

DOI: 10.20103/j.stxb.202505281330

徐光华, 杨俊杰, 李国庆. 生态稳定性概念的理论重构——对抵抗力、耐受力 and 恢复力的界定. 生态学报, 2026, 46(4): 2149-2162.

Xu G H, Yang J J, Li G Q. Reconceptualization of ecological stability: defining resilience, tolerance, and resistance. Acta Ecologica Sinica, 2026, 46(4): 2149-2162.

# 生态稳定性概念的理论重构

## ——对抵抗力、耐受力和恢复力的界定

徐光华<sup>1</sup>, 杨俊杰<sup>2</sup>, 李国庆<sup>3,\*</sup>

1 浙江农林大学暨阳学院, 诸暨 311800

2 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

3 西北农林科技大学水土保持科学与工程学院, 杨凌 712100

**摘要:** 生态稳定性概念的科学界定具有重要理论价值与实践指导意义。然而, 受其内在复杂性的制约以及长期存在的术语混用, 学界迄今未能就该概念的内涵达成共识。研究认为, 生态稳定性概念可分为现象(恒常性)与机制(持久性)两个方面, 前者包括状态同一性、数值同一性、类型同一性等多个层面, 后者则可解构为抵抗力、耐受力与恢复力等多个维度。为合理、一致地界定这些概念, 需构建统一的系统性范畴框架。现有框架基于动力系统理论, 虽能有效界定恢复力和耐受力, 但将环境简化为黑箱的处理方式, 使其难以有效表达抵抗力机制的本质特征。生态单元在某种程度上是与其环境共演化的, 这要求人们超出单一的“动力系统”的视角, 将系统的对外调控功能也纳入考虑。基于这一理念, 本研究通过区分间接环境和直接环境, 将动力系统框架扩展为双重耦合框架: 第一重是生态单元自身内部的相互作用; 第二重则是生态单元对环境中介过程的调控作用。环境扰动被解析为三类作用模态: 通过中介过程起效的外部间接扰动、作用于系统参数的表面扰动, 以及直接影响系统状态的穿透式扰动。相应的维稳机制分别为抵抗力(对外部中介过程的调控)、耐受力(对直接环境胁迫的容忍)和恢复力(对状态偏离的修复)。这一框架可深化对生态稳定性概念的理解, 也为“复杂性-稳定性”论题提供了新的思路。而要彻底揭示生态稳定性的复杂内涵, 仍有待于发展新的框架以进一步界定可塑性、适应性、再生-发育等其他机制。

**关键词:** 持久性; 抵抗力; 耐受力; 恢复力; 双重耦合框架; 复杂性-稳定性

## Reconceptualization of ecological stability: defining resilience, tolerance, and resistance

XU Guanghua<sup>1</sup>, YANG Junjie<sup>2</sup>, LI Guoqing<sup>3,\*</sup>

1 Jiyang College of Zhejiang Agriculture and Forestry University, Zhuzi 311800, China

2 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

3 College of Soil and Water Conservation Science and Engineering, Yangling 712100, China

**Abstract:** Scientifically defining ecological stability holds significant theoretical value and practical guidance. However, due to its inherent complexity and the long-standing misuse of terminology, the academic community has yet to reach a unified definition of its connotation. This study posits that the concept of ecological stability can be divided into two aspects: phenomena (constancy) and mechanisms (persistence). The former includes multiple levels such as state identity, numerical identity, and type identity, while the latter can be decomposed into several dimensions, including resistance, tolerance, and resilience. To reasonably and consistently define these concepts, it is necessary to construct a unified systematic framework. Although the framework based on dynamical systems theory can effectively define resilience and

基金项目: 浙江农林大学暨阳学院人才启动项目(RQ1911F10)

收稿日期: 2025-05-28; 网络出版日期: 2025-11-13

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liguoqing@nwsuaf.edu.cn

tolerance, its approach of simplifying the environment into a black box makes it difficult to effectively express the essential characteristics of the resistance mechanism. Ecological units co-evolve with their environments to some extent, necessitating a perspective that transcends a pure “dynamical system” view by integrating the system’s external functionality. Based on this idea, this study distinguishes between indirect and direct environments, expanding the dynamical systems framework into a dual-coupling framework; the first level involves internal interactions within the ecological unit, and the second level involves the regulations of the ecological unit on environmental intermediary processes. Environmental disturbances are categorized into three operational modes: external indirect disturbances through intermediary processes, surface disturbances affecting system parameters, and penetrative disturbances directly impacting system states. Corresponding stabilization mechanisms are resistance (regulation of external intermediary processes), tolerance (toleration of direct environmental stress), and resilience (restoration of state deviations). This framework deepens our understanding of the concept of ecological stability and provides new perspectives for the ‘complexity-stability’ debate. Fully revealing the complex connotations of ecological stability still relies on developing new frameworks to further define other stabilization mechanisms, including plasticity, adaptability, and regeneration-development.

**Key Words:** persistence; resistance; tolerance; resilience; dual-coupling framework; complexity-stability

人类的生存和福祉依赖于清洁水源、气候调节、水土保持、疾病控制等生态系统服务,而支撑这些服务的基础是生态系统本身结构和功能的完整性。近年来,全球各尺度生态系统所受的冲击日益加剧<sup>[1-2]</sup>,这使得生态系统的自我维系能力受到了学者与政策制定者的越来越高的重视<sup>[3-5]</sup>。然而,生态稳定性概念的内涵却一直含混不清,充满矛盾<sup>[6-8]</sup>。早在 1970 年代,Noy-Meir<sup>[9]</sup>就认为生态稳定性概念的定义中存在混淆,并对其统一性提出了质疑。到了 1990 年代,Grimm 和 Wissel<sup>[10]</sup>从文献中搜集到关于稳定性的 163 个定义、70 个不同的概念和 40 多种度量方式,并将其称为“整个生态学中最模糊的术语之一”。而直到最近,学界仍远未能就其含义达成一致<sup>[5,11-12]</sup>。这一现象根本上源于这一概念所固有的复杂性,而不同学者和学派各自独立地提出相关术语,则加剧了矛盾和混乱<sup>[11]</sup>。

多数学者认同稳定性是个多维度的概念,但是对于具体包含哪些维度却一直争论不断<sup>[3,13-14]</sup>。例如,Orians<sup>[15]</sup>认为稳定性包含恒常性、抗干扰性、干扰后返回稳定状态的速率、可恢复到稳定状态的区域大小、稳定的极限环和轨迹稳定性。Pimm<sup>[16]</sup>将其归为 5 个组成部分:渐近稳定性、可变性、持久性、抵抗力和弹性。Grafton<sup>[17]</sup>则认为至少包括三个主要特征:抵抗力、恢复性和稳健性。

本文拟对生态稳定性概念进行系统性梳理,努力澄清其中的含混之处,以推动这一领域的发展。主要内容如下:首先,对这一概念的内涵进行深入剖析,厘清不同现象与机制的区别,以及维稳机制之间的层次关系等;其次,阐述如何基于动力系统框架一致地界定恢复力和耐受力机制;然后,指出该框架存在的不足使其能处理的干扰类型受限,且难以界定抵抗力机制;接着,将动力系统框架扩展为双重耦合框架,为抵抗力机制的界定提供一个合理方案;最后,就抵抗力机制与兼容机制的关系、其在“复杂性-稳定性”论题中的可能应用,以及一些其他维稳机制进行了简要探讨。

## 1 生态稳定性概念的剖析

### 1.1 现象与机制的区分

区分现象与机制是深入理解生态稳定性概念的前提<sup>[12,18]</sup>,然而很多文献混淆了这两个层面(如:<sup>[10,15-16]</sup>)。稳定性首先意味着生态单元(例如种群、群落、生态系统等<sup>[19]</sup>)某种意义上的恒常性或不变性。这种相对恒定的属性往往用“同一性”来表达<sup>[20-21]</sup>,表示其关键组成部分、交互和时空连续性得到维持<sup>[22-23]</sup>。对于给定生态单元,可区分出多种不同程度的同一性。例如,Grimm 和 Wissel<sup>[10]</sup>将其归纳为 3 种不同类型:(i)相对于某种参考状态或动态保持基本不变;(ii)暂时干扰后返回参考状态;(iii)系统作为可识别

实体(而非针对某个特定参考状态),在考察的时间尺度范围内得以维持。Delettre<sup>[18]</sup>则区分了4种不同程度的同一性:(i)邻域状态同一性是最严格意义上的不变,即系统的状态随着时间保持基本不变;(ii)全局状态同一性表示系统关键变量的变化不超出阈值划定的区间;(iii)数值同一性是指实体在其生命周期中必然与自身具有的等价关系;(iv)类型同一性是最广泛意义上的不变性,它甚至允许系统暂时性毁灭,只要重建后的新系统的基本组分与原系统相同,即可将其视为原系统的延续。

