识别随机型非平衡动态与多平衡态动态也往往存在困难和不确定性(Schröder *et al.*, 2005; Suding & Hobbs, 2009)。

2 生物互作影响生态系统动态的机制

干扰后生态系统的变化轨迹受到一系列生物与非生物因子的影响。已有大量研究表明, 干扰的类型、频率和强度在很大程度上决定着干扰后生态系统的动态。生物生理和个体层次上的性状对干扰后生态系统动态的影响也已经在大量的研究中得到证

实。生物互动对生态系统动态的影响主要包括以下3个方面。首先, 人类活动对生物互作的直接或间接干扰可触发生态系统的变化。这包括猎捕(Jackson *et al.*, 2001; Estes *et al.*, 2011)、放牧(Asner *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2019a)、入侵生物竞争(Vilà *et al.*, 2011)、入侵动物植食/捕食(张润志等, 2008; Gallardo *et al.*, 2016)等。对此, 相关研究已较为充分, 这里不再赘述。其次, 生物互动影响生态系统对干扰的抵抗力。再次, 生物互动影响干扰后生态系统的恢复力(图2A)。抵抗力和恢复力共同构成生态系统对干扰的韧性(resilience)(Holling, 1973; 图2A)。需要说明的是, 许多研究将韧性视为干扰后生态系统的恢复力, 这不宜于区分韧性和恢复力。本文采用了Folke等(2004)、Bernhardt和Leslie (2013)、Ingrisch和Bahn (2018)对韧性的定义。生态系统对干扰的抵抗力、

恢复力、韧性可视为生态系统稳定性(stability)的不同维度(Donohue *et al.*, 2016)。生物互动怎样影响生态系统对干扰的抵抗力、恢复力、韧性是当前生态系统动态研究的热点之一。

2.1 竞争作用

竞争作用是生态学家研究最充分的生物互动类型。对于特定目标物种(或功能群)(图2B中的物种A)而言, 相对于无竞争作用影响的情景, 竞争者(图2B中的物种B)的存在首先可削弱目标物种对干扰的抵抗力, 降低其大幅丧失发生的临界点(图2B生物互动情景1)。这对种间和种内竞争均适用, 但在不同物种间存在差异(Novoplansky & Goldberg, 2001; Jourdan *et al.*, 2020)。竞争作用还可降低目标物种在干扰后恢复的速率, 增加其恢复至平衡态所需的时间(图2B生物互动情景1)。但也有研究发现, 干旱发

图2 典型生物互动影响生态系统动态的概念模型。**A**, 生态系统对干扰的抵抗力、恢复力及韧性(图中含恢复至系统原状态和向其他稳态转换两种情况, 系统恢复也可介于二者之间)。**B**, 竞争作用。**C**, 促进作用。**D**, 植食作用。在**B**和**C**中, A、B、C分别表示目标物种、邻居种、干扰后新迁入物种。为简洁起见, 以单一脉冲性干扰和两种典型生物互动情景为例进行示意。在**B**和**C**中, 生物互动情景1表示系统中原有邻居种的竞争或促进作用, 生物互动情景2表示干扰后新迁入物种的竞争或促进作用; **C**中促进作用为互利作用(对于偏害和偏利作用, 请参见正文)。在**D**中, 生物互动情景1表示植食作用降低植被的恢复速率, 增加植被恢复至平衡态所需时间, 生物互动情景2表示植食作用完全抑制植被的恢复潜力, 使干扰后的生态系统向另一平衡态演变。

Fig. 2 Conceptual models showing how species interactions may affect ecosystem dynamics. **A**, Ecosystem resistance to, recovery from, and resilience to disturbance (shown are two scenarios where an ecosystem fully returns to pre-disturbance state and shift to an alternative state, respectively, and ecosystem recoveries could be in between these two scenarios). **B**, Competition. **C**, Facilitation. **D**, Herbivory. In **B** and **C**, A, B, and C indicate target species, neighboring species, and post-disturbance immigrant species. For the sake of conciseness, a single pulse disturbance and two typical species interaction scenarios are shown as examples. In **B** and **C**, species interaction scenario 1 indicates competitive or facilitative effects of neighboring species that coexist with the target species in an ecosystem, while scenario 2 indicates competitive or facilitative effects of post-disturbance immigrant species; in **C**, facilitation is mutualistic (see the main text for descriptions about antagonistic and commensal facilitation). In **D**, species interaction scenario 1 indicates that herbivory delays vegetation recovery and increases the time required for vegetation to return to pre-disturbance equilibrium, while scenario 2 indicates that herbivory fully eliminates the potential for vegetation to recover and that the ecosystem shifts to a different equilibrium.

生前, 竞争作用可使目标植物增加根系生物量分配, 这或有助于干旱后目标植物的恢复(Novoplansky & Goldberg, 2001)。此外, 干扰发生后, 竞争能力强的物种(图2B中的物种C)的迁入和定植也可降低原有物种在干扰后恢复的速率, 增加其恢复至平衡态所需时间(图2B生物互作情景1), 甚至在极端情况下完全抑制其恢复潜力, 使干扰后生态系统向另一平衡态演变(图2B生物互作情景2)。这种情况常见于土著生物群落受到干扰后外来生物的入侵(Stylinski & Allen, 1999)。

需要说明的是, 干扰发生后一些物种(或功能群)多度下降(图2B中的物种A), 而与之存在竞争关系的其他物种(或功能群)的多度可能增大(图2B中的物种B); 这也称为“负协方差效应”(negative covariance effect)或“竞争补偿”(competitive compensation)(Tilman, 1999)。这种负协方差效应可提高系统对干扰的抵抗力。在内蒙古草地生态系统中, 不同植物种或功能群间就存在这种负协方差效应(Bai *et al.*, 2004)。

2.2 促进作用

促进作用(包括共生)在生态系统中的作用实际上仅在20世纪90年代以后才逐渐得到广泛认可(Bertness & Callaway, 1994)。促进作用是指施惠生物(benefactor; 图2C中的物种B)通过缓解环境胁迫、提供食物资源、联合防御天敌等生物胁迫而促进受惠生物(beneficiary)在生态系统中的存活、生长等(Bertness & Callaway, 1994)。相比受惠生物, 施惠生物往往对干扰具有更高的抵抗力, 这使促进作用在胁迫生境中更为常见。这即胁迫梯度假说(the stress-gradient hypothesis)(Bertness & Callaway, 1994; He *et al.*, 2013)。促进作用存在偏害(一方受益另一方受损)、偏利(一方受益另一方既不受益也不受损)和互利(双方均受益)等3种模式(Dangles *et al.*, 2018)。在互利作用模式(图2C情景1)下, 干扰在导致互利作用中一方种群衰退的同时, 也会连锁导致另一方种群的衰退, 降低另一方对干扰的抵抗力。由于干扰后互利作用双方的种群衰退趋势基本一致(图2C中的物种A和B), 这种“正协方差效应”(positive covariance effect)可降低系统对干扰的抵抗力。例如, 在西非地区的海草床生态系统中, 干旱胁迫下与海草具有共生关系的双壳类动物的死亡可加剧海草种群的衰退, 降低海草床系统对干旱的抵抗力

(de Fouw *et al.*, 2016)。相反, 在恢复阶段, 互利作用中任何一方种群的上升则可促进另一方的恢复, 缩短另一方及系统恢复至平衡态所需的时间(图2C生物互作情景1)。

在偏利作用模式下(为简洁起见, 图2C中不含该模式), 受惠生物对施惠生物无显著影响。当干扰主要影响施惠生物或对施惠生物与受惠生物的影响类似时, 施惠生物种群的衰退会进一步导致受惠生物种群的衰退, 降低受惠生物及系统对干扰的抵抗力。当干扰主要影响受惠生物时, 施惠生物的存在可增强受惠生物对干扰的抵抗力, 并促进受惠生物在干扰后的恢复。在这种情况下, 干扰后受惠生物种群的衰退不会显著影响施惠生物的种群变化, 因此不存在“协方差效应”; 系统对干扰的抵抗力取决于受惠生物对干扰的抵抗力以及施惠生物对受惠生物的促进作用。在偏害作用模式下(图2C中不含该模式), 受惠生物对施惠生物存在抑制作用。当干扰主要影响施惠生物时, 施惠生物种群的衰退会导致受惠生物种群的衰退, 降低受惠生物及系统对干扰的抵抗力。当干扰主要影响受惠生物时, 受惠生物种群衰退后, 施惠生物种群可呈一定幅度的增大趋势。这或会形成较弱的“负协方差效应”, 并提高系统对干扰的抵抗力。当干扰对施惠生物与受惠生物的影响类似时, “协方差效应”可能介于以上两种情景之间。今后仍需在更多的实证研究中考证以上理论分析。

除生态系统中原有的施惠生物外, 干扰发生后新的施惠生物(图2C中的物种C)的迁入和定植也可促进受惠生物的恢复(图2C生物互作情景2); 甚至在某些情况下, 由于干扰后环境条件的恶化, 受惠生物难以自行恢复, 施惠生物的迁入和定植则可通过改良土壤等环境条件使受惠生物的恢复成为可能。例如, 在弃耕地生态系统中, 保育植物(nurse plants)的迁入和定植可促进其他植物的恢复(Cruz-Alonso *et al.*, 2020)。需要说明的是, 施惠生物也可对其他竞争力强的物种的迁入和定植提供条件; 在这种情景下, 原有物种的恢复由于新的竞争力强的物种的定植而可能被延后, 甚至不再发生。土著生物对竞争能力强的外来生物的促进作用可能会导致这种情况的出现(Lucero *et al.*, 2019), 但目前仍缺乏实证研究。

