

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

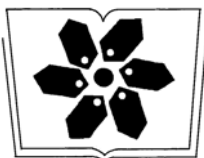
Acta Ecologica Sinica



第33卷 第11期 Vol.33 No.11 **2013**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 33 卷 第 11 期 2013 年 6 月 (半月刊)

目 次

前沿理论与学科综述

- 新一代 Landsat 系列卫星: Landsat 8 遥感影像新增特征及其生态环境意义 徐涵秋, 唐 菲 (3249)
- 两种自然保护区设计方法——数学建模和计算机模拟 王宜成 (3258)
- 家域研究进展 张晋东, Vanessa HULL, 欧阳志云 (3269)
- 浅水湖泊生态系统稳态转换的阈值判定方法 李玉照, 刘 永, 赵 磊, 等 (3280)
- 辐射传输模型多尺度反演植被理化参数研究进展 肖艳芳, 周德民, 赵文吉 (3291)
- 微囊藻毒素对陆生植物的污染途径及累积研究进展 靳红梅, 常志州 (3298)

个体与基础生态

- 年龄、性别及季节因素对千岛湖岛屿社鼠最大活动距离的影响 叶 彬, 沈良良, 鲍毅新, 等 (3311)
- 寄主大小及寄生顺序对蝇蛹佣小蜂寄生策略的影响 詹月平, 周 敏, 贺 张, 等 (3318)
- 两种苹果砧木根系水力结构及其 PV 曲线水分参数对干旱胁迫的响应
..... 张林森, 张海亭, 胡景江, 等 (3324)
- 三种根系分泌脂肪酸对花生生长和土壤酶活性的影响 刘 苹, 赵海军, 仲子文, 等 (3332)

种群、群落和生态系统

- 象山港春季网采浮游植物的分布特征及其影响因素 江志兵, 朱旭宇, 高 瑜, 等 (3340)
- 洞头海域网采浮游植物的月际变化 朱旭宇, 黄 伟, 曾江宁, 等 (3351)
- 狗牙根与牛鞭草在三峡库区消落带水淹结束后的抗氧化酶活力 李兆佳, 熊高明, 邓龙强, 等 (3362)
- 三亚岩相潮间带底栖海藻群落结构及其季节变化 陈自强, 寿 鹿, 廖一波, 等 (3370)
- 长期围封对不同放牧强度下草地植物和 AM 真菌群落恢复的影响 周文萍, 向 丹, 胡亚军, 等 (3383)
- 北京松山自然保护区森林群落物种多样性及其神经网络预测 苏日古嘎, 张金屯, 王永霞 (3394)
- 藏北高寒草地生态补偿机制与方案 刘兴元, 龙瑞军 (3404)
- 辽东山区次生林生态系统不同林型树干茎流的理化性质 徐天乐, 朱教君, 于立忠, 等 (3415)
- 施氮对亚热带樟树林土壤呼吸的影响 郑 威, 闫文德, 王光军, 等 (3425)
- 人工高效经营雷竹林 CO₂ 通量估算及季节变化特征 陈云飞, 江 洪, 周国模, 等 (3434)
- 新疆典型荒漠区单食性天花吉丁虫磷元素含量对环境的响应 王 晶, 吕昭智, 宋 菁 (3445)
- 双斑长跗萤叶甲越冬卵在玉米田的空间分布型 张 聪, 葛 星, 赵 磊, 等 (3452)
- 舟山群岛四个养殖獐种群遗传多样性和遗传结构 林杰君, 鲍毅新, 刘 军, 等 (3460)

景观、区域和全球生态

- 乡镇尺度金塔绿洲时空格局变化 巩 杰, 谢余初, 孙 朋, 等 (3470)
- 合并与不合并: 两个相似性聚类分析方法比较 刘新涛, 刘晓光, 申 琪, 等 (3480)

资源与产业生态

基于投入产出表的中国水足迹走势分析 王艳阳,王会肖,张 昕 (3488)

基于 MRICES 模型的气候融资模拟分析 朱潜挺,吴 静,王 铮 (3499)

黄东海陆架区沉积物中磷的形态分布及生物可利用性..... 张小勇,杨 茜,孙 耀,等 (3509)

鄱阳湖采砂南移扩大影响范围——多源遥感的证据 崔丽娟,翟彦放,邬国锋 (3520)

温度、盐度及其互作效应对吉富罗非鱼血清 IGF-I 与生长的影响 强 俊,杨 弘,王 辉,等 (3526)

城乡与社会生态

福建省城镇-交通系统的景观分隔效应 张天海,罗 涛,邱全毅,等 (3536)

研究简报

青藏高原高寒草原区工程迹地面积对其恢复植物群落特征的影响 毛 亮,周 杰,郭正刚 (3547)

黄土山地苹果树树体不同方位液流速率分析..... 孟秦倩,王 健,张青峰,等 (3555)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 314 * zh * P * ¥90.00 * 1510 * 33 * 2013-06



封面图说: 清晨的天山马鹿群——家域是动物行为学和保护生物学的重要概念之一,它在动物对资源环境的适应与选择,种群密度及社会关系等生态学过程研究中有着重要的作用。马鹿属于北方森林草原型动物,在选择生境的各种要素中,隐蔽条件、水源和食物的丰富度是最重要的指标。野生天山马鹿是中国的特产亚种,主要分布在北天山深山海拔1500—3800m 地带的森林草原中,在高山至谷地之间不同高度的坡面上,马鹿按季节、昼夜变化的不同进行采食。

彩图及图说提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201203140340

李玉照, 刘永, 赵磊, 邹锐, 王翠榆, 郭怀成. 浅水湖泊生态系统稳态转换的阈值判定方法. 生态学报, 2013, 33(11): 3280-3290.

Li Y Z, Liu Y, Zhao L, Zou R, Wang C Y, Guo H C. Survey on threshold detection methods of regime shift in shallow lake ecosystem. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(11): 3280-3290.

浅水湖泊生态系统稳态转换的阈值判定方法

李玉照¹, 刘永^{1,*}, 赵磊², 邹锐³, 王翠榆¹, 郭怀成¹

(1. 北京大学环境科学与工程学院, 水沙科学教育部重点实验室, 北京 100871;

2. 云南省高原湖泊流域污染过程与管理重点实验室, 昆明 650034; 3. Tetra Tech, Inc. 10306 Eaton Place, Ste 340, Fairfax, VA 22030, USA)

摘要: 浅水湖泊生态系统对人类干扰的反应会随着干扰力度的改变或增强而出现突然的变化, 即发生稳态转换; 对其机理和驱动机制的揭示将有助于对湖泊富营养化的控制及恢复。基于“多稳态”理论的稳态转换研究已广泛开展, 但对浅水湖泊生态系统稳态转换的驱动机制结论各异, 采用的阈值判定方法相差很大, 主要有实验观测、模型模拟和统计分析 3 种。实验观测多关注少数特定指标, 指标筛选过程复杂且工作量大; 模型模拟虽能从较为全面的尺度上理解生态系统稳态变化的特征和主要机理过程, 但在模型误差和不确定性的处理等问题上尚存在不足; 统计分析方法基于对长时间序列数据的统计变化规律分析, 用以判断或者预警稳态转换现象的发生, 是目前最为常用的方法。目前稳态转换领域的研究大都是对已发生的稳态转换进行机制分析或过程反演, 对未来预测与预警的问题仍然亟需加强。