其次,由于生态单元总是处于各式各样的环境扰动之中,其之所以能维持恒常,是因为背后维稳机制的作用<sup>[13,18,24]</sup>。也就是说,恒常性是维稳机制的结果<sup>[25-26]</sup>。一个生态单元的维稳机制统指其内部各要素之间及其与周边环境相互作用所表现出的整体反馈模式,使得其能够有效地应对各种干扰,可称之为持久性。而从持久性中可区分出各种具体机制,包括抵抗力、恢复力<sup>[27-29]</sup>、耐受力<sup>[30]</sup>、适应性<sup>[31]</sup>、再生性<sup>[32]</sup>等。

于是,前述的稳定性概念的多维度性也可被解释为:现象和机制都存在多个不同维度,且各类维稳机制与同一性之间存在着对应关系(图1)。

### 1.2 各具体维稳机制间的区分

首先,不同的维稳机制是针对不同的同一性以及干扰而言的,对于同一干扰不宜定义两种维稳机制,否则易引起混淆。例如,在很多文献中,抵抗力被定义为生态单元在干扰过程中保持原状的能力,而恢复力定义为在干扰过后生态单元恢复原状的能力<sup>[27]</sup>。该定义的问题在于,恢复力机制在干扰过程中是否也发挥作用?如果有,那么如何辨别这两种机制?为解决这一困境,要么将抵抗力视作是一种瞬时的恢复力(如:<sup>[33]</sup>),要么就将干扰类型限定为脉冲式,从而认为恢复力来不及发挥作用而可忽略不计(这是大多数实证研究中的做法)。但本文认为,可通过对干扰加以合理区分和界定,来消除这种含混性。

其次,将维稳机制区分为不同层次将使概念更易于理解。例如,恢复力机制直接作用于系统向参考状态的回归,而耐受力机制则通过保障恢复力机制而间接起作用。一些研究中则未做出这样的区分,而是作为同一种机制处理(如:<sup>[34]</sup>)。

第三,在某些情形中,机制还可以继续细分为若干子机制。例如恢复力可分为工程韧性和生态韧性<sup>[35]</sup>,分别描述生态单元在面对局部扰动和大范围扰动时的不同反应(图1)。

### 1.3 机制与指标的区分

机制本身是指系统中各要素间相互作用构成的一种总体行为模式,它往往表现为动力学方程的形式,或者通过一些隐喻的手法加以形象化表达。而指标则是对现象或机制的度量,往往表现为一个或一组变量,以便于我们的把握,以及在不同系统之间进行比较。例如,恒常性可通过系统维持特定参考条件的时间长度,或者变异性的倒数等指标来度量<sup>[5,36-37]</sup>。因此,机制是比指标更为本质的概念。若机制较为简单,则无需进行这种区分;但对于复杂和多维的机制,这种区分就十分必要。因为同一机制可能对应多种度量方式,且往往需要一套指标体系而不仅仅是单个指标。例如,恢复力可量化为当前稳态所在的吸引域的各种几何性质,包括吸引域的宽度、吸引子的深度、系统当前状态距离阈值的远近等<sup>[31]</sup>(关于吸引域和吸引子的概念,详见2.1节)。然而,多数研究都未做此种区分,而只是将两者笼统地归为生态稳定性概念的多维度性(如:<sup>[16,27]</sup>),从而造成潜在的混淆。

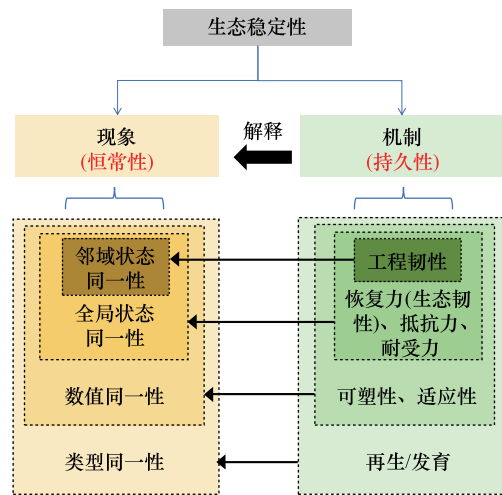


图1 生态稳定性概念的现象层面和机制层面  
Fig.1 Phenomenological and mechanistic aspects of ecological stability concept

## 2 动力系统框架中恢复力和耐受力的界定

### 2.1 动力系统的基本概念

为了清晰而一致地界定各类维稳机制,以及明确它们之间的关系,需要将其纳入一个统一的理论框架。现有的框架是基于动力系统理论构建的。其核心理念是通过合理抽象把世界分为系统(即所关注的研究对象)与环境(其余部分)。其中,系统被区分出各种可辨识的状态,并由一组相互作用的关键变量表示(例如生物量、物种密度或群落结构等)。所有可能的状态构成了状态空间,系统的行为受到演化方程支配,表现为状态随时间的转移。环境部分则被极度简化,既无状态的区分,也不考虑系统对其的作用,而仅视为演化方程的参量。演化过程中的不确定性则体现为系统状态和参量所受到的摄动<sup>[30]</sup>。演化方程往往表现为微分方程形式,也可以是元胞自动机或随机过程模型。以微分方程为例,可描述为:

$$\frac{dx}{dt} = F(\alpha; x) \quad (1)$$

其中  $x$  为系统的状态变量;  $t$  为时间;  $F$  表征系统内部的相互作用,  $\alpha$  为方程的参量。为简单计, (1) 式中的状态和参量都为一维形式,而在实际情形中,生态单元的状态和参量往往是多维的,需表示为状态向量和参向量。

系统状态转移的轨迹是由演化方程所完全确定的,即下一状态完全取决于上一状态。在转移过程中,系统往往会进入某个只包含少数状态的封闭状态集中,若无外部作用驱动将不会离开。该状态集表现出对其周围状态“吸引力”,因此被称为吸引子,而那些被其吸引的周边状态,则构成了其吸引域,就像水库对应的集水区。系统的状态空间中可能包含多个吸引子,于是整个状态空间也就被分割为若干个吸引域<sup>[38-40]</sup>。吸引子和吸引域某种意义上表达了系统的目的性,因此可被视为对维持机制的一种界定,在本文中具体是指恢复力(详见 2.2)。在生态稳定性研究的历史上,因为对吸引子以及状态空间的不同设想,出现过从单稳态到多稳态的范式变迁,而恢复力的内涵也随之发生了变化<sup>[12,28]</sup>。

### 2.2 恢复力机制的界定

早期的生态学理论假设生态系统是一个平衡的、静态的系统,当受到扰动后,系统内部的负反馈机制使其总是会恢复到原先的参考状态<sup>[28,41]</sup>。对维稳能力的度量则考察其响应扰动而偏离平衡态后的恢复过程的量化,恢复平衡的速率越快,其维稳能力就越强。例如,Boesch<sup>[27]</sup>将其表示为“扰动后生态系统恢复到平衡状态的速度”,Pimm<sup>[16]</sup>将其表示为“系统变量在受到干扰后恢复到平衡值所需的时间”。在度量方法上则依赖于线性稳定性分析,通过检查其附近状态中势函数的主导曲率(以 Lyapunov 指数表示)来评估,曲率的符号用于判定状态是否稳定,其绝对值则衡量小扰动后收敛或发散的速度。

然而,状态空间中可能包含多个吸引子,即存在替代稳态,每个吸引子都有其吸引域范围<sup>[35,41-43]</sup>(图 2)。当干扰使系统小幅度偏离参考状态(或动态)时,系统内部反馈过程会将其拉回初态。然而如果外部干扰过于强大,使系统状态超出了吸引域边界,则原有的反馈机制将失效,导致系统无法恢复到以前的稳态,而是进入到新的稳态<sup>[43-46]</sup>。已有大量研究表明许多生态系统(如:湖泊、珊瑚礁、海洋、森林、干旱区等)会表现出多种稳定状态之间的切换<sup>[47]</sup>,有的研究还认为在全球尺度上也存在类似的关键阈值或临界点<sup>[48-49]</sup>。多稳态范式超越并包含了单稳态范式,单稳态范式下的维稳机制对应的是局部稳定性(系统对于平衡状态附近小扰动