2.3 营养级间的互作

竞争作用和促进作用多为非营养互作(一些促

进作用也包括营养级间的互作), 而营养级间的互作(如植食、捕食、杂食、营养级联、寄生等)也可强烈影响生态系统对干扰的抵抗力与恢复力(Silliman & He, 2018)。以植食作用为例, 植食作用可削弱植物对干扰的抵抗力, 降低植被大幅退化发生的临界点; 此外, 干扰发生后, 植食作用可降低植被恢复的速率, 增加植被恢复至平衡态所需的时间(图2D生物互作情景1), 甚至在极端情况下完全抑制植被的恢复潜力, 使干扰后的生态系统向另一平衡态演变(图2D生物互作情景2; He *et al.*, 2017)。捕食作用也可以对猎物起到类似的作用(Garland & Kimbro, 2015)。捕食者还能通过营养级联作用削弱或增强植食作用对生态系统动态的影响(Amundrud & Srivastava, 2016)。杂食者则可通过在不同环境条件下改变其食性影响生态系统动态(Boersma *et al.*, 2016; Carreira *et al.*, 2016)。

特别需要强调的是, 生物互作通常不是恒定的, 其本身可受到干扰的强烈影响(Tylianakis *et al.*, 2008)。例如, 干旱可通过影响潮湿热带林中的比叶质量而降低干旱后树木间的竞争作用(Chen *et al.*, 2019)。根据胁迫梯度假说, 随着环境胁迫的增强, 竞争作用会降低, 而促进作用会增强(Bertness & Callaway, 1994; He *et al.*, 2013)。同样, 根据经典环境胁迫模型(Menge & Sutherland, 1987), 环境胁迫通常会削弱捕食作用, 但最新研究则认为, 环境胁迫增强或不显著影响捕食作用的情况在自然界中也普遍存在(Silliman & He, 2018)。实际上, 生物互作对生态系统动态的影响在很大程度上取决于干扰对相互作用的同营养级或不同营养级物种的相对影响强度。此外, 生物互作也随时空环境条件的变化而变化, 生物互作影响生态系统动态的机制也因此具有时空变异性。例如, 当干旱灾害发生时, 植食作用可能会由于干旱时植物防御能力的降低而大大增强(Mattson & Haack, 1987); 而干旱发生后, 一些植食动物会随植被的退化而消退(Silliman *et al.*, 2013), 而对于具有替代性食源或活动范围较大的植食动物, 其对植被的采食仍可持续影响干旱后植被的恢复(He *et al.*, 2019)。这时植食作用的强弱也会受植食动物与植物资源比例关系的影响。值得一提的是, 生态系统动态经常受到多种不同类型生物互作的共同影响。例如, 竞争作用和促进作用可同时影响植物群落对干扰的响应以及干扰消退后植物群落的恢

复(de Dios *et al.*, 2014); 植食者的选择性采食可通过影响不同植物间的竞争作用而影响干扰后植物群落的变化(Mills, 1986), 这可形成“似然竞争”(Holt & Bonsall, 2017)。

3 生物互动与全球变化下的生态系统动态

当前有关全球变化下生态系统动态的研究多围绕3个热点问题: 次生演替、稳态转换及物种分布区移位。生物互作是如何影响这些生态系统动态的? 其机制是什么? 这些问题越来越受到生态学家的关注, 相关案例研究也日益增多。

3.1 生物互动与次生演替

次生演替是干扰发生后生态系统的演变过程, 在这一过程中生态系统可向以往状态自然恢复, 也可随多种生物与非生物条件的变化而变化。次生演替是生态系统动态研究中最经典的一个问题。随着人类活动和气候变化的加剧, 生态系统中干扰的类型趋于多样化、发生频率升高、强度增大。例如, 森林砍伐、猎捕等人类活动直接干扰在许多地区仍在加剧(Puig *et al.*, 2012; Curtis *et al.*, 2018); 气候变化影响下, 干旱、火灾、风对森林生态系统造成的干扰在近几十年来呈上升趋势(Schelhaas *et al.*, 2003); 同样, 极端热浪、干旱、风暴潮等对盐沼湿地、珊瑚礁等海岸带生态系统的干扰也呈频发态势(He & Silliman, 2019)。人类活动对生态系统干扰频度和强度的急剧增加使深入理解生态系统的次生演替过程及其机理正变得日益重要, 这是有效开展退化生态系统修复和保护的前提。在全球范围内, 生态学者对次生演替问题的关注度至今仍在快速增加(图3A)。在中国, 有关次生演替的研究(王刚和赵松岭, 1988)在20世纪80年代开始出现; 2000年以后, 相关研究数量呈稳定上升趋势(图3A)。生物互作对次生演替的影响受不同物种相对迁入顺序和时机的影响。这种影响也被称为“优先效应”(priority effects)(Fukami, 2015)。“优先效应”可导致次生演替沿不同的轨迹向不同的顶极群落发展, 这就使次生演替过程具有历史偶然性。然而, 目前有关次生演替过程中“优先效应”的研究多集中于植物群落, 缺乏有关不同营养级、不同功能群生物群落相对迁入顺序和时间对次生演替影响的研究。

以往有关次生演替与生物互作的研究多关注竞争作用(占文献总数的65%; 图3A), 特别是不同植

图3 生态系统动态3个主要研究热点的变化趋势分析。**A**, 次生演替(Web of Science中以“succession”和“disturbance”为主题词搜索获得的“Research Area: Environmental Sciences Ecology”中的文献数据)。**B**, 稳态转换(以“regime shift”“stable state”“phase shift”或“tipping point”为主题词进行文献搜索)。**C**, 物种分布区移位(以“range shift”“range expansion”或“range contraction”为主题词搜索)。内部小图显示包含(黑色)和不包含(白色)生物互作的文献总数的比例, 以及竞争(绿色)、促进(橙色)、营养级间的互作(蓝色)、其他生物互作(灰色)研究的文献总数的比例。包含生物互作的文献以species interaction*、herbivory*、predation*、facilitat*、compet*、mutualis*、food web、trophic interaction*或top-down control*为主题词进行搜索; 包含竞争、促进、营养级间的互作的文献分别以compet*、facilitat*或mutualis*及herbivory*、predation*、food web、trophic interaction*或top-down control*为主题词进行文献搜索。

Fig. 3 Trends in the number of published papers on three major research themes of ecosystem dynamics. **A**, Secondary succession (a list of publications was compiled by searching Web of Science using the query TI = “succession” and “disturbance”; all papers in the Research Area: Environmental Sciences Ecology were considered). **B**, Regime shift (the search query was TI = “regime shift” OR “stable state” OR “phase shift” OR “tipping point”). **C**, Species range shift (the search query was TI = “range shift” OR “range expansion” OR “range contraction”). Inserts in each panel show proportions of publications relevant (filled) and those irrelevant (blank) to species interactions and proportions of studies on competition (green), facilitation (orange), trophic interactions (blue), and other biotic interactions (grey). Publications relevant to species interactions were compiled using, in combination with the above search queries, the query TI = species interaction* OR herbivory* OR predation* OR facilitat* OR compet* OR mutualis* OR food web OR trophic interaction* OR top-down control*. Publications on competition, facilitation, and trophic interactions were compiled by using the queries TI = compet*, TI = facilitat* OR mutualis*, and TI = herbivory* OR predation* OR food web OR trophic interaction* OR top-down control*, respectively.

物种间的竞争。次生演替本质上就是物种替代过程(Horn, 1974)。一般认为, 竞争作用会随着次生演替时间的增加而增强; 因此, 晚继种(late successional species)通常具有超强的竞争力(Wilson, 1999)。在营养贫瘠的生态系统中, 整个演替过程中竞争可能以地下竞争为主; 而在肥沃的生态系统中, 竞争可能以地上竞争为主(Wilson, 1999)。近来研究还发现, 竞争作用强度可导致次生演替速率在生物地理尺度上的变异(Wright & Fridley, 2010)。然而, 目前有关竞争与次生演替的研究多集中于弃耕地生态系统; 在其他类型的生态系统中, 竞争作用对次生演替的影响还需进一步研究。此外, 现有研究多关注植物群落的演替; 有关竞争与动物群落演替的研究仍很少。

促进作用对次生演替的影响也受到越来越多研究的关注。通常认为, 相比竞争作用, 促进作用一般仅在次生演替的早期起作用, 或者当干扰导致生境条件异常严酷时, 促进作用才会较为关键(Wilson, 1999)。次生演替中期, 乔木的生长也可受到促进作用的影响(Duncan & Chapman, 2003)。在一些良性生境中, 晚继种需要依靠先锋种对天敌的联合防御

