生态系统服务复杂关系研究的机遇、挑战与对策

闵勇, 常杰*, 葛滢, 吴旭

浙江大学生命科学学院, 杭州 310058

* 联系人, E-mail: jchang@zju.edu.cn

2012-01-07 收稿, 2012-05-08 接受

国家自然科学基金(30970281, 31170305)和中国博士后科学基金(2012M510153)资助

摘要 理解多种生态系统服务之间的相互影响已经成为可持续发展科学的热点与前沿. 本文总结了多种生态系统服务间复杂关系的分析方法与模型研究的最新进展, 分析了当前研究中的问题和难点, 并提出了一种新的交叉学科研究路线, 即利用来自基因调控研究的布尔网络模型为生态系统服务间的复杂互动提供建模和模拟分析平台. 以食物生产系统的4项基本生态服务的关系为案例, 设定1个基本情景和1个调控情景, 分析4项生态系统服务的相互关系变化对系统功能的影响. 结果表明, 运用布尔网络模型可以在简单规则和少量数据的条件下, 模拟多个生态服务之间非线性的复杂相互作用, 并能为研究调控多种生态服务提供建议. 本文是对基因调控网络模拟多生态系统服务间相互关系的能力和合理性的初步验证, 可为进一步开展该领域研究提供参考.

关键词

生态系统管理
离散动力系统
间接效应
复杂性
网络模型

1 生态系统服务关系研究的进展与难题

生态系统服务是人类社会赖以存在和发展的基础^[1,2]. 生态系统服务研究领域, 初期大量的工作集中在生态系统服务价值的评估^[3], 而后逐渐扩展到生态系统服务的供给与需求^[4-6]和管理策略^[1,7,8], 但对于生态系统服务供给背后的生态学机制, 依然缺乏充分的了解^[2,7,9-11]. 近年来, 人们认识到, 为获得更多产品而在改造生态系统的过程中往往忽视了一个事实, 即一个生态系统所产生的多种生态系统服务之间存在着复杂的相互影响^[10]. 尽管研究者也已经在景观尺度上探究了同一驱动因子对多种服务的共同作用、多种服务的时空相关性和聚类特征^[12-17], 但是对于大多数生态系统以及大多数服务的生态系统过程和服务提供之间的关系依旧非常模糊^[18]. 相对于孤立的各项服务价值评估, 了解生态系统服务之间的关系能够阐明服务间权衡与协同的产生与变化的原因, 揭示新服务突现的条件, 从而使得服务价值评估更为准确, 生态管理更为有效, 进而提升生态

系统整体服务能力^[10,19].

生态系统服务间的复杂关系可以分为两类: 服务-服务间的直接相互关系和服务-服务依赖其他驱动因子或服务为媒介所形成的间接相互关系^[11]. 在生态系统中, 某些服务之间的直接相互关系非常弱或者不存在. 相反, 某些服务间的直接关系则可能非常显著^[10,20]. 这种直接相互关系又可以分为单向和双向的关系. 单向关系可以是促进或抑制关系, 如人工湿地的水体净化服务可以促进湿地的燃料供给服务, 但供给服务并不直接影响水体净化服务^[21], 而森林中碳储存能力的增强可能导致水资源可利用量的减少^[22]. 双向关系可以分为正反馈和负反馈关系, 如热带雨林中保水服务与碳储存和生物量之间存在双向正反馈关系^[23], 高强度的耕作中土壤保持和生产供给服务间则存在明显的负反馈关系^[24]. 对于服务间的直接相互关系, 目前通常通过统计相关性分析的方法进行研究^[14]. 然而, 简单的相关性分析一方面不能有效区分两种服务间关系的种类, 需要依

英文引用格式: Min Y, Chang J, Ge Y, et al. Opportunity, challenge and countermeasure for studying relationship among multiple ecosystem services (in Chinese). Chin Sci Bull (Chin Ver), 2012, 57: 2137-2142, doi: 10.1360/972012-39

赖其他生态学知识来判定服务间是单向还是双向关系,同时这种方法也不能有效地应用于处理多种服务间的相互关系^[10].

