

生态系统稳定性定义剖析

柳新伟^{1,2}, 周厚诚², 李 萍², 彭少麟^{1,3*}

(1. 中国科学院华南园, 510650; 2. 广东省海洋资源研究发展中心, 510700; 3. 中山大学生命科学院, 510275)

摘要: 生态系统稳定性是理论生态学的焦点问题之一, 综述和剖析生态系统稳定性的定义, 对已有的定义进行了改进。生态系统稳定性是不超过生态阈值的生态系统的敏感性和恢复力。在这个概念中涉及到 3 个概念: 生态阈值、敏感性和恢复力, 阈值是生态系统在改变为另一个退化(或进化)系统前所能承受的干扰限度; 敏感性是生态系统受到干扰后变化的大小和与其维持原有状态的时间; 退化生态系统的恢复力就是消除干扰后生态系统能回到原有状态的能力, 包括恢复速度和与原有状态的相似程度。在保护生态学中, 阈值与恢复力的定义具有广泛的应用, 特别是生态系统受到负面的干扰后而退化, 退化的生态系统逐步恢复的过程可以利用恢复力来测定; 而保护的成果就是力图避免干扰超过系统的阈值而达到一个实际的演替。

关键词: 生态系统稳定性; 敏感性; 阈值; 恢复力

A conceptual analysis of ecosystem stability

LIU Xin-Wei^{1,2}, ZHOU Hou-Cheng², LI Ping², PENG Shao-Lin^{1,3*} (1. South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. Guangdong Province Center Marine of Research and Development, Guangzhou 510720, China; 3. Zhongshan University, Guangzhou 510275, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(11): 2635~2640.

Abstract: Ecosystem stability is one of the pivotal concepts in theoretical ecology and conservation biology. In this paper, the variety of existing definitions of ecosystem stability is reviewed, analyzed and amended. The measurement of ecosystem stability includes sensitivity, threshold and resiliency. Sensitivity measures the magnitude of alteration of state variables and the lag time of the alteration after a disturbance. Threshold measures the threshold level of a disturbance that alters an ecosystem to a different one. Resiliency measures the recovery ability of an ecosystem after a disturbance, including the recovery rate and similarity between the resiliency is only meaningful if a negative disturbance degrades an ecosystem and the original and the altered states. When applied in conservation practice, the concept of altered ecosystem recovers gradually. When a disturbance is the human remediation effort to enhance the complexity and ecosystem service of an ecosystem, namely a positive disturbance, the altered ecosystem many not return to the pre-disturbance condition. Our conservation effort needs to surpass the threshold level of the ecosystem to reach a practical success.

Key words: ecosystem stability; sensitivity; threshold; resilience

文章编号: 1000-0933(2004)11-2635-06 中图分类号: Q143 文献标识码: A

生态系统稳定性是理论生态学的焦点问题之一, 自 MacArthur^[1]和 Elton^[2]提出生态系统稳定性与群落多样性之间的关系以来, 围绕稳定性的定义^[3,4]、稳定性与多样性^[1,2,5~10]、稳定性与复杂性^[9,11,12]、稳定性与尺度^[13,14]、稳定性与生态系统管理和恢复等的关系^[15,16]做了大量研究工作, 结果也存在很大差异。纵观这些研究结果可以发现, 在对生态系统稳定性定义上存在很大的差异^[17,18], 同时对于生态系统稳定性的度量也不统一^[18~21]。生态系统稳定性定义缺乏统一定义的主要原因是生态系统或者

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30270282); 广东省基金优秀团队资助项目(003031); 广东省科技计划资助项目(2002C20706)

收稿日期: 2003-11-10; 修订日期: 2004-08-10

作者简介: 柳新伟(1976~), 男, 山东昌邑人, 博士生, 从事植被演替, 系统模拟研究。E-mail: lxw@scib.ac.cn

* 为通讯联系人。E-mail: slpeng@scib.ac.cn

致谢: 论文得到了美国 Long Island 大学方炜博士的帮助, 特此致谢

Foundation item: the National Natural Science of China(Nso, 30270282); Guangdong Group Project(No. 003031); Guangdong Science-technical Planning Item(No. 2002C20706).

