

# 生态阈值研究进展

赵慧霞<sup>1,2</sup>, 吴绍洪<sup>1,\*</sup>, 姜鲁光<sup>1</sup>

(1. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

**摘要** 生态阈值是指生态系统从一种状态快速转变为另一种状态的某个点或一段区间, 推动这种转变的动力来自某个或多个关键生态因子微弱的附加改变。生态阈值现象普遍存在于自然生态系统中。主要有两种类型: 生态阈值点 (ecological threshold point) 和生态阈值带 (ecological threshold zone)。在生态阈值点前后, 生态系统的特性、功能或过程发生迅速的改变。生态阈值带暗含了生态系统从一种稳定状态到另一稳定状态逐渐转换的过程, 而不像点型阈值那样发生突然的转变。后者在自然界中可能更为普遍。在自然资源保护和生态系统可持续管理中, 生态阈值研究有着重要的理论和实践意义, 受到生态学和相关学科的密切关注。其研究已经在森林、草原、湖泊、海洋等生态系统, 从不同角度, 针对不同生态因子广泛开展。由于生态因子相互作用的复杂性, 有关生态阈值的性质及其在不同空间尺度上的联系仍然存在很大的不确定性。在未来的研究中必须加强综合和定量化研究, 进一步提高应用生态阈值的能力。在全球变化和生态响应研究领域, 生态阈值研究将会有更大的发展空间。

**关键词** 生态阈值; 研究进展; 生态系统管理

文章编号: 1000-0933 (2007) 01-0338-08 中图分类号: Q142 Q148 文献标识码: A

## Review on recent advances in ecological threshold research

Zhao Huixia<sup>1,2</sup>, Wu Shaohong<sup>1,\*</sup>, Jiang Luguang<sup>1</sup>

1 Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

*Acta Ecologica Sinica* 2007 27 (1) 0338 ~ 0345.

**Abstract** : An ecological threshold refers to a point or zone in the relationship between two or more ecological variables at which relatively abrupt change occurs from one ecological condition to another in an ecosystem. The impetus for this change comes from a small additional change in one or more key factors. Ecological thresholds are ubiquitous in natural ecosystems. There are two main types of ecological thresholds that can theoretically occur in natural systems, ecological threshold point and ecological threshold zone. The attributes, function or process of an ecosystem will change abruptly around the point-type threshold. Zone-type ecological thresholds imply a more gradual shift or transition from one state to another, rather than an abrupt change at a specific point in time, as suggested in point-type threshold. Zone-type ecological thresholds are probably more common in nature than point-type thresholds. Research on ecological thresholds has important theoretical and practical meanings for natural resources conservation and sustainable ecosystem management, which have been the highlights in ecology and related areas. A lot of research on ecological threshold has been carried out in forest, grassland, lake and ocean ecosystems for different ecological factors and from different points of view. There is still great uncertainty about the nature of ecological thresholds and how they are related in different spatial scales. More synthetic and quantitative study is needed to improve the ability of applying knowledge of ecological thresholds in ecosystem management. Much progress and research will be made in the areas of global change and ecological responses.

基金项目 国家“十五”重点科技攻关资助项目 (2001-BA611B-02-03A)

收稿日期 2005-11-25; 修订日期 2006-07-09

作者简介 赵慧霞 (1978 ~ ), 女, 山东菏泽人, 博士生, 从事气候变化与区域响应研究. E-mail: zhaohx.04b@igsnr.ac.cn

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wush@igsnr.ac.cn

致谢 感谢美国密歇根大学 Daniel Brown 教授对本文写作给予的帮助

**Foundation item** The project was financially supported by National Key Project of Science and Technology (No. 2001-BA611B-02-03A)

**Received date** 2005-11-25; **Accepted date** 2006-07-09

**Biography** Zhao Huixia, Ph. D. candidate, mainly engaged in climate change and regional response. E-mail: zhaohx.04b@igsnr.ac.cn

**Key Words** : ecological threshold ; review ; ecosystem management

“阈值”是指某系统或物质状态发生剧烈改变的那一个点或区间。这一名词在物理学界并不陌生,但“生态阈值”对于生态学还是一个相对较新的概念<sup>[1]</sup>。19 世纪以来,随着生态实验和观测手段的改进,人们对自然生态系统的现象和本质有了更多的认识,生态系统的反馈机制、自组织能力和非线性特征等越来越受到生态学家的重视。20 世纪 70 年代 Robert 指出生态系统的特性、功能等具有多个稳定态,稳定态之间存在“阈值和断点(thresholds and breakpoints)”<sup>[2]</sup>,这就是最初生态阈值的概念。此后 30 多年里,生态阈值作为资源保护及可持续生态系统管理的概念基础,不断受到生态学和经济界的关注<sup>[3~5]</sup>,其概念、研究方法及实践应用也在不断完善之中。1994 年,Andren<sup>[6]</sup>有关生境破碎化一文的发表,再次引起生态学家及生态管理者对生态阈值的兴趣和广泛关注。美国 Woodrow Wilson 国际学术中心和澳大利亚生态学家分别于 2002 年和 2003 年专门就生态阈值问题进行了学术讨论。