相较于服务间的直接相互关系,间接互动的影响更为复杂.间接关系的形式可以分为两类:一类是由同一驱动因子或服务对多项服务的同时影响^[25,26],而另一类是由多项服务间相互关系导致的级联影响^[11].对于由间接互动所导致的多种服务间复杂相互关系,最近已经发展出了两类研究方法进行分析,分别是基于统计聚类服务簇(ecosystem service bundles)分析^[14]和基于关系矩阵的服务影响迭代分析^[11].服务簇分析是在简单相关性分析的基础上,利用统计聚类方法(如 *k-means* 等)寻找多种服务形成的相对固定的分布模式.服务簇分析可以很好地描述多种服务间的分布模式,但它依然无法对服务间复杂关系的机理进行定量刻画.关系矩阵迭代分析是基于一个两种服务间相关性矩阵,通过矩阵迭代计算量化服务间由级联效应所导致的间接关系的强度,从而分析多种服务间间接相互影响.这种方法非常类似于生态学中传统的网络环境分析框架^[27].该方法的优点是可以很好地量化级联效应的影响,但另一方面却缺乏对于其他间接关系成因的有效刻画.

上述所讨论的多种生态系统服务间复杂关系的分析方法与模型都属于“自下而上”的方式,即从现实服务数据出发推导服务间相互影响的强度和模式.而生态系统服务模拟模型研究则采用的是“自上而下”的方式,希望利用生态系统过程的机理来分析多种生态系统服务间的相互关系.生态系统服务模拟模型需要整合生态系统过程、生态系统管理和服务评估3个方面^[28].生态系统过程的模型较多,如 LHEM (Library of Hydro-Ecological Modules)模型用来模拟水循环、营养物循环、植被生长、分解等过程^[29].然而,生态系统管理方面的模型研究还处于起步阶段,指标需进一步的量化,以达到便于应用的目的^[28].同时,如何通过生态系统服务评估将3方面内容进行整合也是一个亟待解决的科学难题.因此,由于生态系统服务间相互关系非常复杂,并且大规模机理模型的参数获取难度巨大,大大限制了“自上而下”模型的发展和应用.因此,寻找全新的方法来对生态系统服务之间的复杂关系及其对服务间权衡协同效应的影响进行建模,已经成为生态学和可持续发展管理研究必须面对的新问题^[2,10,11,14,30,31].

2 基因调控模型研究的启发

相较于生态系统服务关系研究,在生物学另一个尺度上,基因调控研究已经经历了较为长期的发展,并且形成了一整套有效而强大的理论模型工具^[32-34].尽管两者针对不同尺度的生物系统,但他们所要解决的科学问题却很相似,即通过研究对象量的相对变化(生态系统服务研究中是服务水平或价值的变化,基因调控研究中是基因表达或对应蛋白质浓度的变化)来探索研究对象间相互关系和作用机理(生态系统服务研究中是服务间的相互影响,基因调控研究中是基因的相互作用)^[35].经过数十年的发展,在基因调控研究已经形成以网络模型为基础,兼具机理推断与动态模拟的模型研究体系^[35,36].在模型描述方面,利用布尔网络、贝叶斯网络以及模糊逻辑网络来形式化描述基因之间的相互作用关系,这克服了简单统计分析对于复杂相互关系描述的缺陷^[37].在分析方法方面,基于这些具有严格数理基础的模型,研究既可以利用逆向工程技术,从实验数据出发“自下而上”地推断基因间复杂相互关系的定量表达式,同时也可以利用已有的基因相互作用关系知识^[38],“自上而下”地建立动态模拟系统,分析和验证关系变化对系统行为的影响^[32,39].在网络研究中,微观生物系统的一些规律与方法已经成功地启发了宏观社会网络、生态网络和工程系统的调控和设计^[40].利用基因调控模型的研究成果来加深目前生态服务间复杂关系研究,可以为生态系统服务研究提供新的模型、方法和研究思路.