Received date: 2003-11-10; **Accepted date:** 2004-08-10

Biography: Liu Xin-Wei Ph. D. candidate, mainly engaged in vegetation succession, system model.

群落的平衡状态很难确定,另外涉及到生态系统的组成、生态功能和一切干扰因素^[22],因此稳定的定义应该基于初始态的水平上,基于非平衡范式的稳定具有一定的研究意义^[23]。本文通过对生态系统稳定性定义进行综述与剖析,并对定义进行了改进,为生态系统稳定性的研究提供理论基础。

1 稳定性的定义

作为对生态系统稳定性研究最基本的问题,生态系统稳定性定义的多样性造成了研究中的混乱^[17]。经典的生态系统稳定性定义,包括生态系统对外界干扰的抵抗力(resistance)和干扰去除后生态系统恢复到初始状态的能力(resilience)^[18]。另外还有学者提出了诸如恒定性(constancy)^[24]、惯性(inertia)^[25]、持久性(persistence)^[24]等定义来描述生态系统稳定性。根据Volker^[17]的统计,关于稳定性有163个相关定义和70不同的概念。通过比较他认为稳定性并不能直接定义,不能作为一个术语,而只能是通过其他的概念来表示。并认为稳定性包括恒定性、持久性和恢复力(弹性)3个方面。虽然他的研究改变了过去对稳定性定义的观点,但是从本质上讲,恒定性和持久性都表示系统受到干扰后保持不变的能力。邬建国^[23]则认为生态系统稳定性包括4种相关但不相同的涵义和用法:抗变性或阻力、复原性或恢复力、持续性或持续力、变异性或恒定性。从模型角度看,有学者根据系统数学模型的局部稳定性^[26,27]、全局稳定性^[28]、Liapunov稳定性^[29]或者结构稳定性^[30,31]来判定生态系统的稳定性,生态系统是一个动态的复杂系统,具有多个稳定的状态,单纯利用某一个点的稳定性来判定系统的稳定性掩盖了系统的真实性^[32],缺乏对系统全面了解。

张继义^[33]总结了稳定性的概念包括3个类型:群落或生态系统达到演替顶极以后出现的能够进行自我更新和维持并使群落的结构、功能长期保持在一个较高的水平、波动较小的现象;群落或生态系统在受到干扰后维持其原来结构状态的能力;群落和生态系统受到干扰后回到原来状态的能力。根据第一类型的稳定性那么处于顶极状态的群落是稳定的,但是从实践表明,顶极群落具有较高的抵抗力,但是恢复力较小,所以处于顶极群落的系统只是处于一个比较平衡的状态,而演替中的群落由于处于非平衡状态,所以并不是传统意义上的稳定。

2 生态系统稳定性与干扰

研究生态系统的稳定性首先要理解系统受到干扰后的变化趋势。生态系统受到的干扰可能是正干扰也可以是负干扰^[34,35]。不同的干扰对生态系统影响不同:

生态系统是一个动态的复杂系统,在没有干扰的情况下在一定的范围内自由波动。即使受到小的干扰也会通过其自组织的能力而调节,维持其原有的系统结构和功能。负干扰使生态系统趋向退化,受到的负干扰超过其承受的阈值时,生态系统的结构和功能发生变化^[36],变为退化生态系统,如图1曲线1。这种退化的生态系统在干扰消失后会缓慢恢复到退化以前的状态。在正干扰的作用下,生态系统向更加优化的方向发展,进化形成新的生态系统,一般情况下,如果没有负干扰,进化的生态系统会维持其稳定状态,在干扰消除后不会退化到原有状态。生态系统恢复的内容之一就是研究在人为正干扰作用下使退化生态系统恢复到原有健康生态系统^[37],如图1波动曲线2。