由于不同的生态系统对于不同生态因子都存在生态阈值现象,其研究已经在森林、草原、湖泊、海洋等生态系统类型广泛开展<sup>[7~11]</sup>。另外,工业革命以来,温室气体大量排放造成的全球变暖及降水格局的变化,对自然生态系统产生了巨大影响。全球温室气体浓度究竟稳定在什么水平上,气温处于多大的变化范围内,自然生态系统和社会经济才不会受到威胁并保持持续发展?这些问题的提出已引起全球变化研究领域对生态阈值的关注<sup>[12,13]</sup>。本文综合大量国内外相关文献,对生态阈值的概念、分类、相关领域研究的进展及其在生态保护和管理中的应用作以论述,最后对生态阈值研究中存在的问题与发展方向进行总结与展望。

## 1 生态阈值的概念

生态阈值是针对生态系统的阈值概念。生命成分的存在决定了生态系统具有不同于物理学中的“系统”的许多特征,因此生态阈值的概念较物理学中的“阈值”更为复杂。国内外文献对生态阈值概念有不同的描述,目前尚未有统一的定义。生态弹性学术联盟(Resilience Alliance)定义生态阈值为生态系统的不同生态特性、功能状态之间的分歧点(bifurcation),当超出分歧点时,生态系统就发生状态的跃变<sup>[14]</sup>。Friedel 认为生态阈值是生态系统两种不同的状态在时间和空间上的界限(boundaries)<sup>[15]</sup>。Muradian 定义生态阈值为独立生态变量的关键值,在此关键值前后生态系统发生一种状态向另一种状态的转变<sup>[16]</sup>。他认为生态阈值概念和生态的不连续性具有相同的含义,都是生态系统特性的突然改变。Wiens 等认为生态阈值是生态系统的转变带(region or zone),而非一系列的离散点<sup>[17]</sup>。李和平等认为生态阈值是一个生物或生态系统与环境相对应的一系列质变点和由此发生的质变轨迹,而不只是死亡或存活的临界点,可以是“点”、“线”或“面”<sup>[18]</sup>。这些有关生态阈值的定义公认的一点是:当生态因子扰动接近生态阈值时,生态系统的功能、结构或过程会发生不同状态(alternative states)间的跃变,这也是生态阈值最主要的特点。目前较为实用的一个定义是 Bennett 和 Radford 提出的,他们认为生态阈值是生态系统从一种状态快速转变为另一种状态的某个点或一段区间,推动这种转变的动力来自某个或多个关键生态因子微弱的附加改变,如从破碎程度很高的景观中消除一小块残留的原生植被,将导致生物多样性的急剧下降<sup>[19]</sup>。只有对生态阈值概念有比较全面的理解,并把这一理解妥善运用于生态系统管理,才能使生态系统持续健康发展。

## 2 生态阈值的类型

生态阈值主要有两种类型<sup>[20]</sup>:生态阈值点(Ecological Threshold Point)和生态阈值带(Ecological Threshold Zone)。在生态阈值点前后,生态系统的特性、功能或过程发生迅速的改变。较为典型的例子是栖息地丧失或破碎对生物多样性的影响。Hanski 等人指出,栖息地丧失过程中存在一个阈值点,到达这一点时,种群灭绝的概率将迅速升高(图 1)<sup>[21~24]</sup>。此“灭绝阈值”取决于有机体的繁殖率、离开栖息地的迁移率以及栖息地的环境状况等<sup>[25]</sup>。

生态阈值带暗含了生态系统从一种稳定状态到另一稳定状态逐渐转换的过程,而不像点型阈值那样发生突然的转变,这种类型的生态阈值在自然界中可能更为普遍。Muradian 用一种生态阈值假说来描述生物多样性与生态系统功能及其它 5 种变量之间的非线性关系<sup>[26]</sup>(图 2,以生态系统功能为例),阈值带代表不同状态之间的转换区间。现代生态学对生态系统行为的认识还不够深入,因而生物多样性影响生态系统功能的阈值

还存在很大的不确定性<sup>[26,27]</sup>。Wiens 等<sup>[17]</sup>指出生态阈值带内的点可能具有相似的变化速率,且高于阈值带之外点的变化速率,可能与生态系统的弹性有关。生态系统的弹性是指生态系统从干扰中恢复过来的能力<sup>[28]</sup>或系统吸收外来干扰并保持其原有状态的结构和行为模式的能力,即系统吸收干扰并保持原有状态的能力<sup>[29,30]</sup>。生态系统的弹性越大或吸收干扰的能力越强,这个阈值带可能越大,恢复到原始状态的可能性也越大。从这一角度来说,当过多的人类干扰使生态系统的弹性降低到一定程度时,生态系统的 discontinuity 就会增加,发生不可逆变化的几率将随之增加。这对于生态保护有重要意义,即通过严密监测物种或关键生态过程,可以觉察到这种快速变化,这时采取措施进行人为干预,有利于防止不可逆转情形的发生<sup>[17,31]</sup>。也有些状态转变的初期是可逆的,但由于生态系统响应变化的滞后性,不易觉察到这种响应,可能导致向生态阈值逼近,从而发生不可逆转的变化,这就要求我们提高警惕,密切关注生态系统的变化。