(associational defense)才能成功定植(Zanini *et al.*, 2006)。联合防御是良性生境中促进作用产生的关键机制。在演替后期对天敌的联合防御是否在次生演替中具有普遍性仍需进一步研究。此外, 促进作用在动物、微生物群落中也开始得到证实(van der Wal *et al.*, 2000)。今后需要进一步研究促进作用在动物、微生物群落演替中扮演的角色。

在不同类型的营养级间的互作中, 有关植食作用对次生演替影响的研究最为充分。一般认为, 植食作用会减缓从演替早期非禾草到禾草、灌木、先锋乔木的演替, 而加快从禾草、灌木、先锋乔木到持久性乔木的演替(Davidson, 1993)。这是因为植食动物更倾向于采食禾草、灌木、先锋乔木, 这些处于演替中期的植物具有较高的适口性, 其对植食动物的防御主要为补偿性生长, 缺乏物理、化学等其他防御性状(Davidson, 1993)。植食作用对次生演替的影响还受到土壤、气候、干扰历史、动物食性等因素的影响。例如, 去除专食大型种子的啮齿类动物会提高结实大型种子的一年生植物在群落中的多度(Samson *et al.*, 1992); 啮齿类动物的食谷作用还可能是热带雨林以结实小型种子的植物为主, 棕榈

树等结实大型种子的植物不能成为优势种的潜在机制(Davidson, 1993); 对结实大型种子的植物的采食作用会减缓弃耕地向阔叶林的演替(de Steven, 1991)。早期有关次生演替与植食作用的研究多关注地上植食动物。进入21世纪以来, 地下动物在生态系统中的作用越来越受到重视, 有关地下植食动物对次生演替影响的科学理论和假说也逐渐形成。例如, 除一些特例(Holtkamp *et al.*, 2008)外, 一般认为, 地下植食动物的多度随着次生演替而逐渐增加, 在达到演替中期的某一点之后再随着演替逐渐降低; 在演替中期, 地下动物的植食压力可促进演替向对植食作用具有更高抵抗力的植物方向发展(Rasmann *et al.*, 2011)。当然, 地下植食动物对演替的影响还受到植物根系对植食作用防御性状在演替梯度上变化的调节, 但目前相关实证性研究仍十分缺乏。此外, 值得指出的是, 早期有关次生演替与植食作用的研究多集中于弃耕地生态系统。近年来, 生态学家在盐沼(Gedan *et al.*, 2009; Daleo *et al.*, 2014)和珊瑚礁(Eyraud *et al.*, 2016)等其他类型的生态系统中也初步证实了植食作用对次生演替产生关键影响。

3.2 生物互动与稳态转换

长期以来, 生态学家普遍认为次生演替多符合连续型生态系统动态。20世纪70年代以后, 大量观测和理论模拟研究表明, 阈值型生态系统动态, 特别是稳态转换, 也在自然界乃至社会系统中普遍存在(May, 1977)。随着人类活动和气候变化对生态系统胁迫的加剧, 稳态转换在自然界中变得越来越普遍。例如, 由富营养化导致的自然水体从清澈态向浑浊态转换的现象在全球范围内都已有报道(Janssen *et al.*, 2014); 外来植物入侵的加剧也常可导致生态系统稳态转换的发生(Yelenik & D'Antonio, 2013); 气温上升、富营养化、过度捕捞等多重人类活动影响下珊瑚礁稳态转换的现象已愈为频发(Hughes *et al.*, 2017); 此外, 由于气候胁迫的增大, 自然界中许多潜在的稳态转换由低概率事件向高概率事件转变(Lenton *et al.*, 2008)。稳态转换现象及其理论与实证分析已成为当前生态系统动态研究中的热点问题, 相关论文数量在2000年左右开始急剧增长(图3B)。在中国, 有关稳态转换的研究仅在近10年才开始快速增长(图3B), 且现有研究多集中于浅型湖泊或水库生态系统, 关注富营养化、水位等水体环境变化与以藻类、水生植物等为主的稳态转换

(Liu *et al.*, 2017; Yang *et al.*, 2017)。有关海洋、草地、森林、滨海湿地等生态系统中稳态转换过程的研究仍十分缺乏。

在现有稳态转换的研究中, 有关生物互作的作用约占1/3, 涉及到竞争作用、促进作用和营养级间的互作(图3B)。实际上, 自然界中稳态形成的关键机制之一就是生物间的正相互作用(positive interactions)或生物-环境间的正反馈作用(positive feedback), 这已经在难以计数的植被动态研究中得到证实。这种正相互作用包括不同营养级、多功能群生物间的共生(例如海草-双壳类-硫化物氧化细菌的共生现象; van der Heide *et al.*, 2012)或共生网络(Scheffer *et al.*, 2012)。此外, 在捕食者-猎物系统中, 生活史同位群内捕食(life-history intraguild predation; 即捕食者的幼体与猎物存在资源竞争)也可导致多稳态的存在(Hin *et al.*, 2011; Toscano *et al.*, 2016)。

全球变化影响下生物间促进作用的瓦解正趋于频繁(Wang *et al.*, 2019b), 这可直接驱动稳态转换现象的发生。例如, 在西非地区的海草床生态系统中, 干旱胁迫下海草-双壳类-硫化物氧化细菌的共生关系的瓦解可驱动海草床稳态向裸地稳态转换(de Fouw *et al.*, 2016); 在温带落叶林生态系统中, 干旱导致的固氮乔木固氮能力的降低会减缓干扰后森林的恢复(Minucci *et al.*, 2019)。由自然因素或人类活动导致的其他生物互作关系的改变也可直接驱动稳态转换现象的发生。例如, 在陆地生态系统中, 放牧或其他类型的植食作用可导致生态系统在草地和荒漠稳态间的转换(van de Koppel *et al.*, 1997); 阿留申人对海獭(*Enhydra lutris*)的猎捕可导致阿拉斯加海岸带生态系统在海藻林和瘠地两种稳态间的转换(Simenstad *et al.*, 1978); 海胆数量的线性平缓变化可导致海藻林与瘠地两种稳态间的突变(Filbee-Dexter & Scheibling, 2014)。

营养级间的互作是稳态转换研究中广受关注的生物互作(图3B)。营养级间的互作首先可影响气候变化下生态系统稳态转换发生的临界点。例如, 在热带地区中, 食叶动物(browsers)可通过抑制树木的生长、促进易燃草本植物的生长而加剧火对树木的影响, 从而促进荫蔽林地稳态向稀树草原稳态的转换(van Langevelde *et al.*, 2003); 在中国滨海盐沼湿地中, 高密度小型蟹类的植食作用可降低在干旱胁迫下盐沼植被向裸滩稳态转换的临界点, 加剧盐

沼湿地植被的退化(He *et al.*, 2017)。然而, 不论在国际上还是在中国, 相关研究目前仍较少。此外, 大多相关研究集中于植食作用, 食物网中捕食作用等其他类型的营养互作是如何影响气候变化下生态系统稳态转换发生的临界点仍需理论分析和实验验证(Silliman & He, 2018)。此外, 营养级间的互作还可通过影响生态系统的恢复力而促进新稳态的形成。例如, 在塞伦盖蒂-马拉生态系统中, 大象的食叶作用可抑制野火后乔木的更新及林地的恢复, 这就会促进草地稳态的形成(Dublin *et al.*, 1990); 在澳大利亚西海岸, 气候变暖背景下入侵温带地区的热带鱼类的植食作用可抑制海洋极端热浪后海藻林的恢复, 这就会促进瘠地稳态的形成(Wernberg *et al.*, 2016); 在黄河口湿地, 小型蟹类的植食作用也可抑制干旱后盐沼植被的恢复, 加剧无植被覆盖的盐盘的维持及扩张(He *et al.*, 2019)。

3.3 生物互作与物种分布区移位

当前生态系统动态研究的另一个热点问题是气候变化下物种的分布区移位(species range shift)。生物的地理分布在时间和空间上是变化的。人类活动影响下气候变化的加剧正在导致物种分布区向地球两极方向、海拔更高地区或水深更深地区快速移位(Chen *et al.*, 2011; Yalcin & Leroux, 2017)。这种物种分布区移位现象在不同类型生态系统(如海洋、陆地、淡水)中, 在不同生物类群(如植物、鱼类、哺乳动物等)中, 在不同营养级生物功能群(如植食者、杂食者、肉食者、分解者等)中均有发生(Parmesan & Yohe, 2003; Chen *et al.*, 2011)。最早关于气候变化下物种分布区移位的研究出现于20世纪80年代。20世纪90年代以后, 气候变化下物种的分布区移位问题开始得到广泛关注, 2000年以后, 有关物种分布区移位的研究呈现指数上升趋势(图3C)。在中国, 有关物种分布区移位的研究仅在2000年以后才出现(Qi *et al.*, 2015; Yan *et al.*, 2017), 至今仍发展缓慢, 尚未得到充分关注。此外, 中国现有研究多分析森林等生态系统中树木、鸟类等的分布区移位, 对草地、湿地、海洋等生态系统中物种分布区移位的研究极少。

大部分现有有关物种分布区移位机理的研究只关注气候等非生物因子对生物的影响(图3C)。根据埃尔顿噪声假说(the Eltonian noise hypothesis; Soberón & Nakamura, 2009), 生物互作主要在小尺度上起作

