

复杂性科学及其生态学应用

邬建国¹ 申卫军²

¹亚利桑那州立大学 生命科学系, Phoenix, AZ 85069, USA

²中国科学院 华南植物研究所, 广州, 510650

摘要 本文简要地介绍复杂性科学在近年来的一些新进展, 着重讨论复杂适应系统理论和自组织临界理论的主要内容和特征, 以及它们在生态学研究中的应用前景。在此基础上, 作者讨论了自组织临界性—等级结构连续带假说, 认为大多数生态系统并非处于所谓的自组织临界态, 而是处于自组织临界性—等级结构连续带上更接近等级结构一端的区域。复杂性科学为生态学研究提供了新方法、新理论, 其应用和发展很可能是生态学在新世纪最富有挑战性和重要性的研究热点之一。

Abstract Wu J.¹, W. Shen² (¹Arizona State University West, Phoenix, AZ85069, USA; ²South China Institute of Botany, CAS, Guangzhou, 510650). The Sciences of Complexity and Ecological Applications. This papers discusses the problem of complexity and reviews some of the major developments in the sciences of complexity in recent years. It focuses on the main tenets and characteristics of the theory of complex adaptive systems and the theory of self-organized criticality. Based on these discussions, a self-organized criticality-hierarchy continuum hypothesis is proposed in which most ecological systems occur towards the hierarchy end. Furthermore, moving from the self-organized criticality end to the hierarchy end, spatial heterogeneity, component diversity, system stability, and the relative significance of external forces and constraints tend to increase. The application and development of the theory of complexity in the context of ecological and environmental issues may well be one of the most challenging and significant research foci for ecology in the new millennium.

与我曾想像的全然不同, 科学的进步并不只是依赖于细致的观察, 精确的实验, 以及据此提炼出的理论。它始于观察者创造的一个抽象世界或其片断, 然后与基于现实世界的实验结果进行对照。正是这种想像与实验间的不断对话, 才使人们形成了对客观世界渐趋完美的理解。

——引自法国分子生物学家 Francois Jacob, 1998

一、前言

人类面临着环境、政治、经济、社会等各种各样的复杂性问题的挑战。纵观生物学、医学、数学、物理学、化学、工程学、经济学、政治学、哲学、社会学、决策科学、计算机科学及人工智能等领域, 科学家们正在探索这样的问题: 是否存在任何普遍理论能够帮助我们理解种类繁多的复杂现象? 复杂性科学(The sciences of complexity, 简称复杂学, 见Cowan 等, 1994; 张知彬 等, 1998) 是一门新兴的极度概括的综合性学科, 其主要目的就是回答上述问题。复杂性科学专门研究复杂现象或复杂系统, 以寻找一般性规律, 因而涉及诸多学科。对于那些渴望理解和对付复杂现象的人们来说, 复杂学可谓是理论基础所在, 妙计锦囊之贮。这一新兴学科吸引了来自不同领域的杰出科学家对其理论框架和研究方法的探索, 并正在形成各种各样有关复杂系统的新概念和新理论。

生态系统的组成单元数目多, 且不尽相同, 单元间常常存在强烈的非线性相互作用。生态系统中反馈与调节的方式多样且不断变化, 系统组份与相关过程也往往表现出高度的时空异质性。一般而言, 随着生

物进化，群落演替过程趋于更加复杂化，并表现出对环境的适应性。以上几个特征使生态系统成为自然界最复杂的系统之一(O'Neill等, 1986; Wu和Loucks, 1995; Wu, 1999)。既然生态系统是复杂系统，那么我们自然会问：复杂性理论对生态学有何指导意义？生态复杂性研究对复杂性理论能作些什么贡献呢？本文将针对这些问题，就复杂性科学的一些新进展及其在生态学中的应用作一简要讨论。

二、复杂性及复杂性科学

1. 什么是复杂性

复杂系统通常具有大量组份，而且组份间存在非线性相互作用，从而使得系统能够表现出聚现特征(emergent properties)。所谓聚现特征是指单凭研究组份不可能获得的系统的聚合特征，它是多组份非线性作用的结果，也是复杂系统“整体”大于所有组份之“总和”的根本原因。复杂性就是复杂系统的特征和属性。一个较全面的复杂性概念除了包含复杂系统的固有属性外，还应包括观察者或研究者的特征(图1)。这是因为对客观系统复杂性的表述及其特征不可避免地受到研究者的兴趣、能力，以及学术观点和信仰的影响。尽管科学家追求客观真理，科学最终还是客观世界和一群有特殊爱好和追求的人们相互作用的结果。因此，认清科学家作为观察者在研究结果中的作用是十分重要的，也是往往被忽略的一点。

