

黄土沟壑区不同坡位白羊草群落物种多度分布研究

袁子成¹, 王国梁², 刘国彬², 刘涛³, 高航¹, 曲秋玲³

(1. 西北农林科技大学 资源环境学院, 陕西 杨凌 712100;

2. 西北农林科技大学 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 3. 西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨凌 712100)

摘要:物种多度分析是研究群落结构和分析群落生态学机制的重要方法,以黄土沟壑区地带性白羊草群落为对象,研究了坡位对白羊草群落物种多度分布格局的影响。结果表明:(1)坡位对白羊草群落物种多样性有显著性影响,坡中的 Shannon 指数、Simpson 指数、Patrick 指数显著低于坡上和坡下($p < 0.05$),坡上和坡下上述指数无显著差异($p > 0.05$)。坡上、坡中和坡下的群落 Pielou 均匀度指数和 Alatalo 均匀度指数无显著差异($p > 0.05$);(2)采用 Zipf、Zipf-Mandelbrot、几何序列、分割线段、优势优先 5 种生态位模型对不同坡位上白羊草群落的物种多度分布格局进行模拟,发现仅前两个模型能很好地拟合白羊草群落在坡上、坡中和坡下的多度分布格局。说明尽管在不同坡位上白羊草群落的物种多样性不同,但不同坡位上群落的形成过程和机理基本一致。本研究支持了 Zipf 模型和 Zipf-Mandelbrot 模型能较好的描述演替后期群落分布格局的观点。

关键词:黄土沟壑区; 坡位; 白羊草; 物种多度分布; 生态位模型

中图分类号: Q948.12⁺1

文献标识码: A

文章编号: 1005-3409(2012)04-0081-05

Distribution Pattern of Species Abundance in *Bothriochloa ischaemun* Community at Different Slope Positions in the Loess Gully Region, China

YUAN Zi-cheng¹, WANG Guo-liang², LIU Guo-bin², LIU Tao³, GAO Hang¹, QU Qiu-ling³

(1. College of Resources and Environment, Northwest A&F University,

Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University,

Yangling, Shaanxi 712100, China; 3. College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Analysis of species abundance(SA) is an important way to understand community structure and the underlying mechanism of community ecological processes. This paper analyzed the SA of *Bothriochloa ischaemun* L. Keng community at different slope positions in the Loess Gully Region of China. We fitted the SA with five niche models, including Zipf model, Zipf-mandelbrot model, niche preemption model(NPM), broken stick model(BSM) and dominance preemption model(DPM). We found out that: (1) indices of Shannon, Simpson and Patrick at the intermediate position of the slope were significantly smaller than the upland and lowland, whereas upland and lowland had no significant difference in terms of these indices; Evenness indices of Pielou (J_{sc} and J_{st}) and Alatalo showed no difference among these slope positions; (2) Zipf model, Zipf-mandelbrot model described the species abundance distribution (SAD) pattern of *Bothriochloa ischaemun* L. Keng community well. All these results indicated that the community formation under different slope positions shared a similar mechanism, though its diversity indices varied among these slope positions. The results of this study confirmed that the Zipf model, Zipf-mandelbrot model can successfully reproduce the community SAD at the later succession stage.

Key words: loess gully region; slope positions; *Bothriochloa ischaemun* L. Keng; species abundance distribution; niche model

收稿日期: 2012-03-12

修回日期: 2012-04-29

资助项目: 中国科学院“西部之光”人才资助项目; 中国科学院战略性先导科技专项“退耕还林(草)工程固碳速率和潜力研究”(XDA05060300)