用, 在大尺度上会被中和掉, 因此不会影响大尺度上生物的分布。现有涉及生物互作的研究仅占物种分布区移位研究文献总数的31%; 竞争、促进作用等同营养级生物互作是现有物种分布区移位研究中主要关注的生物互作类型(图3C)。竞争、促进作用对物种分布区移位的影响还没有得到普遍认可, 对其作用机制也尚缺乏公认的普适性结论。现有研究多是基于观测数据的模型构建和模拟研究(Kissling *et al.*, 2012; Liang *et al.*, 2016)。少数试验研究表明, 物种分布区前缘的移位会更受到促进作用的影响, 而其后缘的移位会更受到竞争的影响(Guo *et al.*, 2013; Ettinger & HilleRisLambers, 2017)。这与胁迫梯度假说相一致。然而, 一些研究认为, 竞争也可影响气候变化下物种分布区前缘的移位。例如, 灌木竞争可抑制气候变暖下青藏高原树线的上移(Liang *et al.*, 2016)。有研究认为, 竞争是否影响物种的分布区移位取决于物种与其竞争者对气候的相对追踪能力及相对竞争能力(Alexander *et al.*, 2015)。此外, 需要说明的是, 竞争与促进作用对物种分布区移位的研究目前多集中于植物, 缺乏有关动物及其他类群物种分布区移位的研究(Mammola & Isaia, 2017); 现有研究多关注竞争作用, 缺乏有关促进作用的研究。

营养级间的互作也会对物种分布区移位产生关键影响, 但目前研究相对较少(图3C)。生物对气候变化的敏感性在不同营养级间往往存在明显差异。这样, 气候变化所引起的物种分布区移位就可以导致食物网不同营养级间互作关系的退耦(van der Putten *et al.*, 2010; Louthan *et al.*, 2015)。由于营养级间的互作是自然选择过程中的重要驱动力, 食物网中营养级间的互作关系退耦所导致的捕食者与被捕食者、植物与植食动物、寄生生物与宿主之间关系的分裂可提升或阻碍物种在其新分布区内的适应、建群。多项研究表明, 植食作用通常会抑制气候变化下植物的上向或极向移动(Speed *et al.*, 2010; Kaarlejärvi *et al.*, 2013; Eskelinen *et al.*, 2017)。在青藏高原, 高原鼯鼠(*Myospalax fontanierii*)的采食可抑制气候暖干化背景下蕨麻(*Potentilla anserina*)在高寒草地中的扩张(Li *et al.*, 2011)。如果相对于新迁入植物, 现有植物对动物的适口性更高, 植食作用也可通过抑制与现有植物的竞争而促进新迁入植物的上向或极向移动(Cairns & Moen, 2004)。但这种假

说目前还缺乏实证研究。植食作用对物种分布区移位的影响在地上和地下动物中均存在(Engelkes *et al.*, 2008; van der Putten, 2012)。有关捕食作用对物种分布区移位影响的研究仍较少。在潮间带岩礁海岸, 捕食作用可抑制气温变化下贻贝(*Mytilus* spp.)床在高程梯度上的分布区移位(Harley, 2011)。也有观点认为, 捕食者有时也可使猎物的实际分布区比在无捕食作用影响下的分布区更大(Holt & Barfield, 2009)。诚然, 营养级间的互作对气候变暖下物种分布区移位的影响是当前的活跃领域; 后续研究将进一步丰富现有认知。

4 生物互作在生态系统管理中的应用

有关生物互作对生态系统动态影响的科学认知已日益丰富。一个关键问题是能否将这些快速增长的生态学认知及时应用于全球变化下的生态系统管理。特别是, 当前生态系统管理面临诸多挑战。一方面, 生态系统退化严重, 而现有的生态系统修复措施往往成效较低而成本高; 另一方面, 未来气候变化和人类活动仍具有较高的不确定性, 生态系统管理亟需提升对不确定性未来情景下生态系统动态的预测、预防能力。

传统的生态系统修复通常认为, 生态系统会遵循连续性生态演替模式, 即修复水、土、营养物等原有环境条件, 或通过简单的目标物种引入, 退化生态系统就能够恢复原有的系统状态。这忽视了自然界中阈值型生态系统动态(特别是多稳态)模式的存在; 在存在阈值效应和迟滞效应的退化生态系统中, 修复措施在很多情况下并不能使生态系统从一种稳态恢复到另一种稳态(Suding *et al.*, 2004)。另一方面, 传统修复忽视了诸多重要的生物互作对生态系统恢复的抑制或促进作用。例如, 传统的植被修复通常在种植目标植物时, 间隔一定的距离以降低竞争作用。然而, 这种基于避免竞争作用的分散种植模式并不适用于所有植被修复。实际上, 退化生态系统多为胁迫性生境, 而在胁迫性生境中, 生物间的相互作用更可能趋向促进而非竞争。近来研究表明, 在退化盐沼湿地中, 聚集种植模式可使促进作用在植被修复中发挥效应, 大幅提升湿地植被恢复的速率(Silliman *et al.*, 2015)。促进作用在具有多稳态特征的生态系统(例如海草床)修复中可能更为

关键。有多项研究认为, 只有通过聚集性种植提升海草间的促进作用, 特别是在海草定植的初期, 才能使退化的海草床从裸地稳态成功恢复至海草床稳态(Maxwell *et al.*, 2017)。在草地和森林生态系统的修复中, 利用保育植物(nurse plants)的促进作用或可加快目标植物的恢复(Padilla & Pugnaire, 2006)。此外, 同步引入施惠生物也可极大地提高目标生物的恢复速率。例如, 在美国佐治亚盐沼湿地中, 同步移栽具有共生关系的*Geukensia demissa*可使移栽的互花米草(*Spartina alterniflora*)存活率提升100%以上(图4; Derksen-Hooijberg *et al.*, 2018)。反之, 生态系统修复有时也需考虑对非目标生物间的促进作用进行抑制。这或适用于入侵生物的治理, 特别是一种外来入侵生物会促进其他外来生物的入侵, 导致入侵融毁(invasional meltdown)发生的情况(Simberloff & von Holle, 1999)。

也有越来越多的研究表明, 调控植食作用可促进植被的恢复(Opperman & Merenlender, 2000; Moore *et al.*, 2010)。实际上, 放牧管理和虫害防治就是植食作用调控在草地、森林等陆地生态系统修复中的规模化实践。然而, 在湖泊、湿地、海洋等诸多其他类型的生态系统中, 有关植食作用调控的修复实践研究仍较为缺乏。在湖泊、湿地、海洋生态系统修复中, 有关捕食作用调控的研究则相对更多。早在20世纪90年代, 去除鱼类就被成功应用于湖泊的修复(Scheffer *et al.*, 1993)。研究发现, 降低以浮游动物为食的鱼类的捕食压力可使湖泊中的大型浮游动物种群达到高峰, 而浮游动物种群的增大可采食、抑制水体中藻类的浓度, 从而使湖泊水体在春季转向清澈态(Søndergaard *et al.*, 1990)。除湖泊外, 调控捕食作用也可被应用到草地、森林、海草床、海藻林等其他类型的生态系统的修复中(图4; Ripple & Beschta, 2007; Lotze *et al.*, 2011; Hughes *et al.*, 2013)。在某些情况下, 调控营养级间的互作在生态系统修复中十分必要。例如, 在荷兰维卢威湖, 仅仅削减磷输入并不能使浑浊态湖泊完全恢复至清澈态, 而大幅去除湖泊中的欧鳊(*Abramis* spp., 多种以底栖动物为食的鱼类)可提高湖泊中具有高滤食能力的一种贻贝*Dreissena polymorpha*的数量, 这才使湖泊从浑浊态完全恢复至清澈态成为可能(Ibelings *et al.*, 2007)。当然, 调控营养级间的互作并不适用于所有生态系统的恢复(Browning & Archer,

图4 生物互作在生态系统管理中的应用: 以海岸带生态系统为例。**A**, 辽河口盐沼湿地通过人为控制植食性蟹类进行植被修复(He *et al.*, 2017; 图片由贺强拍摄)。**B**, 美国佐治亚利用*Geukensia demissa*与互花米草的共生关系促进干旱后互花米草植被的修复(Derksen-Hooijberg *et al.*, 2018; 图片由贺强拍摄)。**C**, 美国西海岸顶级捕食动物海獭的保护可促进海藻林的恢复(Lotze *et al.*, 2011; 开源图片, CC BY-NC 2.0, Ingrid Taylor拍摄)。**D**, 美国佛罗里达等世界许多地区依据植食性鱼类对藻类-珊瑚竞争的调控作用制定珊瑚礁生态系统的保护和修复政策(Mumby *et al.*, 2014; 开源图片, CC BY 2.0, Paul Asman和Jill Lenoble拍摄)。

Fig. 4 Applications of species interactions in ecosystem management: coastal ecosystems as examples. **A**, Vegetation restoration through controlling crab herbivory in salt marshes in Liaohe Estuary (He *et al.*, 2017; photoed by HE Qiang). **B**, Restoration of drought-impaired cordgrass marshes using mussels in Georgia, USA (Derksen-Hooijberg *et al.*, 2018; photoed by HE Qiang). **C**, Conservation of sea otters (*Enhydra lutris*)—a top predator—can promote restoration of kelp forests on US West Coast (Lotze *et al.*, 2011; photoed by Ingrid Taylor, CC BY-NC 2.0). **D**, Coral reef conservation and restoration policies in Florida, the USA and many other places around the world were formulated based on the roles herbivorous fishes play in mediating algae-coral competition (Mumby *et al.*, 2014; photoed by Paul Asman & Jill Lenoble, CC BY 2.0).