Weaver(1948)依据系统的组成结构特征把复杂性分为三类，即有组织简单性(organized simplicity)、有组织复杂性(organized complexity)和无组织复杂性(disorganized complexity)。这与Weinberg(1975)提出的小数系统(small-number systems)、中数系统(middle-number systems)和大数系统(large-number systems)相对应。小数系统的组份数量少，相互作用方式简单，常表现出有组织简单性，因此可以用传统的数学分析方法来研究(如牛顿力学)。大数系统中的组成成分数量庞大，但各组份行为高度自由，表现出随机性，产生所谓的无组织复杂性。这类复杂性可用统计方法来有效处理(如统计物理学)。然而大多数生态学与环境科学中所要处理的系统是中数系统，它们表现出有组织复杂性(Allen和Starr, 1982; O'Neill等, 1986; Flood, 1987)。一方面，用简单数学分析方法不能对付此类系统中的大量成分；另一方面，传统统计方法又不宜用来研究中数系统组份间的非线性相互作用。等级理论认为，要处理此类复杂性，要么是把中数系统转化为小数系统，要么是发展出与简单数学分析和统计方法本质上不同的新方法(Wu, 1999)。系统科学正是为了解决这种有组织复杂性而发展起来的(Weinberg, 1975; Flood和Carson, 1993)。系统方法强调过程与动态，在处理工程、社会、经济与生态系统中复杂的反馈与非线性相互作用时颇为有效，但在需考虑空间异质性的情况时又有局限性。

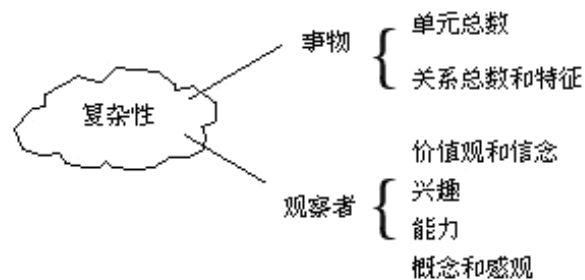


图 1. 系统复杂性的组分：组成单元数目的多寡，单元间相互作用关系，以及人为因素都可能导致系统的复杂性(引自 Flood, 1987)。

根据系统结构本身是否随时间而变和变化方式的差异，还可以区分出静态复杂性(static complexity)、动态复杂性(dynamic complexity)和自组织复杂性(self-organizing complexity)。静态复杂性指一个系统的组成及其结构的多样性，不直接涉及系统的功能和动态。动态复杂性强调系统的功能及时间格局，但系统结构本身不因时而变。自然界中的许多系统与其赖以存在的环境协同进化，而且组份间的非线性相互作用导致系统的聚现特征(Nicolis和Prigogine, 1989; Levin, 1999)。这些聚现特征又可以引起系统结构及功能的变化，产生所谓的自组织复杂性。这类复杂性是生物学家最感兴趣的，也是目前复杂性科学的主要研究对象。需要指出的是，尽管人们通常似乎把复杂性看作是复杂系统的属性，简单的物理系统在发生相变或处于临界态时表现出聚现和自组织特征，其行为足可谓复杂。因此，

复杂性概念应注重于与系统行为复杂性有关的特征 (Nicolis和Prigogine, 1989)。

2. 复杂性科学

诺贝尔经济学奖得主, 等级理论的集大成者之一, Herbert A. Simon (1996) 把20世纪有关复杂性的研究分为三个阶段。第一阶段是第一次世界大战后, 以“整体论”(holism)、“完形论”(或格式塔, Gestalts)、“创世进化”(creative evolution)等概念和术语为代表, 具有强烈反“还原论”(reductionism)的色彩。第二个阶段出现在第二次世界大战后, 以“普通系统论”(general systems)、“信息论”(information)、“控制论”(cybernetics)和“反馈”(feedback)等理论和概念为特征, 主要强调反馈及平衡过程在维持系统稳定性方面的作用。现在的复杂性研究的兴趣则聚焦于复杂性的产生、维持机理以及研究方法诸方面。近30年来, 各种有关复杂性的观点和理论不断涌现, 如“等级理论”、“耗散结构”(dissipative structures)、“自组织临界理论”(theory of self-organized criticality)、“混沌”(chaos)、“灾变”(catastrophe)、“分形”(fractals)、“细胞自动机”(cellular automata)和“遗传算法”(genetic algorithms)等。这些理论或概念强调了复杂性研究的不同侧面, 也在一定程度上反映了当今复杂性科学的指导思想和研究手段。现在所说的复杂性科学可以认为是Simon所言的复杂性研究第三阶段的聚焦点。