3 生态系统服务相互关系的布尔网络建模框架

布尔网络(Boolean network, BN)是基因调控模型中最重要的网络模型之一,并且其对基因间复杂互动的描述和模拟能力已经得到了大量研究的证实^[41,42].本文提出一种利用布尔网络模拟多个生态系统服务间相互作用的新型模型. BN 是由 Kauffman^[43]于 1969 年首次提出的,是一种简单的机理-调控网络模型.至今, BN 及其相关理论仍不断发展^[44,45],并且在复杂的生物学调控网络的模拟和分析中扮演着非常重要的角色^[41,42].一个典型的 BN 是由 N 个节点和它们之间的连接组成的有向图.这个网络中,每个节点有且仅有 2 个状态: 0 或者 1,因此系统总共存在

2^N 个可能不同的状态组合. 一个节点在 $t+1$ 时的状态依赖于 t 时指向它的其他节点 t 的状态的某个布尔函数. 每个节点更新状态的布尔函数共同构成了整个网络的演化规则, 使得系统在不同状态间转移. 在典型的 BN 中, 节点状态的更新是同步的, 也就是说所有的节点同时更新其状态. 这样一个简单的非线性动力学系统已被证明可以很好地模拟复杂的系统行为^[41~45].

在对生态系统服务相互关系进行建模时, BN 的一个节点代表了一个生态系统服务项, 如果一个节点的状态为 1 则说明该项服务处于被促进的状态, 而为 0 则说明该服务未被促进甚至被抑制. 本文以食物生产系统的 4 项基本服务项为案例, 包括供给服务(如食物产品)、支持服务(如多样性、土壤形成和营养循环等)、调节服务(如大气调节和水体净化)和文化服务(如旅游和美学)^[3,20,46]. 因此, 所建立的 BN 包含 4 个节点来代表这 4 项服务(图 1). 在食物生产系统中, 供给服务的增强通常将抑制其他所有服务, 而支持服务的强化将促进所有其他服务, 并且调节服务可以促进文化服务^[14,24]. 依据这样的基本关系, 我们可以建立 4 个节点之间的相互连接, 也就是 BN 的边(图 1), 而边的正负反映了服务间的促进与抑制的关系. 整个 BN 网络的基本结构可用一个邻接矩阵 R_0 来表达(表 1).

在网络结构的基础上, 需要进一步构建 BN 的更新规则. 在食物生产系统中, 不同服务项具有不同的

图 1 四生态系统服务布尔网络模型及其演化示例

表 1 基本假设情景布尔网络的邻接矩阵

	供给	支持	调节	文化
供给	0	-1	-1	-1
支持	1	0	1	1
调节	0	0	0	1
文化	0	0	0	0

重要程度, 可以用“供给>支持>调节>文化”这样一个优先序来表达. 排序越高的服务项对其他服务项越具有决定性作用. 因此, BN 的更新规则可由以下的方程来表达

$$s_i^{t+1} = \begin{cases} 0, & \text{otherwise} \\ 1, & r_{ij} \cdot s_j^t = 1 \end{cases} \quad (1)$$

其中, s_i^t 为服务 i 在 t 时的状态, r_{ij} 是邻接矩阵中服务 i 到服务 j 的值, j 第一个使得 $r_{ij} \cdot s_j^t \neq 0$ 服务项. 图 1 展示了在该规则下建立的 BN 网络的一个系统变化实例: t 时系统状态为 [0100] (即在 4 项服务中, 支持服务被促进, 即 $s_2^t = 1$, 而供给、调节和文化服务未被促进, 即 $s_1^t = s_3^t = s_4^t = 0$). 按公式(1)的规则, 系统状态在 $t+1$ 时将变为 [1011]. 这表示被促进的支持服务对其他服务的正作用使得其他服务的状态由 0 变为 1 (图 1(a)中的实线关系), 而支持服务在 t 时没有得到其他服务的促进从而进入 0 状态. 至此, 我们已经建立了可以模拟食物生产系统 4 项基本生态系统服务所需的 BN 网络结构和更新规则.