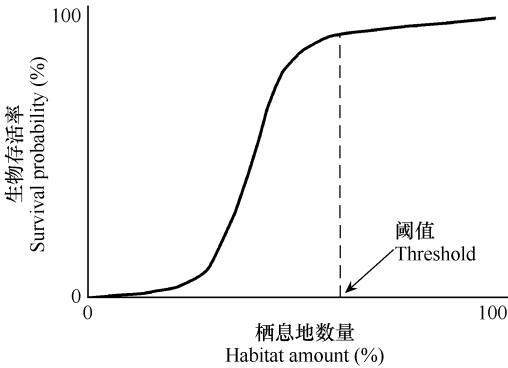


图1 生物灭绝阈值<sup>[23]</sup>

Fig. 1 The extinction threshold<sup>[23]</sup>

当栖息地丧失至阈值之下时,生物存活率将急剧下降 If the amount of habitat remaining falls below the threshold, the probability of survival species decreases markedly

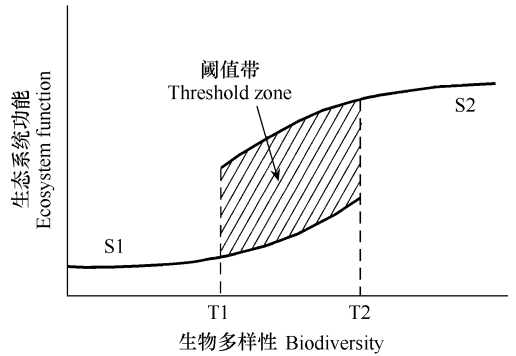


图2 生态系统功能变化阈值带<sup>[1]</sup>

Fig. 2 A hypothetical ecological threshold zone<sup>[1]</sup>

T1、T2 之间的区域为生态系统两种状态 (S1、S2) 生态系统功能的转换阈值带 The zone between T1 and T2 represent a transitional threshold zone between state S1 and state S2

3 不同领域的生态阈值研究及应用

3.1 生境破碎化与生物多样性

近百年来,地球正经历着一段物种高速灭绝的历史<sup>[32~35]</sup>。生境破碎化是物种灭绝的主要原因<sup>[36,37]</sup>,也是目前是人类干扰生态系统最主要的方式。不同研究尺度和研究对象可能有不同的阈值<sup>[38~41]</sup>。在生态系统尺度上,大量实验已经证明了栖息地大小影响生物多样性的生态阈值的存在<sup>[39]</sup>。在岛屿生态学中,Ward 和 Thornton 等<sup>[42]</sup>认为大小适中的岛屿可能存在物种数量的某种平衡,岛屿过大或过小都会降低生物多样性。对于生境破碎化导致的生物多样性减少,生态阈值的确定可以为保护大部分物种提供科学依据。例如,如果能够证明保存 30% 的原生植被可以保护大部分物种不受威胁,那么 30% 就是生境破坏的底线。但由于缺乏自然系统响应外界不同干扰的数据,同时物种之间存在生态特性的差异,即使具有相似生态特征的物种也对生境改变有不同的响应,还很难确定不同生态系统的生态阈值<sup>[43]</sup>。与生态系统相比,确定物种个体的栖息地的阈值相对容易一些。Radford 等发现以森林为主要栖息地的鸟类对森林破坏有强烈的阈值反应,当栖息地减少到 10% 以下时,鸟类的多样性就会急速下降。研究表明,如果物种对某种栖息地有特殊的偏爱,同时研究者可以很容易地分辨出此物种的栖息地和非栖息地时,确定该物种个体栖息地的生态阈值的可能性更大<sup>[39]</sup>。Drinnan<sup>[38]</sup>对城市景观破碎化的研究也支持了这种观点,在城市景观中可以清楚地分辨出栖息地和非栖息地,较容易地确定其生态阈值。因此在保护生物多样性的实践中,不同尺度和保护对象必须谨慎应用生态阈值理论,盲目使用可能会对某些物种或群落带来严重的伤害。

