

统合生物学纲要

Compendium for Unified Biology

常杰 葛滢 著



高等教育出版社 Higher Education Press

前 言

生命科学的确在经历着一场深刻的变化,而且正在孕育着新的革命。最近一段时间,“整合生物学”这个名词已经成为一个潮流。但并没有全面整合,只是部分学科的整合,或者部分组织层次(如分子与细胞学,进化生物学与生态学),或者是将数学更多地运用于生物学——实际上仍然是数学生物学,尽管数学和数学模型在整合生物学中十分重要,但并不等于就是整合生物学。甚至有人认为在微观领域中应发展系统生物学,在宏观领域中适合发展整合生物学。如果是那样,就不是真正意义上的整合。因此,整合生物学前面仍然迷雾重重。

整合生物学的出现,很容易使人联想到 60 年前进化理论的一场引人瞩目的综合运动。20 世纪 40 年代,进化论在向多个方向进行尝试——“适应辐射”——之后,在一片争论声中,终于有了一次大综合——Huxley 著名的《进化论:现代综合》将进化、数量遗传、发育及生态等方面的知识综合在一起,提出一个新的理论模式。这标志着进化理论一个新阶段的开始。

目前的生物学的状况与进化学科在“现代综合”之前的状态十分相似——多方向快速“适应辐射”:在纯粹科学方面,生物学已经从以描述为主导的学科发展成实验和理论并进的多个学科;在应用科学和技术方面,人类社会面临的所有突出问题都形成了一个分支学科,生物技术和生物工程的发展也取得了卓越的成就,并预示着更为光辉的前景。今天的生物学已经由 20 世纪初的几个基本分支发展为具有数百个分支学科的学科群。此外,自然科学其他学科的发展以及社会科学乃至人文学科和艺术都为生物提供了新的理论生长点和应用空间。

虽然生物学知识的快速增长令人鼓舞,但遗憾的是理论研究还没有及时跟上。20 世纪中期,随着蛋白质空间结构的解析和 DNA 双螺旋的发现,形成了以遗传信息载体核酸和生命功能执行

者蛋白质为主要研究对象的分子生物学时代。分子生物学的诞生使传统的生物学研究转变为现代实验科学。但是,在生命科学领域的实验科学与其他实验科学(如实验物理学)相比,更多的是注重经验,而非抽象的理论或概念。此外,这些生物学家们大多关注定性的研究,以发现新基因或新蛋白质为主要目标,对于定量的研究,如分子动力学过程等没有给予足够的重视。尽管如此,现代生命科学在 20 世纪的下半叶还是取得了丰硕的成果。正如美国科学院院长、分子生物学家阿尔伯特(Albert)所说,“在一个基因克隆占主要地位的时代,当今许多优秀的科学家在不具备任何定量研究的能力下仍然取得了巨大的成绩”。的确,最近的大多数诺贝尔奖也都是关于新事实的发现。

然而,这个缺乏理论的“灰色时代”(只重视实验数据、忽视理论总结,正如 100 多年前物理学的状态那样)会制约生物学的发展,事实上已经制约了生物学的进一步发展!诺贝尔奖年年如此,但“大人物”却凤毛麟角。自 20 世纪初以来,许多系统学家和物理学家开始致力于生命科学中的理论研究,而生物学家则忙于低头发现新的事实,在科学界出现了“生物学家忙于搜集事实,物理学家总结生物学规律”的怪现象。20 世纪 30 年代中期,著名物理学家薛定谔发表了著名的《生命是什么》一书,提出了关于生命性质及其与环境关系的天才论述和猜测。在此基础上,20 世纪 50 年代物理学家和生物化学家联合创立了分子生物学。在这一过程中生物学家所起的作用并不大,并且在其后的 50 年里除了丰富事实外,没有突破当时的理论框架。

