

水生生态食物链多平衡态问题的理论研究

林振山¹, Li Larry²

(1. 南京师范大学地理科学学院, 南京 210097; 2. Ecological Complexity and Modeling Lab., University of California, Riverside, CA 92521-0124, USA)

摘要:生态食物链的多平衡态问题关系到生态多样性。由于生态食物链复杂的非线性过程,使得该问题的理论研究困难重重。建立了一个生态食物链的准三分子模型,并讨论了系统的定态解及其稳定性。研究结果表明:(1)在定态里,浮游植物的密度正比于溶解营养物的密度、光合作用过程的速率,而反比于游泳掠夺者的捕食速率;(2)如果溶解营养物的密度和光合作用过程的速率都很小,或者掠夺者的捕食速率过大,系统将是不稳定的;(3)生态食物链系统是一空间有序的结构,这揭示了生态群落的演替和多样性的动力学机制。

关键词:准三分子模型;生态系统;食物链;定态;稳定性

The euilibrium states of food-chain of aqua-ecosystem

LIN Zhen-Shan, Li Larry (1. Department of Geography, Nanjing Normal University, Nanjing 210097; 2. Ecological Complexity and Modeling Lab., University of California, Riverside, CA 92521-0124, USA). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(10): 2066~2072.

Abstract: The Trimolecular model or Brusselator, first introduced by Prigogine Brussels school of thermodynamics, is one of the simplest models of a nonlinear chemical system for which the relative concentration of the constituents can oscillate in time, or can exhibit nonlinear waves. It possesses two initial "reservoirs", two intermediates and two "final products". Spatially varying steady states, temporally oscillating homogeneous states and nonlinear traveling waves in the system, which only become stable far from equilibrium, have been called dissipative structure by I. Prigogine because their very existence depends on dissipative processes. Here we developed a modified-Brusselator to show how the spatio-temporally self-organized pattern can be formed in a simple food chain. Our analyses of this model indicate that: (1) at the steady state, the density of zooplankton is proportional to the concentration of dissolved nutrients and the rate of photosynthesis, and is inverse proportional to the predating rate of top predators; the normal modes with wave number tend to stabilize the ecosystem; (2) if the concentration of dissolved nutrients is small, the rate of photosynthesis and predating rate of zooplankton are very small or the predating rate of the top predator is very large, the system is unstable; (3) the change of the density of zooplanktons always lags a phase behind any change of phytoplankton; and (4) both explicit forms of the steady-state solutions and the time-dependent solutions show that spatio-temporal pattern formed in this ecosystem is dissipative structure. As we move away from equilibrium, new macroscopic modes

基金项目:国家“十五”资助项目;国家“211”工程重大资助项目;江苏省“333工程”资助项目

收稿日期:2002-11-20; **修订日期:**2003-08-10

作者简介:林振山(1955~),男,博士,教授,主要从事生态-环境-气候科学研究。E-mail: zslin@email.njnu.edu.cn

Foundation item: The National Key Project of Science and Technology of the National 10th plan for five years; China National “211” Key Project; Jiangsu Province “333” Project

Received date: 2002-11-20; **Accepted date:** 2003-08-10

Biography: LIN Zhen-Shan, Ph. D., Professor, main research field: ecology-environment-Climate.

(dissipative structures) can suddenly appear in this food chain, leading to dramatic new macroscopic behavior.

Key words: Brusselator; food chain; spatio-temporal pattern formation; dissipative structure