3 稳定性的定义的改进

生态系统的稳定性就是系统对干扰的响应,是生态系统适应外界条件的能力的具体表现。对于稳定性已有诸多论述,但结果不尽相同(表1)。

从表1可看出,对稳定性的定义大多数还集中在两个方面,一是生态系统对干扰的抵抗能力即抗性,二是干扰后恢复到干扰前状态的能力即恢复力。但生态系统对干扰的反应比这个复杂的多,不但包括生态系统对外界干扰的抵抗能力和干扰消失后的恢复能力,而且还包括生态系统所能承受外界干扰的阈值^[38](图1),而干扰阈值更能体现生态系统的特征。因此生态系统稳定性是不超过生态阈值条件下的生态系统敏感性和恢复力。

万方数据

综上,在没有干扰的情况下,生态系统在一定范围内波动,

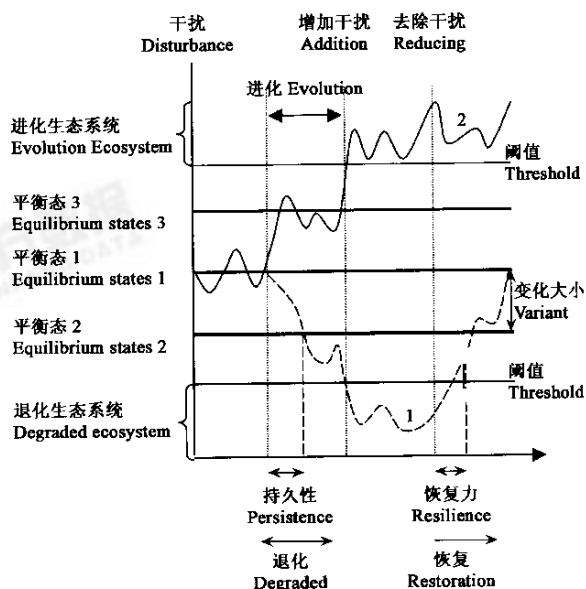


图1 生态系统敏感性、阈值和恢复力与干扰的关系

Fig. 1 The relationship between sensitivity, threshold, resilience and disturbance of ecosystem

实线是系统受到正干扰而进化的波动,虚线为受到负干扰而退化的波动 the solid line is the trajectory of the positive disturbance that makes the ecosystem evolution, and the spot line is the trajectory of the negative that make ecosystem degrade

当外界产生较小干扰后,生态系统就会偏离原有的波动状态在新范围内逐渐达到平衡,生态系统的构成和功能并未改变,只是为了缓冲干扰而产生适应性变化,而这种变化的大小^[39,40]以及系统产生变化和施加干扰的时间差(持久性)^[41]就是生态系统的敏感性。受到干扰的生态系统在去除干扰以后,会逐渐回到受干扰前状态,生态系统回到前一状态的能力,就是生态系统的恢复力^[41,42]。当生态系统继续受到干扰而超过生态系统所能承受阈值后,生态系统结构和功能就会发生相应改变,从而造成生态系统退化(也有可能进化到更高级的生态系统),生态系统所能承受的干扰阈值是生态系统的阈值。

生态系统的稳定性一般是指在其他外界环境正常下对某种干扰的稳定性,因为在受到其他胁迫的情况下,系统稳定性降低^[17],这个规律符合 Shelford 耐性定律,即在胁迫的条件下,生物或系统对其他环境因子的抗性限度降低。

3.1 生态系统敏感性

敏感性包括两个方面,一是生态系统受到干扰后结构或功能改变的大小^[39,42],二是生态系统受到干扰后保持原有状态的时间^[24,40],即持久性。前者可以通过生态系统输出变化/生态系统输入变化来计算,敏感性高的生态系统表示小的干扰会引起生态系统功能和结构较大的变化^[43];而持久性高说明系统的敏感性小,生态系统能在干扰后其结构和功能保持一定时间不变化,反之较小的干扰可能引起生态系统短时间内的变化。

