

生态系统恢复力研究进展综述

闫海明, 战金艳, 张 韬

(北京师范大学环境学院水环境模拟国家重点实验室, 北京 100875)

摘 要:气候变化和人类活动等致使全球生态系统发生了巨大变化,导致区域乃至全球生态系统恢复力不断下降,成为胁迫生态系统可持续发展能力因素之一。如何维持生态系统的可持续发展能力,降低不确定性因素导致的问题已引起学术界及社会各界的高度重视。生态系统恢复力理论为解决这些问题提供了思路,生态系统恢复力提供了缓解生态系统状态转化的途径。虽然恢复力这一概念的管理价值已被接受和认可,但恢复力研究仍停留在概念层面及案例分析的模式上。目前生态系统恢复力研究尚缺乏科学统一的定义,且多为理论性分析而定量测度相对较少,生态系统恢复力的测定成为进一步探讨恢复力的重要步骤和切入点。本文通过回顾生态系统恢复力概念发展进程,概述关于恢复力概念的观点和恢复力的内涵与属性,描述目前恢复力的主要理论基础,论述目前研究者对恢复力测量的尝试;总结了相关研究中发现的影响生态系统恢复力的关键因素及其影响机制,进而提出了目前生态系统恢复力研究方面亟待加大研究力度的方向。

关 键 词:生态系统恢复力;稳定性;工程恢复力;生态恢复力;适应性循环;恢复力联盟

在多变的环境状况下,生态系统恢复力(简称恢复力)对维持理想的生态系统状态极为重要,是维持必要的生态系统服务所必须的,保持和提高生态系统恢复力是区域可持续发展的基础^[1]。受气候变化和人类活动等影响,全球生态系统发生了巨大变化,自然生态系统面积不断缩减、生物多样性急剧减少、生态系统生产力显著下降^[2]等导致了区域乃至全球生态系统恢复力的不断下降,成为制约生态系统可持续发展能力因素之一;人们逐渐意识到传统的科学方法不再生效,甚至问题更加严重^[3]。如何维持生态系统的稳定状态,最大限度地降低不确定性因素所造成的影响和损失,已引起学术界及社会各界的高度重视;尽管科技进步能够在一定程度上改善生态系统服务功能,但不能替代遵循生态系统恢复力变化规律,有序开发并调控人类活动对生态系统的扰动所带来的功效^[4]。生态系统恢复力理论为解决这些问题提供了思路^[5],同时,也提供缓解生态系统状态转化的措施,是制定管理措施时要考虑的重要因素^[6]。例如,Fischer等提出,为了高效地实施生态系统保护政策,人类应整合“恢复力管理”和“保护优化”两个思路,探索生态系统的适应

性管理方法^[7]。Chapin等建议将生态系统管理扩展到基于恢复力的生态系统管理和评价方法上^[8]。

此外,基于恢复力的管理常被看作应对气候变化对生态系统负面影响的重要途径^[9];比如,英国的未来森林倡议(FFEI)的核心主题就是根据气候变化而调整森林管理框架以维持或提供生态系统恢复力^[6]。恢复力的概念提供了理解生态系统如何响应局地或区域干扰和大尺度气候变化扰动的理论框架,已被应用于引导受人类活动影响而退化的生态系统的恢复;维持和提高生态系统恢复力的管理日益被看作一种实现生态、社会和经济可持续目标的方式^[6]。

恢复力在政策和管理等中的价值已广为接受和认可,但其研究仍停留在概念研究层面上,鲜有学者提供可操作的量化方法^[2];经过30多年的争论,生态学家对如何量化恢复力甚至如何定义这一概念仍未达成共识。生态系统恢复力的概念起源于生态学领域,之后不同领域的研究者根据应用需要对其做出不同解释,甚至出现对恢复力这一概念的滥用,使恢复力逐渐变成一个空洞时髦术语^[10]。虽然生态学家已经认识到理解生态系统恢复力的

收稿日期:2011-10; 修订日期:2012-02.

基金项目:国家重点基础研究发展计划项目(2010CB950904);国家自然科学基金(40801231,41071343);国家科技支撑项目(2006BAC08B03,2006BAC08B06)。

通讯作者:战金艳(1974-),女,博士,副教授,从事研究方向为生态过程、生态系统恢复与管理。

E-mail: zhanjy@bnu.edu.cn

机制和生态过程对生态系统管理的重要性^[6,11-14],但对恢复力的结构化理解的研究远未企及^[15]。

另外,恢复力诊断提出了将社会系统与自然系统耦合作为一个复杂的、不断适应的整体系统来理解的思路^[16-17],只有通过对恢复力定量评估,才能遴选出恢复力变化的主要驱动因子,开展生态系统恢复力变化驱动机理研究从而为生态系统管理提供科学依据,而如何界定以及量化生态系统恢复力已成为相关研究领域的重要步骤和切入点^[18]。本文回顾了恢复力概念的发展,对其属性和内涵进行了总结,并论述了恢复力研究的理论基础和目前的量化方法;在此基础上,本文对目前研究中已经发现的恢复力影响因素进行了总结,最后对恢复力研究的可能研究方向进行了展望。

1 恢复力概念及分类

恢复力(Resilience)源自拉丁文 *Resilio*,即跳回的动作,20 世纪 70 年代后引申为承受压力的系统恢复和回到初始状态的能力。Holling 首次把“恢复力”的概念引入到生态学领域,以帮助理解可观测的生态系统中的非线性动态^[19]。在其经典著作中 Holling 将恢复力定义为系统吸收状态变量、驱动变量和参数的变化并继续存在的能力^[19];在这一定义中,恢复力是系统的属性,而系统继续存在或灭绝是结果。到 80 年代,Pimm 提出不同的观点,将恢复力定义为系统在遭受扰动后恢复到原有稳定态的速度^[20]。之后生态学界围绕生态系统恢复力展开了激烈讨论,提出大量不同的观点和多个与生态恢复力相关的概念,如生态系统的稳定性、持续性、抵抗力和适应力等^[21]。目前,恢复力这一概念已被广泛应用于多学科中,其概念和内涵得到了不断地丰富和完善。但生态学家经过了 30 多年的争论依然没有对如何定义恢复力达成共识^[22-24]。在生态学文献中能够找到很多不同的恢复力定义,例如,恢复力是指一个系统经历干扰并依然保持其原有状态的功能和控制能力^[25];恢复力是系统吸收周期性干扰(如飓风或洪水)的能力^[26]。对恢复力的不同解释容易导致对这一概念的混淆,所以界定清晰和可测定的恢复力定义已成当务之急。

虽然不同学者提出的恢复力概念不同,但多数基于适应性理论,基于生态系统受到干扰后将恢复到原来稳定状态的假设^[27]。一个有恢复活力的生

态系统能够承受冲击,能够自我重建。目前,国际上比较认同的生态系统恢复力概念为:恢复力是生态系统受到扰动后恢复到稳定状态的能力,包括维持其重要特征,如生物组成、结构、生态系统功能和过程速率的能力^[1, 19]。根据对稳定状态的不同界定,目前恢复力的定义可归纳为工程恢复力(engineering resilience)和生态恢复力(ecological resilience)两种观点^[19,28-34]。