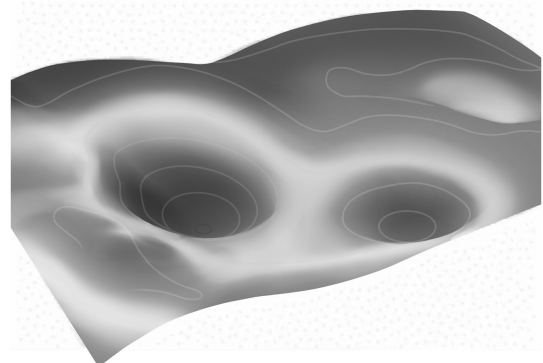


图 2 具有两个吸引力盆地的三维稳定性景观<sup>[31]</sup>

Fig. 2 Three-dimensional stability landscape with two basins of attraction<sup>[31]</sup>

的响应),而多稳态范式下,则需要考虑全局稳定性(系统对大范围扰动的响应,包括评估从一个吸引子转移到另一个吸引子的总体风险)。Holling<sup>[35]</sup>将这两者分别定义为工程韧性和生态韧性。

此外,动力系统理论中,稳态未必总是意味着系统的状态收敛到一个固定的点(即不动点型吸引子),还可以是某个状态集,包括周期吸引子(对应系统的周期性行为)、奇异吸引子(对应系统的混沌行为)等。人们早就在模型和实验中发现,物种相互作用可能会产生振荡和混沌等现象<sup>[50-51]</sup>,并在真实生态系统中得到了一定程度的印证<sup>[52]</sup>。而当吸引子的维度越高时,其动态性也往往越明显<sup>[53-55]</sup>。为了强调吸引子这种动态性,Scheffer 和 Carpenter<sup>[56]</sup>建议使用“生态动态行为模式”一词取代“稳定状态”<sup>[56-58]</sup>。

总之,在动力系统框架中,恢复力机制可通过状态稳定性概念加以合理界定。根据吸引域景观的几何性质(例如吸引域的大小和形状,以及吸引子在其中的相对位置),可构建不同的量化指标<sup>[31,59-62]</sup>。

### 2.3 耐受力机制的界定

耐受力在直观上反映的是生态单元对环境胁迫的承受能力。在有机体层面,谢尔福德耐受力法则指出,有机体对各类环境因子都存在一个最适值和耐受区间,偏离最适值将导致其生理功能下降,而超出耐受范围则将导致死亡。例如,Deutsch 等人<sup>[63]</sup>将有机体的热耐受性定义为它能承受的最低和最高临界温度之间的范围;农业科学中将作物对非生物因素(如干旱、霜冻、盐分)的耐受力作为一个重要研究方向<sup>[64]</sup>。在种群层面,耐受力可以是其(异质的)成员个体的统计加和,但也可能因为种内合作关系而有显著不同。例如,在南极冬季极端寒冷的环境中,帝企鹅群体通过协作行为实现保暖,可耐受  $-40^{\circ}\text{C}$  至  $-60^{\circ}\text{C}$  的气温,以及超过  $100\text{ km/h}$  的风速<sup>[65]</sup>。在群落层面,基础物种的耐受力往往在很大程度上决定了整个群落对环境胁迫的响应方式。例如,2024 年厄尔尼诺现象再度来袭,使海水温度骤升,引发了珊瑚礁大规模白化事件,全球约 75% 的珊瑚礁受到影响<sup>[66]</sup>。

本文认为,在动力系统框架下,耐受力机制可通过结构稳定性概念来界定。系统不持久除了是因为其状态受到的扰动过大外,也可能是因参量受到干扰而导致吸引域格局改变,使得当前状态所在的吸引域范围缩小乃至消失,而邻近的替代吸引域扩大<sup>[44,67-69]</sup>(图 3)。此时只考察状态空间就不够了,还需要考察参量空间<sup>[58,67,70]</sup>。结构稳定性描述当系统的参向量的改变没有超出某个相应的范围时,系统将能保持当前吸引域整体格局,从而表现出类似的动力学特征。Orians<sup>[15]</sup>称其为系统的惯性,即在受到干扰的情况下保持不变的能力。Justus<sup>[30]</sup>认为其是与变化的程度和扰动后的恢复速度无关(即不同于恢复力)的一种稳定性机制。

耐受力和恢复力之间的关系是:在某个参数取值(参考值)下系统取得相应的最佳恢复力;而当参数偏离参考值,但只要仍在耐受范围内时,系统都会具有一定的恢复力;而当参数超出了阈值范围,则意味着系统丧失其恢复力。可以针对不同的参量分别定义相应维度的耐受力,但由于环境因子之间的相互作用可能产生整体影响,耐受力本质上应是对整个参向量的扰动来定义的。此处需要提及的是,由于这里耐受力的界定是与恢复力紧密绑定的,因此也可采取一种广义恢复力的视

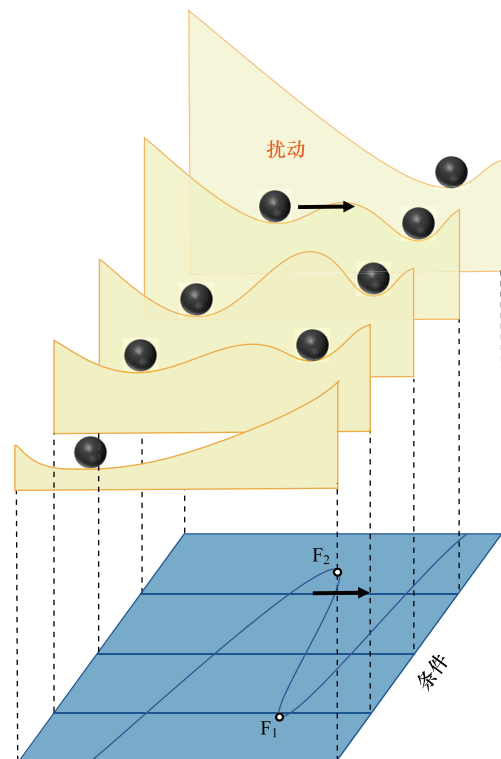


图 3 系统稳态格局随参量变化的演示<sup>[67]</sup>

Fig.3 Demonstration of the system's steady-state pattern as parameters change

显示生态系统在五种不同条件(例如营养负荷)下的稳态格局(例如浊度)。谷底对应于稳定的平衡点,顶部对应于不稳定平衡点,  $F_1$  和  $F_2$  为分叉点<sup>[67]</sup>

角,即将耐受力视为恢复力的组成部分。

### 3 动力系统框架的不足与抵抗力机制的困境

#### 3.1 对环境扰动表达能力的局限性

如前所述,动力系统框架将生态稳定性机制分为针对状态的扰动(即状态稳定性)和针对结构的扰动(即结构稳定性)两大类。前者对应恢复力,是在稳定景观特性不变的前提下的维稳机制,包括了工程韧性和生态韧性;而后者对应耐受力,是在系统参数空间中定义的,表示系统在不导致稳定景观特性发生定性改变前提下所能容忍的参数变化范围<sup>[69]</sup>。然而,由于方程(1)中缺乏对环境的表达,干扰只能被处理为系统状态或参量的重置。这就使得其能处理的环境扰动类型受到很大限制。例如,对于持续时间短的剧烈环境变化,如洪水、台风、火烧等自然灾害(即脉冲型扰动<sup>[11]</sup>),可处理为状态变量的重置。对于一旦发生后在时间上持续存在的胁迫,例如栖息地丧失,持续的捕捞压力等(阶跃型扰动<sup>[11]</sup>),则可处理为参数值的重置。然而,现实中干扰是持续存在的<sup>[6,71-72]</sup>,而生态单元的相应维稳机制也应是持续发挥作用的,但这就超出了上述框架的处理范围。

上述局限可通过将环境扰动以某种形式引入系统的演化方程来解决(如:<sup>[34]</sup>)。此时,可认为系统的参量(以及状态)在演化过程中受到环境的扰动而发生变化,从而使其可处理的扰动类型不受限制。但即便如此,模型仍在很大程度上将环境视作一个黑箱,理论与实证研究之间仍存在脱节的可能。这是因为,环境干扰仅体现为相应事件对系统造成的结果;而在实证研究中,干扰则指影响生态系统结构和动态的生物和非生物环境的改变,是具体的事件<sup>[11]</sup>。在现有研究中,干扰很大程度上是基于人类观察者的视角得出的,与研究对象所感受到的未必一致<sup>[73]</sup>。因为我们所关注的环境扰动可能并不直接作用于目标生态单元,而是经由某些中介过程的传导。被我们视为干扰的事件实际上未必完全是随机的,而是在强度、发生概率、持续时间等方面存在一定的规律性。生态单元通过在某种程度上与其周边环境的共演化,能在一定程度上利用这些规律,主动营造和维护其周边环境。例如,一些被我们视为扰动的事件(例如气候波动),对某些生态系统或生物群落来说,反而可能是其得以维持的原因<sup>[41,74]</sup>。