彭少麟等^[44]和加拿大的学者^[45]发现全球变化条件下对高纬度的影响更大于对低纬度的影响。郑元润^[46]等研究表明不同地区的生产力对不同环境因子的影响也不相同,年平均气温升高 2℃ 的情况下,湿润地区的生产力增加幅度最大,而年平均气温升高 2℃,年降水增加 20% 的情况下,干旱、半干旱地区生产力增加幅度最大,而年平均气温升高 2℃,年降水减少 20% 的情况下,湿润地区生产力提高,而干旱、半干旱地区生产力降低。这一点可从限制因子的角度进行解释,湿润地区的限制因子是温度,温度的升高更能影响生产力;而干旱地区的限制因子是水分,水分的增加更能影响生产力。所以从这个角度讲,生态系统的敏感因子一般就是生态系统的限制性因子。David 利用干旱对草原进行处理,用每个处理植物群落干物质的相对变化作为敏感性的测量指标,表明具有较高生物多样性群落敏感性高于生物多样性少群落的敏感性^[19]。然而 Andrea^[47]通过相同的控制试验和指标却得出了与之相反的结果,表明物种多的群落在干旱胁迫下干物质生产变化较小,比较两者的研究可以发现前者还包含了 N 差异,因此其结果很难说明是由于是 N 处理引起的还是干旱引起的。

3.2 生态系统阈值

生态系统是一个自组织的复杂系统,具有复杂系统的特点。在干扰下会发生一定的改变,当这种改变超过一定水平后会导致生态系统功能改变,致使生态系统回到起始状态比较困难^[48]。不同生态系统承受干扰水平不同,因此具有不同的阈值。而需要特别指出的是,生态系统管理认为识别这个阈值是必需的,通过确定生态系统不同的阈值水平,并将所获得的数据提供给决策者更好的实现决策的科学化^[49]。

Westoby^[50]等首先基于非系统的非平衡特性提出了状态-转变模型,认为系统并不是一个平衡的状态,而是还包括多个不平衡状态,而这些状态之间具有一定的界限(Threshold)。对于状态间界限的研究早从 20 世纪 70 年代就已经开始^[51],Archar^[52]将定量方法引入到转换界限的研究中,定量了草原系统在由灌木占主体转变为草本占主体的群落变化界限。对草原研究发现^[53],如果反刍动物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% 就是其供应反刍动物取食的阈值。Laurentian Great Lakes Basin 的研究表明从一个比较稳定的生态系统到另一个比较稳定生态系统存在一个明显的转换,这个转换的阈值不单单是一种胁迫的结果而是多个胁迫综合的结果,并提出了生态系统阈值的 3 个机理:N 素循环的破坏,外来物种适应性策略和分生态系统的不稳定性^[54]。Westman 利用原油对沼泽草地进行了不同次数的处理,发现随原油胁迫时间的增加,会出现一个阈值,超过这个阈值草地就无法从被原油淹没的状态恢复^[55]。但是试验没有形成一个统一的作用机制来阐明草地不能恢复的原因与所能承受的阈值^[49]。岳天祥^[27]利用耗散理论从稳定性的角度分析种群的上下限,并将其模型应用到人口承载力的研究上,得出了甘肃省河西地区不同发展阶段的人口承载力,即保持稳定的阈值。

表 1 生态系统稳定性及其相关概念的定义

Table 1 The definition of ecosystem stability and its relative concepts

类型 Type	概念 Conception	定义 Definition
敏感性 Sensitivity	抗性 Resistance	干扰作用下,生态系统抵抗离开初态的能力;产生变化的大小
	持久性 Persistence	在一定边界范围内保持恒定或者维持某一状态的持续时间
	恒定性 Constancy	生态系统组分不发生变化
	惯性 Inertia	生态系统受到干扰后保持原有状态的能力
	变异性 Variability	生态系统在受到干扰下,种群密度随时间变化的大小
阈值 Threshold	幅度 Amplitude	生态系统可恢复的受干扰范围
恢复力 Resilience	回复性 Elasticity	生态系统干扰后回到以前状态的速度
	滞变性 Hysteresis	恢复路径不同于退化路径的程度