工程恢复力基于单一稳定状态假设,假设系统仅有一个“最优”的平衡稳态,当系统出现其他非稳定状态时,就应采取措施使系统恢复到平衡稳定状态。工程恢复力强调效率、恒定,强调预见性和功能有效性的维护,是把安全保障的工程性要求作为研究对象所有特性的核心。工程恢复力借鉴了演绎模式的数理思维及工程学原理^[20],其研究对象一般是简化、抽象的生态系统或传统的工程系统,如野外样方或小围场内的生物试验^[33]。工程恢复力有两种界定方式,一种是指生态系统恢复到与受干扰之前基本一致状态的能力^[20, 28],这一定义与 Webster, Lepš 和 Pimm 的定义基本吻合^[19]。另外,也有研究者把工程恢复力定义为一个系统经历扰动之后恢复到平衡或稳定状态所需要的时间^[23,29]。这一观点较为传统,是目前恢复力研究的主流观点。

生态恢复力基于存在多个稳定状态的假设,生态恢复力关注的不是恢复到单一稳定状态的时间或能力,而是诸多稳定状态间的转换。生态恢复力参考了归纳法的思想,注重系统的持久性及其功能的延续性,关注系统状态变量发生相互关系转化的临界点,其定义是指一个系统在达到状态转换阈值之前吸收或抵抗干扰的能力^[28],即系统在保持自身结构不变的前提下,通过调整系统的行为控制参数及程序,能够吸纳或抵抗的扰动量^[19, 30]。这一观点与 Grimm 等以及 Carpenter 等人的定义的抵抗力或恢复力的概念相近^[31, 32]。之后研究者开始尝试描述多种生态系统的多重稳定状态及其转换,越来越多的文献记录了一系列生态系统的稳定状态之间的转换,以系统稳定域的边界特性为主要研究内容的生态恢复力开始得到更广泛的关注。

此外,工程恢复力和生态恢复力的差异源于其看待系统稳定性的视角不同^[10],两类观点都有一定程度的合理性与适用领域;生态恢复力基于多种稳定状态,工程恢复力注重某个单一稳态,所以两者是相关联的;过去 40 多年的研究已经解决了生态

系统是否存在多种稳定状态,以及如果存在多种稳定状态什么因素影响不同稳定状态之间的转化的问题^[28, 35],但如何将适用于单一稳定状态的工程恢复力和强调多种稳定状态的生态恢复力结合起来,进一步加强对恢复力的整体认识与科学量测仍依然有待深入。

2 恢复力属性与特征

20世纪70年代以来,相关领域学者在探讨生态系统恢复力概念的同时,也有部分学者开始关注恢复力的属性和特征。Klein等以沿海大城市中与气候相关的气象灾害为例探索了沿海大城市针对自然灾害的恢复力特征,将海岸带的复杂系统恢复力分为自然恢复力、生态恢复力和社会经济恢复力3个部分^[36]。Brand等研究了自然资本与生态系统恢复力的关系,建议在估计具体生态系统面临的威胁程度时补充其他指标^[23]。Carpenter等认为评价生态系统恢复力时必须具体说明系统配置和感兴趣的干扰^[32];而Drever等指出弄清楚这一问题的重要性:“Resilience of what and resilience to what?”,其中“of what”就是生态系统的特定特征,而“to what”则是指环境变化和人为引起的干扰^[37]。Berkes等以Gunderson和Holling关于恢复力的定义为基础,提出了恢复力研究的4个层面^[38]:①适应与变化和不确定性共存;②为更新培育多样性;③整合不同类别的知识;④为自组织创造机会。而其他很多生态学家对恢复力的内涵理解为以下3方面^[6, 39]:①系统在原稳定域内能承受的扰动量,即系统在维持自身功能和结构不变的前提下,能抵御的外部干扰总量;②系统在受到干扰后的自组织的能力(与系统无组织或受外界驱动的组织能力相对);③系统学习与适应能力,适应能力是恢复力的重要组成部分,反映系统承受干扰时的学习与调节能力^[40]。类似地,“恢复力联盟”分别从3个方面理解恢复力:系统保持同样状态前提下能吸收的扰动总量;系统自组织的能力;系统能够建立并增加适应外界干扰的能力^[32]。另外,在生态文献中,恢复力常与“生态系统适应能力”互换使用^[41],Campbell等^[6]对两者进行了区别,认为恢复力是生态系统属性,而适应能力是个体、种群和物种的特征,是某一物种通过基因或表现型的响应而适应环境条件的某一范围^[42]。

3 恢复力的理论基础

恢复力是生态系统从各种环境胁迫和干扰中恢复的绝对能力的一个功能,但恢复力是有限度的,不是所有的生态系统受到干扰之后都能恢复到原有的状态。从物质系统演化的角度来看,在严格意义上生态系统状态转化是不可逆的,恢复力很强的生态系统在受到外界干扰后也会发生改变,无法完全恢复到受干扰前的状态^[39]。在受到干扰后,生态系统具有自组织的能力,通过自组织恢复到原来的状态或进入其他状态。受到干扰的生态系统在很多情况下可能表现出工程恢复力或动态稳定^[43],但是如果外来干扰超过某一阈值,任何生态系统的相对稳定状态都会遭到破坏而进入另一不同的状态;另外,生态系统原有状态下恢复力的丧失导致生态系统状态的转化,常转入不理想和不可逆的状态。生态系统转入其他状态后其恢复力可能增强也可能减弱,但往往不能提供其原有水平的生态系统产品和服务,所以生态系统恢复力并不一定是越高越好^[1, 39];而研究恢复力的目标就是希望使生态系统朝着对人类有利的方向运行^[39],所以在研究中必须注意恢复力估计是基于综合的恢复力分析之上,包括对具体的干扰域的识别和对需要的生态系统服务的社会选择^[23],即恢复力应该是生态系统在某一状态下的恢复力。

3.1 “杯球”模型

生态系统状态变化的“杯球”模型经常被用于描述恢复力概念和强调不同类型恢复力区别^[28]。该模型描述生态系统怎样转入不同的状态或“引力域”,其中“杯”代表生态系统“引力域”,“球”代表生态系统状态,“球”在“杯”中的一系列可能位置分别代表生态系统结构的变异性程度(比如森林生态系统林分年龄结构变化,森林斑块大小大小),单向箭头表示外界对系统的扰动(图1)。较小的干扰会让“球”被迫离开“杯”底移动到“杯”内某一位置,但最终“球”会回到杯底。根据“杯球”模型理论,工程恢复力可以认为是“杯”的形状特征,即杯子边缘的坡度。工程恢复力被定义为“球”回到“杯”底的速度,也被称为生态系统弹性或恢复时间,其测量指标是系统再次回复到平衡稳态(“杯”底)所需的时间^[44]。生态恢复力假设存在多个引力域,在引力域形状发生变化的情况下,或外来干扰导致系统变化超过某一阈值的情况下,系统将发生引力域改变,从而进