可以说整个生物学至今还没有一个统一的学科框架。当前生物学的学科现状更像是一个“拼合体”、“组合体”、“联合体”,而不是一个“整合体”(有机体)——从研究方法、方法论、事实积累到理论都十分庞杂和支离破碎,大量的事实和各分支学科的理论 and 假说无法纳入一个统一的框架中。由于缺乏统一原理的指导,各分支学科的一些理论也容易与越来越多的新事实不符。理论生物学研究的迫切性凸显。

事实上,理论生物学的研究伴随着生物学的全部发展过程。达尔文可以称得上是第一个大家,Crick 也以其双螺旋和中心法

则等思想而成为另一个整合大家。此外,20 世纪的整合生物学家还有 Pearl, Lotka, Volterra, Odum, May, MacArther 等,他们都为理论生物学做出了巨大贡献。但都限于对部分生物学问题的解释和局部生物学理论的构建。

没有充分的系统科学基础,就不可能真正整合。理论生物学的局部性一方面与学科发展现状——原始积累有关,另一方面也在于数理工具不先进。近 30 ~ 40 年来,非线性理论、自组织理论、一般系统理论、复杂性科学等理论工具发展迅速,在物理学、化学(甚至经济学、社会学)等诸多学科中得到广泛应用。20 世纪 70 年代以后的系统学研究的前沿和核心是“自组织系统”,而生命系统是典型的自组织系统,因此备受系统学家的重视。实际上,大部分系统理论的产生和发展都与生命系统有密切关系。20 世纪 70 年代普里高津提出的耗散结构理论也在一定程度上受薛定谔的《生命是什么》这本书的启发。生物学家在新思想方面的注意是非常不够的,Bertalanffy 基于生物学提出的一般系统对于现代物理学的影响,在前 20 ~ 30 年里对物理学的影响远远大于生物学。生物学家不仅漠视系统理论、自组织理论和非线性理论,而且对于经济学、物理学及化学等相关学科在近几十年里的迅速发展也没有敞开胸怀地接受。与这些学科相比,生物学在一些方法、方法论和理论体系方面均显得落后,没有在整个学科的方法论上采用系统科学的思想。

本书突破传统的“思维定势”,利用自组织理论、非线性理论等新工具,并借鉴相关学科的新思想和新概念,对生物学概念、方法和理论进行了重新梳理,提出生物学的理论统一在生理过程上是整合,而跨尺度的结构统一应该是“统合生物学”。以此为基础,构建了一个新的生物学理论体系:将生物系统谱从原来的 6 个组织层次扩充为 13 个组织层次。发现了生物系统谱的二级结构,提出一个以结构为核心的螺旋上升的等级层次系统周期表。把从分子到全球的所有层次的系统分为三大类——3 个族,5 个周期,各族系统之间有可以尺度外推的自相似性,是统合关系;一级结构相邻族之间是包含与被包含的整合关系。我们在 2001 年的《生态学》中已经提出这个思想,但是 2001 年的《生态学》是一

本教科书,不能够在理论上越界过多。本书没有这个顾忌,可以进行更大程度上的突破和创新。例如将原有集合性质的生物圈概念提升到全球系统,将城市与周边非城市区域偶合为“城核系统”,在生物系统谱上又增加了两个周期。进一步发展 GAIA 假说成为全球系统内稳态调节,不仅修正了该假说的理论指向,也使其更加具有生物学的机制支持。

如果有人问这本书中“统合”了什么?“新”在哪里?我们的回答是:本书的特色在于尝试建立一套推理体系,将生物学建成类似物理学那样的硬科学。主要表现在以下方面:

(1) 等级层次系统之间和相关学科的整合。以生物系统周期表为主线,等级层次系统之间的整合与尺度外推使生物学有一个统一的理论。每一个层次的系统(如细胞-多细胞有机体-种群-生态系统)不再是孤立的,层次之间是进化的关系。我们对许多生物与生物之间、生物与环境之间的一些关系的认识原来仅局限在一个层次上,我们发现它们往往是多个等级层次系统共有的规律。例如,真核细胞和多细胞有机体(特别是动物)的共同特征自我调节能力强,有一个明确的调控中心,有内稳态和完整典型的系统生活史,在生长和发育完成后都会有死亡;细胞器和多细胞有机体的器官具有半独立的功能。然而有些层次的系统之间有很大差异,不能类比。例如,个体的新陈代谢、生长、发育和繁殖等特征很难在其上一层级——种群或下一层级——器官中找到相似的过程,即便是与个体有些相似的生态系统,也有许多不同,因而有关“超有机体”的假说始终有争议;同样,种群的许多数量特征,如出生率、死亡率、迁移率等也很难向生态系统或个体系统外推。分析这些异同点,对生物学知识的总结、归纳、演绎上升成新的理论十分有益。在同层次系统之间,用经济学的眼光分析其相互关系,如分工、交换、服务、合作及竞争等,这些规律的扩展将大大增强生物学的推理性。

(2) 将人类的影响作为一个自然力量来理解。以往的生物学(主要是生态学)对人的地位考虑不够,对人的位置放置不妥。最近 100 年来,特别是最近 50 年来,人在地球上的地位已经与以往大不相同。人工生态系统和人影响的生态系统,特别是城市以

及与之共同发展起来的新的、不那么“自然”的事物,已经在我们这个地球上占据越来越大的位置。以往的许多生物学家要么无视这些问题,而试图仍然仅仅(或主要)以“自然”的对象为研究目标;要么干脆就认为人是地球上“多余的”“坏客人”,试图阻止人类的活动。事实上,具有改造自然能力的人类的出现,是生命系统进化的必然趋势。人类已经成为全球生态的驱动力量和进化的能动因素。人类改造了自然生态系统,迫使其分工成农田、城市、草场和海水养殖场,提高了生产效率;人类加强了区域和全球的物质交换和能量流动,但也加速了生物多样性的丧失,当然人类也培育出一些新品种;生物圈由于人类全球化而迅速形成了全球系统,实现了自组织升级。这些都是地球生命史上不可逆转的事件。

鉴于此,新的生物学不能像以往那样忽视人造的系统,而应将其与自然系统同样对待。生物学家一方面仍然站在人类一分子的角度,理解人具有其按照自身利益改造世界的特殊性;另一方面生物学家应该作为人类之外的观察者,研究人这一新的生态和进化因素造成的新事物。例如,人类创造的文因是对生物信息(DNA)的补充和扩大,比生物信息的记录、传播和突变快几个数量级。人类的外信息已把全球联为一体,使整个生物圈整合成一个具有自我调控行为的“全球细胞”。人类对生命世界的影响是两面的,不完全都是有害,也有有利的方面。可以从某种意义上说,地球生命的未来命运将掌握在人类手中。生物学的任务之一就是人类能够认识和掌握自然规律,让包括人类在内的地球生物圈长期存在和繁荣下去。

(3) 梳理概念体系。由于生物学的多元起源和学科的迅速发展,学科中的概念不统一,同一类事物在不同层次上使用不同的概念,或者不同的问题会有相同的名词。为此,应该归并同类概念,打通学科间的交流渠道,突破以往的框架,以便与当今科学发展相适应。我们所努力的就是如何把新的原理与旧的原理融合在一起,使各等级层次的同类问题用同一概念表达。

本书不追求体系的完整。我们将目前能够理出的问题和小块的理论先展示出来,以便更多的同行能够共同思考和发展生物

学的新理论。

(4) 多学科的整合——将经济学、进化论、物理学、化学及系统科学的原理融入生物学中。

(5) 在进化的大框架内将人类的影响也作为一种自然力量来理解,更宏观地理解过去和预测未来。

在应用方面,一个统一、清晰的理论也更容易在政府决策和大众中普及和应用。

早在半个多世纪前,亨德莱在其著名的《生物学与人类未来》一书中预言:生态学的用武之时不是 20 世纪,而是 21 世纪。20 世纪后半叶,许多人预言,下一世纪的生物学将是在对生命活动的本质统一认识下的真正的“统一生物学”(General Biology),21 世纪将是生物学的世纪,人类将形成崭新的生命观。