2011), 在某些情况(如大型顶级捕食者已灭绝或恢复捕食者存在技术、经济或社会伦理问题)下也并不现实。在哪些生态系统中, 在哪些环境条件下, 调控营养级间的互作能够最大化生态系统修复的成效仍需今后进一步的研究。

除退化生态系统的修复外, 准确预测全球变化下的生态系统动态是预防/减缓生态系统退化、实现生态系统的适应性管理的基础, 而这同样需要应用生物互作的相关理论。例如, 预测气候变化下物种分布区移位通常采用基于物种与气候因子等相关关系的物种分布模型或气候包络模型等统计模型; 由于竞争、促进(包括共生)、营养级间的互作等对物种分布区移位也产生关键影响, 更准确的预测需要整合这些生物互作(Brooker *et al.*, 2007; van der Putten *et al.*, 2010)。例如, 有研究发现, 相比传统统计模型, 整合生物互作的统计模型预测, 对幼虫以分布范围受限的植物为宿主的蝴蝶, 气候变化影响最大(Schweiger *et al.*, 2012); 生态位存在高度重叠

的两种欧洲穴居蜘蛛的分布范围仅会有小幅重叠(Mammola & Isaia, 2017)。同样, 预测稳态转换等生态系统对全球变化的响应也需要整合生物互作。例如, 直到稳态转换的临界点到达前, 生态系统的变化通常是缓慢、潜移默化的, 及时预防恶性稳态转换的发生需要准确识别临界点(Scheffer *et al.*, 2009; Hughes *et al.*, 2013); 而整合生物互作的模型有望更为准确地预测稳态转换的临界点, 这就可为预防恶性稳态转换的发生提供更多响应时间(He *et al.*, 2017; Silliman & He, 2018)。不同于物种分布区移位, 预测稳态转换等需要整合生物互作的机理模型或者动态全球植被模型, 但目前仍缺乏此类模型(McDowell *et al.*, 2013)。将现有的动物/微生物种群动态模型与动态植被全球模型进行耦合有望解决这一问题(McDowell *et al.*, 2013)。依靠对不同全球变化情境下生态系统动态的有效预测, 生态学家、保护生物学家以及生态系统管理者才能更准确地甄别重点保护物种(或重点保护生物互作关系/网络)、划

定潜在保护热点区域、制定相应的保护和管理政策 (Guisan *et al.*, 2013)。例如, 在俄罗斯远东地区, 整合与多种猎物的互作关系可优化对东北虎 (*Panthera tigris altaica*) 生境的识别和保护 (Hebblewhite *et al.*, 2014)。

5 结论和展望

综上, 近几十年来, 特别是近20年来的相关研究极大地丰富了对全球变化背景下的生态系统动态及其生物互作调控机制的科学认识。现有研究表明, 全球变化影响下生态系统动态具有连续型、阈值型 (含稳态转换)、随机型等多种模式; 竞争、促进、营养级间的互作等一系列生物互作可驱动或改变生态系统在不同时空尺度上变化的模式、方向及速率; 在生态系统动态的预测、生态系统保护修复等管理实践中, 应用生物互作的有关理论有望大幅提升生态系统修复和保护的成效。进一步完善和丰富有关生物互作对生态系统动态影响的基础理论和开展卓有成效的应用实践, 需要今后在以下几个方面开展深入研究。

(1) 生物互作影响生态系统动态的时空变异机制。目前有关生物互作对生态系统动态影响的研究多为某一特定区域的案例型研究。生物互作在何时何地到生态系统动态的影响最为关键, 对这一问题仍缺乏规律性的认识。在研究对象与区域方面, 现有相关研究多来自北美和欧洲 (图3), 而基于欧美区域的研究结果不一定适用于中国等世界其他地区。进入21世纪以来, 有关中国生态系统动态的研究也在迅速增加, 特别关注放牧、虫害、鼠害以及入侵生物等对生态系统动态的影响 (张知彬, 2003; Kang *et al.*, 2007; 李博和马克平, 2010; Wang *et al.*, 2019a)。然而, 现有研究多为对生态系统动态的观测或模拟研究, 仍十分缺乏有关生物互作的机理性实验研究。在研究方法方面, 现有研究多基于观测、模拟、实验某一种方法, 结合多种方法的研究仍较为缺乏; 此外, 在实验研究方面, 不同研究采用的实验方法通常不统一, 这不利于形成系统性和规律性的科学认知。今后需要推进标准化实验方法及标准化实验研究网络在相关研究中的应用 (可参照中国生态系统研究网络CERN的相关要求)。

(2) 多重干扰下生物互作对生态系统动态的影响。生态系统动态研究的焦点在近几十年来从主要

关注自然干扰转向了更为重视人类活动干扰; 这种转变促使生态学家提出新型生态系统动态研究的框架 (Smith *et al.*, 2009)。然而, 现有研究仍多关注生物互作对生态系统在某一类型干扰下变化的影响, 而当代人类活动往往同时对生态系统造成多重干扰。这包括全球性气候变化和局域性人类活动 (He & Silliman, 2019)。多重干扰的叠加效应有可能使生态系统稳定的关键生物互作机制变得异常脆弱, 使生物互作对生态系统动态的影响变得更加复杂和难以预测。解决这些复杂性问题亟需创新性研究思路和方法的提出 (例如协同耐受性或协同响应性研究; Frishkoff *et al.*, 2018)。

(3) 生物互作在生态系统修复和保护中的应用。今后研究仍需进一步加强生物互作理论在退化生态系统修复和生态系统保护中的应用。例如, 虽然生态学家已经较为充分地研究了竞争和促进作用影响生态系统动态的机理和规律, 但应用促进作用, 特别是胁迫梯度假说的生态系统修复研究仍较少 (Fischman *et al.*, 2019)。此外, 营养级间的互作理论也需要应用于更多类型生态系统的修复。这与国际上近年来有关“营养级重野化” (trophic rewilding) 恢复退化生态系统的倡议 (Svenning *et al.*, 2016) 相一致。此外, 今后研究需要构建整合生物互作的生态系统动态预测模型, 特别是机理性模型, 实现对全球变化下物种分布区移位、稳态转换等生态系统动态的有效预测, 并在甄别重点保护物种 (或重点保护生物互作关系/网络), 划定潜在保护热点区域, 制定相应的保护和管理政策中进行应用, 支撑人类社会的可持续发展。

致谢 感谢复旦大学李博教授、吴纪华教授在本文写作过程中提供的诸多建议, 以及研究生郑君仪、李灏冉对论文部分资料的收集、整理。

参考文献

- Alexander JM, Diez JM, Levine JM (2015). Novel competitors shape species' responses to climate change. *Nature*, 525, 515-518.
- Amundrud SL, Srivastava DS (2016). Trophic interactions determine the effects of drought on an aquatic ecosystem. *Ecology*, 97, 1475-1483.
- Asner GP, Elmore AJ, Olander LP, Martin RE, Harris AT (2004). Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources*, 29,