关键词: 浅水湖泊; 稳态转换; 驱动机制; 阈值判定; 统计分析

Survey on threshold detection methods of regime shift in shallow lake ecosystem

LI Yuzhao¹, LIU Yong^{1,*}, ZHAO Lei², ZOU Rui³, WANG Cuiyu¹, GUO Huaicheng¹

1 The Key Laboratory of Water and Sediment Sciences, Ministry of Education, College of Environmental Science and Engineering, Peking University, Beijing 100871, China

2 Yunnan Key Laboratory of Pollution Process and Management of Plateau Lake-Watershed, Kunming 650034, China

3 Tetra Tech, Inc. 10306 Eaton Place, Ste 340, Fairfax, VA 22030, USA

Abstract: Lake ecosystems can undergo catastrophic regime shifts when there are abrupt state changes from one state to another. Since its appearance, it has occurred in many other complex systems such as socio-economic systems and climate system. There are no obvious omens before regime shift occurs, namely the process of regime shift is abrupt and catastrophic. Regime shift has been observed worldwide for the lake ecosystem. It is thus becoming crucial to examine the driving mechanisms behind the regime shift in the lake ecosystem management, not only for predicting how a lake will respond to undesirable human disturbances, but also for helping lake managers determine the level of efforts for lake restoration. Previously, there were 3 types of methods used to detect and identify the threshold of regime shifts. Field observation method was growing in the past years through monitoring large-scale abrupt changes occurred in the field, however, it can only target on a limited number of specific indicators and its indicator selection process is complicated. Therefore regime shifts detection or foreshadow using experimental observation is limited. Simple mechanism models are able to address the catastrophic transitions under varied control parameters as well as the nonlinearity and large external fluctuation features of ecosystems through novel early warning signals, however, they are unable to precisely detect the threshold of regime shifts due to the model deviations and uncertainties. Previous studies revealed that either reduced

基金项目: 国家自然科学基金项目(41101180)

收稿日期: 2012-03-14; 修订日期: 2012-09-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yongliu@pku.edu.cn

resilience or increased external fluctuation could turn ecosystems to an alternate stable state. The changes in asymmetry in the distribution of time-series data can be used as model-independent and reliable early warning signals for both regime shift routes, and they can be quantified by changing the variance, changing skewness recovery rate, conditional heteroscedasticity and auto-correlation. The studies proved that statistic analysis of long time series data would be the useful and common method of regime shift detection, thanks to the advantage that statistical analysis method is independent of complex mechanism of lake ecosystems as well as the fact that it is relatively easy and reliable to analyze a long time series data. Comparing with these two methods, although statistical analysis can successfully analyze the occurred regime shift, it may not forecast a regime shift before it happens. In conclusion, limited to the long-term observation complexity and difficulty selecting monitoring indicators, experimental method is not firstly preferred. As for mechanism model, despite the fact that model analysis can simulate the internal structure and mechanism of the lake ecosystem, building the model requires to have a good grasp of the complex mechanism of lake ecosystems, and the parameter estimation and model validation needs a long time scale data and uncertainty analysis is of great difficulty. Compared with above two methods, although statistical analysis can successfully analyze the occurred regime shift, it may not forecast a regime shift before it happens. Therefore, an integrated approach through combing mechanism models and statistical analysis method into a general framework was suggested in the paper in order to overcome the limitations of both approaches. The focuses of this study would be on (a) enhancing the mechanism analysis of shallow lake ecosystem, (b) addressing the uncertainties in model simulations, and (c) improving the detection methods for regime shifts in shallow lake ecosystem.

Key Words: shallow lake; regime shift; driving mechanism; threshold determination; statistical analysis

浅水湖泊水质改善与生态修复是目前国内外湖沼学研究的重要内容之一^[1-5]。湖沼学的长期研究发现,浅水湖泊生态系统对干扰的反应会随着干扰力度的改变或增强而出现突然的变化,致使系统结构或功能发生相应的改变,即稳态转换(或称跃变)^[6]。同时,稳态转换还出现在其他的复杂系统中,如:社会系统及气候系统等^[7-8],且发生这种转换的系统在持续增加^[9]。稳态转换在发生前常常没有明显预兆,发生过程往往却是突然和灾难性的^[10]。如果湖泊生态系统已发生稳态转换,则与未发生变化前相比,需要将胁迫因子(如:流域营养物质输入)的水平降到更低方可实现对生态系统的恢复。同时,研究发现,在多数情况下,生态系统的稳态转换无法沿退化的绝对路径恢复到退化前的状态^[11]。对于处在退化状态的生态系统,如果能预先确定稳态转换的阈值和可能发生机制,则可以预先加以控制、减少治理成本^[10-13]。目前,国内外许多学者针对浅水湖泊稳态转换的内涵、特征、驱动机制和分析方法等开展了相关研究,但如何甄别浅水湖泊稳态转换的诱发因子,如何针对不同的湖泊选取研究方法判定并预警稳态转换的发生仍是国际上的研究难点。为此,本文系统分析了浅水湖泊稳态转换的定义与内涵,探讨了转换的阈值判定的定量方法,以期对湖泊生态系统稳态转换的预警与湖泊生态恢复提供有益参考。

1 稳态转换的定义与内涵

1.1 “稳态转换”的由来及发展

“稳态转换”最初是在陆地群落中被确定^[13],并随后由 John D. Isaacs 引入海洋生态系统,用以描述影响海洋渔业产量发生的变化及其驱动因素^[14-15]。然而,这一概念却并未在生态学界得到广泛接受。对生态系统稳态转换的关注首先来自研究人员对恢复力和阈值的界定。1973 年,美国学者 Crawford S. Holling 发表了 Resilience and stability of ecological systems 一文,阐述了生态系统对胁迫的响应能力并引入恢复力一词帮助人们理解生态系统对外界胁迫的非线性特征^[16]。随后,美国学者 Robert M. May 在 1977 年的 Nature 上发表了 Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states,阐述了生态系统的多稳态变化和阈值概念,并指出:生态系统的恢复力可以衡量系统在受到外界胁迫时的承载容量,而阈值则反映生态系统可能发生状态变化的临界点^[17]。阈值理论初步奠定了对于稳态转换的一致认知:持续的外来胁迫会降低生态系统

的恢复力,从而使其超过阈值的范围并发生稳态转换^[11]。在稳态转换的研究中,目前得到最广泛关注的是“多稳态”理论,分别为平滑型、突变型和不连续变化型;并由此推测生态系统可能具有多个稳定状态,而稳态转换就是生态系统从一个特征趋势或状态转变为另外一个不同的趋势或状态的转变过程^[18-19]。该理论得到广泛接受,此后的大量研究都是基于此而开展的。尽管目前对稳态转换有了基本的共识,但在如何界定其概念和内涵上却有不同的表述。Carpenter 等定义湖泊发生稳态转换是指系统组织和结构发生迅速变化以及因此而引发的一系列后果^[20];Collie 等在海洋生态系统稳态转换的研究中,将其定义为“海洋空间发生的低频率、高振幅的变动,并且该变动会在海洋的一些营养水平变动中得以传播,因而对生物量产生的影响尤为显著^[21]”;Cury 等提出“稳态转换是指海洋生态系统的结构和功能发生突然性改变,这些改变影响了一些生物的生存进而导致了一个稳定状态的生成”^[22]。后二者的研究系统介绍了海洋生态系统稳态转换的现象与内涵,为揭示其驱动机制提供有价值的参考。此外,还有研究人员大胆地提出将湖泊作为海洋的微观形式来进行研究,因此适用海洋的研究方法可被用于湖泊的研究中,从而为浅水湖泊稳态转换的研究另辟一条蹊径^[23]。