本书基本思想的建立得益于作者与许多人的交流,在出版之际深表谢意。他们是:经济学家罗卫东和许彬教授,杂家(数学、计算机科学、语言学、哲学以及其他种种)周昌乐教授,数学家陈刚教授,生物学同行杨允菲、任海、叶万辉、贺金生、方精云、马克平、韩兴国、江洪、沈泽昊、曹家树、陈欣、傅承新、段昌群及李振基诸教授,以及其他众多的各学科的朋友们。当然,他们只使本书增色,而不对任何错误负责。

祝廷成教授和李建东教授的言传身教使我们踏入生态学之门,周以良教授给了我们高飞的翅膀。众多的老一辈生物学家给我们以各种启迪。

由于本书对以往体系的改革力度较大,在理论框架和具体内容方面一定存在许多问题,作者诚恳地希望能够得到诸位专家、同行、相关学科学者及各位读者的批评指正。

常 杰 葛 滢

2000 年暑期构思于乌鲁木齐

2004 年元旦初稿于杭州

2004 年暑期二稿于吉林市

2005 年 8 月完稿于加拿大金斯顿

目 录

第1章 最宏观的整合与统合——生物系统周期表	(1)
引言:从元素周期表到生物系统周期表	(1)
1 等级层次理论和生物系统谱	(2)
1.1 等级层次系统理论	(2)
1.2 生物系统谱中的难题	(3)
1.3 生命系统大统一的数理基础——等级层次自组织系统理论	(4)
2 等级层次生命系统的螺旋上升——生物系统谱的二级结构	(4)
2.1 同族系统之间的共同性	(6)
2.2 同族系统之间的差异性	(10)
2.3 生物系统谱一级结构的意义	(11)
3 对已有生物系统等级层次的重新认识——基于生物系统周期表	(12)
3.1 隐没的群落	(12)
3.2 “景观系统”不是一个等级层次,而是为方便临时划分的单位	(14)
4 根据生物系统周期表对新等级层次系统的预测	(15)
4.1 等级层次生物系统最晚近的自组织升级事件——人类的全球化与全球系统的形成	(15)
4.2 人的主导地位加强——城核系统凸显	(18)
4.3 “自然”生态系统的归属	(22)
4.4 城核系统形成的机制——聚集内生分化	(23)
4.5 更进一步的推演——不断增加环节的生物系统谱	(24)
5 完整的生物系统周期表	(29)
6 生命系统自组织升级过程	(29)

7 生物系统周期表更进一步外推到非生物世界	(31)
8 宇宙中惊人的同一性——生物系统周期表在研究 方法论上的意义	(32)
小结:最宏观的生物学	(32)
第2章 统合生物学的哲学原理	(34)
引言:生态学理论和思维方式都需要范式和数理工具 ...	(34)
1 统合生物学的理论基础	(35)
1.1 生物系统是自组织系统	(35)
1.2 自组织系统的功能可以整合,而结构之间 要统合	(36)
1.3 临界问题	(36)
1.4 人类文因的发育成熟是生命进化史上的 第三次飞跃	(38)
2 生物系统的基本方面	(40)
2.1 各层次的完全系统都是个体——超有机体的 争论可以终结了	(40)
2.2 哪些是生物系统的组分,哪些是生物系统 的环境?	(41)
2.3 生物系统一般意义上的结构和过程	(42)
2.4 我们常说的生物系统功能往往是生物系统 的过程	(42)
2.5 小尺度系统的边界未必比大尺度系统更清晰 ...	(43)
2.6 一个完全系统只有发育而没有进化, 同形系统才有进化	(46)
2.7 超个体、亚个体与亚种群——构件系统结构 的特异性	(47)
3 生物系统与非生物环境关系的基本范式	(49)
3.1 生态作用的模式	(49)
3.2 生态反作用	(50)
3.3 生态关系的时间尺度	(50)
4 生物系统与生物环境关系的模式	(51)
4.1 等级包含关系	(51)