建立的 BN 是一个动态演化模型, 在本模型中这种演化实际上代表了多种服务之间的不同层次的间接相互关系. 通过这种动态演化, BN 能够模拟多种服务间的复杂的间接关系. BN 的演化存在吸引子 (attractor), 也就是动力学过程的不动点^[44]. 吸引子具有两种形式, 即单个状态(点吸引子)和一组循环状态(周期吸引子). 由于本文中建立的 BN 是确定的动力学系统, 即一个状态的后继状态是唯一的, 一旦系统进入某个吸引子它将维持在这个吸引子中. 因此, 可以通过吸引子的数量、形式和状态来研究多生态系统服务之间相互复杂作用的形态与可能结果.

4 情景分析

在由 R_0 所表示的基本情景中, 通过绘制 BN 所有 16 个状态的转移图, 发现该系统只存在一个点吸引子(图 2). 在这个吸引子中, 系统 4 项服务的 16 个组合状态最终都将进入 [0000] 状态, 也就是说通过多种生态系统服务间的间接相互作用, 连同生产在内的所有 4 类服务项都不能得到促进. 这与典型农业系统所呈现的状态较为一致, 长期的人为耕作将导致包括土壤退化、水体污染等一系列问题, 从而导致包括生产功能在内的整个系统功能的全面丧失^[24].

为改善这种全面退化的问题, 我们依据保护性

图 2 基本假设情景的系统状态转移网络

农业的生产方式设定一个调控情景, 假设供给与支持服务存在相互正关系(即在矩阵 R_0 中设 $r_{21}=r_{12}=1$), 以此促进两者共同发展^[47,48]. 系统状态转移网络显示(图 3), 25%的系统状态将进入[1100]这个点吸引子, 即生产与支持服务被促进而调节与文化服务未得到发展的状态. 这与该情景假设所设想的结果是一致的. 然而, 该情景下, 系统还存在其他 2 个的吸引子. 系统 50%的可能状态将进入一个 4 类服务共同被促进的周期吸引子. 在该吸引子中, 系统在[0100]和[1011]之间循环, 即支持服务的促进将使得其他 3 项服务得到促进([0100]→[1011]), 而供给服务的促进又继续推动支持服务的发展([1011]→[0100]), 从而使得各项功能都得到发展. 此外, 即使供给与支持存在相互正关系, 还是有 25%的状态进入与基本情景同样的所有服务都得不到促进的[0000]吸引子. 大量研究表明, 保护性农业由于考虑了人与自然两方面的协调行为, 其变化和行较之典型农业系统更

图 3 供给服务与支持服务相互促进时系统状态转移网络

为复杂, 人类可能的不同调控行为可能使得系统进入完全不同的状态之中^[24]. BN 的模拟结果很好地支持了这样的结论, 不论从吸引子的数量、形式和系统可能状态的差异上都显示出了保护性农业的复杂性.

本文利用情景分析初步证明 BN 有能力模拟生态系统服务间的复杂关系, 并可以揭示多种服务间的多层次和非线性的互动, 特别是探索人类设计的生态系统所导致的意想不到的结果^[10]. 未来, 3 个方面的进一步发展可以使该模型更好地运用于实际系统的管理和评估工作: (1) 节点状态多样化可以更好地反映服务所处的不同; (2) 使用随机更新规则可以更有效地体现生态系统服务间相互作用的复杂性; (3) 将外部驱动(如土地利用类型变化)作为节点纳入模型可以更全面地模拟系统的功能变化. 本文所提出的模型为生态系统服务复杂互动的研究开辟了一个新的途径.