入新的生态系统状态;比如,重复出现的火灾、干旱等外来干扰会引起森林生态系统转变为草原生态系统^[45]。生态恢复力被定义为引力域的宽度,即系统在进入另一个引力域的临界状态前所能承受的扰动总量。这两种恢复力概念,假设恢复力是体系的静态属性,即一旦定义,杯子的形状在时间上是固定不变的。但近期也有研究表明引力域是动态和多变的^[28]。

3.2 适应性循环模型

生态系统动态适应性循环模型是另一个描述生态系统恢复力的概念模型^[27]。以 Holling 为首的“恢复力联盟”主张运用适应性循环理论解释和分析社会生态领域的恢复力^[19,46]。适应性循环理论认为生态系统按照如下4个特征阶段演替:崩溃或释放阶段(Ω)、更新与重组阶段(α)、快速生长及开发阶段(r)、保护阶段(K)(图2)。崩溃或释放阶段(Ω)是系统快速崩溃的动态时期,受巨大且不可预料的干扰的影响,某些重要的生态系统属性如组成、结构、功能在这一阶段发生改变甚至丧失,并且资源变得较易获得。资源的突然出现帮助系统进入了重组阶段(α),也为大量新生事物的出现创造了条件,这些新的种群和物种的出现是高度不确定的,如果它们能侵入并适应干扰之后的环境,就能最终定居下来

并成为重组系统的组成部分。释放阶段和重组阶段的持续时间较短,但是系统的重大变化往往发生于这两个阶段,之后其组成、结构等趋于相对稳定,进入另一引力域的新轨道,从而转入生长阶段(r),进入新一轮适应性循环。经过长时间的资源累积和转变,系统由生长阶段进入保护阶段(K),生态系统沿着相对缓慢和可预测的路径演替^[6],该阶段出现新生事物的概率急剧下降,但是系统变得更为复杂和稳定。在整个适应性循环中恢复力变化始终贯穿其中,恢复力随着各阶段的替换表现出不同的水平^[27,39]。新的适应性循环代表了生态系统恢复力的丧失和生态系统向另一引力域的移动,即生态系统状态的转化。初始状态的细微差别可能导致生态系统发展方向的巨大差异,导致多种从快速生长及开发阶段(r)到保护阶段(K)的演替路径^[47],导致生态系统发展的不同步进而产生一系列的生态系统结构的时空差异性。而结构上的多样性对恢复力亦有重要影响,影响到生态系统应对后期干扰的的恢复或重组能力^[6,8]。

目前这两种模型已被广泛应用于恢复力的解释,但两者仍然存在一些不足。根据“杯球”模型,可以看出生态恢复力实际上就是生态系统发生状态转化的阈值条件,而生态系统状态转化存在很多阈值条件,对其逐一研究显然是不可能的。适应性循环理论在一定程度上阐明了恢复力的形成机制,但借助这一理论对恢复力进行定量测量依然非常困难。在这一模型中生态系统状态由一系列稳定域的界限分开,与“球杯”模型中的生态恢复力类似,但确定这些稳定域边界阈值是非常困难的;此外,根据适应性循环理论,测量恢复力需要测定系统目前状态与阈值(或界限)的距离,前者相对容易一些,而后者目前还几乎不可能完成。

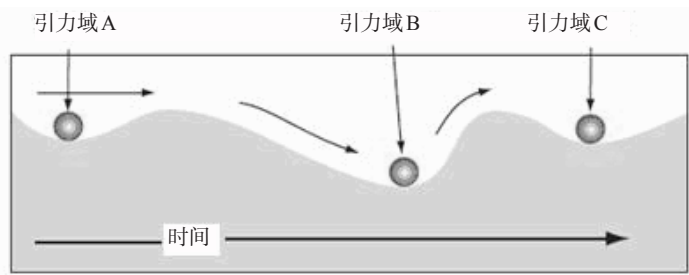


图1 “杯球”模型
Fig.1 “Cup and ball” model

4 恢复力的测量

由于生态系统的多稳态机制,任何外部干扰都可能导致系统状态发生突变而进入管理者不希望的状态,只有通过定量评估才能提取出恢复力的主要影响因子从而为生态系统管理提供依据^[49],所以目前急需对恢复力进行定量研究。国内外的生态学家、经济学家和灾害学家都在尝试将恢复力进行量化研究,目前国

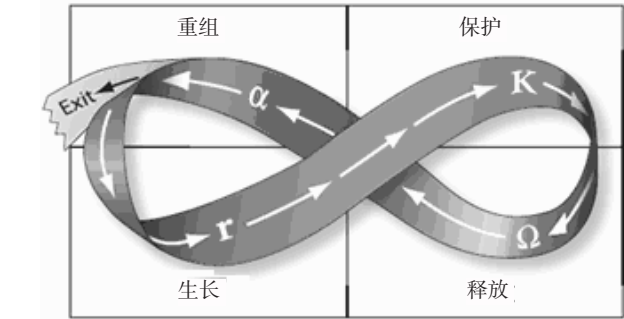


图2 适应性循环
Fig.2 Adaptive cycle

内外学者已经使用的生态系统恢复力研究方法主要包括阈值方法,替代指标法和实验方法。其中,阈值方法在相关文献中应用最为广泛,一般是用系统面临压力时维持结构和功能的能力来测量恢复力^[32,50]。阈值方法一般要求助于计算机模型的帮助,如CENTURY模型和GAP模型^[51],通过这些模型可以估算出生态系统某些关键指标从胁迫状态恢复到稳定状态的时间,即恢复时间(Tr),以及生态系统能够承受的最大胁迫(MS),即生态系统从一种状态到另一状态的临界值,恢复力可表示为 MS/Tr 或 MS/Tr ^[52]。其中,工程恢复力测量指标是系统远离稳定状态的距离或恢复的速率^[53],按照工程恢复力的定义,生态系统的恢复力越大,其在干扰之后恢复到稳定状态的时间越短,所以工程恢复力可用 $1/Tr$ 测量^[54]。生态恢复力则是用生态系统在发生状态转化之前能吸收的最大干扰的强度 MS 测量^[28]。Bennett等对这种早期的阈值途径进行了进一步发展,把时间以及生态阈值是动态或固定的这一考量引入了阈值量测^[13]。