从保护学的角度看,对自然系统和生物的保护也就是将其结构或功能维持在这个阈值的范围之上,而使其能够可持续发展,避免系统退化。

3.3 生态系统恢复力

恢复力是生境、群落或者物种个体在外力干扰消除后,从退化状态恢复到原有状态的能力,包括生态系统恢复到原有状态所需时间和与原有生态系统的相似程度两个方面内容^[38]。RA^[56](resilience Alliance)认为恢复力包括3个含义:一是生态系统结构和功能所能承受的生态系统总的外界变化程度;二是生态系统自组织的能力;三是生态系统的适应能力。

生态系统恢复力受到两方面影响^[39],一是干扰强度,二是干扰频度。如果干扰频度小于恢复时间,并且干扰发生在小范围内,则生态系统容易恢复,即生态系统恢复力高;如果干扰频度大于恢复时间,而且在大范围内,则生态系统不容易恢复,即生态系统恢复力低。因此从这个角度讲,生态系统恢复力与生态系统受损程度有关,受损越厉害,生态系统退化越严重,生态系统恢复力越小,反之恢复力越大。

加利福尼亚的红木森林生态系统中红木具有厚实的树皮,因此对林火不敏感,但是一旦林火超过其承受能力而灼烧以后就很难恢复,甚至失去恢复原状的能力;而灌木生态系统对林火非常敏感,但是在遭受林火以后能很快恢复^[49]。因此红木森林系统对林火敏感性低,恢复力低;而灌木生态系统对林火敏感性高,恢复力也高。同敏感性的研究结果一样,David 的试验表明恢复力与物种多样性呈正相关^[19],而 Andrea 的结果则与之相反^[47]。

4 结语

4.1 生态系统稳定性是一个很复杂的概念。稳定性与敏感性、阈值、恢复力的关系可以由图2看出,由于敏感性对生态系统稳定性是负影响,而阈值与恢复力对生态系统稳定性是正影响。所以从图可以看出处于8状态的生态系统由于由低敏感性和高的阈值、恢复力而稳定性较高,反之处于2状态的稳定性较低。但是如何来说明敏感性和阈值对生态系统稳定性的影响大小与关系则存在一定困难,例如状态1具有较低的阈值和敏感性,而状态6则具有较高的阈值和敏感性,比较这两个状态的稳定性,系统1不容易受到干扰影响,但是很容易退化(或进化),而系统6则容易在干扰下波动,难以退化(或进化),从这个意义上讲比较系统1和6的稳定性还存在一定难度。因此,生态系统稳定性的高低都是相对而言的,它只是一个系统不同适应能力的综合体现,在研究生态系统的稳定性应该从3个方面分别研究。

4.2 生态系统稳定性与尺度的关系。生态系统的定义是基于一定尺度的,不存在独立于尺度的稳定性。对于同一个系统,不同的尺度选择可能会得到不同的稳定性关系。例如美国西部针叶林的火灾对局部是灾难性的,因此局部表现出对火灾的不稳定性。但是从更大的区域看,火灾又是维持该地区生态结构的重要生态因子,因此从区域的尺度上看系统对火又是稳定的。

4.3 恢复程度和恢复轨迹的计算和度量还存在一定困难^[34]。虽然Holling已经提出了计算恢复力的方法^[57],但是准确确定恢复的起点和恢复的终点还存在一定困难^[58],而这两点的确定对于生态系统恢复力的计算至关重要。也有研究认为严重退化的生态系统在干扰消除以后不能回到原有状态,因此对于恢复力的计算就很难找到合适的可比性。

4.4 稳定性与干扰的频度和范围。稳定性的定义增加了阈值,表明系统的稳定性是敏感性、承受阈值、恢复力三方面的综合体现。而以往的研究忽略了阈值,比如,抵抗力和恢复性的试验模拟首先要确定施加的干扰是否超过了系统本身阈值,在此基础上才有可比性。

通过以上对生态系统稳定性定义的综述与剖析可以看出,生态系统稳定性的定义还存在一定的争论,虽然生态系统稳定性的概念已经提出很长时间,但是对于生态系统稳定性的研究依然是生态研究的热点和难点。本文提出生态系统的稳定性包括系统的3个方面:敏感性、阈值和恢复力,反应了系统对干扰的反应和系统的内在特性,对生态系统稳定性的进一步研究也能起到较好的指导作用。比较准确、科学、全面的定义了系统稳定性的概念,以促进生态系统稳定性理论的研究。

References:

- [1] MacArthur R. H. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 1955, **36**:533~536.
- [2] Elton C S. *The ecology of invasions by animals and plants*, Methuen, London, England, 1958.