#### 3.2 抵抗力机制的困境

恢复力和耐受力仅是持久性的两个维度而已,其他维度在上述动力系统框架中缺乏表达,而其中首要的是抵抗力。在直观上,抵抗力表现为生态单元通过缓冲、过滤、转化来自外部的干扰,减轻其对自身不利影响的机制。在个体和种群层面容易观察到此类机制,例如:(i)利用生境的时空异质性,通过迁移改变自己的位置,趋利避害,例如动物迁徙;(ii)营造或调节周边的具体环境,使利于自身,例如动物挖洞、筑巢、占有领地;(iii)在自身与环境之间插入一个缓冲层,例如树皮、毛发、脂肪层等;(iv)动物在消化道中,以及高等植物在其根际范围维持一个与其共生的微生物群落,以利于其养分吸收。在群落和生态系统层面,这一机制仍广泛存在,并具有重要的维稳价值,但未受应有的重视。例如,植物群落通过积累有机物质和氮(通过共生固氮作用),塑造土壤的性质<sup>[75-76]</sup>,令其能为植被提供水源涵养以及养分贮存等功能;森林的树冠能显著改变下方的微气候条件,为林下植物提供更有利的气候条件,使其在面对气候极端事件时更具韧性<sup>[75,77]</sup>;珊瑚虫的造礁活动,增加了生境的空间异质性,为其他物种提供各类庇护所,增加珊瑚礁群落的物种多样性<sup>[78]</sup>。在地球生物圈尺度,在海洋生态系统和地球气候之间的负反馈可稳定大气温度(Claw 假说)<sup>[79-80]</sup>。这些情形都可视为生态单元通过对其周边环境系统的某种调节,使得其所直接感受的环境因子显著不同于外部环境,从而减少自身所受的不利影响。

一些学者倾向于认为只需要恢复力就足以表示生态稳定性<sup>[81]</sup>,而抵抗力则被以某种形式纳入动力系统框架。例如,Walker 等<sup>[31]</sup>将抵抗力对应到景观中吸引子的深度,但这仍然只是状态稳定性的一种度量,等于将抵抗力视为恢复力的一部分。而在实验研究中,人们通常以干扰期间研究对象的改变程度表示抵抗力,以干扰之后的恢复速度和程度表示恢复力<sup>[12,82]</sup>。这可视为是仅将抵抗力视为一种瞬时的恢复力<sup>[33]</sup>(其所用术

语是 robustness), 否定其为一种独立的机制。然而, 正如 Hodgson 等<sup>[13]</sup>指出, 仅仅因为系统能够快速从干扰中恢复, 并不意味着具有抗干扰能力。为此, 有必要对两种不同的过程作出区分: (i) 对干扰本身加以限制的过程(即抵抗力), (ii) 从干扰中调整与恢复的过程(即恢复力)<sup>[68,83]</sup>。

本文认为, 受制于动力系统框架无法描述系统与环境相互作用过程的局限, 干扰本身与其对目标生态单元造成的结果之间往往存在失配, 而抵抗力机制正是潜藏在受到忽视的中介过程之中。为有效界定这一机制, 必须超出现有的动力系统理论框架, 将生态单元的环境动态纳入考察, 区分其中的规律性部分与干扰部分。

## 4 双重耦合框架

### 4.1 基本原理

追根溯源, 可发现传统的动力学框架主要适用于物理学系统, 即简单系统<sup>[84]</sup>。这些系统的运动方程往往具有某种绝对的意义, 是自然界普遍规律的体现, 其参数往往也是自然常数而很少受干扰影响。然而, 真实的生态单元往往体现为有组织复杂性, 系统在某种程度上是与其环境共演化的, 一个系统在其中演化的“背景”也是共演化动力学的一部分。也就是说, 生态单元应被视为一个整体子<sup>[85]</sup>, 这要求我们从两种不同的视角来看待生态单元。首先它作为一个整体, 体现其内部各组成要素的相互作用, 可描述为遵循演化规律的状态转移过程。其次, 作为部分, 意味着它还因与外部事物相互作用而具备各种相应功能。某种意义上说, 这两种视角就像是一枚硬币的两面, 共同构成对生态单元的描述。例如, 对于有机体而言, 状态描述体现为各种性状(如动物的体型大小、植物的叶面积等)及其变化规律, 而另一方面这些性状还对应于一些功能(例如捕食和逃避被捕食、阳光的收集和气体交换等)。对于生态系统, 其状态描述可包括各营养级物种种群的数量特征、土壤中各类养分含量等的变化, 而其功能则包含了对人类提供各种如淡水供应、气候调节等服务。

生态单元的功能可包含多个维度, 当其与环境因子的相互作用以某些方式反馈到系统自身的组成和结构时, 它对于自身的维系就具有重要价值, 从而应加以重点考查。而那些为其塑造一个更有利的直接环境的对外功能, 就构成了其抵抗力机制。生态单元状态变量的取值将直接影响其相应功能, 这就使得状态与功能是相辅相成的关系。

### 4.2 框架描述

为了更充分、合理地界定生态单元的维稳机制, 需要扩展现有的动力系统框架。为此, 先作出两个基本假设。首先, 将目标生态单元的环境区分为两个不同层面: (i) 间接环境, 体现为各种物理、化学、生物过程, 包括气象过程、水文过程、岩石风化、矿物溶解等; (ii) 直接环境, 即对生态单元起直接作用的各种生态因子, 可视为间接环境经由一些中介过程的筛选、过滤、缓冲、转化等而得。其次, 生态单元塑造乃至主导了这些中介过程, 从而营造适合自身的相对环境, 这体现为更适宜的参量值。为描述生态单元的这种主动塑造作用, 需在原有的系统状态演化描述之外, 引入功能描述, 体现其调控其直接环境的功能。

基于上述理念, 可构建一个双重耦合框架。第一重是生态单元自身各要素之间基于生态规律相互作用构成的动力系统, 并具备一定的状态稳定性和结构稳定性; 第二重则是生态单元对中介过程的塑造, 从而为自身构建一个更适宜、稳定的相对环境(图 4)。

以微分方程形式为例, 可用如下方式对该框架加以数学描述。首先, 需要对前述描述生态单元状态演化的方程(1)加以修改, 增加环境动态的驱动效应:

$$\frac{dx}{dt} = F(\alpha_0 + \Delta\alpha(t); x) + \varphi(t) \quad (2)$$

其中,  $x$ 、 $t$ 、 $F$ 、 $\alpha$  的含义与(1)式相同;  $\alpha_0$  是  $\alpha$  参考值, 表示系统处于最佳恢复力时的参数值;  $\Delta\alpha(t)$  表示参数受到的扰动, 即相对于参考值的偏离;  $\varphi(t)$  则为系统所受到的其他扰动。同样应注意的是, 这里为简单计只展示了状态和参量为二维的情形。

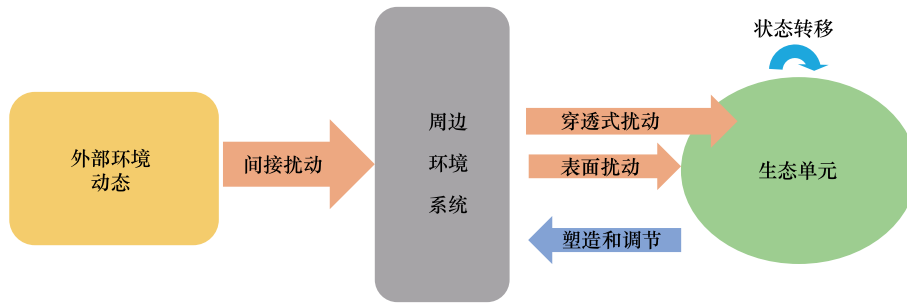


图 4 双重耦合框架概念图

Fig.4 Concept diagram of the dual-coupling framework

其次,生态单元调控直接环境的功能,可被视为通过改造中介过程,令其自身的参数值处于更适宜的范围:

$$\frac{d(a', x')}{dt} = G(a', x') + \sigma(t) \tag{3}$$

其中,  $G$  表示经生态单元调节或改造后的中介过程;  $a'$  和  $x'$  在这里作为状态变量;  $\sigma(t)$  表示来自间接环境的影响。这里的  $a'$  和  $x'$  分别可视为与(2)式中的系统参量  $\alpha$ , 以及状态变量  $x$  存在某种对应关系, (3)式也可视为抵抗过程是以自身组分一定程度的代价, 换取直接环境的适宜和稳定。在真实情形中  $\alpha$  和  $a'$  都应是多维的, 并非所有的维度都会受到调节, 且各维度受到调节的方式和程度也不尽相同, 因此往往需要分别建立相应方程。