阈值方法必须满足2个假设条件,即生态系统必须表现出替代性稳定状态和能识别关键的控制变量,但这两个假设本身都有缺陷。①假设是生态系统能在被生态阈值分开的不同稳定状态之间非线性地转化,这对多数类型生态系统是成立的^[40,46],但并不是所有生态系统都如此^[55],阈值方法仅适用于被不利环境控制的生态系统,不考虑系统内部或外部的竞争导致的生态系统变化;②假设可以通过分析少数关键变量来理解生态系统动态。并根据关键变量在时间和空间上的周转速率,划分为快变量和慢变量^[17]。但这一方法因为依赖模型中的变量和参数的假设而受限制^[56],这里的一个重要而矛盾的假设就是慢变量被认为控制着整个系统,决定着系统在稳定域中的位置^[46],慢变量值被认为是与恢复力最相关的因子^[57]。另外,该方法忽略了有机体的个体变异性^[31]。

由于生态系统恢复力受诸多因素的影响,需要测定生态系统每个稳定状态的阈值,对其进行直接测量是比较困难的,但可以间接推断^[32]。推断方法之一是在系统中找出与恢复力相关并且可以测定的属性,从中选取恢复力的替代因子作为替代物(surrogate)^[17,23]。恢复力替代物的甄选涉及到恢复力机理的概念^[23],例如生态冗余、响应多样性或生态存储^[58]。选取替代物应首先建立模型,然后参照

模型和具体系统属性逐一筛选。Bennett等^[13]展示了一种利用简单系统模型在案例研究中识别恢复力替代物的方法,通过发展系统模型,建立了识别恢复力替代物的4个步骤:问题界定、反馈过程辨识、系统模型设计、恢复力替代物识别;该研究为恢复力的定量测度提供了经验。此外,高江波等在明确生态系统恢复力基本定义及其影响因子性质的基础上,选择物种多样性、群落覆盖度以及群落生物量对青藏铁路穿越区生态系统恢复力进行定量评估^[5]。

实验方法主要通过人为控制生态系统的外界干扰条件,分析生态系统的恢复过程从而研究恢复力。例如,Whiford等在新墨西哥西南半干旱草原地区进行了野外实验以验证受胁迫的生态系统的恢复力较低这一假说。他们在一口深井附近,通过控制放牧和牲畜践踏等干扰,设计了不同压力梯度,分析了几次干旱情景下,草原恢复状况与距井距离之间呈正相关关系,距井远的草原受干扰小,恢复速度快^[59]。Slocum等在一个盐沼中尝试利用实验性干扰来评估恢复力^[60]。他们通过控制已知胁迫的沉淀物沉积的梯度,施加不同强度的干扰,发现植被的恢复力与沉淀物沉积呈强正相关影响。在毁灭性干扰之后,没有沉积物沉淀的样地的植被不能恢复过来;而在有中等或大量沉积物沉淀的样地,其植被得到迅速恢复;在非毁灭性干扰之后,所有样地的植被都能够恢复原状,其植被恢复速率和沉积物沉淀程度之间亦呈相关关系。他们的研究表明生态系统恢复能力可以作为描述生态系统状态的生物指标,帮助进一步加深对生态系统结构和功能的理解。

综上所述,目前的不同恢复力测量方法均存在着诸多限制。阈值方法受限于其前提假设以及对计算机模型的依赖,适用范围有限,使该方法没有得到进一步发展。替代指标法提出时间不长,目前还处于探索阶段,其可行性和替代指标甄选的合理性都依然有待探讨,但这一方法确实为定量测量恢复力提供了新思路。实验方法受实际条件限制很难推广,而且生态系统组成与过程复杂多样,其可重复性不高。

5 恢复力影响因素

20世纪末以来,大量学者探究了生态系统恢复

力的影响因素,并积累了较多的区域案例。但整体而言,目前对生态系统恢复力影响因素的理解依然有限,缺少一致的观点和表征生态系统恢复力的指标体系^[61],而已有文献中的恢复力指标没得到充分利用^[32]。目前文献中已有的生态恢复力的影响因素及其影响恢复力的机制可归纳如下。

5.1 生物多样性

恢复力是基因多样性、物种多样性、群落或生态系统多样性在不同尺度赋予生态系统自然属性,而生物多样性则是生态系统存在和发展基础^[28]。生态系统停留在稳定范围之内的能力与使系统转入另一状态的缓慢变化有关,Folke等研究表明生物多样性是导致这些缓慢变化的变量之一,主要通过具有主导优势的生物起作用^[40]。目前的共识是生物多样性能够扩散风险并使生态系统在受到干扰后重组成为可能,在生态系统恢复稳定状态的过程中起到至关重要的作用^[62]。但生物多样性在生态系统恢复过程中的作用方向依然存在大量的持续争议^[6]。随着生物多样性的增加,一些研究表明恢复力增长呈正相关关系^[63],其他研究表明随着生物多样性的提高,恢复力的增长逐渐趋缓,其增长曲线逐渐逼近某条渐进线^[64],而也有研究表明随着生物多样性的增加,恢复力并没有增长^[65]。

尽管如此,目前多数学者已经认可了生物多样性对生态系统恢复力的影响,并认为生物多样性通过生物的功能冗余和响应多样性来影响生态系统的恢复能力^[66,67]。但生物的功能冗余或响应多样性不能独立地影响生态系统恢复力,进行恢复力评价时必须分析两者的综合影响。

生态系统内部存在多种物种组合,具有类似功能(比如授粉,生产或分解)的物种的组合即为一个功能群,功能群能够为生态系统提供一定水平的冗余,亦即生物的功能冗余^[68-69]。生态系统对干扰的反应依赖于干扰的特征以及生态系统本身的功能冗余,多组份的复杂生态系统中,不同组份对于同一类干扰的反应是不同的,同一组份对于不同干扰的反应也是不同的^[20]。生态系统在面临环境变化时保持恢复力的能力与物种内个体应对挑战的能力和同一功能群内其他物种在变化的条件下增加其功能的可能性有关。功能群的存在对生态系统功能和恢复力至关重要,这些物种的丧失对生态系统恢复力有明显的消极影响^[67]。生态系统内存在多种形式的功能冗余^[68],功能冗余的作用有以下3

个特点:①在面临物种丧失时,功能冗余通过维持生产力的方式提供恢复力;②功能冗余能赋予系统对疾病和害虫影响的恢复力或抵抗力^[70];③功能冗余能赋予系统对物种丧失,疾病和害虫反应的恢复力,但这并不能弥补其他生态系统服务和产品损失。在没有功能冗余存在的情况下,功能群物种丧失对生态系统的消极影响能达到使生态系统崩溃的程度^[71]。

功能群的多样性有助于维持生态系统结构和功能的恢复力^[72],但是仅靠功能性冗余无法保证生态系统恢复力。并不是所有物种的作用都是同样重要的,其响应具有多样性。Walker构建了一个驱动者和路过者模型,将物种的功能群分成驱动者(drivers)和路过者(passengers)^[72];驱动者是控制生态系统发展变化的关键物种,去除驱动者会导致生态系统发生变动;路过者生活在该生态系统中但不会显著地改变该生态系统,去除路过者对生态系统的整体影响很小。在发生内生性的或外生性变化的情况下,物种的功能会发生转变,路过者可能成为驱动者,生态系统恢复力依赖于驱动者的多样性和作为潜在驱动者的路过者的数量。这些功能群的成员对环境变化有不同的响应,并通过基因、种群和物种表达的响应多样性促进生态系统恢复力。生态系统对干扰的反应形式的多样性是产生生态系统恢复力分析过程中复杂性的根源^[20,73]。