文章编号:1000-0933(2003)10-2066-07 中图分类号:Q141 文献标识码:A

由于浮游动物在调节海洋生物生产中的关键作用,对其摄食生态学的研究一直是海洋生态学研究的一个重点^[1~3]。生态食物链的多平衡态问题关系到生态多样性,但由于生态食物链复杂的非线性过程,使得该问题的理论研究困难重重。在生态系统的演化中,连续稳定是很重要的,而生态系统里所有的生命则都取决于对外界能源(库)——太阳辐射的利用^[4]。入射能量的一部分通过光合作用转化为活的有机体。虽然浮游植物在分解代谢过程中释放出一部分势能,但大量的剩余能量还是以有机物的形式得以积累。作为消费者,浮游动物(zooplanktons)和浮游植物的掠食者则依赖于这些势能的积累。在新陈代谢的氧化活动中,相当一部分的消费物质以动能的形式释放出去,但是剩余的物质则被转化为他们身体中的复杂的化学物质^[5]。然而,当它们死后,作为潜在能源的所有有机体都转化为腐殖泥细菌的有机体。而这些细菌有机体可作为各类消费者的能源。所以,细菌是食物链里另一类重要的库。在食物循环里,浮游植物和浮游动物(zooplanktons)发挥了十分重要的中间作用。浮游植物和浮游动物(zooplanktons)质量的变化,必将导致两个最终产物——浮游植物的掠夺(食)者和游泳掠夺(食)者质量的变化。所以,浮游植物和浮游动物的总量变化在生物食物链里是十分重要的。

为研究营养-浮游植物-浮游动物-鱼食物链的形成及其动力学机制,已建立了许多的动力模式^[6~10]。然而,几乎所有这些模式都是关于一个库和一个最终产物(鱼,或掠夺者)的,都不能从数理上解释生态食物链的复杂的非线性过程。要研究该类问题,如浮游植物和浮游动物的多平衡态和时、空分布,必须建立关于两个库和两个最终产物的非线性动力学模式。非线性种群的竞争模式已发表了不少^[11~13],但有关生态食物链的非线性动力模式却很少。

本文建立了以浮游植物和浮游动物为中间变量的食物链动力模式,该模式依赖于两个库和两个最终产物。本文建立了准三分子食物链动力学模式并分别研究了定态的线性稳定性、定态的有序结构和时-空耗散结构。

1 准三分子生物链模型

为了研究浮游植物和浮游动物的多平衡态问题,必须建立起有关的生物过程的速率动力学方程。Lindeman^[5]曾指出:营养-浮游植物-浮游动物-鱼食物链定性食物循环的部分生物过程为:①浮游植物通过光合作用吸收溶解营养物质;②浮游植物和腐殖细菌的质量被转化为浮游动物和浮游植物的掠夺(食)者的质量;③游泳掠夺(食)者捕食浮游动物。如果考虑到浮游动物摄(掠)食浮游植物的过程是一非线性过程,并用 A 表示溶解营养物密度, B 为腐殖质细菌密度, X 、 Y 分别为浮游植物和摄食浮游植物的浮游动物密度, D 、 E 分别为摄食腐殖质的浮游动物和捕食浮游动物的游泳掠夺者的密度,就可以将 Lindeman^[5]的定性食物循环理论用以下的生物过程速率反应式来表示:



反应式(1)表示浮游植物(X)通过光合作用 k_1 吸收溶解营养物质(A);(2)式表示浮游植物和腐殖质细菌(B)的质量被转化为摄食浮游植物的浮游动物(Y)和摄食腐殖质的浮游动物(D)的质量(转化速率为 k_2);(3)式表示摄食浮游植物的浮游动物的非线性摄食过程(摄食速率为 k_3);(4)式表示捕食浮游动物的游泳掠夺者(E)捕食浮游动物过程,其捕食速率为 k_4 。有必要指出,Lindeman^[5]的定性食物循环理论是一近似理

论,因为没有考游泳动物对浮游植物的摄食作用。

方程(1)~(4)就是本文提出的营养-浮游植物-浮游动物-鱼食物链定性食物循环的部分生物过程(反应)速率的动力学模式,显然它是一个关于两个库(溶解营养物 A 和水(海)底的腐殖质 B)和两个最终产物(浮游植物 X 和摄食浮游植物的浮游动物 Y)的动力学模式。通过对方程(1)~(4)的研究来揭示浮游植物和浮游动物的时、空分布及其稳定性情况。而浮游植物和浮游动物的时、空分布及其稳定性情况对营养-浮游植物-浮游动物-鱼食物链以及对鱼资源的可持续性发展都至关重要。

Prigogin 的三分子模式^[14]为:



其中 X, Y 分别为中间变量浓度; A, B 分别为反应物(库或源)的浓度; D, E 为生成物浓度。

将模式(1)~(4)与三分子模式(5)~(8)相比较,可以发现模式的第一、第二方程是一样的,但第三和第四方程则是不同的。为此,将模式(1)~(4)称为准三分子模型。准三分子模型是一全新的模式,它所描写的将是与 Prigogin 的三分子模式所描写的完全不同的另一类双源、双库的动力学机制(关于生物过程速率或化学反应速率或物理过程速率)。

对于(1)~(4)反应式,有以下的(关于生物过程的)速率方程:

$$\begin{cases} \frac{\partial \bar{X}}{\partial t} = k_1 \bar{A} - k_2 \bar{B} \bar{X} - k_3 \bar{X} \bar{Y}^2 + \bar{D}_1 \nabla^2 \bar{X} \\ \frac{\partial \bar{Y}}{\partial t} = k_2 \bar{B} \bar{X} + k_3 \bar{X} \bar{Y}^2 - k_4 \bar{Y} + \bar{D}_2 \nabla^2 \bar{Y} \end{cases} \quad (9)$$

其中 D_1 和 D_2 分别为浮游植物和浮游动物的扩散系数。

3 平衡态及其稳定性分析

为方便起见,引进以下的标度变换:

$$\begin{aligned} t &= k_4 \bar{t}, \quad X = (k_3/k_4)^{1/2} \bar{X}, \quad Y = (k_3/k_4)^{1/2} \bar{Y}, \\ D_i &= \bar{D}_i/k_4, \quad A = (k_1^2 k_3/k_4^3)^{1/2} \bar{A}, \quad B = (k_2/k_4) \bar{B} \end{aligned} \quad (10)$$

将(4)式代入(3)式,有:

$$\begin{cases} \frac{\partial X}{\partial t} = A - BX - XY^2 + D_1 \nabla^2 X \\ \frac{\partial Y}{\partial t} = BX + XY^2 - Y + D_2 \nabla^2 Y \end{cases} \quad (11)$$

将研究方程(11)在 Dirichlet(固定)边界条件下^[14]的解:

$$X^\Sigma = A, \quad Y^\Sigma = B/A \quad (12)$$

方程(11)在 Dirichlet 边界条件下的定态解为:

$$\begin{cases} X_0 = A/(A^2 + B) \\ Y_0 = A \end{cases} \quad (13)$$

即:

$$\bar{Y}_0 = (k_1/k_4) \bar{A} \quad (14)$$

$$\bar{X}_0 = \frac{k_1 k_4^2 \bar{A}}{k_2 k_4^2 \bar{B} + k_3 k_1^2 \bar{A}^2} \quad (15)$$

(14)说明了:(1)在定态里,浮游动物的密度是正比于光合作用速率和溶解营养物质的密度,而反比于游泳掠夺者的捕食速率;(2)在定态里,浮游植物的密度与光合作用速率、溶解物质密度、腐植细菌密度、游泳掠夺者的捕食速率、浮游动物摄食浮游植物的摄食速率等食物链因子均有关系,而且为非线性关系。

为研究定态的稳定性^[15],给定态 (X_0, Y_0) 一个扰动 (x, y) ($x < X_0, y < Y_0$):

$$\begin{cases} X = X_0 + x \\ Y = Y_0 + y \end{cases} \quad (16)$$

将(16)代入系统(11),有以下的线性化扰动方程:

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = L \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} \quad (17)$$

在边界上

$$x = y = 0 \quad (18)$$

而线性算子 L :

$$L = \begin{bmatrix} -A^2 - B + D_1 \nabla_r^2 & -2A^2/(A^2 + B) \\ A^2 + B & (A^2 - B)/(A^2 + B) + D_2 \nabla_r^2 \end{bmatrix} \quad (19)$$

为研究在 $t \rightarrow \infty$ 时解的渐近行为,有必要求出算子 L 的本征值 ω_m 和本征矢 $\begin{pmatrix} U_m \\ V_m \end{pmatrix}$:

$$L \begin{pmatrix} U_m \\ V_m \end{pmatrix} = \omega_m \begin{pmatrix} U_m \\ V_m \end{pmatrix} \quad (20)$$

$$U_m^\Sigma = V_m^\Sigma = 0 \quad (21)$$

而扰动 $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$ 的本征解是:

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \sum_m a_m e^{\omega_m t} \begin{pmatrix} U_m \\ V_m \end{pmatrix} \quad (22)$$

由 Lyapunov 稳定性理论^[16]可知,当

$$Re \omega_m < 0 \quad (23)$$

参考定态 $(X_0 = A/(A^2 + B), Y_0 = A)$ 是渐近稳定的。

为方便起见,以下只讨论一维的扩散情况,既

$$\nabla^2 = \frac{d^2}{dr^2}, 0 \leq r \leq a \quad (24)$$

这里 a 是系统的尺度。

由于算子 ∇^2 的本征函数是三角函数,考虑边界条件(21),设算子 L 的本征矢为以下形式:

$$\begin{pmatrix} U_m \\ V_m \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} c_1 \\ c_2 \end{pmatrix} \sin \frac{m\pi r}{a}, m = 1, 2, \dots \quad (25)$$

将上述的本征矢代入方程(20),由所得的齐次线性方程组可知,仅当(17)式行列式等于零才有非零解,即:

$$\begin{vmatrix} -A^2 - B - D_1' - \omega_m & -2A^2/(A^2 + B) \\ A^2 + B & (A^2 - B)/(A^2 + B) - D_2' - \omega_m \end{vmatrix} = 0 \quad (26)$$

从而可以求的扰动方程(17)的特征根:

$$\omega_m^\pm = \frac{1}{2} [T \pm (T^2 - 4\Delta)^{1/2}] \quad (27)$$

其中:

$$T = (A^2 - B)/(A^2 + B) - A^2 - B - D_1' - D_2' \quad (28)$$

$$\Delta = (A^2 + B)(1 + D_2') + D_1' D_2' - D_1'(A^2 - B)/(A^2 + B) \quad (29)$$

根据非线性稳定性分析理论,如果 $T < 0$,那么特征根的实部 $Re(\omega_m^\pm)$ 为负值,扰动将随时间的增长而衰减。所以,定态 (X_0, Y_0) 将是稳定的。由于 $D_i' = D_i m^2 \pi^2 / a^2, i = 1, 2$, 其值将随 m 的增大而迅速变大(从而使 $T < 0$)。所以,有以下结论:

(1) 具有 $m \rightarrow \infty$ 的那些简正模, 有使水生态食物链系统稳定的趋势。

(2) 对于大尺度(a 大则 D'_1 小)、低浓度且扩散系数小的系统, 低模数(m 小)的简正模可以驱使水生态食物链进入时间周期解的不稳定区。

另一方面, 由于 $A = (k_1^2 k_3 / k_4^3)^{1/2} \tilde{A}$, $B = (k_2 / k_4) \tilde{B}$, 如果溶解营养物质的密度 $\tilde{A}$ 较大或很大、光合作用 k_1 和浮游动物摄食浮游植物的摄食速率 k_3 都较大、或者游泳掠夺者的捕食速率 k_4 较小都将导致 $(-A^2 - B) < 0$ 为较小的负值, 从而 $T < 0$, 特征根的实部 $Re(\omega_m^\pm)$ 为负值。所以, 有以下结论:

(3) 如果溶解营养物质的密度 $\tilde{A}$ 较大或很大、光合作用 k_1 和浮游动物摄食浮游植物的摄食速率 k_3 都较大、或者游泳掠夺者的捕食速率 k_4 较小则都将有利于水生态食物链的稳定。反之, 如果溶解营养物质的密度 $\tilde{A}$ 较小或很小、光合作用 k_1 和浮游动物摄食浮游植物的摄食速率 k_3 都较小、或者游泳掠夺者的捕食速率 k_4 较大则都将驱使水生态食物链远离原来的平衡态, 则意味水生态食物链的变异或突变。