作者简介: 袁子成(1986—),男,在读硕士研究生,主要从事种群生态学研究。E-mail: yuanzichengxn@163.com

通信作者: 刘国彬(1958—),男,博士,研究员,主要从事生态恢复和流域管理研究。E-mail: gbliu@ms.iswc.ac.cn

黄土沟壑区是我国西部生态脆弱带,是研究生物多样性的关键地区之一。本地区植被恢复过程中多样性的研究大多采用多样性指数进行^[1-3],然而多样性指数是集群落物种丰富度和均匀度为一体的数值,是过分简化的数量表征^[4],并不能够准确反映群落物种组成和结构变化^[5]。物种—多度分布(species abundance distribution, SAD)常用来描述物种常见性和罕见性(distribution of commonness and rarity)^[6-7],被认为是描述群落组织结构最好的方法^[7]。自 Motomura 最早引用经验型几何级数模型描述湖泊生物物种组成以来,物种多度格局及其相关理论得到了长足发展,提出了负二项分布、对数级数分布^[8]等统计模型和 Zipf、Zipf-Mandelbrot、优势优先等生态位模型^[6-7,9]。这些模型广泛运用于描述群落结构^[9]、指示群落演替过程,解释物种生态位分化,检测生境变化^[9],分析种子传播限制,密度制约等机制和过程对群落结构和动态的影响^[7-10]。国内基于种多度格局的研究已有很多^[11-14],然而尚未见到有关黄土沟壑区植物群落种多度分布的研究报道。因此选用 Zipf、Zipf-Mandelbrot、几何序列、分割线段、优势优先 5 种生态位模型对黄土沟壑区地带性植被白羊草群落(*Bothriochloa ischaemum*)进行模拟,旨在分析白羊草群落物种多度关系,揭示不同坡位上群落物种组成和结构变化,试图推测多度格局形成的机理及生态学过程,弥补该地区植被恢复多样性研究的不足,为该地区植被恢复和多样性保护提供理论依据。

1 研究区概况与调查方法

研究区位于陕西省安塞县(108°52′—109°26′E, 36°31′—37°20′N),黄土沟壑区第二副区,属暖温带半干旱半湿润气候,年均降雨量为 500 mm 左右,其中 7—9 月份的降雨占全年的 58%,年均蒸发量 1 000 mm,无霜期 160~180 d,年日照时数 2 353~2 573 h,≥10℃积温 2 866℃,年均气温 8.9℃;土壤类型为黄绵土,植被分区属暖温带森林草原过渡带。本研究所在流域为小沟河流域,退耕演替多为 20 a 左右,白羊草群落是该流域阳坡、半阳坡的主要植被类型。

于 2011 年 7—8 月,通过勘查,在研究区内选取了两个白羊草群落典型样地,面积分别为 2.5 hm² 和 1.5 hm²,坡向为南坡,坡度 23°~30°。在各个样地上分别选取三个坡面,在坡面的上、中、下部选择小样地,并在其内分别设置 3 块 2 m×2 m 的样方进行植被调查,共计样方 36 块(由于样地限制,坡上,坡中,坡下样方数分别为 15,9,12)。调查记录内容主要包

括:(1) 白羊草群落内所有物种的高度(自然高度)、盖度、频度、地上生物量、物候期等;(2) 样地描述包括:地理位置、海拔、坡度、坡向、坡位、地形、外界干扰、土壤类型等。其中地上生物量采用现场测定鲜重,并取部分植物样带回室内烘干测定其含水率,进而得到每株植物的干重。

2 数据分析方法

2.1 指标的计算方法

群落多样性指数和种多度分布格局选用物种的重要值(IV)这一综合指标进行计算,其中各物种的重要值计算公式为^[8]:

$$IV = (\text{相对高度} + \text{相对频度} + \text{相对生物量}) / 3$$

相对重要值计算公式为:

$$P_i = N_i / N$$

本文选用常用的物种多样性指数,计算公式为:

$$(1) \text{Shannon 多样性指数: } H = - \sum P_i \ln P_i$$

$$(2) \text{Simpson 多样性指数: } D = 1 - \sum P_i^2$$

$$(3) \text{Pielou 均匀度指数:}$$

$$J_{se} = (- \sum P_i \ln P_i) / \ln S J_{se} = (1 - \sum P_i^2) / (1 - 1/S)$$

$$(4) \text{Alatalo 均匀度指数:}$$

$$E_a = (1 / \sum P_i^2 - 1) / [\exp(- \sum P_i \ln P_i) - 1]$$

$$(5) \text{Patrick 丰富度指数: } D_p = S$$

式中: N_i ——物种 i 在样方内的重要值; N ——种 i 的重要值之和; S ——物种数。

2.2 物种多度模型的选择、拟合与评价

2.2.1 物种多度分布模型的选择与多度指标 物种多度模型的拟合通常是以每一种的个体数量为基础的,但个体数量仅仅从一个侧面体现了物种在群落内的地位和作用,并不能够真实表现群落内物种之间的关系,特别是个体差异较大的群落个体数^[7]。白羊草群落内个体差异较大,为消除此差异带来的影响,本文借鉴冯云^[13]等人的方法,采用重要值这一综合指标作为物种的多度指标,并用物种的相对重要值对所选生态位模型进行拟合。