近年来出现的许多有关复杂性的概念和理论实质上与20世纪60年代和70年代盛行的三大论(系统论、信息论和控制论)以及非线性非平衡态热力学有千丝万缕的联系。远离热力学平衡态的非线性开放系统可以表现出自组织行为, 它们通过不断从外界吸收能量来维持其组织状态, 形成耗散结构(Nicolis和Prigogine, 1977, 1989; Prigogine, 1978)。例如, 生态系统不断地与外界交换能量与物质, 使它远离热力学平衡态, 表现出结构和功能上的有序性。这也是生态系统等级结构产生的热力学理论基础(邬建国, 1991; O'Neill等, 1986)。自组织性、临界性、相变和稳定性都是复杂学中的重要概念, 近年来, 在复杂性研究中有广泛影响。Bak等(1987)甚至认为自组织临界性是自然界的普遍现象, 是复杂系统最本质的东西。目前, 复杂性研究在方法上也逐渐形成了明显的特色, 如细胞自动机法(简称CA法)、遗传算法(简称GA法)、人工生命系统(artificial life)、博弈论(game theory)、分形几何(fractal geometry)等。对于生态学来说, 目前的一系列著作和论文似乎代表着又一次复杂性理论和实践研究热潮的开始(Hartvigsen等, 1998; Levin, 1999)。

三、复杂适应系统

美国圣特菲研究所(Santa Fe Institute, 简称SFI)是目前复杂性科学研究的“圣地”。该研究所是在美国Los Alamos国家实验室的数位资深物理学家和诺贝尔奖获得者Murray Gell-Mann的创导下于1984年建立的。SFI旨在将传统科学方法与现代计算机技术结合起来, 进行多学科的复杂系统研究。SFI科学家认为, 从物理学到化学、生物学、社会学、经济学等领域的复杂现象和行为来自于自组织、聚现和适应诸过程, 故它们是“复杂适应系统”(complex adaptive systems, 或CAS; 见Waldrop, 1992; Cowan等, 1994)。Gell-Mann(1994)认为复杂适应系统应具有以下特征:(1)系统是开放的, 即与其环境有能量和物质交换,(2)系统能识别其动态过程中的一些规律性,(3)系统将无规律的信息作为随机信息处理(大多信息确实如此),(4)系统具有记忆、学习和产生对策的能力。Levin(1999)认为复杂适应系统是一个由多种异质成分组成的聚合体, 其结构和功能来源于两个过程的相对均衡: 一是多种力量使系统不断产生组成成分的多样性, 二是系统在局部相互作用主导下对这一多样性进行筛选。复杂适应系统的主要特征是自组织过程(即小尺度上的局部相互作用导致大尺度上有序性的产生), 而这种自组织过程往往由于不同的历史事件而产生多种不同的结果(Kauffman, 1993; Levin, 1999)。

Levin(1999)指出, 复杂适应系统具有四大要素: 异质性、非线性、等级结构和流, 它们是系统产生自组织行为的根本原因。也就是说, 系统通常是通过异质成分间非线性作用而自组织成等级结构, 而这一结构又支配组成成分间的能量、物质和信息流, 同时也受其影响。因此, 复杂适应系统最本质的特性是自组织性; 通过自组织, 系统的整体属性由局部成分间的非线性相互作用产生, 而系统又能通过反馈作用或

增加新的限制条件来影响成分间相互作用关系的进一步发展。因此，自组织过程包括“旧约束”的破除和“新秩序”的建立。在复杂适应系统中，“破除”引发“重建”，有序出自无序。这种自组织性不是系统“自上而下”的“预定目标”，而是由于组成成分之间相互作用产生的“自下而上”的集体效应所不可避免的结果。