3.2 生物多样性与生态系统功能

Walker 等<sup>[28]</sup>认为生物多样性下降是生态系统弹性和功能丧失的一个重要原因。生物多样性变化中存在

一个生态阈值,超过此阈值后,生态系统的服务功能就会减弱<sup>[3]</sup>。因此认识物种多样性和生态系统功能之间的关系对于制定环境政策非常重要。

物种多样性对生态系统功能的影响机制假说主要包括冗余种假说(Redundancy species hypothesis)、铆钉假说(Rivet hypothesis)、特异反应假说(Idiosyncratic response hypothesis)、零假说(Null hypothesis)等<sup>[44]</sup>。其中冗余种假说和铆钉假说受到广大学者关注。冗余种假说认为生态系统保持正常功能有一个物种多样性的阈值,低于这个阈值时系统的功能会受到影响,高于这个阈值时相当一部分物种的作用是冗余的<sup>[28,45,46]</sup>。但是,一个生态系统到底允许有多大程度的冗余,即生态系统中到底有多少物种丢失导致该系统稳定性和功能产生不可逆的变化,根据现有的生态学认识还无法确定。冗余种假说还指出,一些物种的消失可能不会立刻对生态系统产生明显影响,但从长远看,冗余种是非常重要的,因为它们使生态系统拥有更强的抗干扰能力<sup>[47]</sup>。铆钉假说则将生态系统中的物种比作飞机上的铆钉,认为系统可以承受一定的“零件”丢失,而不影响其整体功能,但当“零件”缺失到一定程度,仅减少一个“零件”即可以使整个系统瘫痪,丧失所有功能<sup>[46,48]</sup>。Ehrlich 和 Walker<sup>[49]</sup>认为冗余种假说和铆钉假说没有本质区别,两者都认识到冗余种的存在和可能阈值的不可预测性。

自达尔文时代起,人们就开始了有关物种多样性与生态过程的争论。1994 年 Naeem 等<sup>[50]</sup>的实验再次引发了对此争论的关注,实验通过控制动植物群落物种的多少产生高、中、低 3 种水平的生境,测量了群落呼吸、分解、营养保持、植物生产力和水分保持五种生态过程的变化速率,发现 CO<sub>2</sub> 的消耗量、植物生产力与生物多样性呈正相关,其余几个过程的变化与生物多样性没有显著的相关关系。Tilman 等<sup>[51]</sup>的田间试验也表明提高生物多样性可以显著增加植物生产力和资源利用率。类似对数曲线的一种曲线可以较好地描绘这种关系<sup>[52,53]</sup>,曲线中可能包含某一“饱和点”<sup>[54]</sup>,即有关生物多样性的生态阈值。当生物多样性在生态阈值之下,生态过程可能发生强烈的变化,对外界干扰的敏感性增强。因此,在生态系统管理中,保护生物多样性对于充分发挥生态系统的服务功能至关重要。

### 3.3 气候变化与生态系统响应

生态系统对气候变化的适应和调节能力只能在一定情形下起作用,如果气候变化幅度过大、胁迫时间过长,或短期的干扰过强,超出了生态系统本身的调节和修复能力,生态系统的结构功能和稳定性就会遭到破坏,造成不可逆转的演替,这个临界限度,称为气候变化对生态系统影响的生态阈值<sup>[13]</sup>。此生态阈值的大小主要取决于生态系统本身的结构(系统物种的多样性、等级层次、营养结构和联结方式)、功能(生产功能如第一性生产力、碳蓄积能力等)和成熟程度等。一般来说,生态系统的物种多样性越高、系统成分和营养结构越复杂、生产力越高,系统的稳定性就越大,对气候扰动的抵抗能力也越强,生态阈值也就越高。相反,某些自然生态系统和部分人工生态系统,由于组分单调、结构简单,适应能力较低,生态阈值也就较低<sup>[55]</sup>。

当气候变化超过生态阈值时,生态系统会出现许多“病态”症状,如生产力显著减少、个体生长不良、结构缺损、生态功能变异、逆行演替等。若长期受剧烈气候变化的扰动,生态系统将会崩溃。对于崩溃的生态系统,停止胁迫也无法使其回复初始状态。当气候变化未超过生态阈值时,生态系统的结构和功能变化较小,在这种情形下,当气候因子恢复正常后,生态系统将逐渐恢复。

气候变化包括水分、温度、湿度、辐射等各种气候因子的变化,其中水分和温度是最重要的两个因子,也是确定生态阈值的重要指标,直接或间接影响着生态系统的功能。对于水分指标,国内外学者已在细胞、组织、器官和个体等不同尺度上开展了有关植物响应水分胁迫的研究<sup>[56~62]</sup>,但如何将小尺度的研究成果转换到生态系统尺度上并确定生态阈值还在不断探索中。

温度变化直接影响着植物的光合、呼吸、蒸腾等生理作用。当温度超出最低和最高范围时,植物都会受到伤害。研究表明,温度升高对于提高生产力有一定的促进作用,但受植物特性和水分、养分以及 CO<sub>2</sub> 浓度等的影响,不同植物在不同条件下温度的生态阈值也不相同。Taub 等<sup>[63]</sup>和 Faria 等<sup>[64]</sup>的实验研究表明,CO<sub>2</sub> 浓度的提高在一定程度上增强了植物对高温的适应性,提高了其引起生理活性衰变的阈值。这无疑对植被响应未