参考文献

- 李文华, 张彪, 谢高地. 中国生态系统服务研究的回顾与展望. 自然资源学报, 2009, 1: 1-10
- 欧阳志云, 郑华. 生态系统服务的生态学机制研究进展. 生态学报, 2009, 11: 6183-6188
- 张振明, 刘俊国. 生态系统服务价值研究进展. 环境科学学报, 2011, 9: 1835-1842
- 董家华, 包存宽, 舒廷飞. 生态系统生态服务的供应与消耗平衡关系分析. 生态学报, 2006, 6: 2001-2010
- 谢高地, 甄霖, 鲁春霞, 等. 生态系统服务的供给、消费和价值化. 资源科学, 2008, 1: 93-99
- Kinzig A P, Perrings C, Chapin F S, et al. Paying for ecosystem services—promise and peril. Science, 2011, 334: 603-604
- Kremen C. Managing ecosystem services: What do we need to know about their ecology? Ecol Lett, 2005, 8: 468-479
- Steffen W. Interdisciplinary research for managing ecosystem services. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 106: 1301-1302
- 杨光梅, 李文华, 闵庆文, 等. 对我国生态系统服务研究局限性的思考及建议. 中国人口资源与环境, 2007, 1: 85-91
- Bennett E M, Peterson G D, Gordon L J. Understanding relationships among multiple ecosystem services. Ecol Lett, 2009, 12: 1394-1404
- Altman I, Blakeslee A M, Osio G C, et al. A practical approach to implementation of ecosystem-based management: A case study using the Gulf of Maine marine ecosystem. Front Ecol Environ, 2010, 9: 183-189
- Chhatre A, Agrawal A. Trade-offs and synergies between carbon storage and livelihood benefits from forest commons. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 106: 17667-17670
- 鲁春霞, 谢高地, 成升魁, 等. 中国草地资源利用: 生产功能与生态功能的冲突与协调. 自然资源学报, 2009, 24: 1685-1696
- Raudsepp-Hearne C, Peterson G D, Bennett E M. Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. Proc Natl Acad Sci USA, 2010, 107: 5242-5247