1.2 国内研究进展

国内的相关研究始于 90 年代中后期,且主要侧重于机理、实验数据与分析和工程应用 3 个方面。李文朝在发展和充实了浅水湖泊多稳态理论后将其应用于太湖富营养化防治以及东太湖和五里湖生态恢复中^[12];年跃刚等从清水稳态与浊水稳态转换的过程、稳态阈值、稳态恢复力等方面分析了浅水湖泊的稳态转换的理论与过程,并提出了太湖五里湖的生态恢复策略。近几年,国内开展了大量的湖泊生态系统稳态转换研究,对象也由太湖扩展到高原湖泊^[24]。常锋毅研究了浅水湖泊的草-藻型稳态转换,分析了滇池和洱海的浮游植物群落特征周年变化和稳态转换的特征规律,提出了有意义的生态修复方案^[25];Wang 等在滇池的研究中发现,温度、微生物和泥沙等是驱使稳态转换发生的外界驱动力^[26];在星云湖的研究中发现,每当夏季该湖便会发生短暂的季节性稳态转换,伴随着浮游植物种群的季节性变化,水中的叶绿素 a (Chl a) 和溶解性氧 (DO) 浓度急剧降低,为揭示湖泊稳态转换驱动机制提供了依据^[27]。在湖泊稳态转换的评价中,汪贞等提出了洱海稳态转换评价指标并确定了各阶段划分和阈值,采用模糊评价法定量地分析了洱海所处的稳态转换阶段,对洱海的保护工作具有重要的指导意义^[28]。

上述研究侧重于实验和数据分析,在应用数学模型揭示稳态转换机理方面,冯剑丰等从不同生态系统的稳态现象入手,阐述了多稳态现象的存在性理论及实验机理;运用随机动力学理论对湖泊富营养化模型进行模拟,揭示了该生态系统的随机稳定性与分岔现象,并据此提出了导致湖泊富营养化的可能性因素^[29]。在工程实践方面,中国科学院水生生物研究所的研究人员在“十一五”国家水专项的研究中,成功地在示范工程的尺度上实现了严重受损湖泊(滇池草海)生态系统的清水稳态。国内学者对于湖泊稳态转换的研究仍主要集中于太湖、滇池等已明显发生稳态转换的湖泊中,并旨在揭示稳态转换发生的机理,如何在稳态转换机理研究的基础上进一步开展预警分析成为新的研究趋势^[26-27,29]。

1.3 文献分析

综上所述,对稳态转换的研究已成为研究热点^[30-33],论文数量呈指数增长(图 1),尤其在 2000 年之后,被广泛引用的文章逐步增多,间接反映出稳态转换研究愈发引起研究者重视,高质量文章显著增加。研究领域涵盖湖沼学、海洋学、生态学、地质与气候科学、环境科学等。其中,产生重大影响的如:Scheffer 等发表在 Nature 上的 Catastrophic Shifts in Ecosystems;Carpenter 发表在 PNAS 上的 Eutrophication of aquatic ecosystems: Bistability and soil phosphorus;Scheffer 等发表在 Nature 上的 Early-warning signals for critical transitions。此外,国际上大量网络平台被应用于稳态转换的信息、案例和诊断软件共享,如:Regime Shifts DataBase (<http://www.regimeshifts.org>)、Resilience Alliance (<http://www.resalliance.org>)、Regime Shift Detection (<http://www.beringclimate.noaa.gov/regimes/>)^[28,33]。

2 浅水湖泊生态系统稳态转换的主要驱动过程

浅水湖泊生态系统是较为脆弱的生态系统,湖水与底泥间物质交换强烈、沉积较为缓慢,具有较低的污染

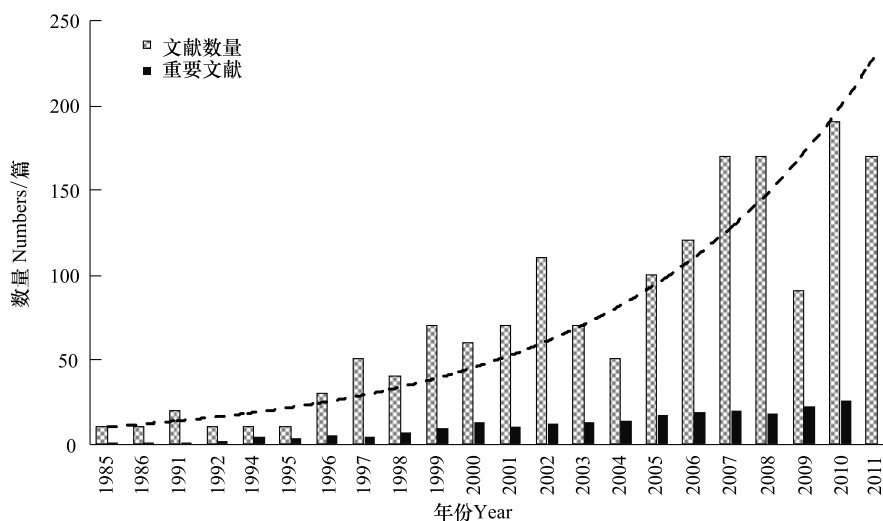


图1 1985—2011 年间发表的稳态转换国际论文(来源:ISI 数据库检索)

Fig.1 Papers on Regime shift published during 1985—2011 (Resources: ISI)

引用频次>20 次的为重要文献

负荷承载能力。浅水湖泊富营养化早在 19 世纪就已出现,由此而致的湖泊稳态转换在世界各地也早有发生^[5,34-36]。目前,研究人员对浅水湖泊稳态转换的驱动机制结论各异,但也达成一些基本的共识,如:湖泊富营养化是从贫营养向富营养的状态转换,此时生态系统优势生产者类群由水生植物向浮游植物转变^[37-38]。随着入湖营养物质负荷的增加,浮游植物生物量剧增,改变了湖泊生态系统物质循环和能量流动路径及效率^[20,39]。在清水状态,流域的营养物质输入是影响湖体中氮、磷浓度的首要驱动因子;而当湖泊转变为富营养化状态(浊态)时,底质的营养物质循环则可能成为更为重要的源^[40-44]。“多稳态”概念模型为理解浅水湖泊生态系统的稳态转换提供了基础。浅水湖泊生态系统有“草型清水状态”和“藻型浊水状态”,部分还会出现“泥沙型浊水态”。研究发现,通过适当的外源调控或生物调控,即可实现这几种稳态的相互转化^[18]。在此基础上,“杯中弹子”概念模型被用来判断或衡量湖泊所处状态是否稳定;弹子代表生态系统的现状,生态系统的状态沿一条连续曲线变动^[14,45-47]。概念模型为理解稳态转换提供了便利,但由于稳态转换的不可逆性与空间发散性,如何通过长时间序列数据来理解稳态转换的驱动机制并实现预警成为研究难点^[48]。其中,有一些关键的科学问题需回答:稳态转换的驱动因子与关键过程、稳态转换的机制与关键因子的生态响应、稳态转换的阈值判定与预警、非线性湖泊生态系统的定量表征、受损湖泊生态系统的恢复机制与途径。其中,寻求到合适的定量研究方法并对驱动因子与关键过程进行分析,无疑是其他问题解决的基础。但确定湖泊生态系统稳态转换的关键过程与机制较为困难,需要长时间序列的数据收集,并基于深入的数据分析判定稳态转换的阈值与可能的机制,而长时间的生态数据常常难以收集^[20]。