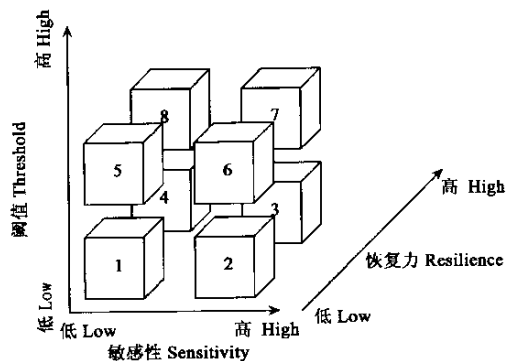


图2 生态系统稳定性与敏感性、阈值和恢复力的关系

Fig. 2 The relation between sensitivity, threshold, resilience and stability of ecosystem

- [3] Webster J R, Waide J B, Patten B C. Nutrient recycling and the stability of ecosystems. in: F G Howell, J B Jentry and M H Smith eds. *Mineral cycling in southeastern ecosystems*. , ERDA Conference 740513, National Technical Information Service, U. S. Department of Commerce, Springfield, VA.
- [4] Pimm S L. The complexity and stability of ecosystems, *Nature*, 1984, **307**: 321~326.
- [5] Michel Loreau, Narayan Behera. Phenotypic diversity and stability of ecosystem process. *Theoretical Population Biology*, 1999, **56**(1): 29~47.
- [6] McNaughton S J. Diversity and stability of ecological communities: A comment on the role of empiricism in ecology, *American Naturalist*, 1977, **111**: 515~525.
- [7] King A W, Pimm S L. Complexity, diversity and stability: a reconciliation of empirical and theoretical results. *American Naturalist*, 1983, **122**: 229~239.
- [8] Tilman D. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, 1996, **77**: 350~363.
- [9] May R M. What is the chance that a large complex system will be stable? *Nature*, 1972, **237**: 413~414.
- [10] Doak D F, Bigger D, Harding E K, *et al.* The statistical inevitability of stability-diversity relationship in community ecology. *American Naturalist*, 1998, **151**: 264~276.
- [11] Loreau M. Biodiversity and ecosystem functioning: A mechanistic model. *Process Naturalist Academic Science USA*, 1998, **95**: 5632~5636.
- [12] Joel E Cohen, Charles M Newman. When will a large complex system be stable? *J. Theor. Biol.*, 1985, **113**: 153~156.
- [13] Anke Jentsch, Carl Beierkuhnlein, Peter S Whilt. Scale, the dynamic stability of forest ecosystems, and the persistence of biodiversity. *Silva Fennica*, 2002, **36**(1): 393~400.
- [14] Peterson G, Allen C R, Holling C S. Ecological resilience, biodiversity and scale. *Ecosystems*, 1998, **1**: 6~18.
- [15] Brian Walker. Diversity and stability in ecosystem conservation. In: David Western and Mary Pearl, eds. *conservation for the twenty-first century*. Oxford University Press, Chapter 12: 121~132.
- [16] Ruth J Mitchell, Martin H D Auld, Michael, *et al.* Ecosystem stability and resilience: a review of their relevance for the conservation management of lowland heaths. *Urban and Fischer Verlag*, 2000, **3**(2): 142~160.
- [17] Volker Grimm, Christian Wissel. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*, 1997, **109**: 323~334.
- [18] Huang J H, Han X G. Biodiversity and ecosystem stability. *Chinese Biodiversity*, 1995, **3**(1): 31~37.
- [19] David Tilman, John A. Dowing. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 1994, **367**: 363~365.