根据判别条件 $\Delta = 0$, 还可以发现一临界曲线:

$$B'_m = -\frac{1}{2}(2A^2 + D'_1) + \frac{1}{2} \left\{ (2A^2 + D'_1)^2 - 4A^2 \left[A^2 + \frac{D'_1(D'_2 - 1)}{1 + D'_2} \right] \right\}^{\frac{1}{2}} \quad (30)$$

$$= -\left(A^2 + \frac{D'_1}{2} \right) + \frac{1}{2} \left(\frac{8A^2 D'_1}{1 + D'_2} + D_1'^2 \right)^{\frac{1}{2}}$$

图 1 表示沿着临界曲线 B'_m , B 作为 m 的函数。根据非线性理论^[16,17], 曲线 B'_m 上对应于 m 为整数的点是时间周期解的分岔点。当 B 从小值区域增大时, 第一个分岔点出现在 $m=1$ 处, 第二个分岔点出现在 $m=2$ 处, ……以此类推。这不仅揭示了水生态食物链空间分布的多样性, 还预示了水生态分布多样性的动力学机制: 即不同区域的空间扰动(即不同的简正模态 m) 将导致水生态系统空间的不同分布。

4 定态耗散结构的分枝级数解

以下讨论该系统的定态分歧解, 即系统的扰动解或系统的空间分布 $r(x(r)y(r))$, 这里的 r 是系统的空间尺度。这将从数理上直接揭示生物分布(空间分布)的多样性。

将(16)式代入(11)式, 可得扰动 $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$ 的非线性定

态方程为:

$$\begin{cases} \frac{\partial x}{\partial t} = (-A^2 - B + D_1 \nabla^2)x - \frac{2A^2}{A^2 + B}y - \frac{A}{A^2 + B}y^2 - 2Axy - xy^2 = 0 \\ \frac{\partial y}{\partial t} = (A^2 + B)x + \left(\frac{A^2 - B}{A^2 + B} + D_2 \nabla^2 \right)y + \frac{A}{A^2 + B}y^2 + 2Axy + xy^2 = 0 \end{cases} \quad (31)$$

为了能求出扰动 $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$ 的显式, 不仅必须求出(25)式的系数, 还需求出非线性的各级系数。为此, 将 $\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$ 作以下级数展开:

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \epsilon^1 \begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix} + \epsilon^2 \begin{pmatrix} x_2 \\ y_2 \end{pmatrix} + \dots \quad (32)$$

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = L \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} -h \\ h \end{pmatrix} = 0 \quad (33)$$

其中

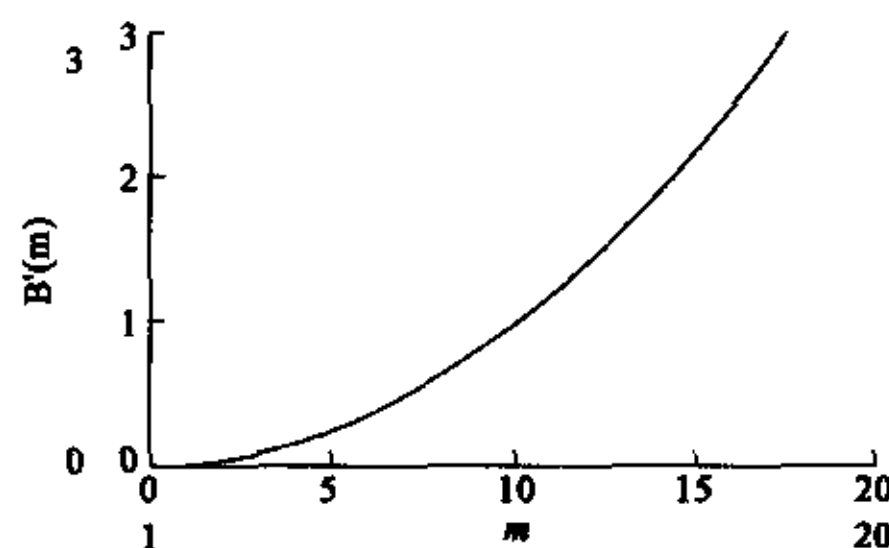


图 1 $\Delta = 0$ 时定态分岔的临界曲线 B'_m 。参数取 $A = 0.02$, $D\pi^2/a^2 = 0.02$

Fig. 1 The diagram of critical curve ($\Delta = 0$) with bifurcation of steady-state solution. The parameter $A = 0.02$, $D\pi^2/a^2 = 0.02$.