3 稳态转换的阈值判定方法

目前,对生态系统稳态转换阈值判定的定量方法主要集中在 3 个方面:实验观测、机理性数值模型模拟和统计分析方法。由于单纯针对浅水湖泊的方法较少,因此本节也延伸分析了其他生态系统的相关方法。

3.1 实验观测

实验观测侧重于对生态系统物种结构和功能的监测,从而发现内部的显著变化,但总体而言,实验监测的方法主要应用于大气、海洋及河口的研究。如:对美国 Chesapeake 湾监测发现,底栖生物的种群结构在稳态转换前后发生了显著的变化^[49];对旧金山湾区的生物群落的监测发现,稳态转换发生在排入河口的营养物质浓度急剧减少的时期,因此营养物质浓度变化是生物群落稳态转换的驱动力^[50-51];实验监测的长期性,使得采用实验观测手段对湖泊生态系统稳态转换进行的研究相对欠缺,Carpenter 等通过连续 3a 人为地引进捕食者来改变湖泊原有的食物网,并以毗邻湖泊作为参照系统,观察到受人为干扰的湖泊生态系统优势种群发生

了明显地改变,湖泊生态系统物种循环和能量流动路径和效率受到干扰,即湖泊生态系统发生了稳态转换^[52]。近年来国内也有学者通过常年监测湖泊优势生态物种结构及生物多样性变化趋势来研究湖泊稳态转换的相关科学问题。熊金林等通过对比研究清水稳态与浊水稳态湖泊的水质及物种多样性程度之间的关联,得出底栖动物种类数、物种多样性与湖泊受污染程度呈负相关,密度与污染程度大体上呈正相关^[53]。

实验观测方法多关注于特定生物种群或者特定监测指标,缺乏对生态系统整体变化的判定;而同时,采取实验观测的方法进行判定,如果对生态系统复杂的机理并不了解,监测指标的选取也十分困难。

3.2 模型模拟

由于生态系统稳态转换的突发性和非明显预兆性,传统的实验观测手段在稳态转换预警中的作用十分有限,因此近年来有很多研究人员转向机理模型的研究^[10,42,54]。机理模型的优点在于可以更好地起到预测和预警的功能,从较为全面的尺度上理解生态系统稳态变化的特征和主要机理过程。在湖泊和其他水体生态系统的稳态转换中,多采用生态模型的方法,如:对浅水湖泊沉水植被的模拟^[55]、对湖泊营养物质和生态过程的模拟^[21,41-42,55]、对重要生态参数的拟合分析^[56-58]等。通过生态模型拟合观测数据,可发现重要生态过程和参数的变化,从而为判定稳态转换和预测预警奠定基础。

但传统生态模型同样存在着缺点,如:目前的多数生态模型是线性或者简单非线性模型,没有反映生态系统稳态变化的非线性特征;需要长期的数据积累来提供模型验证;在模型误差和不确定性的处理上尚存在不足。近年来,出现了部分将生态模型拟合与统计学方法相结合分析和模拟稳态转换的新思路,如:对变量模拟结果进行偏度和方差分析,研究表明,在稳态转换时,偏度和方差会发生显著变化^[10,35,59,];此外,还有将生态模型拟合和邻域统计相结合的研究^[60]。在不确定性处理方面,有研究将蒙特卡罗模拟(Monte-Carlo)和个体模型耦合,其中,蒙特卡罗模拟用于对个体模型的不确定性分析,模型结果显示,在稳态转换时,模型的不确定性会显著升高,从而可据此对稳态转换加以判定^[61-62]。

3.3 统计分析

稳态转换领域中,为确定诱导稳态转换发生的外界因子,最有效的方法就是建立模型进行模拟;然而模型模拟具有相当大的不确定性,且也会因为对稳态转换的具体准确机理不是很清楚而难以规避。同时,虽然有研究人员提出可使用简单的机理模型从理论上揭示稳态转换阈值点的存在,也有利于从生态恢复的角度认知稳态转换现象,但是模型复杂的参数估值依赖于对生态系统复杂的机理过程的了解^[63],这使得将模型模拟运用到预测稳态转换发生变得不切实际。鉴于此,寻求独立于复杂机理的统计方法,并利用统计分析来揭示长时间序列监测数据的规律,并借以判断或者预警稳态转换现象的发生是目前最为常用的方法。

统计分析的对象主要是非线性长序列时间尺度上的监测数据,以寻求特征统计参数的显著差异;已有研究中采用的方法有随机抽样和向量自我回归模型(VAR)^[64]以及定量递归(RQA)^[61]和递归图(RP)等。主要是将稳态转换看作时间序列上的突变,从而将其视为向量自我回归过程中的变化点加以分析。采用统计分析方法的优点是长时间序列统计量会在稳态转换发生前出现异常现象,而这些变量的显著差异的观测并不需要掌握湖泊生态系统的复杂动态机制和过程^[52,61,64-67]。目前对阈值判定的常用统计方法主要有如下5类。

3.3.1 方差或标准偏差的增加

近年来,通过分析长时间序列的变量数据,越来越多的研究发现,稳态转换的阈值点之前总是伴有标准偏差或方差的增加,也即:稳态转换发生之前一般会出现方差的波动。通常情况下,在临近稳态转换点时,方差会出现暂时的波动(多为增加),方差图谱向长波段移动(也即低频)方向移动^[67-69]。据此可初步断定,标准偏差可作为恢复力和系统跃迁的预警指标^[52,61,65-69]。国内外已有许多研究实例运用方差或标准偏差的增加作为预测稳态转换发生的一种手段,如:在对北大西洋海陆循环系统研究时发现,海洋-大气模型的方差图谱在系统接近稳态转换阈值点时发生了向低频段移动的现象,与之前的时间序列值产生明显的差异^[67];对浅水湖泊中水生植物群落进行研究时发现,在“大型水生植物数量模型”模拟的长时间序列数据图中,在接近多稳态曲线的阈值点时,方差出现明显的增加^[70]。Carpenter等引入水生系统的顶级捕食者来破坏其固有的食物网,

通过观察统计数据的显著性变化:如方差突增、恢复率骤减等,成功地在该生态系统食物网完全变化前做出预警,验证了长时间序列数据的一些规律性变化可以作为稳态转换发生的判断依据^[71]。此外,在对货币政策、全球气候变化等的长时间序列数据分析中,也都观察到了在系统稳态变化的转折点之前会出现数据方差增加的现象^[71]。

但在湖泊研究中需要注意的是,由于湖泊与底质之间的循环造成的方差增加或者由于外源输入造成的方差增加很难区分,因此在对浅水湖泊水质数据进行长时间序列方差分析时,只有将外界扰动与湖泊与底质本身的循环两个过程同时考虑,才能真正地将方差增加作为指示性指标。为此,Carpenter 和 Brock 设计了一个地表土壤中磷(P)、湖泊中 P 和底质沉积物中 P 浓度之间相互转换的模型,模拟发现,随着水中 P 浓度的增加,峰值逐渐向富营养化方向移动,在阈值点之前,集群现象最为严重,模拟结果很好地验证了方差增加对稳态转换的预警现象^[10]。综上所述,使用方差的增加作为判断稳态转换现象是否发生的依据,最大的优点就是可通过直观的统计数据图来做出判断,准确性较高;然而,通过观察方差或标准差是否突增来预警稳态转换现象需要大量的长时间序列数据,存在数据收集上的困难^[10,68-69]。