4.2	等级层次系统之间的时空并行关系	(53)
4.3	亲缘关系	(54)
4.4	同类完全系统间竞争的通用模式	(54)
4.5	亚完全系统之间的竞争方式	(56)
4.6	备份——完全系统的保险	(57)
4.7	增殖——完全系统占有资源的手段	(57)
4.8	重复——大自然不朽的灵魂	(57)
5	生物系统对环境因子的响应、适应和耐受性	(58)
5.1	生物系统对于环境响应的模式	(58)
5.2	适应的类型和模式	(60)
5.3	生物系统对环境的耐受性	(62)
6	生物系统对环境的利用和改造——自服务、 自毁和利他	(62)
6.1	自服务	(62)
6.2	自毁和利他	(63)
6.3	人类的自毁与克服	(64)
7	生命世界中普遍存在的 S 形曲线	(65)
8	生态过程与进化过程在两个尺度上自相似	(66)
9	生态过程与经济过程在两个尺度上自相似	(67)
10	类比,生物学研究中随处可用的利器	(68)
11	交替,跨越组织层次看自组织与他组织	(71)
12	生物系统等级层次结构带来的方法论问题	(73)
第 3 章 跨层次完全系统的结构学		(75)
引言:生物学中的结构主义——必须强调系统结构的 极端重要性		
		(75)
1	完全系统结构和外貌的粗粒化描述	(77)
2	城核系统与真核细胞的相似性	(78)
3	城核系统假说	(81)
3.1	生态核	(82)
3.2	生态器	(83)
3.3	城核系统中的“酶”——生物种群	(85)
3.4	生态质	(86)

3.5 文因——城核系统中的模板信息	(87)
3.6 传因——城核系统中的调控信息	(88)
3.7 自组织系统升级与信息的传递速度和效率	(90)
3.8 城核系统的结构骨架	(90)
4 多细胞个体与生物大分子的基本结构——非球体的 空间构筑形	(91)
5 全球系统的基本结构	(92)
6 生物结构的发育是一个自组织过程	(94)
6.1 生物结构与其他领域中的结构主义	(95)
6.2 生物结构的进化是一个自组织过程	(96)
6.3 完全系统——多细胞有机体结构发育的 非线性模型	(97)
6.4 完全系统结构发育之间的自相似性	(100)
6.5 生物结构数理模型研究的重要性和 理论意义	(101)
7 生物结构遵从的力学和数学基础	(102)
8 谁创造着万紫千红的世界——结构和 功能的遍历	(103)
9 单体生物及构件生物的生态学意义	(104)
10 动物与植物都有骨骼——满足空间构型的需要	(107)
11 完全系统族的骨架	(111)
12 纠正目前的以偏概全的“结构生物学”	(111)
小结:对生物系统结构的描述需要新型的数理工具 ——超越物理学和化学	(112)
第4章 跨层次完全系统的生理学	(113)
引言:研究系统过程的学科都是生理学	(113)
1 完全系统的生长	(113)
2 完全系统的发育	(115)
3 完全系统的代谢——输入、内循环、存留和输出	(118)
4 系统安全的自维持——各层次生物系统共有的 防御与免疫	(122)
5 生物系统结构的自我修复和再生	(124)

6	自组织系统的自主性完结——自发死亡	(125)
7	完全系统内的经济过程	(126)
8	系统状态的自维持——系统稳定性与内稳态	(128)
8.1	系统结构的自维持——稳定性	(128)
8.2	随着等级层次上升而不断强化的内稳态	(128)
9	将 Gaia 假说推进一步——全球系统的 内稳态调节	(131)
9.1	Gaia 假说与全球系统内稳态	(132)
9.2	全球系统能量的内稳态	(134)
10	城核系统和全球系统中人的地位与作用	(135)
10.1	本次全球巨大变化是以人为主导因子 产生的	(136)
10.2	人类对全球系统的不利影响	(137)
10.3	人类对全球系统的有利影响	(139)
10.4	全球偶合过程中的忧患意识	(140)
10.5	人类在全球系统自组织过程中的作用	(141)
10.6	人类调控全球系统稳定可持续发展的 可能性	(143)
11	完全系统和准完全系统中的生产过程	(145)
12	完全系统和准完全系统中的分解过程	(146)
13	完全系统和准完全系统中的交换过程	(147)
14	完全系统和准完全系统中的流通过程	(150)
15	完全系统和准完全系统中的分配过程	(151)
16	完全系统中的消费过程	(152)
17	纯消费者? 生态系统中的动物不是不劳而获 的角色	(153)
18	全球系统才有真正意义的生物地球化学循环	(155)
19	全球尺度的能量流动不能等同于生态系统中的 能量流动	(156)
20	完整意义上的生物信息学	(157)
20.1	多细胞个体层次的信息流	(157)
20.2	原生态系统中的信息流	(158)