Brown (1994) 认为生态系统是复杂适应系统的典型范例，因为生态系统具有如下的五个特征：(1) 具有大量的组份，(2) 是开放系统，通过不断地与环境进行能量、物质和信息交换而保持远离热力学平衡态，(3) 具有适应性，即生态系统通过其生物组份能够对环境变化作出行为或遗传上的响应，(4) 由于生物系统演化和其它原因，生态系统发展的历史不可逆转，(5) 具有大量复杂的非线性关系。Brown指出，“复杂适应系统的一个共性就是，‘革新’违背守恒定律的必然结果，从而冲破对系统的束缚，使系统复杂性逐渐演化。进化革新打破了原先存在的各种约束，使有机体能够获取更多的物质与能量，从而使系统离热力学平衡态更远，多样性和复杂性更高”。上述特性确实使生态系统成为无可非议的复杂适应系统。Levin (1999) 进而指出，生态系统和生物圈本身是复杂适应系统的典型代表，在这样的系统中，大尺度上的格局是由小尺度上的局部相互作用和选择过程所产生的。理解环境条件和自组织因素在确定系统整体特征中的相对重要性是十分重要的。他认为，人类极度经营的生态系统（如农田和林地），就不是完全的复杂适应系统，因为其简化的结构并不是内在产生的，而是人为设计的。所以，这些系统缺乏适应性，对干扰的抵抗力比较弱（如病虫害爆发就极易使这样的系统崩溃）。Levin (1999) 论述了有关生态系统作为复杂适应系统的六个基本问题：

- 1) 自然界存在什么样的格局？
- 2) 这些格局是否仅由局部时空因素决定，其发展历史也起重要作用吗？
- 3) 生态系统是如何自组织的？
- 4) 进化过程对生态系统的自组织结构有何影响？
- 5) 生态系统结构和功能间有何关系？
- 6) 进化会否增加生态系统的恢复力（稳定性）？

用传统系统途径来分析生态系统时，生物多样性和空间异质性往往被整合进同质的“库”和“流”中，因此忽略了组份的应变性和适应性对系统宏观特征的影响过程。与此不同，复杂适应系统理论明确强调多样性、异质性及适应性对系统宏观行为的影响，为研究非线性动态系统的结构、功能和动态提供了一个新途径。1998年，生态系统杂志 (Ecosystems) 出版了关于CAS及其生态学应用的专刊 (Hartvigsen等, 1998)，就CAS理论及其在生态学中的应用作了讨论。例如，Bonabeau (1998) 讨论了社会性昆虫群体自组织格局的形成及其维持机理，认为蚂蚁通过个体间的交流和自组织产生社群行为，体现了CAS的一个重要特征，即聚现特征。Jansen (1998) 讨论了如何用CAS去管理相互作用和协同进化的社会与生态系统，并用遗传算法模拟了两种管理情况下系统的适应行为。显然，生态系统与复杂适应系统在概念上吻合。然而，就目前来说，这一理论在生态学中的应用主要还局限在概念水平上。复杂适应系统理论能否增进我们对生态学中复杂现象的理解还有待于深入探究。Levin (1999) 认为把生态系统作为复杂适应系统来理解和研究不只是创造了一个新名词，它会给生态学家带来新的启迪。

四、自组织临界性

自组织临界理论 (self-organized criticality, 简称SOC) 是一个有趣且影响较大的理论。该理论认为，由大量相互作用成分组成的系统会自然地 toward 自组织临界态发展；当系统达到自组织临界态时，即使小的干扰事件也可引起系统发生一系列灾变。Bak 等人 (1988, Bak, 1996) 用著名的“沙堆模型” (sandpile model) 来形象地说明自组织临界态的形成和特点 (图2)。设想在一块平台上缓缓地添加沙粒，一个沙堆逐渐形成。开始时，由于沙堆平矮，新添加的沙粒落下后不会滑得很远。但是，随着沙堆高度的增加，其坡度也不断增加，而沙崩的规模也相应增大，但这些沙崩仍然是局部性的。到一定时候，沙堆的坡度达到一个临界值 (即对于一个有限大的平台来说，添加沙粒和沙粒散落平台的平均速率相等)。这时，新添加一粒沙子 (代表来自外界的微小干扰) 可能引起不同大小的沙崩，小到一粒或数粒沙子，大