- 261-299.
- Bai Y, Han X, Wu J, Chen Z, Li L (2004). Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature*, 431, 181-184.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2006). *Ecology: from Individuals to Ecosystems*. 4th ed. Blackwell Publishing, Malden, USA.
- Bernhardt JR, Leslie HM (2013). Resilience to climate change in coastal marine ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, 5, 371-392.
- Bertness MD, Callaway R (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 191-193.
- Blois JL, Zarnetske PL, Fitzpatrick MC, Finnegan S (2013). Climate change and the past, present, and future of biotic interactions. *Science*, 341, 499-504.
- Boersma M, Mathew KA, Niehoff B, Schoo KL, Franco-Santos RM, Meunier CL (2016). Temperature-driven changes in the diet preference of omnivorous copepods: No more meat when it's hot? A response to Winder *et al.* *Ecology Letters*, 19, 1386-1388.
- Boivin NL, Zeder MA, Fuller DQ, Crowther A, Larson G, Erlandson JM, Denham T, Petraglia MD (2016). Ecological consequences of human niche construction: examining long-term anthropogenic shaping of global species distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, 6388-6396.
- Brooker RW, Travis JMJ, Clark EJ, Dytham C (2007). Modelling species' range shifts in a changing climate: the impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change. *Journal of Theoretical Biology*, 245, 59-65.
- Browning DM, Archer SR (2011). Protection from livestock fails to deter shrub proliferation in a desert landscape with a history of heavy grazing. *Ecological Applications*, 21, 1629-1642.
- Cairns DM, Moen J (2004). Herbivory influences tree lines. *Journal of Ecology*, 92, 1019-1024.
- Carreira BM, Segurado P, Orizaola G, Gonçalves N, Pinto V, Laurila A, Rebelo R (2016). Warm vegetarians? Heat waves and diet shifts in tadpoles. *Ecology*, 97, 2964-2974.
- Chen IC, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333, 1024-1026.
- Chen Y, Uriarte M, Wright SJ, Yu S (2019). Effects of neighborhood trait composition on tree survival differ between drought and postdrought periods. *Ecology*, 100, e02766. DOI: 10.1002/ecy.2766.
- Clements FE (1916). *Plant Succession: an Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution of Washington, Washington D.C.
- Cruz-Alonso V, Villar-Salvador P, Ruiz-Benito P, Ibáñez I, Rey-Benayas JM (2020). Long-term dynamics of shrub facilitation shape the mixing of evergreen and deciduous oaks in Mediterranean abandoned fields. *Journal of Ecology*, 108, 1125-1137.
- Curtis PG, Slay CM, Harris NL, Tyukavina A, Hansen MC (2018). Classifying drivers of global forest loss. *Science*, 361, 1108-1111.
- Daleo P, Alberti J, Pascual J, Canepuccia A, Iribarne O (2014). Herbivory affects salt marsh succession dynamics by suppressing the recovery of dominant species. *Oecologia*, 175, 335-343.
- Dangles O, Herrera M, Carpio C, Lortie CJ (2018). Facilitation costs and benefits function simultaneously on stress gradients for animals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285, 20180983. DOI: 10.1098/rspb.2018.0983.
- Davidson DW (1993). The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos*, 68, 23-35.
- de Dios VR, Weltzin JF, Sun W, Huxman TE, Williams DG (2014). Transitions from grassland to savanna under drought through passive facilitation by grasses. *Journal of Vegetation Science*, 25, 937-946.
- de Fouw J, Govers LL, van de Koppel J, van Belzen J, Dorigo W, Sidi Cheikh MA, Christianen MJA, van der Reijden KJ, van der Geest M, Piersma T, Smolders AJP, Olff H, Lamers LPM, van Gils JA, van der Heide T (2016). Drought, mutualism breakdown, and landscape-scale degradation of seagrass beds. *Current Biology*, 26, 1051-1056.
- de Steven D (1991). Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology*, 72, 1076-1088.
- Derksen-Hooijberg M, Angelini C, Lamers LPM, Borst A, Smolders A, Hoogveld JRH, de Paoli H, van de Koppel J, Silliman BR, van der Heide T (2018). Mutualistic interactions amplify saltmarsh restoration success. *Journal of Applied Ecology*, 55, 405-414.
- Donohue I, Hillebrand H, Montoya JM, Petchey OL, Pimm SL, Fowler MS, Healy K, Jackson AL, Lurgi M, McClean D, O'Connor NE, O'Gorman EJ, Yang Q (2016). Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters*, 19, 1172-1185.
- Dublin HT, Sinclair ARE, McGlade J (1990). Elephants and fire as causes of multiple stable states in the Serengeti-Mara woodlands. *Journal of Animal Ecology*, 59, 1147-1164.
- Duncan RS, Chapman CA (2003). Tree-shrub interactions during early secondary forest succession in Uganda. *Restoration Ecology*, 11, 198-207.
- Engelkes T, Morriën E, Verhoeven KJF, Bezemer TM, Biere A, Harvey JA, McIntyre LM, Tamis WLM, van der Putten WH (2008). Successful range-expanding plants experience less above-ground and below-ground enemy impact. *Nature*, 456, 946-948.

- Eskelinen A, Kaarlejärvi E, Olofsson J (2017). Herbivory and nutrient limitation protect warming tundra from lowland species' invasion and diversity loss. *Global Change Biology*, 23, 245-255.
- Estes JA, Terborgh J, Brashares JS, Power ME, Berger J, Bond WJ, Carpenter SR, Essington TE, Holt RD, Jackson JBC, Marquis RJ, Oksanen L, Oksanen T, Paine RT, Pikitch EK, *et al.* (2011). Trophic downgrading of planet earth. *Science*, 333, 301-306.
- Ettinger A, HilleRisLambers J (2017). Competition and facilitation may lead to asymmetric range shift dynamics with climate change. *Global Change Biology*, 23, 3921-3933.
- Eynaud Y, McNamara DE, Sandin SA (2016). Herbivore space use influences coral reef recovery. *Royal Society Open Science*, 3, 160262. DOI: 10.1098/rsos.160262.
- Farjalla VF, Srivastava DS, Marino NAC, Azevedo FD, Dib V, Lopes PM, Rosado AS, Bozelli RL, Esteves FA (2012). Ecological determinism increases with organism size. *Ecology*, 93, 1752-1759.
- Filbee-Dexter K, Scheibling RE (2014). Sea urchin barrens as alternative stable states of collapsed kelp ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 495, 1-25.
- Fischman HS, Crotty SM, Angelini C (2019). Optimizing coastal restoration with the stress gradient hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286, 20191978. DOI: 10.1098/rspb.2019.1978.
- Folke C, Carpenter S, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, Gunderson L, Holling CS (2004). Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 557-581.
- Fraterigo JM, Rusak JA (2008). Disturbance-driven changes in the variability of ecological patterns and processes. *Ecology Letters*, 11, 756-770.
- Frederiksen M, Daunt F, Harris MP, Wanless S (2008). The demographic impact of extreme events: stochastic weather drives survival and population dynamics in a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology*, 77, 1020-1029.
- Frishkoff LO, Echeverri A, Chan KMA, Karp DS (2018). Do correlated responses to multiple environmental changes exacerbate or mitigate species loss? *Oikos*, 127, 1724-1734.
- Fukami T (2015). Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools, and priority effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 1-23.
- Gallardo B, Clavero M, Sánchez MI, Vilà M (2016). Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biology*, 22, 151-163.
- Garland HG, Kimbro DL (2015). Drought increases consumer pressure on oyster reefs in Florida, USA. *PLOS ONE*, 10, e0125095. DOI: 10.1371/journal.pone.0125095.
- Gedan KB, Crain CM, Bertness MD (2009). Small-mammal herbivore control of secondary succession in New England tidal marshes. *Ecology*, 90, 430-440.
- Guisan A, Tingley R, Baumgartner JB, Naujokaitis-Lewis I, Sutcliffe PR, Tulloch AIT, Regan TJ, Brotons L, McDonald-Madden E, Mantyka-Pringle C, Martin TG, Rhodes JR, Maggini R, Setterfield SA, Elith J, *et al.* (2013). Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*, 16, 1424-1435.
- Guo H, Zhang Y, Lan Z, Pennings SC (2013). Biotic interactions mediate the expansion of black mangrove (*Avicennia germinans*) into salt marshes under climate change. *Global Change Biology*, 19, 2765-2774.
- Harley CDG (2011). Climate change, keystone predation, and biodiversity loss. *Science*, 334, 1124-1127.
- Harris RMB, Beaumont LJ, Vance TR, Tozer CR, Remenyi TA, Perkins-Kirkpatrick SE, Mitchell PJ, Nicotra AB, McGregor S, Andrew NR, Letnic M, Kearney MR, Wernberg T, Hutley LB, Chambers LE, *et al.* (2018). Biological responses to the press and pulse of climate trends and extreme events. *Nature Climate Change*, 8, 579-587.
- He Q, Bertness MD, Altieri AH (2013). Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters*, 16, 695-706.
- He Q, Silliman BR (2019). Climate change, human impacts, and coastal ecosystems in the Anthropocene. *Current Biology*, 29, 1021-1035.
- He Q, Silliman BR, Liu Z, Cui B (2017). Natural enemies govern ecosystem resilience in the face of extreme droughts. *Ecology Letters*, 20, 194-201.
- He Q, Silliman BR, van de Koppel J, Cui B (2019). Weather fluctuations affect the impact of consumers on vegetation recovery following a catastrophic die-off. *Ecology*, 100, e02559. DOI: 10.1002/ecy.2559.
- Hebblewhite M, Miquelle DG, Robinson H, Pikunov DG, Dunishenko YM, Aramilev VV, Nikolaev IG, Salkina GP, Serdyodkin IV, Gaponov VV, Litvinov MN, Kostyria AV, Fomenko PV, Murzin AA (2014). Including biotic interactions with ungulate prey and humans improves habitat conservation modeling for endangered Amur tigers in the Russian Far East. *Biological Conservation*, 178, 50-64.
- Hin V, Schellekens T, Persson L, de Roos AM (2011). Coexistence of predator and prey in intraguild predation systems with ontogenetic niche shifts. *The American Naturalist*, 178, 701-714.
- Holling CS (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 1-23.
- Holt RD, Barfield M (2009). Trophic interactions and range limits: the diverse roles of predation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 1435-1442.
- Holt RD, Bonsall MB (2017). Apparent competition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 447-471.