5.2 生态存储

生物多样性意味着可持续的生态系统包含着多种功能群,每个功能群都有许多可替代的同功能物种,功能组内物种、物种间及其与环境之间的动态作用、受到干扰后可能进行重组的结构组合被称为系统的“生态存储”(ecological memory)^[28]。生态存储是生态恢复力的关键成分,其存在意味着生态系统的历史遗产将影响其现在和未来状态^[6];生态系统应对环境变化的恢复力是由其生物和生态资源决定的^[1],不论是自然生态系统还是人工生态系统,保持生态存储是至关重要的。生态存储可分为内部存储和外部存储两部分,随着干扰强度和生态系统结构的不同,两者的相对重要性也不同^[74],但生态系统进行重组既需要出现在目标区内的内部存储也需要出现在干扰区外的外部存储^[28]。

内部存储由可以作为更新中心并允许各物种定居的各种生物学结构(如过火迹地和枯立木)组成,其中的一个重要组成部分就是“生态遗产”,即

在干扰事件中幸存的有机体和有机结构^[75];外部存储为受干扰斑块提供物种来源和支持,包括先锋物种在内的有机体能够从很远的距离传播到受干扰地区并定居下来^[75]。生态系统在受到干扰之后,多数都有有机体幸存,虽然并不是所有的幸存者都能够持续存在,但很多确实继续存在。

要评价生态系统恢复能力,首先需要了解其内部存储与外部存储的种类、数量、分布以及它们可能起到的作用。生态系统面积对生态系统恢复力有很大影响。比如,森林生态系统恢复力受到森林生态系统的空间大小和周边景观的状况和特征等影响,一般而言,森林生态系统越大,破碎度越小,其恢复力越大^[1]。Pickett等认为自然保护区设计应基于“最小动态面积”,即具有应对干扰,能够自我恢复,维持其内部重新趋于稳定功能最小面积^[76]。随着空间面积的逐渐缩小,快速重组的内部存储会变得滞后与不足,它们会逐渐依赖于周围景观的斑块,即外部存储。在破碎化程度高和集约经营的景观中,外部存储更少,使重组的时间变得更长,说明恢复力下降,生态系统发生突变的可能性增加。在斑块内,主要生态过程可被看作是“集结规则”^[77],如促进更新,竞争和营养相互作用,它们决定了哪些物种在干扰过后快速繁衍。

内部存储和外部存储所关注的分别是斑块内和斑块间不同的动态生态过程^[74]。在斑块内,主要生态过程可以被看作是“集结规则”^[77],如促进更新,竞争和营养相互作用,它们决定了哪些物种在干扰过后快速繁衍。斑块间,主要生态过程是定居物种在景观斑块间的散播;Loreau等注意到地区物种丰度的重要性,外来物种迁入能提高生态系统对变化的适应性^[78],导致生态系统发生基型和表现型的反应,适应性的累积使系统的恢复力提高成为可能。在后一种情况下那些影响物种迁入的因素,如到种源的距离、物种的生活史策略等对于一个斑块的重组方式是至关重要^[74]。例如,早期演替阶段与晚期演替阶段的物种有截然不同的扩散方法;而且有研究表明部分植物的种子是受限散播的^[79],系统连接度(内部物种直接的连接)的提高能增加系统的抵抗力,但会降低系统的恢复力^[80]。

5.3 生境条件

生态演替受当地生境条件和景观背景的强烈影响^[81]。例如,受干扰区具有空间异质性,在很多存活有机体聚集或微观生境特别好(比如水热条件

适宜的地区)的地方恢复最快^[75]。另外,局地水平上的恢复力依靠整个区域维持水分存储和养分循环的能力,所有这些属性受到土壤流失和生态系统结构变化的威胁,所以对变化有物理抵抗力的土壤对提高恢复力具有重要作用^[82]。此外,恢复力的丧失可能是由功能群的丧失和环境变化引起的,一般认为受胁迫生态系统比不受胁迫生态系统恢复力更小。干扰能改变局地的物种组成和丰富度^[83],而多重干扰的复合效应更加需要加以关注^[6]。如果生态系统不能在干扰发生之间得到恢复,恢复力将会因为生态存储(如种子库)的丧失而削弱^[50]。干扰对生态系统恢复力的影响主要受干扰频率和干扰范围两方面影响^[20]。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;如果干扰频度大于恢复时间,而且干扰范围较大,则生态系统不容易恢复^[84]。

5.4 气候

气候主要是通过中长期的温度、辐射和湿度影响光合作用和呼吸作用速率以及其它植物生理过程^[85]。在热量和辐射状况足够支持植物生长的条件下,光合作用速率与水分可获得性成比例。而保持湿度恒定,呼吸分解速率和温度成比例,一般地温度每上升一摄氏度,生物化学过程速率将增加一倍。气候和天气状态也直接影响着生态系统的短期过程,比物种迁徙^[27]。

另外水分还是生态系统类型的主要决定因素之一。多数证据表明热带森林生态系统对气候变化没有很强的恢复活力,尤其是应对降水减少和干旱增加的恢复能力相对较弱^[86]。而全球气候变化导致气温升高,改变太阳辐射和降水条件,当气候条件变化超出生物所能够承受的范围时,将导致生态系统发生剧烈变化^[87]。

5.5 人类活动

人类是生态系统的自然组成部分这一说法一直存在争议^[88],但是人类活动确实改变了生态系统恢复力,人类干扰的累积效应对生态系统结构和动态具有深远影响。人类活动引起的生态系统急剧变化的例子包括半干旱牧草地的木本植物入侵^[89],湖泊富营养化^[31]等。Strickland等借鉴由恢复力联盟提出的恢复力评价方法调查研究了保护区旅游对当地群落的影响^[90]。人类活动对森林生态系统的主要影响包括森林面积的减少、生境破碎化、土壤退化、生物量和相关的碳汇耗竭、物种丧失、物种

引入及其级联效应,比如火灾风险增加等^[91]。一般地原生森林比次生森林相比更富有恢复力,比如 Sakai 等研究表明过火和森林管理通过生境破碎化、退化和水分情况变化等降低了森林抵抗入侵的能力和恢复力^[92]。