3.3.2 偏度突变

利用生态系统动力学模型模拟发现并已证实,在系统接近稳态转换的阈值点时,由大量外界随机因素的非线性影响表现愈发活跃,从而导致大量数据所呈现的非对称性趋势愈来愈明显^[58],因此非对称性规律逐渐明显可作为判别稳态转换发生的一个重要因子。在稳态转换研究领域,数据的偏度(Skewness)改变可以准确衡量统计分析中长时间序列数据的对称性是否发生变化。因此,对长时间序列数据进行统计分析,如果得到的数据曲线的偏度突然发生改变,可以预测系统即将越过稳态转换阈值点向其它稳定状态转变^[72-73]。如:Guttal 等通过改变湖泊富营养化模型参数来模拟多稳态现象,将贫营养和富营养状态作为 2 个稳态,分析发现在多稳态曲线的阈值点前,随着外界扰动参数的不断增加,统计分析数据曲线形状对称性明显下降,数据偏度值发生明显改变,这种趋势在稳态转换发生前 10a 就已呈现,从而验证了偏度突然改变可以很好地预测湖泊富营养化现象^[74]。

使用偏度的突变来预警稳态转换不仅局限于湖泊生态系统中,对于其它存在多稳态现象的系统中依旧适用。研究人员在通过模型模拟海洋生态系统中鱼类数量的变换时发现,远离鱼群数量锐减点时,模拟得到的生态系统动力图谱十分对称,计算曲线中各点数据的偏度未发现突变;然而在接近鱼群数量锐减点,即多稳态曲线阈值点时,整个曲线偏度发生数量级的改变,整个图谱明显发生不对称转换,很好地佐证了通过偏度的变化可以预知稳态转换的发生^[75]。此外,Narisma 等在对半干旱地区植被覆盖率进行研究时,将降水量作为影响植被数量的外界干扰因子,认为植被数量存在多稳态现象^[76];随着降水量的不断改变,统计分析长期监测到的植被数量发现,在植被覆盖率将为不可恢复的低水平前,统计曲线的偏度发生了很明显的突变,曲线的对称形态也明显异于之前的形态;由此推断,偏度的改变可以作为统计方法预警稳态转换现象发生的依据,基本可以达到要求的精度。使用偏度改变作为稳态转换预警因子既可以量化系统稳态变化的程度,又可独立于复杂的生态系统过程机理之外,但对长时间序列的数据要求较高。

3.3.3 条件异方差

条件异方差是指长时间序列数据的方差所出现的持久性的集群波动,多用于经济系统,在生态系统中的应用并不多^[76]。使用条件异方差作为预警因子,优点是不仅可以准确定位稳态转换发生的具体点,还可以推断出这种稳态转换是否是可以恢复,这一点较偏度的改变预警效果要好。此外,使用条件异方差预警,优于模型模拟等方法,其指示因子出现的随机性很理想,不需要引入参照生态系统数据进行观测^[53,77-79]。具体而言,在系统接近稳态转换阈值点前,会出现集群波动,这些波动的幅度都很大,而在远离转折点时波动的幅度较小。在最小二乘法分析中,有着稳定的剩余方差是采用这种方法的假设性前提。目前,已有很多方法被开发用以判断集群波动,如:最小二乘回归、协方差估计等。一般来讲,这些序列都是互相依赖性,因此会造成集群波动。如果只是出现波动,便可判断方差会增加,预警稳态转换可能出现,湖泊并未发生永久的转换,可以恢

复;如果不仅出现波动,而且条件异方差峰值出现,那么湖泊将会朝不可逆的方向发生转换,很难恢复原有的平衡态^[10,80-81]。

Seekell 等选用 4 个模型对条件异方差的预警效果进行验证,通过不断变换时间步长,在 4 个系统数据中都发现:在稳态转换阈值点之前很长时间,模型变量就会出现明显的集群波动现象,很好地佐证了使用条件异方差方法可以判别稳态转换的发生。然而仍有一些系统使用条件异方差来解释是不充分的。已有的研究发现,在应用富营养化模型对一个处于贫营养状态的特定浅水湖泊进行模拟时发现,总磷(TP)浓度并未出现显著的集群波动,但 4a 后却发现该湖泊发生了向富营养化状态改变的趋势^[82]。因此,在使用条件异方差方法预警稳态转换之前,对于潜在稳态转换机理做出研究十分必要。

3.3.4 自相关性增强

如前所述,弹性力好的系统以及远离稳态转换的系统,会有很高的恢复速率,而接近稳态转换点的系统,标准偏差和自相关系数都远远高于弹性系统。因此,研究变量自相关系数的显著增加可以作为稳态转换现象发生的预警因子之一。目前已有研究对此进行分析,如:Scheffer 等对湖泊由清水状态转变成富营养状态进行了变量自相关系数验证,结果表明:在系统发生稳态转换之前,变量的自相关性明显增强,反映在图谱中即在阈值点之前,信号数据会出现红波现象^[79,83]。不同于 Scheffer 的研究,Drake 团队以生物群落为研究对象,认为物种数量处于不同的稳态,物种灭绝实质是发生了稳态转换现象。研究组以物种数量为因变量,分析生境退化对物种灭绝的“贡献”。随着环境退化参数的不断增加,物种数量出现显著下降趋势,表征物种丰度的信号数据自相关性明显增强,明确验证了大量统计数据自相关系数的增加可以作为稳态转换的预警因子^[84]。

3.3.5 干扰后的恢复速率

生态系统都有一定的弹性,反映了生态系统受外界干扰后的恢复能力。根据多稳态理论可知^[85-87],生态系统维持在一定的稳态下的能力称之为弹性。随着外界条件的不断干扰,生态系统抵抗外界影响而维持在现有稳定状态的能力越来越弱,即“弹性”不断降低,超过一定的阈值后,即发生稳态转换。越接近稳态转换的转折点时,生态系统的弹性越低,抵抗外界干扰的能力就越低,系统受外界干扰后的恢复能力降低^[88]。在一个连续的系统中,随着系统弹性能力的下降,在接近稳态转换阈值点时,恢复速率降为 0^[85],因此干扰后的恢复速率也可以用来衡量生态系统弹性大小和预警稳态转换的发生^[86-87]。实际研究中,系统受外界扰动后,恢复到原有稳态曲线所需的时间长短被用来表征恢复速率。如:Scheffer 等在 Nature 上撰文指出,如果忽略掉每个系统的差别,任何系统在稳态转换的突变点前总会出现相似的特征,验证了在稳态转换发生前对于外界干扰的恢复速率接近 0,而且突变点之前的自相关系数有显著升高^[84]。

早在 1984 年,Wissel 就提出计算恢复速率的所有连续微分方程,接近稳态转换阈值点时,系统受到外界因子的干扰后,其恢复速率都将显著下降,然而当时没有任何实例被提出来佐证这一观点。2007 年,有研究人员分别对逻辑斯蒂增长人口模型、湖泊中的营养物循环过程、湖泊中浮游植物数量与光照之间的关系这 3 类简单模型进行研究,通过对长时间监测的数据进行统计分析,并对比稳态曲线发现:在远离阈值点时,系统的弹性能力与恢复速率随着外界扰动的不断变化呈线性增加趋势,然而在接近阈值点时,系统弹性能力与恢复速率几乎呈线性下降趋势;稳态曲线转折点前,恢复速率几乎降至零水平,很好的佐证了 Wissle 提出的“恢复速率陡降”理论^[89]。