到涉及整个沙堆表面的所有沙粒。这时的沙堆系统处于“自组织临界态”。有趣的是，临界态时沙崩的大小与其出现的频率呈幂函数关系，即：

$$N(s) \propto s^{-\tau}$$

式中N是大小为s的沙崩的数量， τ 是一个常数。

所谓“自组织”是指该状态的形成主要是由系统内部组份间的相互作用产生，而不是由任何外界因素控制或主导所致。所谓“临界态”是指系统处于一种特殊敏感状态，微小的局部变化可以不断放大、扩延至整个系统。也就是说，系统在临界态时，其所有组份的行为都相互关联。临界态概念与“相变”

(phase transition) 密切联系；相变是由量变到质变的过程，而临界态正是系统转变时刻的特征。因为在临界态时，系统内事件大小与其频率之间是幂函数关系，这时系统不存在特征尺度 (characteristic scales)；也就是说，事件发生在所有尺度上，或与

尺度无关 (给定 $f(x) = x^a$, $f(kx) / f(x) = k^a$ ；即 $f(x)$ 的相对变化与 x 无关)。Bak (1996, 又见Bak和Chen, 1991) 还把自组织临界态与分形结构联系在一起，并毫不含糊地指出分形结构是自组织临界态在空间上的“指纹”。因此，根据Bak所见，幂函数关系和分形结构分别可用来作为识别自组织临界态是否存在的充要条件 (后面我们将讨论这是欠妥的)。Bak (1996) 认为，自组织临界理论可以解释诸如地震、交通阻塞、金融市场、生物进化和物种绝灭过程、以及生态系统动态诸现象，并认为SOC是目前描述动态系统整体性规律的“唯一的模型或数学表达”。与混沌行为不同，自组织临界态是一个吸引域 (attractor)，即使改变初始条件，系统最终都会达到这一临界态。Bak反复指出，“复杂系统必然在所有时空尺度上具有信息，简言之，复杂性就是临界性”；“自组织临界性是自然界趋向最大复杂性的驱动力” (Bak, 1996)。

就生态系统来说，直接支持自组织临界性理论的证据尚乏。Solé等 (1995) 发现热带雨林林冠空间结构表现出多重分形 (multifractal) 特征，从而推论这是该生态系统自组织临界状态在空间上的反映。Keitt和Marquet (1996) 分析了夏威夷群岛鸟类引入和绝灭的历史资料，发现鸟种绝灭事件的大小和出现频率符合幂函数关系 (只有7个数据点!)。由此，他们认为这些岛屿上鸟种绝灭可视为是生态系统自组织临界态的属性；具体地说，是由内部因素 (如种间竞争) 引起，而不是人类干扰 (如土地利用变化) 所致。Jorgensen等 (1998) 发现菲律宾Lanao湖中净初级生产力 (NPP) 变化的强度与频率间呈幂函数关系，因此认为这个湖泊系统处于自组织临界态。Nikora等 (1999) 在研究新西兰一些景观的格局特征时发现，缀块大小的频率分布服从幂函数关系，而且不同景观特征 (如植被和水文特征) 的缀块性表现出相似的分形特征。因此，他们猜测作用于不同尺度上的不同机理产生了不同的景观格局，但其分形特征相似，而自组织临界性理论是解释这一景观缀块性的合理理论构架。上述研究非常有趣，但由于缺乏对过程和机制的考虑，有不少推测的成分，似乎还难以作为证明这些生态系统确实处于自组织临界态的直接证据。

那么，自组织临界态真象Per Bak所描述的那样，遍及自然界，是复杂性之源，多样性之动力吗？自然界或生态系统真是象沙堆那样形成和运转吗？这些问题的完整答案有待于进一步研究，但近年来的不少研究已表明Bak所代表的SOC理论似乎有言过其实之嫌。Jensen (1998) 认为，究竟什么是SOC尚缺乏一个被普遍接受的明确定义；虽然SOC理论将自组织、临界性和复杂性这三个极为有趣的概念联系在一起，但还缺乏一个象平衡态统计力学模型那样的数学构架。Bak等认为，复杂动态系统的行为与热力学系统在相变温度时的情形相同；不论这些系统的绝对空间尺度多大 (大到宇宙，小到沙堆或分子系统)，它们都将自组织