本文所进行的种多度格局分析实际上为种重要性顺序或优势度模型分析。计算时将样地所有样方进行汇总,得到各个样地内物种的重要值数据。本文选择了 5 种生态位模型,即 Zipf 模型、Zipf-Mandelbrot 模型、几何序列模型(geometric series model, GSM)、分割线段模型(broken stick model, BSM)和优势优先模型(dominance pre-emption model, DPM),对白羊草群落物种多度格局进行拟合检验。各个模型公式及参数含义见表 1。

表 1 5 种物种多度分布模型

模型	Zipf	Zipf-Mandelbrot	GSM	BSM	DPM
公式	$N_j = Nj^{-c}$	$N_j = N(j+b)^{-c}$	$N_j = k(1-k)^{(j-1)}$	$N_j = (1/S) \sum (1/i)$	$N_j = 0.750 \cdot 25^{(j-1)}$

注: N_i 代表第 i 个种的相对重要值; N 为拟合最优势种的相对多度; S 为群落内的物种数; 为第 i 个物种; a, b 和 c 为所求参数^[7]。

2.2.2 模型拟合评价 选取通用的 χ^2 检验辅以相关系数 CRI^[12-13], 同时结合物种多度序列图对各个理论分布模型拟合效果进行评价和比较。其公式为:

$$\chi^2 = \sum [(O_i - T_i)^2 / T_i];$$

$$CRI = 1 - [\sum S_i = 1 / (T_i - O_i)^2] / [\sum S_i = 1 / (O_i - O_m)^2]$$

式中: T_i ——第 i 个物种重要值的理论值; O_i ——实测值; O_m ——实测值的均值。

根据 χ^2 适合性检验原理, 只要 $\chi^2 < \chi^2(a, df)$ (a 为显著性水平, 取 0.05 和 0.01 两个水平, df 为自由度), 就认为对应的生态位模型可以被接受。 χ^2 值越小, CRI 越接近于 1, 说明模型的拟合程度越高。

表 2 不同坡位物种多样性指数(平均值±标准误)

位置	H	D	J_{sw}	J_{si}	E_a	S
坡上	2.01±0.05a	0.81±0.01a	0.83±0.01a	0.76±0.02a	0.68±0.02a	11.24±0.40a
坡中	1.84±0.07b	0.78±0.02b	0.83±0.02a	0.79±0.03a	0.67±0.03a	9.33±0.61b
坡下	2.04±0.02a	0.82±0.01a	0.84±0.01a	0.77±0.01a	0.69±0.02a	11.36±1.21a

注: 同列不同小写字母表示差异性显著 ($p < 0.05$)。

3.2 物种多度分布

不同坡位白羊草群落物种多度分布曲线趋势一致, 其中以 Zipf 模型和 Zipf-Mandelbrot 模型对不同坡位群落种多度分布拟合效果最好, 其次是几何序列模型、分割线段模型, 优势优先模型未通过检验。在 Zipf 模型中, 不同坡位, 参数 N 在坡中最大, 为 0.388 9, 坡

本文采用 EXCEL 2010 对数据进行了重要值和多样性指数的计算, 使用 SPSS 13.0 中方差分析方法比较多样性指数间的差异。利用 1Stop t1.5 软件采用麦夸特法 (Levenberg—Marquardt) + 通用全局优化法的方法对模型进行参数估计及优化检验。

3 结果与分析

3.1 坡位对物种多样性的影响

坡中的多样性指数 H 、 D 、物种丰富度指数 S 最小 ($p < 0.05$), 坡上和坡下无显著差异 ($p > 0.05$); 坡上、坡中和坡下三种均匀度指数 J_{sw} 、 J_{si} 和 E_a 无显著差异 ($p > 0.05$) (表 2)。

上坡下基本一致, 分别为 0.321 8 和 0.321 6, 参数 c 在坡中最大, 为 1.372 6, 其次是坡上 1.292 6、坡下 1.232 1。Zipf-Mandelbrot 模型中, 不同坡位上参数 N 随坡位上升呈现出递减的趋势, 分别为 0.184 3, 0.147 3, 0.130 7, 参数 c, b 均以坡下部最大, 但整体变化趋势不明显 (图 1)。