### 4.3 对恢复力、耐受力与抵抗力的界定

在这一框架中, 环境黑箱被一定程度上打开, 扰动被区分为 3 个不同层面, 分别对应 3 类维稳机制(表 1)。第一层可称为间接扰动(对应(3)式中的  $\sigma(t)$ ), 它并不直接作用于系统, 而通过生态单元所主导的中介过程间接影响系统的参量和状态变量, 对应的维稳机制是抵抗力, 具体体现为生态单元对环境因子的筛选、缓冲等过程, 减轻参量所受影响。第二层可称为表面扰动(对应(2)式中的  $\Delta\alpha(t)$ ), 是系统直接感受到的环境变化, 表现为参量的相对于其最适值的偏离, 对应的维稳机制是耐受力。耐受力由演化方程的形式和参数取值范围所决定, 即结构稳定性。第三层可称为穿透式扰动(对应(2)式中的  $\varphi(t)$ ), 是系统识别和防御的不确定部分, 可直接造成系统状态变量的偏离, 对应的维稳机制是恢复力, 可使状态变量恢复到参考值。恢复力由演化方程以及具体参量值决定, 体现为系统的相应吸引域, 即状态稳定性。

表 1 三类维稳机制分析

Table 1 Analysis of three types of stability maintenance mechanisms

环境扰动的层次 Levels of disturbances	扰动的表现 Consequences of disturbances	维稳机制 Stabilization mechanisms	机制描述 Mechanism descriptions
间接扰动 Indirect disturbances	通过中介过程间接影响系统参量	抵抗力	通过筛选、缓冲等过程减少参量所受影响
表面扰动 Surface perturbations	改变系统参量, 进而影响到状态变量	耐受力	结构稳定性, 即参量可在一定范围内变化而仍维持吸引域景观格局
穿透式扰动 Penetrative perturbations	直接改变系统状态变量	恢复力	状态稳定性, 即受到扰动后的状态能够恢复到参考状态

当发生外部环境干扰事件时, 首先起作用的是抵抗力, 它使得生态单元参数值不至于因此发生过大偏离, 从而直接有助于保持恢复力。然而一个生态单元的抵抗力是有限的, 并且随着抵抗过程的持续, 相应的结构受到的损失将导致其调节效能的下降。对于超出抵抗力范围的扰动, 将对生态单元的参量和状态造成直接影响。此时足够强的耐受力有助于生态单元在直接环境胁迫下仍保有相当程度的恢复力, 从而使其状态得以

维持在参考值附近。此外,由于抵抗力依赖于相应的功能组织,因此生态单元的及时恢复对其发挥其抵抗力也至关重要。

## 5 讨论

### 5.1 抵抗力机制与兼容机制

等级理论认为,生态系统无法由单一的时空尺度囊括,而应被视为是一个嵌套的层级结构,其中较高层次包含了较低层次。所谓兼容,是指低层次生态过程被高层次系统整合,使局部非平衡转化为整体动态平衡的机制<sup>[28]</sup>。因此,兼容机制是属于高层级的维稳机制。在该过程中,发生不稳定现象的低层级单元则有两种可能,要么也受益于该兼容过程而更持久,要么以自身的崩溃来成就高层的稳定。前一种模式的一个例子是适应性捕食机制,不同的猎物物种由于生活史对策不同(如 K 对策和 r 对策)或位于不同的生境从而受到不同环境因子的影响,往往具有异步的动态。捕食者的适应性捕食策略则使其总是倾向于更多地捕食密度相对较高的物种,从而降低了各猎物的波动程度,同时也分散了捕食者自身的风险<sup>[26,86]</sup>。后一模式的一个例子是火生态学,当将观察范围限制在一个森林中的小型单个林分上时,火是来自系统外部的干扰,并且似乎是随机和不可控的,系统将会被火灾摧毁。而将观察的空间范围扩展到整个景观区域,则周期性的小规模火灾不仅无害,反而有助于系统的养分循环,因此它已不再是干扰,而是系统内部动态的一部分<sup>[73]</sup>。

由此可见,本文所述的抵抗力机制与上述兼容机制的前一模式有类似之处,但也存在重要区别。兼容机制本质上是基于等级系统理论的,即存在明显的层级划分。然而,在抵抗力机制中,生态单元虽然与周边环境发生一定程度的耦合作用,但这种耦合是以目标生态单元为中心的,可被视为其对周边环境的一种同化,效果是维持与其直接相关的那些因子(表现为方程参数)的取值范围,而其余因子则允许存在较大程度的波动。也就是说,生态单元是主动调控者,环境因素是被动受调控的,并不需要借用高层级的单元来描述这一机制。具体而言,各类生态单元的调控手段包括:(i)缓冲,例如林冠对外层气象因子(如气温、风速等)的衰减作用<sup>[87]</sup>;(ii)筛选,例如群落对外来物种的筛选;(iii)转移,例如复合种群通过在各生境间的移动,改变自身的直接环境;(iv)转换,例如植物的蒸腾作用将地下的水分散发到大气中,降低周边空气温度<sup>[88]</sup>。显然,个体和种群层面的生态单元的调节能力要大于生态群落和生态系统层面的生态单元。

### 5.2 抵抗力稳定性与“复杂性-稳定性”论题

在 20 世纪 70 年代,Robert May 将随机网络模型方法<sup>[89]</sup>应用于群落动态的模拟,得出了随着模型群落变得越复杂,能维持稳定共存的可能性越低的结论<sup>[50,90-91]</sup>。这一理论结果打破了当时学界关于生态群落的复杂性与稳定性之间存在正相关的共识,引发了持续至今的“复杂性-稳定性”论辩<sup>[54,92-94]</sup>。May 本人的解释是,虽然随机群落取得稳定的可能性随复杂度的增长而降低,但真实群落中可能存在一些“迂回策略”,使得复杂和稳定可以共存<sup>[91,95-96]</sup>。

然而,May 所采用的稳定性定义是基于局部稳定性的,即使后来很多学者改进了这一方法,也仍限于动力学稳定性范畴。正如我们前面指出的,稳定性的本质是持久性,即生物群落(及其他类型的生态单元)在复杂严苛环境条件下维持自身同一性的能力<sup>[26,30,97-99]</sup>。显然,悖论的根源在于对复杂性和稳定性含义的不同理解。当我们仅考虑微小的环境扰动,同时却要求目标生态单元必须精确回归参考状态时,更高的多样性确实不仅不必要,甚至会成为负担。但这种情况仅对现实世界中少数极端案例,并不具有普遍意义。基于本研究提出的双重耦合框架,可以有效定义抵抗力,从而将 May 所说的“迂回策略”拓展为“双重迂回策略”。由于环境系统的高度可约性,相较于内部的“迂回策略”,生态单元可能更倾向于通过“对外迂回”实现与环境的协调,以达到持久的目标。若复杂性能够增强生态单元的抵抗力,则“复杂性-稳定性”论题得到了合理诠释。虽然简单群落可能更容易实现动力学稳定性,但它们往往无法适应复杂多变的环境,因为其中存在超出其适应限度的扰动。只有当生态学系统具备一定程度的多样性时,才可能通过更有效的内部协作来应对挑战和开发资源,从而实现更高的持久性。Ashby 提出的必要变异度定律指出,一个系统若要在外部扰动下保持持续存

在,必须保持足够的多样性来匹配这些扰动<sup>[100]</sup>。因此,复杂性虽然提高了生态学单元恢复力的下限(门槛更高,难以通过随机尝试而达到),但同时也提高了抵抗力的上限(潜力更大,可望通过努力挖掘而实现),使得其有可能应付简单系统所不能应付的复杂环境。真实的生态单元,由于经历过生态和进化过程的锤炼,很大程度上实现了这种潜力,所以表现出复杂性与持久性的正相关性。

### 5.3 其他维稳机制

前述的抵抗力、耐受力以及恢复力机制正常运作的一个前提是,目标生态单元的核心结构和相应功能并未受到干扰的破坏。它们所对应的是 Delettre<sup>[18]</sup>所提到的状态同一性范畴(包括邻域状态同一性和全局状态同一性,见 1.1 节),而数值同一性和类型同一性所对应的维稳机制则仍有待发掘。