5.6 生产力

生产力对恢复力影响目前依然存在争论^[64]。一些研究者试图用数学分析的方法定义恢复力和初级生产力之间的关系^[33]。Moore 等的模型分析发现生态系统恢复力与生产力呈正相关关系,这一结论被称为“恢复力-生产力假说”,假说表明在一定的干扰下,高生产力的系统比低生产力的系统恢复的好,即生产力越高的生态系统,越富有恢复活力,在扰动中恢复的更快^[93]。而 Stone 等的研究结果表明恢复力与生产力的关系并不是简单的线性关系,很大程度上依赖于生态系统的内在非线性和非稳定状态特征^[64]。此外,其他文献中已经报道的数值模型^[33]都没显示出任何稳定性(恢复力)与生产力之间的一般性关系,未发现任何“恢复力-生产力假说”的证据。

总之,目前对影响恢复力的因素的理解非常有限而且充满争议。对哪些因素影响恢复力以及这些因素如何影响恢复力目前都没有公认的结论,虽然生物多样性的重要性得到了认同,但其对恢复力的影响也充满争议。冗余理论为解释生物多样性对恢复力的影响提供了可能,不同生物在生态系统中的功能作用和重要性等是不同的,而传统的生物多样性指数的研究方法在这些方面已不适用。生态存储为解释恢复力的产生机制提供了可能,但生态存储的具体组成部分以及如何对其定量计算依然有待深入研究;对生态存储与生物多样性的关系、两者作用的尺度等研究也相对较少。对于生境条件、气候和人类活动等的作用,目前依然很少对其进行定量研究;而对生产力与恢复力的关系,“恢复力-生产力假说”并未得到广泛认为,实际上生产力和恢复力都是生态系统的属性,两者都受到某些相同的生态系统属性(如生物多样性)的影响,两者之间应该存在比线性关系更为复杂的联系。

6 讨论与展望

恢复力这一概念在经济政策和环境管理方面的价值已为大家所接受和认可,但恢复力研究仍滞

留于概念的争议及案例分析的层面,生态系统恢复力研究尚缺乏科学统一和可操作的定义,且多为理论性分析,定量测度相对较少,有很多问题依然待深入研究,比如尺度问题,生态系统状态界定问题以及恢复力评价的定量问题等。

6.1 尺度问题

尺度是复杂系统科学和恢复力理论的重要贡献之一,跨尺度的生态过程交互作用对生态系统恢复力的维持非常重要。目前恢复力定量测量中对尺度的考虑依然不足,极少体现出生态过程的尺度性。不同生态过程发生在不同尺度上,比如微观尺度,林分尺度,流域尺度和景观尺度;此外,生态系统所遭受的干扰也具有明显的尺度性,作为生态系统对干扰的一种响应能力,恢复力也具有尺度性。恢复力研究中必须选择合适的时空尺度,以便于数据收集和结果分析;在未来的恢复力研究中可以选择林分尺度等属性比较一致的单元作为大范围内恢复力研究的基本单元,但针对不同类型的生态系统如何选择合适的研究尺度依然有待探讨。

6.2 状态界定

恢复力研究应该基于综合分析之上,包括对人类社会需要的生态系统服务的选择和生态系统在某一状态下所受干扰的分析。生态系统恢复力研究必须考虑生态系统所受到的干扰,因为生态系统如果遭遇毁灭性打击而完全崩溃,在理论上就没有恢复的可能性;对这种毁灭性打击的量化是探讨恢复力的前提条件,但目前缺乏相关研究。此外,多数生态系统存在不同的潜在状态,不同状态下生态系统提供服务的能力不同,其恢复力也相应不同;而研究恢复力的最终目标是为生态系统管理提供参考信息,以期使生态系统朝着能够提供人类所需生态系统服务的方向发展,所以未来的恢复力研究需要考虑生态系统状态以及不同状态下提供的生态系统服务,以便更好地为生态系统管理服务。

6.3 测量方法

目前恢复力的定量研究依然非常薄弱,很少有学者提出合理和通用的综合评估模型与评估指数。已有研究还不能准确地确定什么因素影响恢复力大小以及这些因素多大程度上影响恢复力大小。利用恢复力替代物的方法为恢复力量化研究提供了思路,但针对影响恢复力变化的因素、其驱动机理等研究还相对甚少。Brand 等总结了 3 种可能的恢复力测量方法^[23]:①经验性地估算远离阈

值的控制变量的恢复时间,对其外推插值;②检测处在阈值附近的快变量的标准差;③重复对一个具体生态系统的不确定性的统计测量。但这些方法在生态系统恢复力研究中还没有得到广泛验证,依然有待深入探讨。与这些方法相比,传统的综合评价法能够通过将多个评价指标的原始数据用某种统计方法构造成一个综合性指标,从而对生态系统恢复力得出一个全面的整体性的评价。目前文献中已经记录了很多恢复力的影响因素,可以利用恢复力的影响因素建立指标体系,而利用遥感数据和地面观测资料相结合为获取大范围内恢复力的影响因素数据提供了可能的途径,所以在未来恢复力研究中综合评价法更有前景。但大多数生态系统的恢复力都是由很多影响因素共同决定的,如何选择变量以及确定变量的权重等一系列问题依然需要继续研究。

参考文献

- [1] Thompson I, Mackey B, McNulty S, et al. Forest Resilience, Biodiversity, and Climate Change. A synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal. Technical Series no. 43, 2009.
- [2] 刘婧, 史培军, 葛怡, 等. 灾害恢复力研究进展综述. 地球科学进展, 2006, 21(2): 211-218.
- [3] Ludwig D, Hilborn R, Walters C. Uncertainty, resource exploitation, and conservation: Lessons from history. *Science*, 1993, 260(5104): 17-36.
- [4] Carpenter S R, Defries R, Dietz T, et al. Millennium ecosystem assessment: Research needs. *Science*, 2006, 314(5797): 257-258.
- [5] 高江波, 赵志强, 李双成. 基于地理信息系统的青藏铁路穿越区生态系统恢复力评价. 应用生态学报, 2008, 19(11): 2473-2479.
- [6] Campbell E M, Saunders S C, Coates K D, et al. Ecological resilience and complexity: A theoretical framework for understanding and managing British Columbia's forest ecosystems in a changing climate. British Columbia, Ministry of Forests and Range, Forest Science Program Technical Report 055. Victoria, British Columbia, 2009.
- [7] Fischer J, Peterson G D, Gardner T A, et al. Integrating resilience thinking and optimisation for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, 24(10): 549-554.
- [8] Chapin F S, Kofinas G P, Folke C, et al. Resilience-Based stewardship: Strategies for navigating sustainable pathways in a changing world. *Principles of Ecosystem Stewardship*, 2009: 319-337.
- [9] Millar C I, Stephenson N L, Stephens S L. Climate change and forests of the future: Managing in the face of uncertainty. *Ecological Applications*, 2007, 17(8): 2145-2151.
- [10] 葛怡, 史培军, 徐伟, 等. 恢复力研究的新进展与评述. 灾害学, 2010, 25(3): 119-129.
- [11] Carpenter S R, Leavitt P R. Temporal variation in a paleolimnological record arising from a trophic cascade. *Ecology*, 1991, 72(1): 277-285.
- [12] Levin S A. The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology*, 1992, 73(6): 1943-1967.
- [13] Bennett E M, Cumming G S, Peterson G D. A systems model approach to determining resilience surrogates for case studies. *Ecosystems*, 2005, 8(8): 945-957.
- [14] Cumming G, Barnes G, Perz S, et al. An exploratory framework for the empirical measurement of resilience. *Ecosystems*, 2005, 8(8): 975-987.
- [15] Suding K N, Ashton I W, Bechtold H, et al. Plant and microbe contribution to community resilience in a directionally changing environment. *Ecological Monographs*, 2008, 78(3): 313-329.
- [16] Carpenter S, Cottingham K. Resilience and restoration of lakes. *Conservation Ecology*, 1997, 1(1): 2-3.
- [17] Walker D S, Salt D A. Resilience Thinking: Sustaining Ecosystems and People in a Changing World. Washington, D.C.: Island Press, 2006.
- [18] Scheffer M, Brock W, Westley F. Socioeconomic mechanisms preventing optimum use of ecosystem services: An interdisciplinary theoretical analysis. *Ecosystems*, 2000, 3(5): 451-471.
- [19] Holling C S. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, 4: 1-23.
- [20] Pimm S L. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 1984, 307(5949): 321-326.
- [21] Folke C, Carpenter S R, Walker B, et al. Resilience thinking: integrating resilience, adaptability and transformability. *Ecology and Society*, 2010, 15(4): 20.
- [22] 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.
- [23] Brand F. Critical natural capital revisited: Ecological resilience and sustainable development. *Ecological Economics*, 2009, 68(3): 605-612.
- [24] Handmer J W, Dovers S R. A typology of resilience: Re-