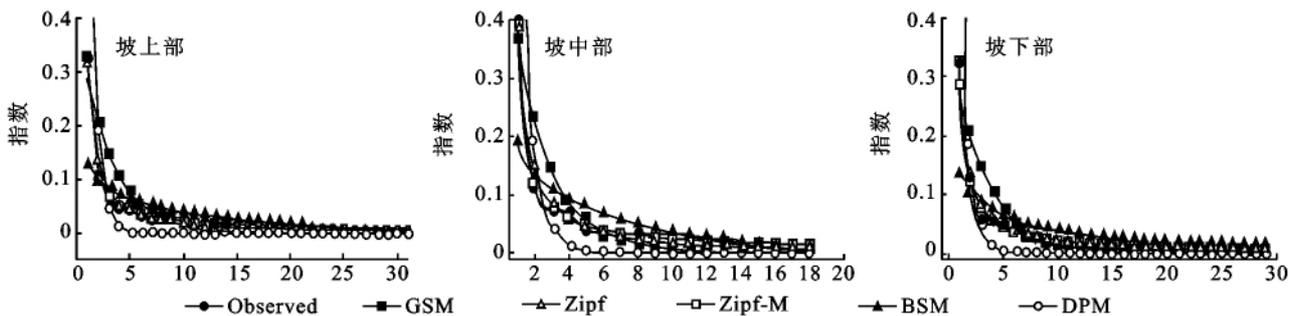


图 1 不同坡位 5 种生态位模型物种多度格局拟合曲线

4 讨论

4.1 不同坡位物种多样性的变化

坡位引起生境和干扰状况等条件的变化, 是影响黄土沟壑区群落多样性的重要环境因子^[15-18]。本文所选的白羊草群落样地均为梁峁坡, 坡向、坡度、土壤类型基本一致, 造成多样性变化的可能原因是: (1) 坡位造成土壤含水量的变化。邱扬^[19]等研究认为, 黄土区不同坡位土壤含水量有显著差异, 呈现出

坡下 > 坡中 > 坡上的趋势, 可能是造成坡下多样性指数较大的原因之一; (2) 坡位造成干扰强度的差异, 坡下易受人为干扰和土壤侵蚀可能是造成坡下物种多样性指数大的原因之一, 而调查时发现坡上受到偶然放牧扰动, 可能是坡上物种多样性增大的主要原因。由于上述原因, 不同坡位多样性指数 Shannon 指数、Simpson 指数、Patrick 丰富度指数有显著差异, 然而 Pielou 均匀度指数 (J_{sw} 、 J_{si}) Alatalo 指数未表现出显著差异, 这是因为 Shannon 指数、Simpson 指数

等对坡位变化敏感,而均匀度指数对坡位变化不敏感。造成指数有显著差异的主要原因是不同坡位物种的组成和结构有显著差异,坡中白羊草相对重要值明显高于坡上、坡下,而坡上、坡下群落中先锋物种或演替前期物种数量多于坡中。本研究说明,不同多样性指数对环境变化的敏感性不同。在反映群落差异上有些指数比较敏感,如 Shannon 指数对稀少种的变化敏感, Simpson 指数则对常见种敏感^[1-2];有些不敏感,如 Pielou 指数(J_{sw} 、 J_{si})、Alatalo 指数,在进行多样性指数研究时应多选择一些指标,以反映不同生境

下群落内部的细微差异。

4.2 不同坡位生态位模型的模拟与机理解释

不同坡位白羊草群落物种多度关系趋势基本一致,但模型参数有所不同(表 3), Zipf 模型中,参数 N 拟合最优种的多度,以坡中最大,坡上坡下值相近,该结果与实测白羊草重要值基本一致,说明 N 能够真实反映群落最优种的优势地位;参数 c 和曲线的斜率代表了多度变化的快慢程度,以坡中最大,依次是坡上、坡下,说明坡中群落重要值递减速度较快,从一定程度上也反映了坡中群落物种多度的均匀程度较小。

表 3 物种多度分布拟合及检验

坡位	模型 Models	Zipf	Zipf-Mandelbrot	GSM	BSM	DPM	
坡上 (df=31)	系数	N	0.3218	N	0.1307		
		C	1.2926	C	0.7955	K	0.2863
	CRI	0.9804	B	-0.6892			
	χ^2	0.9804	0.9966	0.7482	0.5758	-0.8295	
		4.34*	0.65*	30.08*	42.0662*	5.62×10 ¹⁵	
坡中 (df=19)	系数	N	0.3889	N	0.1473		
		C	1.3726	C	0.7931	K	0.3714
	CRI	0.9810	B	-0.7146			
	χ^2	0.9810	0.9954	0.8229	0.6548	-0.0348	
		3.54*	1.74*	21.85*	29.01*	1.14×10 ⁸	
坡下 (df=29)	系数	N	0.3216	N	0.1843		
		C	1.2321	C	0.9416	K	0.2901
	CRI	0.9896	B	-0.4565			
	χ^2	0.9896	0.9946	0.8084	0.6160	-0.8248	
		1.65*	0.61*	24.36*	37.84*	4.29×10 ¹⁴	