- [20] Peng S L. The measurement of the stability and the development of forest communities. *Guihaia*, 1987, **7**(1): 67~72.
- [21] Zheng Y R. Comparison of methods for studying stability of forest community. *Scientia Silvae Sinicae*, 2000, **36**(5): 28~32.
- [22] Liu Z W, Li Y S. History and status of research of ecosystem. *Chinese Journal of Ecology*, 1997, **16**(2): 58~61.
- [23] Wu J G. Paradigm shift in ecology: an overview. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, **16**(5): 449~459.
- [24] Margalef R. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In: Dohhen W. H, low Mcconnell R. H, eds. *Unifying Concepts in Ecology*, Wageningen, Centre for agricultural publishing and documentation, 1975. 151~160.
- [25] Jin M S J R. *Forest Ecology*. Wen J P. Translation. Beijing: China Forestry Publishing House, 1991. 407~409.
- [26] Yue T X, Ma S J. Ecosystem stability and its analyzing model. *Acta Ecologica Sinica*, 1991, **11**(4): 61~66.
- [27] Yue T X. The stability analysis of Population sustainable development area. *Progress in Natural Science*, 2000, **10**(7): 665~669.
- [28] Vincent A A Jansen, Alun L Lloyd, Local stability analysis of spatially homogeneous. *Journal Mathematical Biology*, 2000, **41**: 232~252.
- [29] B Dubey, B Das, J Hussain. A predator-prey interaction model with self and cross-diffusion. *Ecological Modelling*, 2001, **141**: 67~76.
- [30] Thom R. *Structural Stability and Morphogenesis: An outline of a general theory of models*. Addison-wesley publishing Co., Redwood City, CA. 1991.
- [31] Myerscough M R, Darwen M J, Hogarth W L. Stability, persistence and structural stability in a classical predator-prey model. *Ecological Modelling*, 1996, **89**: 31~42.
- [32] Andrew J Rixon, Craig R Johnson, Alan S Jones. Stability in paradigm biological systems. *Journal Austral Math. Society (Ser. B)*, 1989, **40**: 23~34.
- [33] Zhang J Y, Zhao H L. Review on the study of vegetation stability. *Chinese Journal of Ecology*, 2003, **22**(4): 42~48.
- [34] Harrison G W. Stability under environmental stress: resistance, persistence, and variability. *American Naturalist*, 1997, **113**: 659~669.
- [35] Peng S L ed. *Study and application of restoration ecology in tropical and subtropical China*. Beijing: Science Pub, 2003. 385.
- [36] Naděžd, Herben, Tomáš. Patch dynamics and local succession in a sandstone area with frequent disturbance. *Journal Vegetation Science*, 2001, **12**: 105~114.
- [37] Monica G Turner, William H Romme, Robert H Gardner, *et al.* A revised concept of landscape equilibrium: Disturbance and stability on

scaled landscapes. *Landscape Ecology*, 1993, **8**(3):213~227.