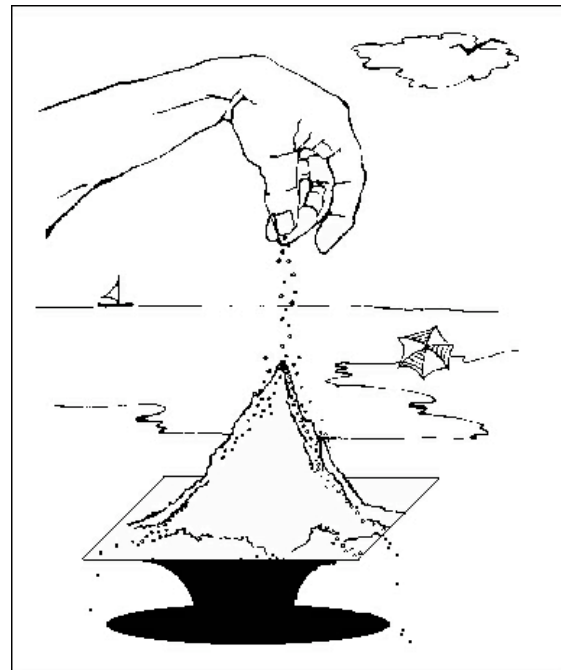


图2 自组织临界理论的沙堆模式 (根据Bak, 1996改绘)。

到这种临界态。然而，从沙堆例子可以悟出，若要保证系统达到SOC状态，外部驱动过程必须比系统内部组份间的相互作用过程要缓慢得多（Jensen, 1998）。但是，自然界中的驱动力是多尺度的，即轻、重、缓、急皆有（见Werner, 1999）。因此，并非所有多组份、非线性耗散系统都处于或趋于自组织临界状态。Jensen（1998）认为，SOC只可能出现在那些具有许多相互密切作用的组份、存在局部阈限特征、并为外部因素缓缓驱动的系统（一个典型的例子就是地震），即所谓的SDIDT系统（slowly driven, interaction-dominated threshold systems）。尽管近年来不少作者声称他们对实际数据的分析支持SOC普遍存在的论点，但这些研究的前提假设都是：幂函数关系 \Leftrightarrow SOC \Leftrightarrow 分形结构。然而，幂函数关系或分形结构的存在并不能完全保证所研究的系统是处于自组织临界状态（Raup, 1997; Jensen, 1998）。即使在一些影响颇广的SOC文献中（如Bak, 1996; Solé等, 1997），尚存在种种资料引用、分析和解释方面的错误（详见Raup, 1997; Kirchner和Weil, 1998）。将SOC理论应用到生态学研究时，上述几个方面的问题必须要明确地认识到。

无论如何，许多复杂的生态学现象是不可能由自组织临界理论来解释的。难以想象所有具有自组织特征的物理和生物系统都像堆沙堆一样向自组织临界态演化！Bak得出如此极端的论断的原因之一，就是他完全忽略了格局和过程的多尺度特征及其对系统动态的重要影响。与等级理论或其它整体论观点不同，自组织临界理论认为复杂系统中“自上而下”的约束作用对系统动态的控制根本不重要，这显然是与许多生态学现象不相吻合的。

五、讨论与结论

复杂适应系统是目前复杂性科学研究中的主要对象。复杂适应系统可由一种状态转变为另外一种性质明显不同的状态，这类似于物理学中的相变现象。如前所述，自组织临界理论也与相变概念密切相关，但SOC的重点在于事件发生的频率与大小之间的幂函数关系上。临界现象在自然界中非常普遍，近年来引起了生态学家们的广泛注意（见邬建国, 2000）。与耗散结构理论一样，复杂适应系统理论强调“有序来自无序”，这一特点意味着这些复杂系统能够在其发展和成熟过程中，通过内部因素的相互作用而表现出临界现象。这与渗透理论和空间相变理论在概念上是相同的。例如，当景观联结度增加到某一临界值时，景观格局及其相应的功能特征就会发生显著的骤然变化（见邬建国, 2000）。

目前，自组织临界性、等级组织与稳定性间的关系尚不明确。Levin（1999）认为，自组织临界性不可能是自然界中的一种普遍属性。例如，强烈的外部干扰可使种间竞争关系局部化，从而使物种之间的关联度下降，而相似的效应也可由非常强烈的内部作用引起，如强烈的竞争关系会使物种在空间分布上相对隔离（Levin, 1999）。当种间关联度下降后，干扰