注: df 表示自由度, 0.05 水平下, $\chi^2_{31(0.05)} = 44.985$, $\chi^2_{19(0.05)} = 30.144$, $\chi^2_{29} = 42.557$, * 表示模型通过检验。

不同模型代表了不同的生态学过程,群落适合某个模型就表明了它的一种可能的生态学过程,据此推测群落多度格局的维持机制。有研究认为 NPM 和 DPM 仅适合于研究贫乏的环境或群落演替的早期阶段,而 BSM 只有物种多度近于相等的群落拟合效果较好, Zipf 模型和 Zipf-Mandelbrot 模型能够很好的拟合经历较长演替过程的群落物种多度关系^[20]。本文 NPM 和 BSM 虽然通过了拟合检验,但拟合效果并不理想(图 1),模型的基本假设与白羊草群落的演替发展过程不符,模型的拟合检验方法有待进一步优化。Zipf 模型和 Zipf-Mandelbrot 模型拟合效果最好,其在应用于植物群落时,假定一个种的存在是依赖于先前的物理条件和已存在的物种。先锋种付出较低的代价,即要求很少的条件;后期演替种要付出较高的代价才能侵入,物种之间的这些差别给出了 Zipf 模型和 Zipf-Mandelbrot 模型^[13]。众多学者对白羊草群落研究表明:白羊草短根茎下繁殖,根系发达,分蘖能力强,在生长期内具有较强的再生能力等生理特性,使其具有很强的资源获取能力,能够适应黄土

沟壑区干旱生境,是该地区退耕演替后期稳定地带性或顶级群落,其形成白羊草逐年侵入,不断战胜先锋物种,不断扩充自己现实生态位的过程,是物种间竞争的结果^[21-22]。Zipf 模型和 Zipf-Mandelbrot 模型很好地揭示了白羊草逐渐取代先锋种而成为优势种的过程。演替后期种逐渐成为优势种的过程中,其多度分布格局会发生显著变化,多数演替后期群落符合 Zipf 模型和 Zipf-Mandelbrot 模型^[22-23]。例如 Aiki I^[20]在对几种水生生物群落进行 Zipf 模型模拟,作出了演替会从几何级数分布向着 Zipf 分布进行,而最终由于群落衰退会回到几何序列分布的基本假设。马克平^[14]等运用 Zipf、Zipf-Mandelbrot 模型对北京东灵山地区处于演替后期的辽东栎林物种多度格局进行了模拟,表明 Zipf-Mandelbrot 模型在小尺度物种多度主要由竞争作用决定的研究下拟合度较好。在对处于演替后期或顶级群落进行种多度格局模拟时, Zipf 和 Zipf-Mandelbrot 模型具有优势,其假设符合群落演替发展的基本规律。

针对多度曲线中不同部位的物种进行跟踪对解

释多度格局的生态学过程和机制非常有益^[24],比如了解等级多度曲线尾部的物种在不同地点间是如何变化的,能够解释局部群落的多度格局与整体格局的关系^[25]。以相对重要值为多度指标的种多度曲线反映了群落中不同物种的生态位分割或资源占领情况。白羊草群落中重要值大部分被少数几个物种占据,白羊草为群落的最优势种,以坡中部最大;达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)等构成了主要伴生种,重要值分配基本一致,群落间不同主要来自于物种排序的差异;偶见种占据较小部分,且分配较为均匀,曲线基本与横轴平行,其相对重要值的差别是由物种差异引起的。坡中白羊草的相对重要值最高,曲线中段物种较其他两个坡位相同序列物种的相对重要值要大,尾部则相对要小。坡上和坡下曲线基本重合,然而对比不同坡位的物种序列可以看出,白羊草群落的资源分配虽然基本一致,即遵循相似的生态位分配规律,但是不同坡位处在相同相对重要值次序的物种有所不同,这可能是由不同物种之间生理生态学对不同微生境的适应能力不同造成的。