- Holtkamp R, Kardol P, van der Wal A, Dekker SC, van der Putten WH, de Ruiter PC (2008). Soil food web structure during ecosystem development after land abandonment. *Applied Soil Ecology*, 39, 23-34.
- Horn HS (1974). The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 25-37.
- Hughes BB, Eby R, Van Dyke E, Tinker MT, Marks CI, Johnson KS, Wasson K (2013). Recovery of a top predator mediates negative eutrophic effects on seagrass. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 15313-15318.
- Hughes TP, Barnes ML, Bellwood DR, Cinner JE, Cumming GS, Jackson JBC, Kleypas J, van de Leemput IA, Lough JM, Morrison TH, Palumbi SR, van Nes EH, Scheffer M (2017). Coral reefs in the Anthropocene. *Nature*, 546, 82-90.
- Ibelings BW, Portielje R, Lammens EHRR, Noordhuis R, van den Berg MS, Joosse W, Meijer ML (2007). Resilience of alternative stable states during the recovery of shallow lakes from eutrophication: Lake Veluwe as a case study. *Ecosystems*, 10, 4-16.
- Ingrisch J, Bahn M (2018). Towards a comparable quantification of resilience. *Trends in Ecology & Evolution*, 33, 251-259.
- Jackson JBC, Kirby MX, Berger WH, Bjorndal KA, Botsford LW, Bourque BJ, Bradbury RH, Cooke R, Erlandson J, Estes JA, Hughes TP, Kidwell S, Lange CB, Lenihan HS, Pandolfi JM, *et al.* (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293, 629-637.
- Janssen ABG, de Jager VCL, Janse JH, Kong X, Liu S, Ye Q, Mooij WM (2017). Spatial identification of critical nutrient loads of large shallow lakes: implications for Lake Taihu (China). *Water Research*, 119, 276-287.
- Janssen ABG, Teurlinx S, An S, Janse JH, Paerl HW, Mooij WM (2014). Alternative stable states in large shallow lakes? *Journal of Great Lakes Research*, 40, 813-826.
- Jourdan M, Kunstler G, Morin X (2020). How neighbourhood interactions control the temporal stability and resilience to drought of trees in mountain forests. *Journal of Ecology*, 108, 666-677.
- Kaarlejärvi E, Eskelinen A, Olofsson J (2013). Herbivory prevents positive responses of lowland plants to warmer and more fertile conditions at high altitudes. *Functional Ecology*, 27, 1244-1253.
- Kang L, Han X, Zhang Z, Sun OJ (2007). Grassland ecosystems in China: review of current knowledge and research advancement. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362, 997-1008.
- Kissling WD, Dormann CF, Groeneveld J, Hickler T, Kühn I, McNerny GJ, Montoya JM, Römermann C, Schiffers K, Schurr FM, Singer A, Svenning JC, Zimmermann NE, O'Hara RB (2012). Towards novel approaches to modelling biotic interactions in multispecies assemblages at large spatial extents. *Journal of Biogeography*, 39, 2163-2178.
- Ladd MC, Miller MW, Hunt JH, Sharp WC, Burkepille DE (2018). Harnessing ecological processes to facilitate coral restoration. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 16, 239-247.
- Lande R (1993). Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist*, 142, 911-927.
- Lenton TM, Held H, Kriegler E, Hall JW, Lucht W, Rahmstorf S, Schellnhuber HJ (2008). Tipping elements in the Earth's climate system. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 1786-1793.
- Lewontin RC (1969). The meaning of stability. *Brookhaven Symposia in Biology*, 22, 13-23.
- Li B, Ma KP (2010). Biological invasions: opportunities and challenges facing Chinese ecologists in the era of translational ecology. *Biodiversity Science*, 18, 529-532. [李博, 马克平 (2010). 生物入侵: 中国学者面临的转化生态学机遇与挑战. 生物多样性, 18, 529-532.]
- Li G, Liu Y, Frelich LE, Sun S (2011). Experimental warming induces degradation of a Tibetan alpine meadow through trophic interactions. *Journal of Applied Ecology*, 48, 659-667.
- Li YH (1994). Research on the grazing degradation model of the main steppe rangelands in inner mongolia and some considerations for the establishment of a computerized rangeland monitoring system. *Acta Phytocologica Sinica*, 18, 68-79. [李永宏 (1994). 内蒙古草原草场放牧退化模式研究及退化监测专家系统雏议. 植物生态学报, 18, 68-79.]
- Liang E, Wang Y, Piao S, Lu X, Camarero JJ, Zhu H, Zhu L, Ellison AM, Ciais P, Peñuelas J (2016). Species interactions slow warming-induced upward shifts of treelines on the Tibetan Plateau. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, 4380-4385.
- Liebholt A, Bascompte J (2003). The Allee effect, stochastic dynamics and the eradication of alien species. *Ecology Letters*, 6, 133-140.
- Liu J, Rühland KM, Chen J, Xu Y, Chen S, Chen Q, Huang W, Xu Q, Chen F, Smol JP (2017). Aerosol-weakened summer monsoons decrease lake fertilization on the Chinese Loess Plateau. *Nature Climate Change*, 7, 190-194.
- Lotze HK, Coll M, Magera AM, Ward-Paige C, Airoldi L (2011). Recovery of marine animal populations and ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 595-605.
- Louthan AM, Doak DF, Angert AL (2015). Where and when do species interactions set range limits? *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 780-792.

- Lucero JE, Noble T, Haas S, Westphal M, Butterfield HS, Lortie CJ (2019). The dark side of facilitation: native shrubs facilitate exotic annuals more strongly than native annuals. *NeoBiota*, 44, 75-93.
- Mammola S, Isaia M (2017). Rapid poleward distributional shifts in the European cave-dwelling *Meta* spiders under the influence of competition dynamics. *Journal of Biogeography*, 44, 2789-2797.
- Mattson WJ, Haack RA (1987). The role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *BioScience*, 37, 110-118.
- Maxwell PS, Eklöf JS, van Katwijk MM, O'Brien KR, de la Torre-Castro M, Boström C, Bouma TJ, Krause-Jensen D, Unsworth RKF, van Tussenbroek BI, van der Heide T (2017). The fundamental role of ecological feedback mechanisms for the adaptive management of seagrass ecosystems—A review. *Biological Reviews*, 92, 1521-1538.
- May RM (1977). Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature*, 269, 471-477.
- McDowell NG, Fisher RA, Xu C, Domec JC, Hölttä T, Scott Mackay D, Sperry JS, Boutz A, Dickman L, Gehres N, Limousin JM, Macalady A, Martínez-Vilalta J, Mencuccini M, Plaut JA, *et al.* (2013). Evaluating theories of drought-induced vegetation mortality using a multimodel-experiment framework. *New Phytologist*, 200, 304-321.
- Menge BA, Sutherland JP (1987). Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *The American Naturalist*, 130, 730-757.
- Mills JN (1986). Herbivores and early postfire succession in southern California chaparral. *Ecology*, 67, 1637-1649.
- Minucci JM, Miniati CF, Wurzbarger N (2019). Drought sensitivity of an N₂-fixing tree may slow temperate deciduous forest recovery from disturbance. *Ecology*, 100, e02862. DOI: 10.1002/ecy.2862.
- Moore KA, Shields EC, Jarvis JC (2010). The role of habitat and herbivory on the restoration of tidal freshwater submerged aquatic vegetation populations. *Restoration Ecology*, 18, 596-604.
- Mumby PJ, Wolff NH, Bozec YM, Chollett I, Halloran P (2014). Operationalizing the resilience of coral reefs in an era of climate change. *Conservation Letters*, 7, 176-187.
- Novoplansky A, Goldberg D (2001). Interactions between neighbour environments and drought resistance. *Journal of Arid Environments*, 47, 11-32.
- Odum EP (1969). The strategy of ecosystem development. *Science*, 164, 262-270.
- Opperman JJ, Merenlender AM (2000). Deer herbivory as an ecological constraint to restoration of degraded riparian corridors. *Restoration Ecology*, 8, 41-47.
- Padilla FM, Pugnaire FI (2006). The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4, 196-202.
- Parmesan C, Yohe G (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421, 37-42.
- Puig P, Canals M, Company JB, Martín J, Amblas D, Lastras G, Palanques A, Calafat AM (2012). Ploughing the deep sea floor. *Nature*, 489, 286-289.
- Qi Z, Liu H, Wu X, Hao Q (2015). Climate-driven speedup of alpine treeline forest growth in the Tianshan Mountains, Northwestern China. *Global Change Biology*, 21, 816-826.
- Rasman S, Bauerle TL, Poveda K, Vannette R (2011). Predicting root defence against herbivores during succession. *Functional Ecology*, 25, 368-379.
- Ripple WJ, Beschta RL (2007). Restoring Yellowstone's aspen with wolves. *Biological Conservation*, 138, 514-519.
- Samson DA, Philippi TE, Davidson DW (1992). Granivory and competition as determinants of annual plant diversity in the Chihuahuan desert. *Oikos*, 65, 61-80.
- 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 S, Foley JA, Folke C, Walker B (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591-596.
- 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, Lenton TM, Bascompte J, Brock W, Dakos V, van de Koppel J, van de Leemput IA, Levin SA, van Nes EH, Pascual M, Vandermeer J (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.
- Schelhaas MJ, Nabuurs GJ, Schuck A (2003). Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology*, 9, 1620-1633.
- Schröder A, Persson L, De Roos AM (2005). Direct experimental evidence for alternative stable states: a review. *Oikos*, 110, 3-19.
- Schweiger O, Heikkinen RK, Harpke A, Hickler T, Klotz S, Kudrna O, Kühn I, Pöyry J, Settele J (2012). Increasing range mismatching of interacting species under global change is related to their ecological characteristics. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 88-99.
- Shantz HL (1917). Plant succession on abandoned roads in eastern Colorado. *Journal of Ecology*, 5, 19-42.
- Silliman BR, He Q (2018). Physical stress, consumer control, and new theory in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 33, 492-503.
- Silliman BR, McCoy MW, Angelini C, Holt RD, Griffin JN, van de Koppel J (2013). Consumer fronts, global change, and runaway collapse in ecosystems. *Annual Review of*