首先,当生态单元的核心组成和结构也受损时,其恢复力机制会受到削弱乃至完全丧失,并因而失去其状态同一性。此时生态单元往往仍具备某种程度的结构可塑性,使得其数值同一性得以维持。即当其组成和结构本身因受环境干扰而改变时(例如:有机体失去部分身体组织;群落遭受外来物种入侵或原有物种丧失;生态系统因人类的土地利用活动而生境破碎化等),仍能保持自身不解体(即仍具有一定恢复力),以及不丧失其核心功能(尤其是抵抗力)。具体来说,系统组成和结构的变化意味着表示恢复力的系统演化方程本身形式的改变,即状态向量、参量,以及相互作用形式都可发生变化。如果此时系统通过某种局部的重组而继续保持稳定,且幸存部分的数量和比例没有发生很大改变(即原状态向量的多数维度保持了一定的恒常性),则可认为其具有某种类型和程度的可塑性。

其次,适应性机制通过某种“以变应变”的方式,维持系统的数值同一性。即其微观层面的结构所受到的局部扰动,与其宏观功能所需应对外部环境趋势性变化之间,发生相互抵消的效应。具体来说,生态单元中局部性结构变异(如种群的基因突变和重组、群落的外来入侵物种等),将令其容纳更多的多样性(前提是具有一定程度的可塑性),并因此具备了多种潜在的新功能。而如果其中某一功能正好用于应对外部环境中正在发生的某种趋势性变化,则将有利于其适应新的环境,也就是相当于在新环境下实现了耐受力和抵抗力的重建。这就是环境的选择作用,令系统潜在的功能得以变现,同时也伴随着相应的自上而下的结构调整。在个体层面上,适应性机制的具体表现为驯化<sup>[101]</sup>;种群层面上则是广为人知的自然选择理论;群落和生态系统层面上,ITNTS(It's The Singer, Not The Song)理论提供了一个框架<sup>[102-103]</sup>。

最后,变异与选择的相互匹配不可能是常态。随着系统的演变,其可塑性将逐渐耗尽,耐受力将降低,抵抗力也将受到削弱,此时系统将面临崩溃和瓦解,但这却未必意味着同一性的彻底丧失。若它能在其毁灭之前创造出其自身的克隆体,并在经历一段时间的发育过程后延续前者,则维持了类型同一性。例如,有机体通过繁殖后代而获得再生;种群通过扩散建立子种群而实现再生;生态系统则通过土壤中的繁殖体库、庇护所等,在大灾之后通过次生演替而重建<sup>[21]</sup>。生态单元创造其自身克隆体的行为,也可被认为是其(除了抵抗力之外的)另一功能。而在另外一些情况下,系统的重建是由等级系统中相邻的层级(包括更高层级和更低层级)来实现的,因此是一种跨尺度机制<sup>[31]</sup>。

总体而言,一个生态单元的持久性越强,则其所能应对越复杂的环境(即干扰越大),而自身变化的程度越小<sup>[33]</sup>。变化的程度体现为不同的同一性,并与各类维稳机制相对应(图 1)。从控制论的视角看,抵抗力可被视为生态单元包含了其周边环境的信息,并对其实现了某种同化;恢复力可视为生态单元的某个局部结构中包含了其整体的信息;适应性机制可视为底层结构变异与基于整体功能的选择之间的相互匹配;再生-发育机制可视为生态单元包含了对自身的信息;跨尺度机制则是生态单元的信息由其所在的更大的整体所包含。不过,对可塑性、适应性、再生性等维稳机制的进一步探讨已不是本文所能覆盖的,这里不再深入。

## 6 结论与展望

稳定性作为生态学中的核心概念之一,其内涵的界定却长期未能在学术界达成一致。这除了归因于术语使用的混杂外,更主要的原因是这一概念本身蕴含的复杂性。动力系统框架虽然消除了生态稳定性的概念中

的模糊性,但也导致了对这一概念的过度裁剪,因而存在很大不足,尤其是抵抗力机制得不到明确的界定<sup>[83]</sup>。如前所述,实证研究中人们的做法仍是基于以干扰期间研究对象的改变程度表示抵抗力,以干扰之后的恢复速度和程度表示恢复力<sup>[12,82]</sup>。但这一方法并未从机制层面有效区分这两者,且仅适用于脉冲型干扰的情形。本文提出超越传统的动力系统范畴,构建一个双重耦合框架,以清晰界定抵抗力、耐受力 and 恢复力机制。当用于相关实证研究时,首先应合理地确定目标生态单元,以及其直接和间接环境;其次是识别抵抗和恢复过程;最后则是建立相应的指标以量化描述机制。

对生态稳定性概念的复杂内涵的进一步揭示,还需要界定其他维稳机制,而这意味着进一步构建新的框架。本文虽在讨论部分提出了一些相应思路,但还不足以构成明确的界定。近几十年来,复杂性科学领域出现了大量的探索性研究,如等级系统理论<sup>[104-105]</sup>、超稳定系统理论<sup>[106]</sup>、复杂适应系统理论<sup>[107]</sup>,以及适应循环和泛层级论<sup>[21,108-110]</sup>等。这些理论分别从各自角度深刻揭示了包括生态系统在内的各类复杂系统的自组织规律,为有效处理生态复杂性提供了重要线索。通过整合这些理论成果并构建一个更为综合的理论框架,将有可能清晰而一致地呈现出各类维稳机制,深化我们对生态稳定性概念的理解,从而为相应的生态保护和修复政策提供科学的指导。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Costanza R, de Groot R, Braat L, Kubiszewski I, Fioramonti L, Sutton P, Farber S, Grasso M. Twenty years of ecosystem services: how far have we come and how far do we still need to go? *Ecosystem Services*, 2017, 28: 1-16.
- [ 2 ] Daily G C, Ruckelshaus M. 25 years of valuing ecosystems in decision-making. *Nature*, 2022, 606(7914): 465-466.
- [ 3 ] Capdevila P, Stott I, Oliveras Menor I, Stouffer D B, Raimundo R L G, White H, Barbour M, Salguero-Gómez R. Reconciling resilience across ecological systems, species and subdisciplines. *Journal of Ecology*, 2021, 109(9): 3102-3113.
- [ 4 ] Leclère D, Obersteiner M, Barrett M, Butchart S H M, Chaudhary A, De Palma A, DeClerck F A J, Di Marco M, Doelman J C, Dürauer M, Freeman R, Harfoot M, Hasegawa T, Hellweg S, Hilbers J P, Hill S L L, Humpenöder F, Jennings N, Krisztin T, Mace G M, Ohashi H, Popp A, Purvis A, Schipper A M, Tabeau A, Valin H, van Meijl H, van Zeist W J, Visconti P, Alkemade R, Almond R, Bunting G, Burgess N D, Cornell S E, Di Fulvio F, Ferrier S, Fritz S, Fujimori S, Grooten M, Harwood T, Havlík P, Herrero M, Hoskins A J, Jung M, Kram T, Lotze-Campen H, Matsui T, Meyer C, Nel D, Newbold T, Schmidt-Traub G, Stehfest E, Strassburg B B N, van Vuuren D P, Ware C, Watson J E M, Wu W C, Young L. Bending the curve of terrestrial biodiversity needs an integrated strategy. *Nature*, 2020, 585(7826): 551-556.
- [ 5 ] 李周园, 叶小洲, 王少鹏. 生态系统稳定性及其与生物多样性的关系. *植物生态学报*, 2021, 45(10): 1127-1139.
- [ 6 ] Kéfi S, Domínguez-García V, Donohue I, Fontaine C, Thébault E, Dakos V. Advancing our understanding of ecological stability. *Ecology Letters*, 2019, 22(9): 1349-1356.
- [ 7 ] García Molinos J, Donohue I. Temporal variability within disturbance events regulates their effects on natural communities. *Oecologia*, 2011, 166(3): 795-806.
- [ 8 ] Mrowicki R J, O'Connor N E, Donohue I. Temporal variability of a single population can determine the vulnerability of communities to perturbations. *Journal of Ecology*, 2016, 104(3): 887-897.
- [ 9 ] Noy-Meir I. Stability in arid ecosystems and the effects of man on it//Proceedings of the First International Congress of Ecology. Wageningen: Pudoc, 1974: 220-225.
- [ 10 ] 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.
- [ 11 ] Donohue I, Hillebrand H, Montoya J M, Petchey O L, Pimm S L, Fowler M S, Healy K, Jackson A L, Lurgi M, McClean D, O'Connor N E, O'Gorman E J, Yang Q. Navigating the complexity of ecological stability. *Ecology Letters*, 2016, 19(9): 1172-1185.
- [ 12 ] Van Meerbeek K, Jucker T, Svenning J C. Unifying the concepts of stability and resilience in ecology. *Journal of Ecology*, 2021, 109(9): 3114-3132.
- [ 13 ] Hodgson D, McDonald J L, Hosken D J. What do you mean, 'resilient'? *Trends in Ecology & Evolution*, 2015, 30(9): 503-506.
- [ 14 ] Ingrisch J, Bahn M. Towards a comparable quantification of resilience. *Trends in Ecology & Evolution*, 2018, 33(4): 251-259.
- [ 15 ] Oriens G H. (1974). Diversity, stability and maturity in natural ecosystems//van Dobben W H, Lowe-McConnell R H eds. *Unifying Concepts in Ecology: Report of the Plenary Sessions of the First International Congress of Ecology*. Dordrecht: Springer, 1974: 139-150.
- [ 16 ] Pimm S L. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 1984, 307(5949): 321-326.