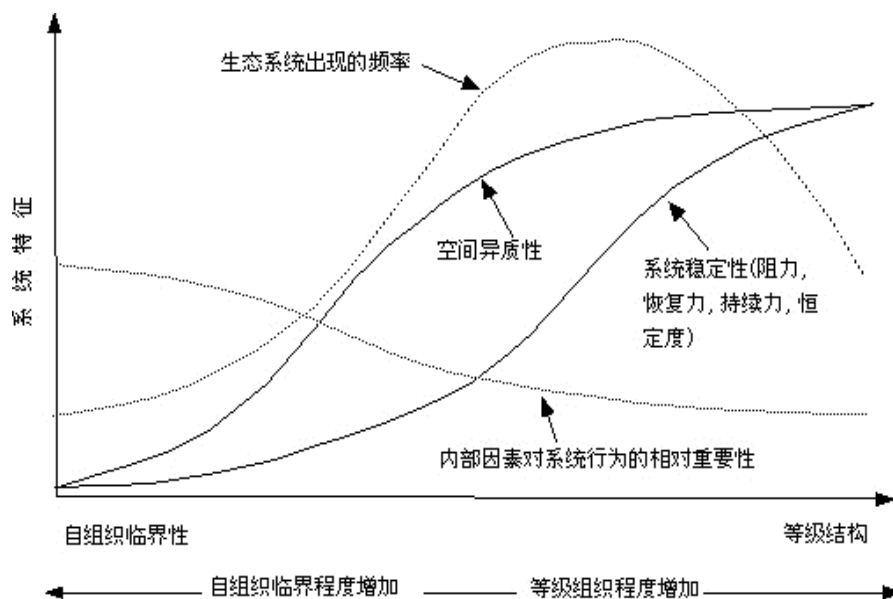


图 3. 自组织临界性—等级结构连续带假说 (SOC-Hierarchy Hypothesis)。

的影响就会被削弱，系统出现大规模波动或突变的可能性就得以减小或避免。因此，Levin认为，人们在自然界所观察到的系统是各种各样的：有一些接近自组织临界态，一些具有等级组织或模块化(modularized)结构(见Wu, 1999)，而大部分系统则介于两种情况之间。

我们赞同Levin的观点，但认为大部分生态学系统在不同程度上具有等级结构。这里，我们在Levin(1999)的基础上进一步提出自组织临界态—等级结构连续带假说(SOC-hierarchy continuum hypothesis)(如图3所示)。这一假说认为，SOC系统与等级系统分别代表系统结构连续带的两极，随着系统的等级结构化程度增强，系统自组织临界性逐渐减弱。大多数生态系统即不完全是SOC型，也不完全是等级型，而是兼具两者的某些特征。然而，我们认为等级结构特征在生态系统中更为普遍(图3)。这是因为，一般来说，等级结构可以容纳更大的空间异质性和多样性，而且可以增加非线性系统的稳定性(阻力、恢复力、持续力和恒定度)(详见邬建国, 1996; Wu, 1999)。对于SOC系统而言，环境因素对系统动态的影响是微弱的、缓慢的、非主导的，但在等级系统中其作用可以是多样的、非常重要的。虽然上述观点只是猜测，但我们希望这一等级观点能为更深入地研究系统的行为和探索生态学复杂性提供一些启示。