$$L = L_c + \epsilon^1 L_1 + \epsilon^2 L_2 + \dots \quad (34)$$

$$B = B_c + \epsilon^1 \beta_1 + \epsilon^2 \beta_2 + \dots \quad (35)$$

$$h = \epsilon^1 \alpha_1 + \epsilon^2 \alpha_2 + \epsilon^3 \alpha_3 + \dots \quad (36)$$

$$L_c = \begin{bmatrix} -A^2 - B_c + D_1 \nabla_r^2 & -2A^2/(A^2 + B_c) \\ A^2 + B_c & (A^2 - B_c)/(A^2 + B_c) + D_2 \nabla_r^2 \end{bmatrix} \quad (37)$$

$$B_c = B'_m = - \left(A^2 + \frac{D'_1}{2} \right) + \frac{1}{2} \left(\frac{8A^2 D'_1}{1 + D'_2} + D_1'^2 \right)^{\frac{1}{2}} \quad (38)$$

将(32)、(34)~(36)代入(33)式,并按 ϵ 的幂次取等式得:

$$L_c \begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix} = 0 \quad (39)$$

$$L_c \begin{pmatrix} x_2 \\ y_2 \end{pmatrix} = -L_1 \begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \alpha_2 \\ -\alpha_2 \end{pmatrix} \quad (40)$$

$$L_c \begin{pmatrix} x_3 \\ y_3 \end{pmatrix} = -L_2 \begin{pmatrix} x_2 \\ y_2 \end{pmatrix} - L_1 \begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \alpha_3 \\ -\alpha_3 \end{pmatrix} \quad (41)$$

$$L_c \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix} = - \sum_{k=1}^{n-1} L_k \begin{pmatrix} x_{n-k} \\ y_{n-k} \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \alpha_n \\ -\alpha_n \end{pmatrix} \quad (42)$$

其中:

$$L_1 = \begin{bmatrix} -\beta_1 & 2A^2 Q^2 \beta_1 \\ \beta_1 & -2A^2 Q^2 \beta_1 \end{bmatrix} \quad (43)$$

$$L_2 = \begin{bmatrix} -\beta_2 & 2A^2 Q^2 \beta_2 \\ \beta_2 & -2A^2 Q^2 \beta_2 + Q^2 \beta_1^2 \end{bmatrix} \quad (44)$$

$$Q = (A^2 + B_c)^{-1} \quad (45)$$

$$\alpha_1 = 0 \quad (46)$$

$$\alpha_2 = [A/(A^2 + B_c)y_1^2 + 2Ax_1y_1] \quad (47)$$

$$\alpha_3 = 2Ay_1y_2/(A^2 + B_c) - A_1\beta_1y_1^2/(A^2 + B_c)^2 + 2A(x_1y_2 + y_1x_2) + x_1y_1^2 \quad (48)$$

从而可以求得:

$$\begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{A^2 + B_c}{P - D'_2} \end{pmatrix} \sin \frac{\pi r}{a} \quad (49)$$

其中:

$$P = \frac{A^2 - B_c}{A^2 + B_c}$$

根据 Fredholm 择一定理^[14],可以求出准确到任一级的近似非线性解 $\begin{pmatrix} x_2 \\ y_2 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} x_3 \\ y_3 \end{pmatrix}, \dots, \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix}, (n = 3, 4, \dots)$ 。

由方程(49)得知,在相空间里浮游动物的变化振幅是浮游植物的 $\frac{A^2 + B_c}{P - D'_2}$ 倍。

综上所述得出以下的结论:

准三分子水生态食物链系统的定态扰动解是不同振幅、不同空间频率的正弦震荡的叠加,从而揭示了浮游植物和浮游动物空间分布的多样性和有序性。从而间接说明了以浮游植物和浮游动物为食物的鱼群在海洋里的空间分布的多样性和有序性。