来气候变化的研究有积极的作用,但由于研究尺度的不同,还无法将组织或个体植物的成果推广至生态系统尺度上。除了室内和野外试验的方法,模型模拟也是研究生态系统响应气候变化生态阈值的重要手段。Bachelet 等<sup>[12]</sup>采用生物地理模型(MAPSS)和动态全球植被模型(MC1)相结合的模拟结果表明,若温度升高 $4.5^{\circ}\text{C}$ ,将使美国主要生态系统面临干旱的威胁,他将此值定为温度影响生态系统的生态阈值。当温度变化在这个阈值之下时,温度升高可激发植被的生长和碳吸收,减轻气候变暖的负面影响,但当温度变化超过该阈值时就引起区域性干旱,生态系统由碳汇变为碳源,进一步加重气候变暖。

### 3.4 人类活动及其他生态系统干扰因素

生态系统既受水分、温度等自然因素的影响,也受人类活动和土地利用方式或强度的影响。Noy-Meir<sup>[65]</sup>认为,放牧草地生态系统存在多个不连续的稳定态,牲畜的连续啃食可以使草地生态系统从高生产力状态转变为退化状态。在退化状态下,即使仅存在很小的啃食压力,系统也不会有很高的生产力。如果牲畜每天的取食量不超过可利用面积的5%,则草原生态系统可以自我维持,保持相对稳定。所以对于草原生态系统,利用面积的5%就是其供应牲畜取食的阈值<sup>[66]</sup>。这为人类活动干预下草原退化与恢复演替的研究,特别为确定天然草原放牧强度的生态阈值提供了依据<sup>[67]</sup>,从而为放牧草原生态系统管理提供科学指导。汪诗平等<sup>[68]</sup>研究了生长季不同放牧率对内蒙古草原牧草再生性能和地上净初级生产力的影响,结果表明,随着放牧率的增大,地上现存生物量呈线性下降,但地上净初级生产力(地上现存生物量+家畜采食量)以 $2.67$ 只羊/ $\text{hm}^2$ 最大,即存在补偿生长,当放牧率超过 $2.67$ 只羊/ $\text{hm}^2$ 时,地上净初级生产力将不断下降。Cooper 等<sup>[69]</sup>提出了草地生态系统连续阈值的概念,并以草地生态系统的生态因子及社会经济因素相互作用为关联基础,用数学模型评价了草地生态系统在保持连续放牧条件下得以维持基本生态功能的生态阈值。

生态阈值研究还涉及其他方面的干扰,如火灾、虫害和污染等。林火是森林生态系统受到的最主要、干扰最大的灾变。一方面林火对森林有破坏作用,另一方面受林火的短暂影响,劣等树种被淘汰,森林生态系统可向更好的方向发展。温广玉等<sup>[11]</sup>根据著名的林火理论,建立了一系列林火生态数学模型,通过计算机随机模拟,研究了兴安落叶松林火灾变的生态阈值。在防治虫害研究中,骆有庆等<sup>[9]</sup>分析了生态阈值与经济阈值的区别和特点,对宁夏青铜峡防护林中的杨树天牛的生态阈值进行了研究。

## 4 总结与展望

已有的理论和实验证据表明生态阈值的确存在,而且是自然界中非常普遍的现象。在生物多样性保护和生态系统管理中,生态阈值研究有着重要的理论和实践意义。目前,国外的生态阈值研究方兴未艾,国内的相关研究也已初现端倪。正视生态阈值研究面临的挑战与机遇,有助于推动生态与之相关研究的开展。

### 4.1 生态阈值研究中的不确定性

首先,生态系统典型的非线性特征决定了生态阈值现象的存在,同时生态系统具有抗性、扰性和适应能力,对外界干扰的响应有一定的时滞和延迟,这为生态阈值的确定增加了难度。其次,生态阈值的确定很大程度上取决于选择的干扰因子和研究对象。不同的干扰和研究对象,生态阈值迥然不同,这就要求应用生态阈值理论时必须谨慎。另外,生态系统的阈值和生态系统的稳定性紧密相连,只有确定和分辨出系统不同的稳定态,才能进一步确定生态系统的阈值。而生态系统的稳定性是生态学中最模糊的概念之一,存在众多的争议<sup>[66, 70, 71]</sup>,这导致生态系统阈值研究存在一定的阻力。

### 4.2 加强生态阈值的量化研究

生态阈值的特点决定了生态阈值存在很大的不确定性,面临很多问题,但要将生态阈值的理论应用在生态系统管理中,就必须加强生态阈值量化研究,加强大、中尺度野外生态试验和观测以及微观尺度的生态机理研究,并加强空间尺度转换定量的研究,进一步提高应用生态阈值的能力。

### 4.3 生态阈值研究在全球变化和生态响应研究领域将有很大的发展空间

由于大气 $\text{CO}_2$ 等温室气体的增加,全球气候正在发生有史以来从未有过的急剧变化,而自然生态系统是特定区域气候环境下的产物,气候要素的变化必然会对生态系统产生直接或间接的影响。《联合国气候变化