- [38] Rowena Ball. *Control, Stability, and Bifurcations of Complex Dynamical Systems*. the ANU Centre For Complex Systems, 2003. 7.
- [39] Pimm S L. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 1984, **307**:321~326.
- [40] Luo S M, Peng S L. *The analysis of agricultural ecosystem*. Guangzhou: Guangdong Science Publication, 1996.
- [41] Oriens G H. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In: Dobben WH van, Lowe-McDonnell RH (Eds.). *Unifying concepts in ecology*. Junk, The Hague, 1975. 139~149.
- [42] Nakajima H, DeAngelis D L. Resilience and local stability in a nutrient-limited resource-consumer model. *Bull. Math. Biol.*, 1989, **51**: 501~510.
- [43] Rober V Neill. Is it to bury the ecosystem concept (with full military honors, of course!) *Ecology*, 2001, **82**(12):3275~3284.
- [44] Peng S L, Zhao P, Ren H, *et al.* The possible heat-driven pattern variation of zonal vegetation and agricultural ecosystems along the north-south transect of China under the global change. *Earth Science Frontiers*(China University of Geosciences, Beijing), 2002, **9**(1): 217~226.
- [45] Canada's Third National Report on Climate Change. *Chapter 6 threshold assessment, climate change impacts, and adaptation measures*. 95.
- [46] Zheng Yuanrun, Zhou Guangsheng, Zhang Xinshi. Sensitivity of terrestrial ecosystem to global change in China. *Acta Botanica Sinica*, 1997, **39**(9):837~840.
- [47] Andrea B. Pfisterer and Bernhard Schmid. Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature*, 2002, **416**:84~86
- [48] Knoop W T, B H Walker. Interactions of woody and herbaceous vegetation in a Southern Africa savanna. *Journal of Ecology*, 1985, **73**: 235~253.
- [49] Kristiina Vogt, John Gordon, John Wargo. *Ecosystem*. Springer-Verlag New York, Inc., 1997.
- [50] Westoby M, Walker B, Noy-Meir I. Oppoutunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management*, 1989, **42**:266~274.
- [51] May R M. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature*, 1977, **269**:471~477.
- [52] Archer S. Have southern Texas savannas been converted to woodlands in recent history? *The American Naturalist*, 1989, **134**:545~561.
- [53] Schwinning S and Parsons A J. The stability of grazing systems revisited: spatial models and the role of heterogeneity. *Functional Ecology*, 1999, **13**:737~747.
- [54] David J Rapport, Walter G Whitford. How ecosystems respond to stress: Common properties of arid and aquatic systems. *BioScience*, 1999, **49**(3):193~202.
- [55] Westman W E. *Ecology, impact assessment, and environmental planning*. New York: John Wiley and Sons, 1985. 532.
- [56] <http://www.resalliance.org/ev.php>.
- [57] Holling C S. The resilience of terrestrial ecosystems: Local surprise and global change. In: Clark W C and Munn RE eds. *Sustainable Development of the Biosphere*. Cambridge University Press:
- [58] Hobbs R J, Harris J A. Restoration ecology: repairing the earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration Ecology*, 2001, **9**(2): 239~246.

参考文献:

- [18] 黄建辉, 韩兴国. 生物多样性何生态系统稳定性. *生物多样性*, 1995, **3**(1):31~37.
- [20] 彭少麟. 森林群落稳定性与动态测度. *广西植物*, 1987, **7**(1):67~72.
- [21] 郑元润. 森林群落稳定性研究方法初探. *林业科学*, 2000, **36**(5):28~32.
- [22] 刘增文, 李雅素. 生态系统稳定性研究的历史与现状. *生态学杂志*, 1997, **16**(2):58~61.
- [24] 邬建国. 生态学范式变迁综论. *生态学报*, 1996, **16**(5):449~459.
- [25] 金明仕 J P. 森林生态学. 文剑平译. 北京: 中国林业出版社, 1991. 407~409.
- [26] 岳天祥, 马世骏. 生态系统稳定性研究. *生态学报*, 1991, **12**(1):61~66.
- [27] 岳天祥. 种群可持续增值区稳定性分析. *自然科学进展*, 2000, **10**(7):665~669.
- [33] 张继义, 赵哈林. 植被(植物群落)稳定性研究评述. *生态学杂志*, 2003, **22**(4):42~48.
- [35] 彭少麟 主编. 热带亚热带恢复生态学研究与实践. 北京: 科学出版社, 2003. 385.
- [40] 骆世明, 彭少麟. 农业生态系统系统分析. 广州: 广东科技出版社, 1996.
- [44] 彭少麟, 赵平, 任海, 等. 全球变化压力下的中国东部样带植被与农业生态系统格局的可能性变化. *地学前缘*, 2002, **9**(1):217~226.
- [46] 郑元润, 周方数据, 等. 中国陆地生态系统对全球变化的敏感性研究. *植物学报*, 1997, **39**(9):837~840.
- [49] Kristiina Vogt, John Gordon, John Wargo. 欧阳华北等译. 生态系统——平衡与管理的科学. 北京: 科学出版社, 2002. **4**:73.