参考文献

- 张知彬, 王祖望和李典谟, 1998, 生态复杂性研究综述与展望. 生态学报, 18:433—441.
- 邬建国, 1991, 耗散结构、等级理论和生态系统, 应用生态学报, 2:181—186.
- 邬建国, 1996, 生态学范式变迁综述. 生态学报, 16(5):449—460.
- 邬建国, 2000, 景观生态学: 格局、过程、尺度和等级. 高等教育出版社, 北京.
- Allen, T. F. H., and T. B. Starr. 1982. Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity. University of Chicago Press, Chicago.
- Bak, P., C. Tang, and K. Wiesenfeld. 1987. Self-organized criticality: An explanation of $1/f$ noise. Physical Review Letters 59:381-384.
- Bak, P., C. Tang, and K. Wiesenfeld. 1988. Self-organized criticality. Physical Review A 38:364-374.
- Bak, P., and K. Chen. 1991. Self-organized criticality. Scientific American 264:46-53.
- Bak, P. 1996. How Nature Works: The Science of Self-Organized Criticality. Copernicus (an imprint of Springer-Verlag New York, Inc.), New York.
- Bonabeau, E. 1998. Social insect colonies as complex adaptive systems. Ecosystems 1:437-443.
- Cowan, G. A., D. Pines, and D. Meltzer, editors. 1994. Complexity: Metaphors, Models, and Reality. Perseus Books, Reading, Massachusetts.
- Flood, R. L. 1987. Complexity: A definition by construction of a conceptual framework. Systems Research 4:177-185.
- Flood, R. L., and E. R. Carson. 1993. Dealing with Complexity: An Introduction to the Theory and Application of Systems Science, 2nd edition. Plenum Press, New York.
- Gell-Mann, M. 1994. The Quark and the Jaguar: Adventures in the Simple and the Complex. W.H. Freeman and Company, New York.
- Hartvigsen, G., A. Kinzig, and G. Peterson. 1998. Use and analysis of complex, adaptive systems in ecosystem science: Overview of special section. Ecosystems 1:427-430.
- Janssen, M. 1998. Use of complex adaptive systems for modeling global change. Ecosystems 1:457-463.
- Jensen, H. J. 1998. Self-Organized Criticality: Emergent Complex Behavior in Physical and Biological Systems. Cambridge University Press, New York.
- Jorgensen, S. E., H. Mejer, and S. N. Nielsne. 1998. Ecosystem as self-organizing critical systems. Ecological Modelling 111:261-268.

Pages 6-15 In: J. Wu, X. Han and J. Huang (eds), Lectures in Modern Ecology (II): From Basic Ecology to Environmental Issues. Science and Technology Press, Beijing.

- Kauffman, S. A. 1993. *The Origins of Order*. Oxford University Press, Oxford.
- Keitt, T. H., and P. A. Marquet. 1996. The introduced hawaiian Avifauna reconsidered: Evidence for self-organized criticality? *Journal of Theoretical Biology* 182:161-167.
- Kirchner, J. W., and A. Weil. 1998. No fractals in fossil extinction statistics. *Nature* 395:337-338.
- Levin, S. A. 1999. *Fragile Dominion: Complexity and the Commons*. Perseus Books, Reading.
- Nicolis, G., and I. Prigogine. 1977. *Self-Organization in Non-equilibrium Systems*. Wiley, New York.
- Nicolis, G., and I. Prigogine. 1989. *Exploring Complexity: An Introduction*. W.H. Freeman and Company, New York.
- Nikora, V. I., C. P. Pearson, and U. Shankar. 1999. Scaling properties in landscape patterns: New Zealand experience. *Landscape Ecology* 14:17-33.
- O'Neill, R. V., D. L. DeAngelis, J. B. Waide, and T. F. H. Allen. 1986. *A Hierarchical Concept of Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
- Prigogine, I. 1978. Time, structure and fluctuations. *Science* 201:777-785.
- Raup, D. M. 1997. A breakthrough book? *Complexity* 2:30-32.
- Simon, H. A. 1962. The architecture of complexity. *Proceedings of the American Philosophical Society* 106:467-482.
- Simon, H. A. 1996. *The Sciences of the Artificial*, 3rd edition. The MIT Press, Cambridge.
- Solé, R. V., S. C. Manrubia, M. Benton, and P. Bak. 1997. Self-similarity of extinction statistics in the fossil record. *Nature* 388:764-767.
- Solé, R. V., and S. C. Manrubia. 1995. Are rainforests self-organized in a critical state. *Journal of Theoretical Biology* 173:31-40.
- Waldrop, M. M. 1992. *Complexity: The Emerging Science at the Edge of Order and Chaos*. Simon & Schuster, New York.
- Weaver, W. 1948. Science and complexity. *American Scientist* 36:536-544.
- Weinberg, G. M. 1975. *An Introduction to General Systems Thinking*. Wiley, New York.
- Werner, B. T. 1999. Complexity in natural landform patterns. *Science* 284:102-104.
- Wu, J., and O. L. Loucks. 1995. From balance-of-nature to hierarchical patch dynamics: A paradigm shift in ecology. *Quarterly Review of Biology* 70:439-466.
- Wu, J. 1999. Hierarchy and scaling: Extrapolating information along a scaling ladder. *Canadian Journal of Remote Sensing* 25:367-380.