20.3 城核系统和全球系统中的信息流	(159)
20.4 尽早建立完整准确意义的生物信息学 十分必要	(159)
第5章 生态器、生态核和生态质	(160)
引言:破缺系统的器官属性	(160)
1 服务系统的结构为执行其功能而特化	(160)
2 原核细胞结构形式及其与上一周期系统的对应 ——原生态系统之间的相似性	(161)
3 服务系统效率的衡量	(162)
4 服务系统的多样性	(163)
5 服务系统之间的分配和交换	(163)
6 服务系统的单一功能性	(163)
6.1 初级生物生产生态器	(164)
6.2 能源和矿物生产生态器	(164)
6.3 高级生物生产生态器	(164)
6.4 高级工业生产生态器	(165)
6.5 生物分解生态器	(165)
6.6 工业分解生态器	(165)
6.7 调控者生态器	(165)
6.8 城核系统中各种生态器的偶合	(166)
7 生态核——信息处理、管理、交换中心	(166)
8 生态质	(166)
8.1 保护和改善生态器环境质量	(167)
8.2 维护生物多样性	(168)
8.3 维持信息调控者的精神健康	(169)
8.4 生态效益的经济评估	(170)
第6章 统合生物学中的问题、佯谬和假说	(171)
1 自然选择是进化的动力? 选择压越强进化越快 ——热带雨林中生物多样性最低?!	(171)
2 遗传多样性有意义,而生态系统中的物种多样性 没有意义?!	(172)
3 生物多样性概念辨析	(172)

4	复杂性不是多样性的同义词	(174)
5	生物多样性和复杂性的涨落与平衡	(174)
5.1	复杂性的增加和减少是自组织系统固有的特征	(175)
5.2	多样性和复杂性起源于自组织系统的分岔	(175)
5.3	实际生物多样性由环境决定	(179)
5.4	生物多样性和复杂性的增加机制是正负反馈的共同作用	(180)
6	基于自组织理论的生物多样性和复杂性的保护原理	(182)
7	将 Gaia 假说推进一步——全球系统的自我调节 ...	(183)
8	全球系统的“细胞分裂”与未来的类地生命系统群	(186)
9	生态学的裂变与“宏观生物学”学科群的产生	(187)
10	全球系统研究的方法论思考	(187)
	主要参考文献	(189)

1

最宏观的整合与统合 ——生物系统周期表

横看成岭侧成峰

——苏轼

引言：从元素周期表到生物系统周期表

100 多年前,门捷列夫创建的元素周期表使当时杂乱无章的众多元素“有家可归”,为化学研究开辟了规律性研究的正确途径。生物学家也将这一目标作为理想,多年来一直试图建立生物学中的周期表,但始终没有成功。

以往对生物周期表的尝试主要从多细胞个体的结构以及各个分类学单元方面入手,目前还看不到这方面的希望。然而,我们从另一个角度看到了曙光——不同等级层次的各种生物系统之间的结构有相同也有差异,并且这些系统在结构相似性上有周期性的变化,因此我们尝试建立一个全新类型的生物系统周期表。