公约》(UNFCCC)的最终目标是将大气中温室气体的浓度稳定在防止气候系统受到危害的人为干扰的水平上。这一水平应当足以使生态系统能够自然地适应气候变化、确保粮食生产免受威胁并使经济能够可持续发展。这使生态系统响应气候变化的生态阈值研究与限制各国、地区、行业等的温室气体排放量紧密联系在一起,具有重要的政策意义。从目前的研究状况看,这一领域的生态阈值研究工作刚刚起步,未来有很大研究空间。

生态阈值研究是生态学、土壤学、气候学等多个学科的一个交叉点,在未来的研究中必须加强综合研究和量化研究,进一步提高预测生态阈值的能力。但由于各种生态因子相互作用的复杂性和随机性,不确定性在很大程度上仍将继续存在。

## References :

- [1] Andrew J Huggett. The concept and utility of ecological thresholds in biodiversity conservation. *Biological Conservation* ,2005 ,124 :301—310.
- [2] May R M. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* ,1977 ,269 :471—477.
- [3] Perrings C ,Opschoor H. The loss of biological diversity :some policy implications. *Environmental Research Ecology* ,1994 ,4 :1—11.
- [4] Robert E Kohn. Thresholds and complementarities in an economic model of preserving and conserving biodiversity. *Socio-Economic Planning Sciences* ,1999 ,33 :151—172.
- [5] Mark E ,Eiswerth J. Christopher Haney. Maximizing conserved biodiversity :why ecosystem indicators and thresholds matter. *Ecological Economics* ,2001 ,38 :259—274.
- [6] Andren H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat :a review. *Oikos* ,1994 ,71 :355—366.
- [7] Soltania A ,Khoieib F R ,Ghassemi-Golezanib K , *et al.* Thresholds for chickpea leaf expansion and transpiration response to soil water. *Field Crops Research* ,2000 ,68 :205—210.
- [8] Mitchell R A C ,Mitchell V J ,Lawlor D W. Response of wheat canopy CO<sub>2</sub> and water gas exchange to soil water content under ambient and elevated CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology* ,2001 ,7 :599—611.
- [9] Luo Y Q ,Song G W ,Liu R G. Preliminary study on ecological threshold of poplar longicorn beetle. *Journal of Beijing Forestry University* ,1999 ,21 (6) :46—51.
- [10] Xu Z Z ,Zhou G S ,Wang Y H. Water Threshold of Plant and Global Change. *Journal of Soil and Water Conservation* ,2003 ,17 (3) :155—158.
- [11] Wen G Y ,Chai Y X ,Zheng H N. Study on the Catastrophe threshold of Dahurian Larch forest fire. *Journal of Biomathematics* ,2001 ,16 (1) :78—84.
- [12] Bachelet D ,Neilson R P ,Lenihan J M , *et al.* Climate change effects on vegetation distribution and carbon budget in the United States. *Ecosystems* ,2001 ,4 :164—185.
- [13] Wu S H ,Yin Y H ,Zhao H X. Recognition of ecosystem response to climate change impact. *Advance in Climate Change Research* ,2005 ,3 :115—118.
- [14] Meyers J ,Walker B H. Thresholds and alternate states in ecological and social-ecological systems :thresholds database (online) , Resilience Alliance ,2003. URL :<http://www.resalliance.org.au>.
- [15] Friedel M H. Range condition assessment and the concept of thresholds :a viewpoint. *Journal of Range Management* ,1991 ,44 :422—426.
- [16] Muradian R ,Ecological thresholds :a survey. *Ecological Economics* ,2001 ,38 :7—24.
- [17] Wiens J A ,Van Horne B ,Noon B R. Integrating landscape structure and scale into natural resource management. In :Liu J ,Taylor W W. eds. *Integrating Landscape Ecology into Natural Resource Management*. UK :Cambridge University Press ,2002. 23—67.
- [18] Li H P ,Shi H B ,Guo Y Y , *et al.* Study on sustainable utilization of water-grass resources and ecological threshold of pastoral area. *Journal of Hydraulic Engineering* ,2005 ,6 (6) :694—700.
- [19] Bennett A ,Radford J. Know your ecological thresholds. Native Vegetation Research and Development Program , Land and Water Australia , Canberra. Thinking Bush 2 ,2003.
- [20] Gompertz B. On the nature of the function expressive of the law of human mortality and on a new mode of determining life contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* ,1825 ,115 :513—585.
- [21] Hanski I ,Moilanen A ,Gyllenberg M. Minimum viable metapopulation size. *American Naturalist* ,1996 ,147 :527—541.
- [22] WithK A ,King A W. Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conservation Biology* ,1999 ,13 :314—326.
- [23] Fahrig L. How much habitat is enough ?*Biological Conservation* ,2001 ,100 :65—74.