5 结论

(1) 不同坡位白羊草群落物种多样性指数存在差异,不同多样性指数对生境变化的敏感性不同。

(2) 白羊草群落种多度分布格局变化一致,说明群落内物种的资源分配遵循特有的规律,坡位对多度分布规律影响较小,对物种序列产生的影响较明显。

(3) Zipf模型和 Zipf-Mandelbrot模型所代表的生态过程是白羊草群落形成过程的一种可能,能较好地反映演替后期群落的多度分布过程和机制。

参考文献:

- [1] 王国梁,刘国彬,侯喜禄.黄土高原丘陵沟壑区植被恢复重建后的物种多样性研究[J].山地学报,2002,20(2):182-187.
- [2] 周萍,刘国彬.黄土丘陵区不同坡向及坡位草本群落生物量及多样性研究[J].中国水土保持科学,2009,7(1):67-73.
- [3] 秦伟,朱清科,刘中奇,等.黄土沟壑区退耕地植被自然演替系列及其植物物种多样性特征[J].干旱区研究,2008,25(4):507-513.
- [4] Mouillot D, Leprêtre A, Andrei-Ruiz M-C, et al. The Fractal Model: a new model to describe the species accumulation process and relative abundance distribution (RAD)[J]. Oikos, 2000, 90(2): 333-342.
- [5] 朱志红,王刚.群落结构特性的分析方法探讨:以高寒草甸和高寒灌丛为例[J].植物生态学报,1996,20(2):184-192.
- [6] 程佳佳,米湘成.亚热带常绿阔叶林群落物种多度分布格局对取样尺度的响应[J].生物多样性,2011,19(2):168-177.
- [7] 彭少麟,殷祚云,任海,等.多物种集合的种—多度关系模型研究进展[J].生态学报,2003,23(8):1590-1605.
- [8] 张金屯.数量生态学[M].北京:科学出版社,2004.
- [9] Maina G G, Howe H F. Inherent rarity in community restoration[J]. Conservation Biology, 2000, 14(5): 1335-1340.
- [10] Mouillot D, George-Nascimento M, Robert P. How parasites divide resources: a test of the niche apportionment hypothesis[J]. Journal of Animal Ecology, 2003, 72(5): 757-764.
- [11] 殷祚云,任海,彭少麟,等.华南退化草坡自然恢复中物种多度分布的动态与模拟[J].生态环境学报,2009,18(1):222-228.
- [12] 尚占环,姚爱兴,龙瑞军.山地荒漠草原不同植物群落物种—多度关系分析[J].河北大学学报:自然科学版,2005,25(2):173-177.
- [13] 冯云,马克明,张育新,等.北京东灵山辽东栎林沿海拔梯度的物种多度分布[J].生态学报,2007,27(11):4743-4750.
- [14] 马克平,刘灿然,于顺利,等.北京东灵山地区植物群落多样性研究[J].生态学报,1997,17(6):573-583.
- [15] 刘梦雪,刘佳佳,杜晓光,等.亚高寒草甸不同生境植物群落物种多度分布格局的拟合[J].生态学报,2010,30(24):6935-6942.
- [16] 郭道宇,张金屯.安太堡露天矿区人工植被的物种多度分布分析[J].林业科学,2007,43(3):118-121.
- [17] 陈廷贵,张金屯.十五种物种多样性指数的比较研究[J].河南科学,1999,17(1):55-57.
- [18] 马祥华,白文娟.黄土丘陵沟壑区退耕地植被恢复中的土壤水分变化研究[J].水土保持通报,2004,24(5):19-23.
- [19] 邱扬,傅伯杰.黄土丘陵小流域土壤水分时空分异与环境关系的数量分析[J].生态学报,2000,20(5):741-747.
- [20] Aoki I. Diversity and rank-abundance relationship concerning biotic compartments[J]. Ecological Modelling, 1995, 82(1): 21-26.
- [21] 程杰,呼天明,程积民.黄土高原白羊草种群分布格局对水热梯度的响应[J].草地学报,2010,18(2):67-171.
- [22] 王宁,贾燕峰,李靖,等.黄土沟壑区退耕地自然恢复植被主要物种生态位特征[J].水土保持通报,2007,26(6):34-41.
- [23] Janos I, Pavoine S. Links between the species abundance distribution and the shape of the corresponding rank abundance curve[J]. Ecological Indicators, 2012, 14(1): 1-6.
- [24] Murray B R, Rice B L, Keith D A. Species in the tail of rank-abundance curves[J]. Ecology, 1999, 80(6): 1806-1816.
- [25] Steinar E. Heterogeneity in dynamic species abundance models: the selective effect of extinction processes[J]. Mathematical Biosciences, 2007, 210(2): 490-507.