虽然使用干扰后恢复速率下降作为稳态转换预警因子,可以预警稳态转换的发生,但是其预警效果却不如使用方差增加预测可靠,能够预先多长时间预警稳态转换的发生还是未知。有研究指出,恢复速率的降低仅仅出现在很接近阈值点时,预警效果不是很理想^[90-91]。此外,测定自然界所有系统在受到外界条件扰动后的自身恢复率并不是现实的,有时候可操作性也不强,所以通过观测阈值点之前恢复速率的陡降对于一些系统来说并不适用。

4 研究展望

综上所述,目前大部分的实验观测都局限于对已发生的稳态转换的分析,无法对预期发生的进一步变化

做出判定、预测和预警。此外,实验观测方法多关注于特定生物种群或者特定监测指标,缺乏对生态系统整体变化的判定;监测指标的选取也有赖于对于生态系统复杂机理的明晰,因此应用实验观测进行稳态转换研究的数量远远少于模型模拟与统计分析方法;传统的模型模拟可以有效剖析湖泊生态系统的内部结构与物质循环过程,但是构建模型对于湖泊生态系统复杂的机理需要有很好的掌握,而且参数估值与模型验证都需要有长时间的数据;因此,如何将机理模型与统计分析结合起来,应当成为今后的研究热点。同时,目前稳态转换领域最主要的研究大都是对已发生的稳态转换现象进行机制分析或过程反演,对未来预测与预警的问题仍然亟需加强。根据上述分析,在未来仍有几个方面的问题需要重点研究:

(1)浅水湖泊生态系统稳态转换机理分析。不同的湖泊生态系统有不同的特征营养元素以及不同的富营养化和退化状态,稳态转换发生的机理、时间点和延续的时间段也不尽相同。基于实验观测以及模型模拟,寻求稳态转换的共性与差异性,进而确定可能的稳态转换机理、发生过程和可能对生态恢复产生的影响。同时,已有的研究证实,浅水湖泊与深水湖泊以及深度介于二者之间的湖泊的稳态转换机理差异显著,流域和湖泊的地貌和物理特征也同样会影响湖泊生态系统稳态转换的敏感性和程度,因此对浅水湖泊生态系统稳态转换机理的分析当是未来研究重点。

(2)模型不确定性分析。研究模型不确定性分析方法,解决监测数据模型假设条件、模型参数等方面带来的不确定性,建立湖泊生态系统稳态转换的模型方法体系是方法难点。将不确定性分析方法耦合到非线性生态模型中,从而为决策提供不确定性空间。

(3)浅水湖泊生态系统稳态转换的判定技术方法。统计分析方法目前已经被广泛用于辅助生态模型对生态系统稳态转换加以判定,但仍然处于探索阶段,寻求到既符合实验观测又契合生态系统现状的合适的统计分析方法^[91],能有效地对湖泊生态系统的稳态转换加以判定并克服研究人员自身判定的主观性带来的偏差。然而,获取长时间序列数据仍然充满挑战。

References:

- [1] Troell M, Pihl L, Rönnbäck P, Wennhage H, Söderqvist T, Kautsky N. Regime shifts and ecosystem service generation in Swedish coastal soft bottom habitats: when resilience is undesirable. *Ecology and Society*, 2005, 10(1): 30-30.
- [2] Conley D J, Paerl H W, Howarth R W, Boesch D F, Seitzinger S P, Havens K E, Lancelot C, Likens G E. Controlling eutrophication: nitrogen and phosphorus. *Science*, 2009, 323(5917): 1014-1015.
- [3] Smith V H, Schindler D W. Eutrophication science: where do we go from here? *Trends in Ecology and Evolution*, 2009, 24(4): 201-206.
- [4] Kong F X, Gao G. Hypothesis on cyanobacteria bloom-forming mechanism in large shallow eutrophic lakes. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(3): 589-595.
- [5] Liu Y, Guo H C, Zhou F, Wang Z, Huang K. Role of water level fluctuation on aquatic vegetation in lakes. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(9): 3117-3126.
- [6] Hastings A, Wysham D B. Regime shifts in ecological systems can occur with no Warning. *Ecology Letters*, 2010, 13(4): 464-472.
- [7] National Research Council. *Abrupt Climate Change: Inevitable Surprises*. Washington, DC: National Academy Press, 2002.
- [8] Foley J A, Coe M T, Scheffer M, Wang G. Regime shifts in the Sahara and Sahel: interactions between ecological and climatic systems in Northern Africa. *Ecosystems*, 2003, 6(6): 524-539.
- [9] Guttal V, Jayaprakash C. Changing skewness: an early warning signal of regime shifts in ecosystems. *Ecology Letters*, 2008, 11(5): 450-460.
- [10] Carpenter S R, Brock W A. Rising variance: a leading indicator of ecological transition. *Ecological Letters*, 2006, 9(3): 308-315.
- [11] Kinzig A P, Ryan P, Etienne M, Allison H, Elmqvist T, Walker B H. Resilience and regime shifts: assessing cascading effects. *Ecology and Society*, 2006, 11(1): 20-20.
- [12] Li W C. Multiplicity of stable states in shallow lakes and its application. *Journal of Lake Science*, 1997, 9(2): 97-104.
- [13] Dodds W K, Clements W H, Gido K, Hilderbrand R H, King R S. Thresholds, breakpoints, and nonlinearity in freshwaters as related to management. *Journal of the North American Benthological Society*, 2010, 29(3): 988-997.
- [14] Noy-Meir I. Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. *Journal of Ecology*, 1975, 63(2): 459-481.
- [15] Tooby P F, Wick G L, Isaacs John D. The motion of a small sphere in a rotating velocity field: a possible mechanism for suspending particles in turbulence. *Journal of Geophysical Research*, 1977, 82(15): 2096-2100.