- [24] Fahrig L. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold : a synthesis. *Ecological Applications* , 2002 , 12 : 346 — 353.
- [25] Hill M F , Caswell H. Habitat fragmentation and extinction thresholds on fractal landscapes. *Ecology Letters* , 1999 , 2 : 121 — 127.
- [26] Muradian R. Ecological thresholds : a survey. *Ecological Economics* , 2001 , 38 : 7 — 24.
- [27] Levin S. Biodiversity : interfering populations and ecosystems. In : Abe T. , Levin S. , Masahiko H. Biodiversity : an Ecological Perspective. Germany : Springer , 1993.
- [28] Walker B. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Ecology* , 1995 , 9 ( 4 ) : 747 — 752.
- [29] Holling C S. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematic* , 1973 , 4 : 1 — 23.
- [30] Holling C S. The resilience of terrestrial ecosystems : local surprise and global change. In : Clark W. , Mund R. Eds. Sustainable Development of the Biosphere. UK : Cambridge University Press , 1986.
- [31] Walker B H , Carpenter S , Anderies J , *et al.* Resilience management in social-ecological systems : a working hypothesis for a participatory approach. *Conservation Ecology* , 2002 , 6 ( 1 ) : 14. URL : <http://www.consecol.org/vol6/iss1/art14>.
- [32] Ehrlich P , Wilson P O. Biodiversity studies : science and policy. *Science* , 1991 , 253 : 758 — 762.
- [33] Myers N. Biodiversity and the precautionary principle. *Ambio* , 1993 , 22 : 74 — 79.
- [34] Smith F , May R , Pellew R , *et al.* Estimating extinction rates. *Nature* , 1993 , 364 : 494 — 496.
- [35] Hughes J , Daily G , Erlich P. Population diversity : its extent and extinction. *Science* , 1997 , 278 : 689 — 692.
- [36] Tilman D , Downing J , Wedin D. Does diversity beget stability ? *Nature* , 1994 , 371 : 113 — 114.
- [37] Tilman D , Downing J A. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* , 1994 , 367 : 363 — 365.
- [38] Drinnan I N. The search for fragmentation thresholds in a southern Sydney suburb. *Biological Conservation* , 2005 , 124 : 339 — 349.
- [39] Radford J Q , Bennett A F , Cheers G J. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland- dependent birds. *Biological Conservation* , 2005 , 124 : 317 — 337.
- [40] van der Ree R , Bennett A F , Gilmore D C. Gap-crossing by gliding marsupials : thresholds for use of isolated woodland patches in an agricultural landscape. *Biological Conservation* , 2004 , 115 : 241 — 249.
- [41] Suorsa P , Huhta E , Jantti A , *et al.* Thresholds in selection of breeding habitat by the *Eurasian treecreeper* (*Certhia familiaris* ). *Biological Conservation* , 2005 , 121 : 443 — 452.
- [42] Ward S , Thornton I. Equilibrium theory and alternative stable equilibria. *Journal of Biogeography* , 1998 , 25 : 615 — 622.
- [43] Lindenmayer D B , G Luck. Synthesis : Thresholds in conservation and management. *Biological Conservation* , 2005 , 124 : 351 — 354.
- [44] Cai X M. Ecosystem ecology. Beijing : Science Press , 2000.
- [45] Walker B. Biodiversity and ecosystem redundancy. *Conservation Biology* , 1992 , 6 : 18 — 23.
- [46] Lawton J. The role of species in ecosystems : aspects of ecological complexity and biological diversity. In : Abe , T , Levin , S , Masahiko , H. eds. , Biodiversity : An Ecological Perspective. Germany : Springer , 1993.
- [47] Grime J P. Benefits of plant diversity to ecosystems : immediate , filter and founder effect. *Journal of Biogeography* , 1998 , 86 : 902 — 910.
- [48] Ehrlich P , Ehrlich A. Extinction : The Causes and Consequences of the Disappearance of Species. New York : Ballantine Books , 1981.
- [49] Ehrlich P , Walker B. Rivets and redundancy. *Bioscience* , 1998 , 48 ( 5 ) : 387
- [50] Naeem S , Thompson L , Lawler S , *et al.* Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* , 1994 , 368 : 734 — 737.
- [51] Tilman D. Biodiversity : population versus ecosystem stability. *Ecology* , 1996 , 72 ( 2 ) : 350 — 363.
- [52] Tilman D , Knops J , Wedin D , *et al.* The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* , 1997 , 277 : 1300 — 1302.
- [53] Tilman D , Lehman C , Thomson K. Plant diversity and ecosystem productivity : theoretical considerations. *Proc. Nat. Acad. Sci.* , 1997 , 94 : 1857 — 1861.
- [54] Tilman D. Biodiversity and ecosystem functioning. In : Daily , G. (Eds. ) , Nature 's Services : Societal Dependence on Natural Ecosystems. Washington : Island Press , 1997.
- [55] Li S C , Wu S H , Dai E F. Assessing the fragility of ecosystem using artificial neural network model. *Acta Ecologica Sinica* , 2005 , 25 ( 3 ) : 611 — 626.
- [56] Sadras V O , Milroy S P. Soil-water threshold for the responses of leaf expansion and gas exchange. *Field Crops Research* , 1996 , 47 : 253 — 266.
- [57] Lockhart J A. A nanalysis of irreversible plant cell elongation. *Journal of Theoretical Biology* , 1965 , 8 : 264 — 276.
- [58] Zhang X B. Primary responses of root and leaf elongating growth under water deficits. *Acta Bot Boreal-Occident Sin.* , 2001 , 21 ( 4 ) : 805 — 810.
- [59] Li L C , Wang X C. The relationship between plant cell elongation and wall properties under water deficits. *Plant Physiology Communications* , 1998 , 34 ( 3 ) : 161 — 167.
- [60] Acevedo E , Hsiao T C , Henderson D W. Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to changes in water status. *Plant Physiology* ,