5 结论

本文根据将 Lindeman 的定性食物循环理论建立了描写非线性营养-浮游植物-浮游动物-鱼食物链过程的准三分子动力模式。研究表明:在定态里,浮游植物的密度正比于溶解营养物的密度、光合作用过程的速率,而反比于游泳掠夺者的捕食速率;如果溶解营养物的密度和光合作用过程的速率都很小,或者掠夺者的捕食速率过大,则将导致系统的不稳定。而有关的定态解说明了准三分子水生食物链系统在远离平衡态时,将出现空间上的有序结构。从而揭示了生态食物链丰富多彩和生态多样性的动力学机制之一——丰富的空间上的有序结构。正是由于作为中间变量的浮游植物和浮游动物密度在空间上呈现出有序的分布和结构,才使得赖以生存的鱼类、虾类等游泳掠夺者亦表现出时空的有序分布和生物多样性。

References:

- [1] Yuan X Z, Lu J J, Liu H. Influence of Characteristics of Scirpus Mariqueter Community on the Benthic Macro-invertebrate in a Salt Marsh of the Changjing Estuary. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(3):326~333.
- [2] Li C L, Wang K. Feeding Ecology Progress of the Herbivorous Copepod. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(4):593~596.
- [3] Zhao W, Dong S L. Feeding Ecology of *Sinocalanus Tenellus* Grazing on Phytoplankton in Salino-alkaline Ponds. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(5):682~687.
- [4] Wiegert R G. Ecological Energetics. *Benchmark Paper in Ecology*. Ed. by Frank B. Golley, V. 4., Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., 1976. 20~220.
- [5] Lindeman R L. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 1942, **23**(4):399~418.
- [6] Beltrami E. A mathematical model of the brown tide. *Estuaries*, 1989, **12**:13~17.
- [7] Ebenhoh W. A model of the dynamics of plankton patchiness. *Modeling, Identification and control*, 1980, **1**:69~91.
- [8] Edwards M and Brindley J. Oscillatory behaviour in a three-component plankton model. *Dynamics and Stability of Systems*, 1996, **11**:347~370.
- [9] Malchow H. Spatio-temporal pattern formation in nonlinear nonequilibrium plankton dynamics. *Proc. R. Soc. Lond.*, 1993, **B252**:103~109.
- [10] Malchow H. Nonlinear plankton dynamics and pattern formation in an ecohydrodynamic model system. *J. Mar. Syst.*, 1996, **7**:193~202.
- [11] Tilman D, May R M, Lehman C L, *et al.* Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 1994, **371**:65~66.
- [12] Lin Z S. Study on the Relations Between the Animal Species Extinction and Habitat Destruction. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(4):535~540.
- [13] Lin Z S. The Influence of Habitat Destruction on the Ecological Effect of Metapopulation. *Ecologica Sinica*, 2003, **23**(3):480~485.
- [14] Nicolis G and Prigogine I. *Self-Organization in Nonequilibrium Systems*. John Wiley & Sons, Inc., 1977. 48~137.
- [15] Lin Z S. *The Nonlinear Dynamics in the Atmospheric Sciences*. Nanjing University Press, Nanjing, China, 1993. 10~45.

参考文献:

- [1] 袁兴中,陆健健.刘红河口盐沼植物对大型底栖动物群落的影响.生态学报,2002,22(3):326~333.
- [2] 李超伦,王克.植食性浮游桡足类摄食生态学研究进.生态学报,2002,22(4):593~596.
- [3] 赵文,董双林.盐碱池塘细巧华哲水蚤对浮游植物的摄食.生态学报,2002,22(5):682~687.
- [12] 林振山,汪曙光.栖息地毁坏与动物物种灭绝关系的模拟研究.生态学报,2002,22(4):535~540.
- [13] 林振山.生境变化对集合种群系统生态效应的影响.生态学报,2003,23(3):480~485.
- [15] 林振山.非线性力学与大气科学.南京大学出版社,南京,1993.10~45.