- [17] Grafton R Q, Doyen L, Béné C, Borgomeo E, Brooks K, Chu L, Cumming G S, Dixon J, Dovers S, Garrick D, Helfgott A, Jiang Q, Katic P, Kompas T, Little L R, Matthews N, Ringler C, Squires D, Steinsham S I, Villasante S, Wheeler S, Williams J, Wyrwoll P R. Realizing resilience for decision-making. *Nature Sustainability*, 2019, 2(10): 907-913.
- [18] Delettre O. Identity of ecological systems and the meaning of resilience. *Journal of Ecology*, 2021, 109(9): 3147-3156.
- [19] Jax K. Ecological units: definitions and application. *The Quarterly Review of Biology*, 2006, 81(3): 237-258.
- [20] Jax K, Jones C G, Pickett S T A. The self-identity of ecological units. *Oikos*, 1998, 82(2): 253.
- [21] Holling C S. Understanding the complexity of economic, ecological, and social systems. *Ecosystems*, 2001, 4(5): 390-405.
- [22] Cumming G S. Spatial resilience: integrating landscape ecology, resilience, and sustainability. *Landscape Ecology*, 2011, 26(7): 899-909.
- [23] Cumming G S, Collier J. Change and identity in complex systems. *Ecology and Society*, 2005, 10(1): 29.
- [24] Scheffer M, Carpenter S R, Dakos V, van Nes E H. Generic indicators of ecological resilience: inferring the chance of a critical transition. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2015, 46: 145-167.
- [25] Lewontin R C. The meaning of stability//Woodwell G M, Smith H H eds. *Diversity and Stability in Ecological Systems*. Brookhaven Symposia in Biology: Upton, 1969, 22: 13-24.
- [26] MacArthur R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 1955, 36(3): 533-536.
- [27] Boesch, D. F. (1974). Diversity, stability and response to human disturbance in estuarine ecosystems//van Dobben W H, Lowe-McConnell R H eds. *Unifying Concepts in Ecology: Report of the Plenary Sessions of the First International Congress of Ecology*. Dordrecht: Springer, 1974: 109-114.
- [28] 邬建国. 生态学范式变迁综论. *生态学报*, 1996, 16(5): 449-459.
- [29] 柳新伟, 周厚诚, 李萍, 彭少麟. 生态系统稳定性定义剖析. *生态学报*, 2004, 24(11): 2635-2640
- [30] Justus J R. *The Stability-Diversity-Complexity Debate of Theoretical Community Ecology: A Philosophical Analysis*[D]. Austin: The University of Texas at Austin, 2007.
- [31] Walker B, Holling C S, Carpenter S R, Kinzig A P. Resilience, adaptability and transformability in social-ecological systems. *Ecology and Society*, 2004, 9(2): art5.
- [32] Fischer J, Farny S, Abson D J, Zuin Zeidler V, von Salisch M, Schaltegger S, Martín-López B, Temperton V M, Kümmerer K. Mainstreaming regenerative dynamics for sustainability. *Nature Sustainability*, 2024, 7: 964-972.
- [33] Hansson S O, Helgesson G. What is stability? *Synthese*, 2003, 136(2): 219-235.
- [34] Harrison G W. Stability under environmental stress: resistance, resilience, persistence, and variability. *American Naturalist*, 1979, 113(5): 659-669.
- [35] Holling C S. Engineering resilience versus ecological resilience. *Engineering within Ecological Constraints*, 1996, 31: 31-43.
- [36] Tilman D, Reich P B, Knops J M H. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 2006, 441(7093): 629-632.
- [37] Wang S P, Loreau M, Arnoldi J F, Fang J Y, Rahman K A, Tao S L, de Mazancourt C. An invariability-area relationship sheds new light on the spatial scaling of ecological stability. *Nature Communications*, 2017, 8: 15211.
- [38] McCann K S. *Food webs*. Princeton & Oxford: Princeton University Press, 2012.
- [39] Ashby W R. *Principles of the self-organizing system*//Facets of Systems Science. Boston, MA: Springer US, 1991: 521-536.
- [40] 许国志. *系统科学*. 上海: 上海科技教育出版社, 2000.
- [41] Holling C S. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, 4: 1-23.
- [42] Lewontin R C, Cohen D. On population growth in a randomly varying environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1969, 62(4): 1056-1060.
- [43] Folke C, Carpenter S, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, Gunderson L, Holling C S. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2004, 35: 557-581.
- [44] Beisner B E, Haydon D T, Cuddington K. Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, 1(7): 376-382.
- [45] Carpenter S, Walker B, Anderies J M, Abel N. From metaphor to measurement: resilience of what to what? *Ecosystems*, 2001, 4(8): 765-781.
- [46] Dakos V, Bascompte J. Critical slowing down as early warning for the onset of collapse in mutualistic communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(49): 17546-17551.
- [47] Biggs R, Peterson G D, Rocha J C. The Regime Shifts Database: a framework for analyzing regime shifts in social-ecological systems. *Ecology and Society*, 2018, 23(3): 9.
- [48] Rockström J, Williams J, Daily G, Noble A, Matthews N, Gordon L, Wetterstrand H, DeClerck F, Shah M, Steduto P, de Fraiture C, Hatibu N, Unver O, Bird J, Sibanda L, Smith J. Sustainable intensification of agriculture for human prosperity and global sustainability. *Ambio*, 2017, 46