- 15 Cohen-Shacham E, Dayan T, Feitelson E, et al. Ecosystem service trade-offs in wetland management: Drainage and rehabilitation of the Hula, Israel. *Hydrol Sci J*, 2011, 56: 1582–1601
- 16 陈祥义, 白彦锋, 姜春前, 等. 生态系统服务生产及输送和消费过程中的关键问题. *世界林业研究*, 2011, 24: 19–23
- 17 Lavorel S, Grigulis K. How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *J Ecol*, 2012, 100: 128–140
- 18 Carpenter S R, Mooney H A, Agard J, et al. Science for managing ecosystem services: Beyond the millennium ecosystem assessment. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106: 1305–1312
- 19 张永民. 生态系统服务研究的几个基本问题. *资源科学*, 2012, 34: 725–733
- 20 Millennium ecosystem assessment. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Washington DC: Island Press, 2005
- 21 Gu B, Liu D, Wu X, et al. Utilization of waste nitrogen for biofuel production in China. *Renew Sust Energy Rev*, 2011, 15: 4910–4916
- 22 Engel V. Hydrological consequences of eucalyptus afforestation in the *Argentine Pampas*. *Water Resour Res*, 2005, 41: W10409
- 23 del-Val E, Armesto J, Barbosa O, et al. Rain forest islands in the Chilean Semiarid Region: Fog-dependency, Ecosystem Persistence and Tree Regeneration. *Ecosystems*, 2006, 9: 598–608
- 24 Matson P A, Parton W J, Power A G, et al. Agricultural intensification and ecosystem properties. *Science*, 1997, 277: 504–509
- 25 Wolf E C, Cooper D J, Hobbs N T. Hydrologic regime and herbivory stabilize and alternative state in Yellowstone national park. *Ecol Appl*, 2007, 17: 1572–1587
- 26 黄静, 崔胜辉, 李方一, 等. 厦门市土地利用变化下的生态敏感性. *生态学报*, 2011, 31: 7441–7449
- 27 Min Y, Jin X, Chang J, et al. Weak indirect effects inherent to nitrogen biogeochemical cycling within anthropogenic ecosystems: A network environ analysis. *Ecol Model*, 2011, 222: 3277–3284
- 28 何浩, 陈阜, 张海林. 生态系统服务研究进展. *中国农业大学学报*, 2009, 14: 41–45
- 29 Voinov A, Fitz C, Boumans R, et al. Modular ecosystem modeling. *Environ Modell Softw*, 2004, 19: 285–304
- 30 Nelson E, Mendoza G, Regetz J, et al. Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Front Ecol Environ*, 2009, 7: 4–11
- 31 Perrings C, Naeem S, Ahrestani F, et al. Ecosystem services for 2020. *Science*, 2010, 330: 323–324
- 32 de Jong H. Modeling and simulation of genetic regulatory systems: A literature review. *J Comput Biol*, 2002, 9: 67–103
- 33 Kulasiri D, Nguyen L K, Samarasinghe S, et al. A review of systems biology perspective on genetic regulatory networks with examples. *Curr Bioinform*, 2008, 3: 197–225
- 34 Pal R, Bhattacharya S, Caglar M U. Robust approaches for genetic regulatory network modeling and intervention: A review of recent advances. *IEEE Signal Process Mag*, 2012, 29: 66–76
- 35 Davidson E, Levin M. Gene regulatory networks. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102: 4935
- 36 Cloots L, Marchal K. Network-based functional modeling of genomics, transcriptomics and metabolism in bacteria. *Curr Opin Microbiol*, 2011, 14: 599–607
- 37 Hecker M, Lambeck S, Toepfer S, et al. Gene regulatory network inference: Data integration in dynamic models—A review. *Biosystems*, 2009, 96: 86–103
- 38 Cho K H, Choo S M, Jung S H, et al. Reverse engineering of gene regulatory networks. *IET Syst Biol*, 2007, 1: 149
- 39 Zhang S, Ching W K, Ng M K, et al. Simulation study in Probabilistic Boolean Network models for genetic regulatory networks. *Int J Data Min Bioinform*, 2007, 1: 217–240
- 40 Tero A, Takagi S, Saigusa T, et al. Rules for biologically inspired adaptive network design. *Science*, 2010, 327: 439–442
- 41 Kauffman S, Peterson C, Samuelsson B, et al. Random boolean network models and the yeast transcriptional network. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 14796–14799
- 42 Esfahani M, Yoon B-J, Dougherty E. Probabilistic reconstruction of the tumor progression process in gene regulatory networks in the presence of uncertainty. *BMC Bioinformatics*, 2011, 12: S9
- 43 Kauffman S. Metabolic stability and epigenesis in randomly constructed genetic nets. *J Theor Biol*, 1969, 22: 437–467
- 44 Seshadhri C, Vorobeychik Y, Mayo J R, et al. Influence and dynamic behavior in random boolean networks. *Phys Rev Lett*, 2011, 107: 108701
- 45 Mozeika A, Saad D. Dynamics of boolean networks: An exact solution. *Phys Rev Lett*, 2011, 106: 2141014
- 46 Costanza R, d'Arge R, De Groot R, et al. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 1997, 387: 253–260
- 47 李文华, 刘某承, 闵庆文. 中国生态农业的发展与展望. *资源科学*, 2010, 6: 1015–1021
- 48 Pretty J N, Noble A D, Bossio D, et al. Resource-conserving agriculture increases yields in developing countries. *Environ Sci Technol*, 2005, 40: 1114–1119

Opportunity, challenge and countermeasure for studying relationship among multiple ecosystem services

MIN Yong, CHANG Jie, GE Ying & WU Xu

College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058

Theoretical understanding behind the relationships among multiple ecosystem services has been the hotspot of sustainable development. In this paper, we summarize the latest advances in modeling and analyzing the complex relationship among multiple ecosystem services, mine the questions in current researches and provide a new way based on the interdisciplinary approach. We model the interaction among multiple ecosystem services by boolean network from the genetic regulatory studies. Taking four major ecosystems services of general food production system, we establish one baseline scenario and one regulation scenario, and study the influence of the interaction among multiple ecosystem services to ecosystem functions. The result proofed that, with simple rules and data, Boolean network model could simulate nonlinear and complex relationships among multiple ecosystems services, and provide effective suggestions for ecosystem regulation. This work provides an initial validation of ability and rationality of Boolean network in modeling complex behaviors of multiple ecosystem services, and has illuminations on future studies in the field.

ecosystem management, discrete dynamic system, indirect effect, complexity, network model

doi: 10.1360/972012-39