- thinking institutions for sustainable development. *Organization & Environment*, 1996, 9(4): 482-511.
- [25] Gunderson L H, Walters C J. *Resilience and the Behavior of Large-scale Systems*. Washington, D.C: Island Press, 2002.
- [26] Adger W N, Hughes T P, Folke C, et al. Social-ecological resilience to coastal disasters. *Science*, 2005, 309(5737): 1036-1039.
- [27] Gunderson L, Holling C. *Panarchy Synopsis: Understanding Transformations in Human and Natural Systems*. Washington, D.C.: Island Press, 2002.
- [28] Gunderson L H. Ecological resilience-in theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2000, 31: 425-439.
- [29] Kerr L, Cadrin S, Secor D. The role of spatial dynamics in the stability, resilience, and productivity of an estuarine fish population. *Ecological Applications*, 2010, 20(2): 497-507.
- [30] Walker B. *Is Succession a Viable Concept in African Savanna Ecosystems?* New York, USA: Springer-Verlag, 1981: 431-447.
- [31] Grimm V, Wissel C. Babel, or the ecological stability discussions: An inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*, 1997, 109(3): 323-334.
- [32] Carpenter S R, Walker Brian, J. Marty anderies, nick abel. from metaphor to measurement: Resilience of what to what?. *Ecosystems*, 2001, 4(8): 765-781.
- [33] Deangelis D. *Dynamics of Nutrient Cycling and Food Webs*. London: Kluwer Academic Pub, 1992.
- [34] Norris F, Stevens S, Pfefferbaum B, et al. Community resilience as a metaphor, theory, set of capacities, and strategy for disaster readiness. *American Journal of Community Psychology*, 2008, 41(1): 127-150.
- [35] Hughes T P, Graham N a J, Jackson J B C, et al. Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25(11): 633-642.
- [36] Klein R J T, Marion J S, Goosen H, et al. Resilience and vulnerability: Coastal dynamics or Dutch dikes?. *The Geographical Journal*, 1998, 164(3): 259-268.
- [37] Drever C R, Peterson G, Messier C, et al. Can forest management based on natural disturbances maintain ecological resilience?. *Canadian Journal of Forest Research*, 2006, 36(9): 2285-2299.
- [38] Berkes F, Folke C. *Linking Social and Ecological Systems: Management Practices and Social Mechanisms for Building Resilience*. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.
- [39] 孙晶, 王俊, 杨新军. 社会-生态系统恢复力研究综述. *生态学报*, 2007, 卷(12): 5372-5381.
- [40] Folke C, Carpenter S, Walker B, et al. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2004, 35(1): 557-581.
- [41] Puettmann K J, Coates K D, Messier C C. *A Critique of Silviculture: Managing for Complexity*. Island Press, 2008.
- [42] Dobzhansky T. *Adaptness and fitness//Lewontin R C. Population Biology and Evolution*. Syracuse, New York: Syracuse Univ. Press, 1968: 109-121.
- [43] Norden N, Chazdon R L, Chao A, et al. Resilience of tropical rain forests: Tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters*, 2009, 12(5): 385-394.
- [44] Holling C S. Engineering resilience versus ecological resilience//Schulze P. *Engineering within ecological constraints*, 1996: 31-43.
- [45] Macdougall A S, Turkington R. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems?. *Ecology*, 2005, 86(1): 42-55.
- [46] Walker B, Holling C S, Carpenter S R, et al. Resilience, adaptability and transformability in social-ecological systems. *Ecology and Society*, 2004, 9(2): 5.
- [47] Campbell E M, Antos J A. Postfire succession in *Pinus albicaulis*-*Abies lasiocarpa* forests of southern British Columbia. *Botany*, 2003, 81(4): 383-397.
- [48] Peterson G D. Contagious disturbance, ecological memory, and the emergence of landscape pattern. *Ecosystems*, 2002, 5(4): 329-338.
- [49] Scheffer M, Carpenter S, Foley J A, et al. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 2001, 413(6856): 591-596.
- [50] Peterson G. Contagious disturbance, ecological memory, and the emergence of landscape pattern. *Ecosystems*, 2002, 5(4): 329-338.
- [51] Rapport D J, Costanza R, McMichael A J. Assessing ecosystem health. *Trends in Ecology & Evolution*, 1998, 13(10): 397-402.
- [52] 肖风劲, 欧阳华. 生态系统健康及其评价指标和方法. *自然资源学报*, 2002, 17(2): 203-209.
- [53] Ludwig D B, Walker, Holling C S. Sustainability, stability, and resilience. *Conservation Ecology*, 1997, 1(1): 27.
- [54] Mitchell R J, Auld M H D, Le Duc M G, et al. Ecosystem stability and resilience: a review of their relevance for the conservation management of lowland heaths. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2000,