- [16] Zijlstra J J. On the importance of the Wadden Sea as a nursery area in relation to the observation of the southern North Sea fishery resources. Symposium of the Zoological Society of London, 1977, 29: 233-258.
- [17] Holling C S. Resilience and stability of ecological systems. Annual Review of Ecology and Systematics, 1973, 4(1): 1-2.
- [18] May R M. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. Nature, 1977, 269(5628): 471-477.
- [19] Scheffer M, Carpenter S, Foley J A, Folke C, Walker B. Catastrophic shifts in ecosystems. Nature, 2001, 413(6856): 591-595.
- [20] Carpenter S R. Regime Shifts in Lake Ecosystems: Pattern and Variation. Germany: Ecology Institute, 2003.
- [21] Collie J S, Richardson K, Steele J H. Regime shifts: can ecological theory illuminate the mechanisms?. Progress in Oceanography, 2004, 60(2/4): 281-302.
- [22] Cury P, Shannon L. Regime shifts in upwelling ecosystems: observed changes and possible mechanisms in the northern and southern Benguela. Progress in Oceanography, 2004, 60(2/4): 223-243.
- [23] Scheffer M, van Nes E H. Mechanisms for marine regime shifts: can we use lakes as microcosms for oceans?. Progress in Oceanography, 2004, 60(2/4): 303-319.
- [24] Nian Y G, Song Y W, Li Y J, Sun Y N, Nie Z D. Regime shift theory and ecological restoration discussion in eutrophic shallow lakes. Research of Environmental Sciences, 2006, 19(1): 67-70.
- [25] Chang F Y. Study on Lake Ecosystems and Regime Shift between Macrophytes-Dominated and Algae-Dominated States[D]. Beijing: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, 2009.
- [26] Wang Y C, Wang Z, Chang F Y. Experiments on aquatic ecosystem regime shift in enclosures near lake Dianchi, China. Fresenius Environmental Bulletin, 2009, 18(3): 294-303.
- [27] Wang Y C, Wang Z C, Wu W J. Seasonal regime shift of an alternative-state lake Xingyun, China. Fresenius Environmental Bulletin, 2010, 19(8): 1474-1485.
- [28] Wang Z, Li G B, Wang G H, Shen Y W, Liu Y D. Application of fuzzy synthetic evaluation on the regime shift phases of Lake Erhai. Journal of Hydroecology, 2011, 32(3): 53-59.
- [29] Feng J F, Tan J G, Chen W, Wang H L. Stability and regime shifts of lake ecosystems under stochastic fluctuations. Ocean Technology, 2010, 29(2): 72-75.
- [30] Gunderson L H. Ecological resilience-in theory and application. Annual Review: Ecological System, 2000, 31(1): 425-439.
- [31] Beisner B E, Haydon D T, Cuddington K. Alternative stable states in ecology. Frontier: Ecological Environment, 2003, 1(7): 376-82.
- [32] Scheffer M, Carpenter S R. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. Trends in Ecological Evolution, 2003, 18(12): 648-656.
- [33] Conley D J, Paerl H W, Howarth R W, Boesch D F, Seitzinger S P, Havens K E, Lancelot C, Likens G E. Controlling eutrophication: nitrogen and phosphorus. Science, 2009, 323(5917): 1014-1015.
- [34] Gerstengarbe F W W. Estimation of the beginning and end of recurrent events within a climate regime, Climate Research, 1999, 11: 97-107.
- [35] Contamin R, Ellison A M. Indicators of regime shifts in ecological systems: what do we need to know and when do we need to know it? Ecological Applications, 2009, 19(3): 799-816.
- [36] Scheffer M, Jeppesen E. Regime shifts in shallow lakes. Ecosystems, 2007, 10(1): 1-3.
- [37] Scheffer M, Carpenter S R. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. Trends in Ecological Evolution, 2003, 18(12): 648-656.
- [38] Katsuki K, Miyamoto Y, Yamada K, Takata H, Yamaguchi K, Nakayama D, Coops H, Kunii H, Nomura R, Khim B K. Eutrophication-induced changes in Lake Nakaumi Southwest Japan. Journal of Paleolimnology, 2008, 40(4): 1115-1125.
- [39] Ibañez F, Beaugrand G. Monitoring marine plankton ecosystems: identification of the most relevant indicators of the state of an ecosystem. Marine Systems, 2008, 73(1/2): 138-154.
- [40] Rabalais N N, Diaz R J, Levin L A, Turner R E, Gilbert D, Zhang J. Dynamics and distribution of natural and human-caused hypoxia. Biogeosciences, 2010, 7(2): 585-619.
- [41] Genkai-Kato M, Carpenter S R. Eutrophication due to phosphorus recycling in relation to lake morphometry, temperature, and macrophytes. Ecology, 2005, 86(1): 210-219.
- [42] Genkai-Kato M. Regime shifts: catastrophic responses of ecosystems to human impacts. Ecological Research, 2007, 22(2): 214-219.
- [43] Gal G, Anderson W. A novel approach to detecting a regime shift in a lake ecosystem. Methods in Ecology and Evolution, 2010, 1(1): 45-52.
- [44] Liu Y, Zou R, Guo H C. Research on Watershed Management. Beijing: Science Press, 2012.
- [45] Hagerthey S E, Newman S, Rutchey K, Smith E P, Godin J. Multiple regime shifts in a subtropical peatland: community-specific thresholds to eutrophication. Ecological Monographs, 2008, 78(4): 547-565.

- [46] Suding K N, Gross K L, Houseman G R. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 2004, 19(1): 46-53.
- [47] Ives A R. Measuring resilience in stochastic systems. *Ecological Monographs*, 1995, 65(2): 217-233.
- [48] Scheffer M, Bascompte J, Brock W A, Brovkin V, Carpenter S R, Dakos V, Held H, van Nes E H, Rietkerk M, Sugihara G. Early-warning signals for critical transitions. *Nature*, 2009, 461(7260): 53-59.
- [49] Kemp W M, Boynton W R, Adolf J E, Boesch D F, Boicourt W C, Brush G, Cornwell J C, Fisher T R, Gilbert P M, Hagy J D, Harding L W, Kimmel D G, Miller W D, Newell R I E, Roman M R, Smith E M, Stevenson J C. Eutrophication of chesapeake bay: historical trends and ecological interactions. *Marine Ecology Progress Series*, 2005, 303: 1-29.
- [50] Cloern J E, Jassby A D, Thompson J K, Hieb K A. A cold phase of the East Pacific triggers new phytoplankton blooms in San Francisco Bay. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(47): 18561-18565.
- [51] Reinert T R, Peterson J T. Modeling the effects of potential salinity shifts on the recovery of striped bass in the Savannah River Estuary, Georgia - South Carolina, United States. *Environmental Management*, 2008, 41(5): 753-765.
- [52] Carpenter S R, Cole J J, Pace M L, Batt R, Brock W A, Cline T, Coloso J, Hodgson J R, Kitchell J F, Seekell D A, Smith D A, Weidel B. Early warnings of regime shifts: a whole-ecosystem experiment. *Science*, 2011, 332(6033): 1079-1082.
- [53] Xiong J L, Mei X G, Hu C L. Comparative study on the community structure and biodiversity of zoo benthos in lakes of different pollution states. *Journal of Lake Science*, 2003, 15(2): 132-139.
- [54] Håkanson L, Bryhn A C, Eklund J M. Modelling phosphorus and suspended particulate matter in Ringkobing Fjord in order to understand regime shifts. *Journal of Marine Systems*, 2007, 68(1/2): 65-90.
- [55] van Nes E H, Scheffer M, van den Berg M S, Coops H. Dominance of charophytes in eutrophic shallow lakes-when should we expect it to be an alternative stable state?. *Aquatic Botany*, 2002, 72(3/4): 275-296.
- [56] Liu Y, Yang P J, Hu C, Guo H C. Water quality modeling for load reduction under uncertainty: a bayesian approach. *Water Research*, 2008, 42(13): 330-514.
- [57] Liu Y, Scavia D. Analysis of the chesapeake bay hypoxia regime shift: insights from two simple mechanistic models. *Estuaries and Coasts*, 2009, 33: 629-639.
- [58] Liu Y, Evans M A, Scavia D. Gulf of mexico hypoxia: exploring increasing sensitivity to nitrogen loads. *Environmental Science and Technology*, 2010, 44(15): 5836-5841.
- [59] Guttal V, Jayaprakash C. Changing skewness: an early warning signal of regime shifts in ecosystems. *Ecology Letters*, 2008, 11(5): 450-460.
- [60] Pawlowski C W, Cabezas H. Identification of regime shifts in time series using neighborhood statistics. *Ecological Complexity*, 2008, 5(1): 30-36.
- [61] van Nes E H, Scheffer M. Alternative attractors may boost uncertainty and sensitivity in ecological models. *Ecological Modelling*, 2003, 159(2/3): 117-124.
- [62] Qian S S, Stow C A, Borsuk M E. On monte carlo methods for bayesian inference. *Ecological Modelling*, 2003, 159(2/3): 269-277.
- [63] Schröder A, Persson L, de Roos A M. Direct experimental evidence for alternative stable states: a review. *Oikos*, 2005, 110(1): 3-19.
- [64] Solow A R, Beet A R. A test for a regime shift. *Fisheries Oceanography*, 2005, 14(3): 236-240.
- [65] Oborny B, Meszéna G, Szabó G. Dynamics of populations on the verge of extinction. *Oikos*, 2005, 109(2): 291-296.
- [66] Carpenter S R, Brock W A, Cole J J, Pace M L. Leading indicators of phytoplankton transitions caused by resource competition. *Theoretical Ecology*, 2009, 2(3): 139-148.
- [67] Kleinen T, Held H, Petschel-Held G. The potential role of spectral properties in detecting thresholds in the earth system: application to the thermohaline circulation. *Ocean Dynamics*, 2003, 53(2): 53-63.
- [68] Brock W A. Tipping points, abrupt opinion changes, and punctuated policy change // Repetto R, ed. *By Fits and Starts: A Punctuated Equilibrium Approach to Policy Change*. New Haven, CT: Yale University Press, 2006.
- [69] Brock W A, Carpenter S R, Scheffer M. Regime shifts environmental signals, uncertainty and policy choice // Norberg J, Cumming G, eds. *A Theoretical Framework for Analyzing Social-Ecological Systems*. New York, NY: Columbia University Press, 2006.
- [70] Scheffer M, van Nes E H. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia*, 2007, 584(1): 455-466.
- [71] Carpenter S R, Cole J J, Pace M L, Batt R, Brock W A, Cline T, Coloso J, Hodgson J R, Kitchell J F, Seekell D A, Smith L, Weidel B. Early Warnings of Regime Shifts: a whole-ecosystem experiment. *Science*, 2011, 332(6033): 1079-1082.
- [72] Gardiner C W. *Handbook of Stochastic Methods for Physics Chemistry and the Natural Sciences*. New York: Springer-Verlag, 2003.
- [73] Drury K L. Shot noise perturbations and mean first passage times between stable states. *Theoretical Population Biology*, 2007, 72(1): 153-166.