1 等级层次理论和生物系统谱

在生物学(特别是在生态学中,Vogt *et al.*, 1997)中,我们已经清楚地意识到生命是由一系列在尺度上从小到大的具有组织层次(levels of organization)的系统构成的一个等级层次结构(hierarchical structure),Odum(1951, 1971, 1981)等曾将各层次系统排列成为一个生物学谱(biological spectrum)。然而,在生态学以外的其他生物学及医学文献中经常使用的 biological spectrum 概念与生态学上的这个概念并不相同。根据 2003 年网上文献关键词检索的不完全统计,“生物学谱”在生态学以外学科的出现频率有 1 000 多次,而符合 Odum 定义的法只有不到 10 次。鉴于这个情况,应该对名词加以改变,我们建议用生物系统谱(biosystematic spectrum),这更加符合生态学中这个概念的含义。

根据 20 世纪末的知识,生物系统谱可以表示成图 1-1。值得注意的是,该谱中除了增加一些层次以外,还对有些层次进行了归并,详细论述见“隐没的群落”一节。

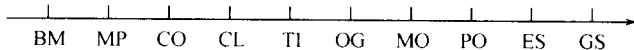


图 1-1 由一系列从小到大的组织层次系统构成的生物系统谱的一级结构(常杰、葛滢, 2001a)

BM:生物大分子,MP:大分子种群,CO:细胞器,CL:细胞,TI:组织,OG:器官,MO:多细胞有机体,PO:种群,ES:生态系统,GS:全球系统

1.1 等级层次系统理论

等级层次结构是一系列尺度从小到大的各类系统构成的具有组织结构的多级结构系统。

近年来,等级系统理论(或等级理论, hierarchy theory)为许多生物学家所认识,特别是得到了许多生态学家的推崇,已经较系统、全面地应用到生物学的研究中(李哈滨、Franklin, 1980; O'Neill *et al.*, 1989; Urban *et al.*, 1987)。早在 1942 年, Egler 就

指出,生态系统具有等级结构的性质。但完整的等级理论是由 Pattee 和 Simon 等系统理论学家和哲学家以一般系统论、数学和哲学为基础,于 20 世纪 60、70 年代创立发展起来的 (Simon, 1962; Koestler, 1967; McIntosh, 1987)。1972 年,该理论由 Overton 引入生物学。事实上,Odum 的生物学谱已经在描述不同系统具有尺度,也明确了其包含关系,尽管没有明确使用“等级层次”这个术语。

等级层次系统的特点是:多层次、尺度从小到大、嵌套、自相似、多样性、复杂性和同一性等。从生物大分子到生物圈的各级生物系统都具有等级结构,即任何等级(n)上的生物系统(S_n),都由比其低一等级水平上的组分——同时又是低一等级($n-1$)系统(S_{n-1})构成; S_{n-1} 同样由更低一级子系统($n-2$)所组成……不同等级层次上的系统具有特定的时间和空间尺度(scale)。

1.2 生物系统谱中的难题

Odum 提出的生物学谱的贡献是加深了人们对生物学等级层次系统概念的理解,认清了对于尺度不同的系统应采取不同的方法进行研究。由于不同等级系统的尺度不同,因而在研究中也需要用不同的方法去认识(张大勇等,2000)。例如,在种群层次上的问题,不能用个体的特征衡量,也不能用生态系统特征衡量。生物学上过去的许多争论是尺度混淆造成的,如群落(生态系统)的边界是连续还是间断,争论了几十年,在适合尺度问题明确后基本上得到解决。

然而等级层次系统的概念对于不同层次系统之间的整合,或者说对于某一尺度外推时却遇到了极大的困难。例如,个体的新陈代谢、生长、发育和繁殖等特征很难在其上一层次——种群或下一层次——器官中找到相似的过程,即便是与之有些相似的生态系统,也有许多不同,因而有关“超有机体”的假说始终有争议;同样,种群的许多数量特征,如出生率、死亡率、迁移率等也很难向生态系统或个体系统上推或下推。当然,这些系统在结构上更加没有可推理的相似性。因此,O'Neil (1989)认为,每个等级都具有其一定的时间和空间尺度,而且各等级水平系统的功能和结构