- 3(2): 142-160.
- [55] Schröder A, Persson L, De Roos A M Direct experimental evidence for alternative stable states: A review. *Oikos*, 2005, 110(1): 3-19.
- [56] Schmitz O J. Combining field experiments and individual based modeling to identify the dynamically relevant organizational scale in a field system. *Oikos*, 2000, 89(3): 471-484.
- [57] Gunderson L H, Walters C J. Resilience in wet landscapes of Southern Florida//Gunderson L H, Pritchard L. Resilience and the Behavior of Large-scale Systems. Washington, D C: Island Press, 2002.
- [58] Nyström M. Redundancy and response diversity of functional groups: Implications for the resilience of coral reefs. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 2006, 35(1): 30-35.
- [59] Whitford W G, Rapport D J, Desoyza A G. Using resistance and resilience measurements for 'fitness' tests in ecosystem health. *Journal of Environmental Management*, 1999, 57(1): 21-29.
- [60] Slocum M G, Mendelssohn I A. Use of experimental disturbances to assess resilience along a known stress gradient. *Ecological Indicators*, 2008, 8(3): 181-190.
- [61] Gibbs, Mark T. Resilience: What is it and what does it mean for marine policymakers?. *Marine Policy*, 2009, 33(2): 322-331.
- [62] GLFC. Testing new methods for assessing forest resilience and sustainability in the boreal forest. GLFC e-Bulletin Issue 10, Summer 2010.
- [63] Tilman G D. Plant Dominance Along an Experimental Nutrient Gradient. *Ecology*, 1984, 65(5): 1445-1453.
- [64] Stone L, Gabric A, Berman T. Ecosystem resilience, stability, and productivity: Seeking a relationship. *The American Naturalist*, 1996, 148(5): 892-903.
- [65] Lepš J, Osbornová-Kosinová J, Rejmánek M. Community stability, complexity and species life history strategies. *Plant Ecology*, 1982, 50(1): 53-63.
- [66] Peterson G, Allen C R, Holling C S. Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems*, 1998, 1(1): 6-18.
- [67] Elmqvist T, Folke C, Nyström M, et al. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, 1(9): 488-494.
- [68] Hooper D U. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.*, 2005, 75(1): 3-35.
- [69] Scheffer M, Carpenter S R. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution*, 2003, 18(12): 648-656.
- [70] Pautasso M, Holdenrieder O, Stenlid J. Susceptibility to Fungal Pathogens of Forests Differing in Tree Diversity. *Forest Diversity and Function*. Springer, Berlin Heidelberg, 2005: 263-289.
- [71] Chapin F S, III, Walker B H, Hobbs R J, et al. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*, 1997, 277(5325): 500-504.
- [72] Walker B. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology*, 1995, 9(4): 747-752.
- [73] Ives A R, Carpenter S R. Stability and diversity of ecosystems. *Science*, 2007, 317(5834): 58-62.
- [74] Bengtsson J, Angelstam P, Elmqvist T, et al. Reserves, resilience and dynamic landscapes. *Ambio*, 2003, 32(6): 389-396.
- [75] Franklin J F, Macmahon J A. Messages from a Mountain. *Science*, 2000, 288(5469): 1183-1185.
- [76] Pickett S T A, Thompson J N. Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biological Conservation*, 1978, 13(1): 27-37.
- [77] Weiher E P K. Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats. New York: Cambridge University Press, 1999.
- [78] Loreau M A, Downing M, Emmerson A, et al. A New Look at the Relationship between Diversity and Stability. Oxford, UK, New York: Oxford University Press, 2002.
- [79] Ehrlén J, Eriksson O. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology*, 2000, 81(6): 1667-1674.
- [80] Mumby P J, Hastings A. The impact of ecosystem connectivity on coral reef resilience. *Journal of Applied Ecology*, 2008, 45(3): 854-862.
- [81] Moral R, Wood D M. Early primary succession on the volcano Mount St. Helens. *Journal of Vegetation Science*, 1993, 4(2): 223-234.
- [82] Tongway L. The Nature of Landscape Dysfunction in Rangelands. Collingwood, Australia: CSIRO Publishing, 1997.
- [83] Owen L, Petchey K J G. Effects on ecosystem resilience of biodiversity, extinctions, and the structure of regional species pools. *Theoretical Ecology*, 2009, 2(3): 177-187.
- [84] 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.
- [85] Kueppers L M, Snyder M A, Sloan L C, et al. Seasonal temperature responses to land-use change in the western United States. *Global and Planetary Change*, 2008, 60(3-4): 250-264.

- [86] IPCC. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- [87] Spittlehouse D L. Integrating climate change adaptation into forest management. *Forestry Chronicle*, 2005, 81(5): 691-695.
- [88] Are S. Serengeti II: Dynamics. Management and Conservation of an Ecosystem. 1995: 665.
- [89] Walker B, Langridge J, Mcfarlane F. Resilience of an Australian savanna grassland to selective and non-selective perturbations. *Australian Journal of Ecology*, 1997, 22 (2): 125-135.
- [90] Strickland Munro J K, Allison H E, Moore S A. Using resilience concepts to investigate the impacts of protected area tourism on communities. *Annals of Tourism Research*, 2010, 37(2): 499-519.
- [91] Gerwing J J. Degradation of forests through logging and fire in the eastern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 2002, 157(1-3): 131-141.
- [92] Sakai A K, Allendorf F W, Holt J S, et al. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2001, 32(1): 305-332.
- [93] Moore J C, De Ruiter P C, Hunt H W. Influence of productivity on the stability of real and model ecosystems. *Science*, 1993, 261(5123): 906-908.

Review of Ecosystem Resilience Research Progress

YAN Haiming, ZHAN Jinyan, ZHANG Tao

(State Key Laboratory of Water Environment Simulation, School of Environment,
Beijing Normal University, Beijing 100875, China)

Abstract: Due to the climate change and human activities, the global ecosystem has changed significantly, which leads to the decline of ecosystem resilience at the regional and even global scale and constrains the sustainable development of ecosystems. The question about how to maintain the sustainable development of ecosystems and reduce the influence of uncertainties has aroused great concern from the academic community and people from all walks of life. A theory based on ecosystem resilience has provided a framework for solving these problems for the ecosystem resilience provides measures to alleviate the ecosystem deterioration. Although the significance of the concept of ecosystem resilience in management has been widely accepted, the research on ecosystem resilience still remain stagnant in the mode of the conceptual analysis and case studies and there is still no consensus on the concept of ecosystem resilience. Previous researches are generally theoretical analyses and even fewer researchers have quantitatively measured ecosystem resilience. The quantitative measurement of ecosystem resilience has become the key step and breakthrough point for further exploration of the ecosystem resilience. This paper reviewed the development process of the concept of ecosystem resilience and illustrated current viewpoints on the concept, meaning and properties of ecosystem resilience. The current theories of ecosystem resilience were stated and some attempts of quantitative measurement of ecosystem resilience were discussed. This paper also summarized the influencing factors of ecosystem resilience that have been found in relevant researches, and their influencing mechanism was also analyzed. Finally the future research were perspected.

Key words: ecosystem resilience; stability; engineering resilience; ecological resilience; adaptive cycle; resilience alliance

本文引用格式:

闫海明, 战金艳, 张韬. 生态系统恢复力研究进展综述. *地理科学进展*, 2012, 31(3): 303-314.