- [74] Guttal V, Jayaprakash C. Changing skewness-an early warning signal of regime shifts in ecosystems. *Ecology Letters*, 2008, 11(5): 450-460.
- [75] Steele J H. Regime shifts in fisheries management. *Fisheries Research*, 1996, 25(1): 19-23.
- [76] Narisma G T, Foley J A, Licker R, Ramankutty N. Abrupt changes in rainfall during the twentieth century. *Geography Research Letters*, 2007, 34(6): L06710, doi: 10.1029/2006GL028628.
- [77] Engle R F. 1982. Autoregressive conditional heteroscedasticity with estimates of the variance of United Kingdom inflation. *Econometrica*, 1982, 50(4): 987-1007.
- [78] van Nes E H, Scheffer M. Implications of spatial heterogeneity for catastrophic regime shifts in ecosystems. *Ecology*, 2005, 86(7): 1797-1807.
- [79] Drake J M, Griffen B D. Early warning signals of extinction in deteriorating environments. *Nature*, 2010, 467(7314): 456-459.
- [80] Taylor K C, Lamorey G W, Doyle G A, Alley R B, Grootes P M, Mayewski P A, White J W C, Barlow L K. The “flickering switch” of late Pleistocene climate change. *Nature*, 1993, 361(6411): 432-436.
- [81] Brock W A, Carpenter S R. Variance as a leading indicator of regime shift in ecosystem services. *Ecology and Society*, 2006, 11(2): 9-9.
- [82] Arhonditsis G B, Qian S S, Stow C A, Lamon C E, Reckhow K H. Eutrophication risk assessment using Bayesian calibration of process-based models: application to a mesotrophic lake. *Ecological Modelling*, 2007, 208(2/4): 215-229.
- [83] Seekell D A, Carpenter S R, Pace M L. Conditional heteroscedasticity as a leading indicator of ecological regime shifts. *The American Naturalist*, 2011, 178(4): 1-11.
- [84] Scheffer M, Bascompte J, Brock W A, Brovkin V, Carpenter S R, Dakos V, Held H, van Nes E H, Rietkerk M, Sugihara G. Early-warning signals for critical transitions. *Nature*, 2009, 461(7260): 53-59.
- [85] Wissel C. A universal law of the characteristic return time near thresholds. *Oecologia*, 1984, 65(1): 101-107.
- [86] Held H, Kleinen T. Detection of climate system bifurcations by degenerate fingerprinting. *Geophysical Research Letters*, 2004, 31(23): L23207, doi: 10.1029/2004GL020972.
- [87] Van Nes E H, Scheffer M. Slow recovery from perturbations as a generic indicator of a nearby catastrophic shift. *American Naturalist*, 2007, 169(6): 738-747.
- [88] Pimm S L. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 1984, 307(5949): 321-326.
- [89] van Nes E H, Scheffer M. Slow recovery from perturbations as a generic indicator of a nearby catastrophic shift. *American Naturalist*, 2007, 169(6): 737-747.
- [90] Nakajima H, DeAngelis D L. Resilience and local stability in a nutrient-limited resource consumer system. *Bulletin of Mathematical Biology*, 1989, 51(4): 501-510.
- [91] Daily J P, Hitt N P, Smith D R, Snyder C D. Experimental and environmental factors affect spurious detection of ecological thresholds. *Ecology*, 2012, 93(1): 17-23.

参考文献:

- [4] 孔繁翔, 高光. 大型浅水富营养化湖泊中蓝藻水华形成机理的思考. *生态学报*, 2005, 25(3): 589-595.
- [5] 刘永, 郭怀成, 周丰, 王真, 黄凯. 湖泊水位变动对水生植被的影响机理及其调控方法. *生态学报*, 2006, 26(9): 3117-3126.
- [12] 李文朝. 浅水湖泊生态系统的多稳态理论及其应用. *湖泊科学*, 1997, 9(2): 97-104.
- [24] 年跃刚, 宋英伟, 李英杰, 孙艳妮, 聂志丹. 富营养化浅水湖泊稳态转换理论与生态恢复探讨. *环境科学研究*, 2006, 19(1): 67-70.
- [25] 常峰毅. 浅水湖泊生态系统的草-藻型稳态特征与稳态转换研究 [D]. 北京: 中国科学院水生生物研究所, 2009.
- [28] 汪贞, 李根保, 王高鸿, 沈银武, 刘永定. 基于模糊评价法的洱海稳态阶段分析. *水生态学杂志*, 2011, 32(3): 53-59.
- [29] 冯剑丰, 谭建国, 陈威, 王洪礼. 随机干扰下湖泊生态系统的稳定性与稳态转换. *海洋技术*, 2010, 29(2): 72-75.
- [44] 刘永, 邹锐, 郭怀成. 智能流域管理研究. 北京: 科学出版社, 2012.
- [53] 熊金林, 梅兴国, 胡传林. 不同污染程度湖泊底栖动物群落结构及多样性比较. *湖泊科学*, 2003, 15(2): 132-139.

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于 1981 年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科工作者,探索自然奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

本期责任副主编 朱永官

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 33 卷 第 11 期 (2013 年 6 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 33 No. 11 (June, 2013)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	王如松	Editor-in-chief	WANG Rusong
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 90.00 元