- Ecology, Evolution, and Systematics*, 44, 503-538.
- Silliman BR, Schrack E, He Q, Cope R, Santoni A, van der Heide T, Jacobi R, Jacobi M, van de Koppel J (2015). Facilitation shifts paradigms and can amplify coastal restoration efforts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112, 14295-14300.
- Simberloff D, von Holle B (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*, 1, 21-32.
- Simenstad CA, Estes JA, Kenyon KW (1978). Aleuts, sea otters, and alternate stable-state communities. *Science*, 200, 403-411.
- Smith MD, Knapp AK, Collins SL (2009). A framework for assessing ecosystem dynamics in response to chronic resource alterations induced by global change. *Ecology*, 90, 3279-3289.
- Soberón J, Nakamura M (2009). Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 19644-19650.
- Søndergaard M, Jeppesen E, Mortensen E, Dall E, Kristensen P, Sortkær O (1990). Phytoplankton biomass reduction after planktivorous fish reduction in a shallow, eutrophic lake: a combined effect of reduced internal P-loading and increased zooplankton grazing//Gulati RD, Lammens EHRR, Meijer ML, van Donk E. *Bio-manipulation Tool for Water Management*. Springer, Dordrecht, the Netherlands. 229-240.
- Speed JDM, Austrheim G, Hester AJ, Mysterud A (2010). Experimental evidence for herbivore limitation of the treeline. *Ecology*, 91, 3414-3420.
- Stylinski CD, Allen EB (1999). Lack of native species recovery following severe exotic disturbance in southern Californian shrublands. *Journal of Applied Ecology*, 36, 544-554.
- Suding KN, Gross KL (2016). The dynamic nature of ecological systems: multiple states and restoration trajectories//Palmer MA, Zedler JB, Falk DA. *Foundations of Restoration Ecology*. 2nd ed. Island Press, Washington D.C. 190-209.
- Suding KN, Gross KL, Houseman GR (2004). Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 46-53.
- Suding KN, Hobbs RJ (2009). Threshold models in restoration and conservation: a developing framework. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 271-279.
- Suttle KB, Thomsen MA, Power ME (2007). Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science*, 315, 640-642.
- Svenning JC, Pedersen PBM, Donlan CJ, Ejrnæs R, Faurby S, Galetti M, Hansen DM, Sandel B, Sandom CJ, Terborgh JW, Vera FWM (2016). Science for a wilder Anthropocene: synthesis and future directions for trophic rewilding research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, 898-906.
- Tilman D (1999). The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 80, 1455-1474.
- Toscano BJ, Rombado BR, Rudolf VHW (2016). Deadly competition and life-saving predation: the potential for alternative stable states in a stage-structured predator-prey system. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, 20161546. DOI: 10.1098/rspb.2016.1546.
- Turner MG (2010). Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*, 91, 2833-2849.
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11, 1351-1363.
- van de Koppel J, Rietkerk M, Weissing FJ (1997). Catastrophic vegetation shifts and soil degradation in terrestrial grazing systems. *Trends in Ecology & Evolution*, 12, 352-356.
- van der Heide T, Govers LL, de Fouw J, Olff H, van der Geest M, van Katwijk MM, Piersma T, van de Koppel J, Silliman BR, Smolders AJP, van Gils JA (2012). A three-stage symbiosis forms the foundation of seagrass ecosystems. *Science*, 336, 1432-1434.
- van der Putten WH (2012). Climate change, aboveground-belowground interactions, and species' range shifts. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 365-383.
- van der Putten WH, Macel M, Visser ME (2010). Predicting species distribution and abundance responses to climate change: Why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 2025-2034.
- van der Wal R, van Wijnen H, van Wieren S, Beucher O, Bos D (2000). On facilitation between herbivores: How Brent Geese profit from brown hares? *Ecology*, 81, 969-980.
- van Langevelde F, van de Vijver CADM, Kumar L, van de Koppel J, de Ridder N, van Andel J, Skidmore AK, Hearne JW, Stroosnijder L, Bond WJ, Prins HHT, Rietkerk M (2003). Effects of fire and herbivory on the stability of savanna ecosystems. *Ecology*, 84, 337-350.
- Vilà M, Espinar JL, Hejda M, Hulme PE, Jarošík V, Maron JL, Pergl J, Schaffner U, Sun Y, Pyšek P (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 14, 702-708.
- Walker LR, del Moral R (2008). Transition dynamics in succession: implications for rates, trajectories and restoration//Suding K, Hobbs RJ. *New Models for Ecosystem Dynamics and Restoration*. Island Press, Washington D.C. 33-49.
- Wang G, Zhao SL (1988). The niche model of secondary succession of *Picea wilsonii* forests. *Acta Ecologica Sinica*, 8, 371-376. [王刚, 赵松岭 (1988). 青杆林次生演替的生态位模型. *生态学报*, 8, 371-376.]
- Wang H, Liu H, Cao G, Ma Z, Li Y, Zhang F, Zhao X, Zhao X,

- Jiang L, Sanders NJ, Classen AT, He JS (2020). Alpine grassland plants grow earlier and faster but biomass remains unchanged over 35 years of climate change. *Ecology Letters*, 23, 701-710.
- Wang L, Delgado-Baquerizo M, Wang D, Isbell F, Liu J, Feng C, Liu J, Zhong Z, Zhu H, Yuan X, Chang Q, Liu C (2019a). Diversifying livestock promotes multidiversity and multifunctionality in managed grasslands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116, 6187-6192.
- Wang R, Chen XY, Chen Y, Wang G, Dunn DW, Quinnett RJ, Compton SG (2019b). Loss of top-down biotic interactions changes the relative benefits for obligate mutualists. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286, 20182501. DOI: 10.1098/rspb.2018.2501.
- Wernberg T, Bennett S, Babcock RC, de Bettignies T, Cure K, Depczynski M, Dufois F, Fromont J, Fulton CJ, Hovey RK, Harvey ES, Holmes TH, Kendrick GA, Radford B, Santana-Garcon J, *et al.* (2016). Climate-driven regime shift of a temperate marine ecosystem. *Science*, 353, 169-172.
- White PS, Jentsch A (2001). The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics//Esser K, Lüttge U, Kadereit JW, Beyschlag W. *Progress in Botany*. Springer, Berlin. 399-450.
- Wilson SD (1999). Plant interactions during secondary succession//Walker LR. *Ecosystems of the World*. Elsevier, Amsterdam, the Netherlands. 611-632.
- Wright JP, Fridley JD (2010). Biogeographic synthesis of secondary succession rates in eastern North America. *Journal of Biogeography*, 37, 1584-1596.
- Xu C, Holmgren M, van Nes EH, Maestre FT, Soliveres S, Berdugo M, Kéfi S, Marquet PA, Abades S, Scheffer M (2015a). Can we infer plant facilitation from remote sensing? A test across global drylands. *Ecological Applications*, 25, 1456-1462.
- Xu H, Paerl HW, Qin B, Zhu G, Hall NS, Wu Y (2015b). Determining critical nutrient thresholds needed to control harmful cyanobacterial blooms in eutrophic Lake Taihu, China. *Environmental Science & Technology*, 49, 1051-1059.
- Yalcin S, Leroux SJ (2017). Diversity and suitability of existing methods and metrics for quantifying species range shifts. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 609-624.
- Yan Y, Li Y, Wang WJ, He JS, Yang RH, Wu HJ, Wang XL, Jiao L, Tang Z, Yao YJ (2017). Range shifts in response to climate change of *Ophiocordyceps sinensis*, a fungus endemic to the Tibetan Plateau. *Biological Conservation*, 206, 143-150.
- Yang JR, Lv H, Isabwe A, Liu L, Yu X, Chen H, Yang J (2017). Disturbance-induced phytoplankton regime shifts and recovery of cyanobacteria dominance in two subtropical reservoirs. *Water Research*, 120, 52-63.
- Yelenik SG, D'Antonio CM (2013). Self-reinforcing impacts of plant invasions change over time. *Nature*, 503, 517-520.
- Zanini L, Ganade G, Hübel I (2006). Facilitation and competition influence succession in a subtropical old field. *Plant Ecology*, 185, 179-190.
- Zhang RZ, Zhang YP, Jiang YX (2008). The threat of the world's major invasive pests to China. *Science in China Series C: Life Sciences*, 38, 1095-1102. [张润志, 张亚平, 蒋有绪 (2008). 世界重要入侵害虫对中国的威胁. 中国科学C辑: 生命科学, 38, 1095-1102.]
- Zhang Y, Loreau M, He N, Wang J, Pan Q, Bai Y, Han X (2018). Climate variability decreases species richness and community stability in a temperate grassland. *Oecologia*, 188, 183-192.
- Zhang ZB (2003). Grassland rodent damage and management strategy. *Bulletin of the Chinese Academy of Sciences*, 18, 343-347. [张知彬 (2003). 我国草原鼠害的严重性及防治对策. 中国科学院院刊, 18, 343-347.]

责任编辑: 刘玲玲 编辑: 赵航