- (1): 4-17.
- [49] Steffen W, Richardson K, Rockström J, Cornell S E, Fetzer I, Bennett E M, Biggs R, Carpenter S R, de Vries W, de Wit C A, Folke C, Gerten D, Heinke J, Mace G M, Persson L M, Ramanathan V, Reyers B, Sörlin S. Planetary boundaries: guiding human development on a changing planet. *Science*, 2015, 347(6223): 1259855.
- [50] May R M. Will a large complex system be stable? *Nature*, 1972, 238(5364): 413-414.
- [51] May R M. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature*, 1977, 269(5628): 471-477.
- [52] Benincà E, Ballantine B, Ellner S P, Huisman J. Species fluctuations sustained by a cyclic succession at the edge of chaos. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(20): 6389-6394.
- [53] Ives A R, Carpenter S R. Stability and diversity of ecosystems. *Science*, 2007, 317(5834): 58-62.
- [54] Law R, Blackford J C. Self-assembling food webs: a global viewpoint of coexistence of species in lotka-volterra communities. *Ecology*, 1992, 73(2): 567-578.
- [55] Kendall B E, Briggs C J, Murdoch W W, Turchin P, Ellner S P, McCauley E, Nisbet R M, Wood S N. Why do populations cycle? A synthesis of statistical and mechanistic modeling approaches. *Ecology*, 1999, 80(6): 1789-1805.
- [56] Scheffer M, Carpenter S R. Catastrophic regime shifts in ecosystems: Linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution*, 2003, 18(12): 648-656.
- [57] Angeler D G, Allen C R. Quantifying resilience. *Journal of Applied Ecology*, 2016, 53(3): 617-624.
- [58] Sánchez-Pinillos M, Kéfi S, De Cáceres M, Dakos V. Ecological dynamic regimes: Identification, characterization, and comparison. *Ecological Monographs*, 2023, 93(4): e1589.
- [59] Mitra C, Kurths J, Donner R V. An integrative quantifier of multistability in complex systems based on ecological resilience. *Scientific Reports*, 2015, 5: 16196.
- [60] Menck P J, Heitzig J, Marwan N, Kurths J. How basin stability complements the linear-stability paradigm. *Nature Physics*, 2013, 9(2): 89-92.
- [61] Pimm S L, Donohue I, Montoya J M, Loreau M. Measuring resilience is essential to understand it. *Nature Sustainability*, 2019, 2(10): 895-897.
- [62] van Nes E H, Scheffer M. Slow recovery from perturbations as a generic indicator of a nearby catastrophic shift. *The American Naturalist*, 2007, 169(6): 738-747.
- [63] Deutsch C A, Tewksbury J J, Huey R B, Sheldon K S, Ghalambor C K, Haak D C, Martin P R. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(18): 6668-6672.
- [64] Mickelbart M V, Hasegawa P M, Bailey-Serres J. Genetic mechanisms of abiotic stress tolerance that translate to crop yield stability. *Nature Reviews Genetics*, 2015, 16(4): 237-251.
- [65] Gilbert C, Robertson G, Le Maho Y, Naito Y, Ancel A. Huddling behavior in emperor penguins: dynamics of huddling. *Physiology & Behavior*, 2006, 88(4-5): 479-488.
- [66] Reimer J D, Peixoto R S, Davies S W, Traylor-Knowles N, Short M L, Cabral-Tena R A, Burt J A, Pessoa I, Banaszak A T, Winters R S, Moore T, Schoepf V, Kaullysing D, Calderon-Aguilera L E, Wörheide G, Harding S, Munbodhe V, Mayfield A, Ainsworth T, Vardi T, Eakin C M, Pratchett M S, Woolstra C R. The fourth global coral bleaching event: where do we go from here? *Coral Reefs*, 2024, 43(4): 1121-1125.
- [67] Scheffer M, Carpenter S, Foley J A, Folke C, Walker B. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 2001, 413(6856): 591-596.
- [68] Connell S D, Ghedini G. Resisting regime-shifts: the stabilising effect of compensatory processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2015, 30(9): 513-515.
- [69] Dakos V, Kéfi S. Ecological resilience: what to measure and how. *Environmental Research Letters*, 2022, 17(4): 043003.
- [70] Ludwig D, Walker B, Holling C S. Sustainability, stability, and resilience. *Conservation Ecology*, 1997, 1: 7.
- [71] Domínguez-García V, Dakos V, Kéfi S. Unveiling dimensions of stability in complex ecological networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(51): 25714-25720.
- [72] Arnoldi J F, Loreau M, Haegeman B. The inherent multidimensionality of temporal variability: how common and rare species shape stability patterns. *Ecology Letters*, 2019, 22(10): 1557-1567.
- [73] O'Neill R V, De Angelis D L, Waide J B, Allen T F H. *A Hierarchical Concept of Ecosystems*. Princeton: Princeton University Press, 1986.
- [74] Walker B H, Ludwig D, Holling C S, Peterman R M. Stability of semi-arid savanna grazing systems. *Journal of Ecology*, 1981, 69(2): 473-498.
- [75] Beugnon R, Le Guyader N, Milcu A, Lenoir J, Puissant J, Morin X, Hättenschwiler S. Microclimate modulation: an overlooked mechanism influencing the impact of plant diversity on ecosystem functioning. *Global Change Biology*, 2024, 30(3): e17214.
- [76] Rahmonov O, Skreczko S, Rahmonov M. Changes in soil features and phytomass during vegetation succession in sandy areas. *Land*, 2021, 10(3): 265.
- [77] Bulleri F, Bruno J F, Silliman B R, Stachowicz J J. Facilitation and the niche: implications for coexistence, range shifts and ecosystem functioning.

- Functional Ecology, 2016, 30(1): 70-78.
- [78] Bongaerts P, Riginos C, Ridgway T, Sampayo E M, van Oppen M J H, Englebert N, Vermeulen F, Hoegh-Guldberg O. Genetic divergence across habitats in the widespread coral *Seriatopora hystrix* and its associated Symbiodinium. *PLoS One*, 2010, 5(5): e10871.
- [79] Charlson R J, Lovelock J E, Andreae M O, Warren S G. Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate. *Nature*, 1987, 326(6114): 655-661.
- [80] Lovelock J. A geophysicist's thoughts on geoengineering. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical, and Engineering Sciences*, 2008, 366(1882): 3883-3890.
- [81] Sundstrom S M, Allen C R, Gunderson L. Resisting resilience theory: a response to connell and ghedini. *Trends in Ecology & Evolution*, 2016, 31(6): 412-413.
- [82] 张彬, 刘满强, 钱刘兵, 梁山峰. 土壤微生物群落抵抗力 and 恢复力研究进展. *生态学报*, 2023, 43(14): 5674-5685.
- [83] Connell S D, Nimmo D G, Ghedini G, Mac Nally R, Bennett A F. Ecological resistance-why mechanisms matter: a reply to sundstrom et al.. *Trends in Ecology & Evolution*, 2016, 31(6): 413-414.
- [84] 钱学森, 于景元, 戴汝为. 一个科学新领域—开放的复杂巨系统及其方法论. *自然杂志*, 1990, 1: 3-10.
- [85] Allen T F H, Starr T B. *Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity*. Chicago: University of Chicago Press, 2017.
- [86] McCann K S, Rooney N. The more food webs change, the more they stay the same. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2009, 364(1524): 1789-1801.
- [87] Zellweger F, Coomes D, Lenoir J, Depauw L, Maes S L, Wulf M, Kirby K J, Brunet J, Kopecký M, Mlíš F, Schmidt W, Heinrichs S, den Ouden J, Jaroszewicz B, Buyse G, Spicher F, Verheyen K, De Frenne P. Seasonal drivers of understorey temperature buffering in temperate deciduous forests across Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 2019, 28(12): 1774-1786.
- [88] Kirschbaum M F. Direct and indirect climate change effects on photosynthesis and transpiration. *Plant Biology*, 2004, 6(3): 242-253.
- [89] Gardner M R, Ashby W R. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability. *Nature*, 1970, 228(5273): 784.
- [90] Allesina S, Grilli J, Barabás G, Tang S, Aljideff J, Maritan A. Predicting the stability of large structured food webs. *Nature Communications*, 2015, 6: 7842.
- [91] May R M. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton: Princeton university press, 1973.
- [92] de Angelis D L, Waterhouse J C. Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. *Ecological Monographs*, 1987, 57(1): 1-21.
- [93] Landi P, Minoarivelo H O, Brännström Å, Hui C, Dieckmann U. Complexity and stability of adaptive ecological networks: a survey of the theory in community ecology//*Systems Analysis Approach for Complex Global Challenges*. Cham: Springer, 2018: 209-248.
- [94] 徐光华, 李小玉, 施春华. 复杂性-稳定性研究: 数学模型的进展. *生物多样性*, 2019, 27(12): 1364-1378.
- [95] Jansen V A A, Kokkoris G D. Complexity and stability revisited. *Ecology Letters*, 2003, 6(6): 498-502.
- [96] Rohr R P, Saavedra S, Bascompte J. On the structural stability of mutualistic systems. *Science*, 2014, 345(6195): 1253-1257.
- [97] Elton C S. *The reasons for conservation*//Elton C S. *The ecology of invasions by animals and plants*. Boston: Springer, 1958: 143-153.
- [98] Odum E P. *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia: W. B Saunders, 1953.
- [99] Pimentel D. Species diversity and insect population outbreaks. *Annals of the Entomological Society of America*, 1961, 54(1): 76-86.
- [100] Ashby W R. Requisite variety and its implications for the control of complex systems//*Facets of Systems Science*. Boston: Springer, 1991: 405-417.
- [101] Gessler A, Bottero A, Marshall J, Arend M. The way back; recovery of trees from drought and its implication for acclimation. *New Phytologist*, 2020, 228(6): 1704-1709.
- [102] Boyle R A, Lenton T M. The evolution of biogeochemical recycling by persistence-based selection. *Communications Earth & Environment*, 2022, 3: 46.
- [103] Doolittle W F, Inkpen S A. Processes and patterns of interaction as units of selection: an introduction to ITSNTS thinking. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(16): 4006-4014.
- [104] O'Neill R V, Johnson A R, King A W. A hierarchical framework for the analysis of scale. *Landscape Ecology*, 1989, 3(3): 193-205.
- [105] Simon H. The architecture of complexity. *Proceedings of the American philosophical society*, 1962, 106(6): 467-482.
- [106] Ashby W R. *An Introduction to Cybernetics*. London: Chapman and Hall, 1956.
- [107] Levin S A. Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems. *Ecosystems*, 1998, 1(5): 431-436.
- [108] Walker B, Gunderson L, Kinzig A, Folke C, Carpenter S, Schultz L. A handful of heuristics and some propositions for understanding resilience in social-ecological systems. *Ecology and Society*, 2006, 11: 13.
- [109] Gunderson L H, Holling C S. *Panarchy: Understanding Transformations In Human And Natural Systems*. Washington, DC: Island Press, 2002.
- [110] Holling C S. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs*, 1992, 62(4): 447-502.