1971, 48: 631—636.

[61] Zhang X Y, Fei D, You M Z. Response of leaf water potential, photosynthesis and stomatal conductance to varying soil moisture in four crops. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2000, 24 (3): 280—283.

[62] Connor D J, Sadras V O. Physiology of yield expression in sunflower. *Field Crops Research*, 1992, 30: 333—389.

[63] Taub D R, Seemann J R, Coleman J S, *et al.* Growth in elevated CO<sub>2</sub> protects photosynthesis against high temperature damage. *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23: 649—656.

[64] Faria T, Wilkins D, Besford R T, *et al.* Growth that elevated CO<sub>2</sub> leads to down regulation of photosynthesis and altered response to high temperature in *Quercus suber* L. seedlings. *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47: 1755—1761.

[65] Noy-Meir I. Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. *Journal of Ecology*, 1975, 63: 459—481.

[66] Liu X W, Zhou H C, Li P, *et al.* A conceptual analysis of ecosystem stability. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24 (11): 2635—2640.

[67] Lv D R, Chen Z Z, Wang G C, *et al.* Climate-ecology interaction in Inner Mongolia semi-arid grassland. *Earth Science Frontiers*, 2002, 9 (2): 307—320.

[68] Wang S P, Wang Y F, Li Y H, *et al.* The influence of different stocking rates on herbage regrowth and aboveground net primary production. *Acta Agrestia Sinica*, 1998, 6 (4): 275—281.

[69] Cooper K D, Huffaker R, LoFaro T. The resilience of grassland ecosystems. *The UMAP Journal*, 1999, 20: 29—46.

[70] Grimm V, Wissel C, Babel. The ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*, 1997, 109: 323—334.

[71] Wu J G. Paradigm shift in ecology: an overview. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, 16 (5): 449—459.

参考文献：

[9] 骆有庆, 宋广巍, 刘荣光, 等. 杨树天牛生态阈值的初步研究. *北京林业大学学报*, 1999, 21 (6): 46~51.

[10] 许振柱, 周广胜, 王玉辉. 植物的水分阈值与全球变化. *水土保持学报*, 2003, 17 (3): 155~158.

[11] 温广玉, 柴一新, 郑焕能. 兴安落叶松林火灾变阈值的研究. *生物数学学报*, 2001, 16 (1): 78~84.

[13] 吴绍洪, 尹云鹤, 赵慧霞, 等. 生态系统对气候变化适应的辨识. *气候变化研究进展*, 2005, 3: 115~118.

[18] 李和平, 史海滨, 郭元裕, 等. 牧区水草资源持续利用与生态系统阈值研究. *水利学报*, 2005, 36 (6): 694~700.

[44] 蔡晓明. 生态系统生态学. 北京: 科学出版社, 2000.

[55] 李双成, 吴绍洪, 戴尔阜. 生态系统响应气候变化脆弱性的人工神经网络模型评价. *生态学报*, 2005, 25 (3): 611~626.

[58] 张希彪. 植物根系和叶片生长对水分亏缺的反应. *西北植物学报*, 2001, 21 (4): 805~810.

[59] 李连朝, 王学臣. 水分亏缺下细胞延伸生长与细胞壁膨压特性的关系. *植物生理学通讯*, 1998, 34 (3): 161~167.

[61] 张喜英, 裴东, 由懋正. 几种作物的生理指标对土壤水分变动的阈值反应. *植物生态学报*, 2000, 24 (3): 280~283.

[66] 柳新伟, 周厚诚, 李萍, 等. 生态系统稳定性定义剖析. *生态学报*, 2004, 24 (11): 2635~2640.

[67] 吕达仁, 陈佐忠, 王庚辰, 等. 内蒙古半干旱草原气候生态相互作用问题. *地学前缘*, 2002, 9 (2): 307~320.

[68] 汪诗平, 王艳芬, 李永宏, 等. 不同放牧率对草原再生性能和地上净初级生产力的影响. *草地学报*, 1998, 6 (4): 275~281.

[71] 郭建国. 生态学范式变迁综论. *生态学报*, 1996, 16 (5): 449~459.