

# 内蒙古高原针茅草原群落 $\alpha$ 多样性研究\*

白永飞<sup>1</sup> 许志信<sup>2</sup> 李德新<sup>2</sup>

1(中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室, 北京 100093)

2(内蒙古农业大学, 呼和浩特 010018)

**摘要** 用比较样地法调查了内蒙古高原4类地带性针茅(*Stipa*)草原:贝加尔针茅(*S. baicalensis*)草原、大针茅(*S. grandis*)草原、克氏针茅(*S. krylovii*)草原和小针茅(*S. klemenzii*)草原群落的 $\alpha$ 多样性特征。结果表明,群落物种数目同时受取样面积和样方形状的影响,对数模型 $S = a \ln A + b$ 能够很好地表征群落的种-面积关系,长方形样方可以获得与面积加倍的正方形样方相近的取样效果。同一尺度下,沿着降水量逐渐递减生态梯度,从贝加尔针茅群落到小针茅群落物种数目逐渐递减,群落丰富度指数(群落物种数、Margalef指数)逐渐降低。多样性指数中,Simpson指数逐渐增大,Shannon-Wiener指数逐渐降低,非常丰富种( $N_2$ )及丰富种( $N_1$ )的数量均不断减少。

**关键词** 内蒙古高原,针茅草原群落,种-面积关系, $\alpha$ 多样性

**Study on  $\alpha$  diversity of four *Stipa* communities in Inner Mongolia Plateau/BAI Yong-Fei<sup>1</sup>, XU Zhi-Xin<sup>2</sup>, LI De-Xin<sup>2</sup>**

**Abstract** The  $\alpha$  diversity of four *Stipa* communities, i. e. *S. baicalensis*, *S. grandis*, *S. krylovii*, and *S. klemenzii* in the Inner Mongolia Plateau were studied using comparable plot methods. The results showed that the species number of four *Stipa* communities were affected by both the size and shape of quadrats. The species-area relationship could be characterized by a power function model,  $S = a \ln A + b$ . The difference between numbers of species obtained by oblong quadrats and by square quadrats with twice the size of the oblong quadrats was not significant. At the same scale the species number decreased along the ecological gradients from the *S. baicalensis* community to the *S. klemenzii* community. The richness indices, including species number of the communities and Margalef index, also declined from the *S. baicalensis* community to the *S. klemenzii* community. Diversity indices including Shannon-Wiener index and Hill's indices  $N_1$  and  $N_2$ , were also reduced.

**Key words** Inner Mongolia Plateau, *Stipa* communities, species-area relationship,  $\alpha$  diversity

**Author's address** 1) Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

2) Inner Mongolia Agriculture University, Huhhot 010018

## 1 前言

生态系统中生物多样性的维持是全球生物多样性与生态系统管理的中心目标之一(West, 1993)。许多研究表明,生物多样性具有重要的生态系统功能(Collins et al., 1998; Hector et al., 1999; Hooper & Vitousek, 1997, 1998; Rosenzweig, 1995; Schluzer & Mooney, 1993; Tilman & Downing, 1994; Tilman et al., 1997; Tilman, 1996; Wedin & Tilman, 1999; Ya-

\* 国家自然科学基金重点(39730110)和国家自然科学基金(39760024, 39460055)资助项目

收稿日期: 1999-12-03; 修改稿收到日期: 2000-04-04

白永飞 e-mail 地址: yfbai@ns.ibcas.ac.cn

chi & Loreau, 1999)。如(1)改变对水分、养分和光能的利用效率(2)影响群落内的食物关系(营养结构)(3)影响干扰发生的频度、程度和范围(Chapin et al., 1997)。保险假说(insurance hypothesis)认为,生物多样性能够确保生态系统功能不会衰退,由于物种间的补偿作用,较高的物种多样性能够降低生态系统过程的变异性(Naeem & Li, 1997)。Yachi & Loreau(1999)认为物种丰富度对生态系统生产力具有两方面的影响:1)缓冲效应(buffering effect)——即降低生产力随时间的波动;2)性能增加效应(performance-enhancing effect)——提高生产力的平均水平。

内蒙古高原的草原植被是欧亚大陆草原区亚洲中部亚区的重要组成部分。受海陆分布和地形条件的影响,内蒙古高原的气候因素呈东北—西南走向的弧形带状分布。由于热量的差别和干湿程度的不同所形成的水、热组合条件的空间异质性,是影响草原植被大尺度地带性分布的主导因子。草原植被表现出明显的地带性分异,可分为森林草原、典型草原和荒漠草原三个亚带,它们在内蒙古高原由东向西呈规律分布。以针茅属(*Stipa*)植物为建群种所组成的地带性群落,是欧亚大陆草原区最典型的地带性草原群落,是内蒙古高原地带性植被的主体。其中,分布于森林草原亚带的贝加尔针茅(*S. baicalensis*)草原、典型草原亚带的大针茅(*S. grandis*)草原和克氏针茅(*S. krylovii*)草原以及荒漠草原亚带的小针茅(*S. klemenzii*)草原,对内蒙古高原的地带性针茅草原具有广泛的代表性(中国科学院内蒙古宁夏综合考察队, 1985)。

因此,内蒙古高原针茅草原群落植物多样性的研究,是群落生态学研究 and 生物多样性保护与管理的基础,对于阐明生物多样性在维持草原生态系统结构与功能中的作用,深入探讨自然扰动、人类活动干扰与管理措施对草原生态系统生物多样性的影响和生物多样性维持机理,提出我国温带典型草原生态系统生物多样性维持与生态系统管理对策,具有重要的理论和实践意义。

## 2 研究区域概况与研究方法

表1 观测样地基本情况

Table 1 General conditions of sampling plots

项目 Items	贝加尔针茅群落 <i>S. baicalensis</i>	大针茅群落 <i>S. grandis</i>	克氏针茅群落 <i>S. krylovii</i>	小针茅群落 <i>S. klemenzii</i>
行政区域 Location	鄂温克旗 Ewenke Qi	西乌旗 Xiwu Qi	阿巴嘎旗 Abaga Qi	达茂旗 Damao Qi
经度 Longitude	119°47'48"E	117°37'5"E	114°52'0"E	110°36'32"E
纬度 Latitude	48°52'30"N	44°33'0"N	44°00'5"N	42°05'40"N
海拔高度 Elevation( m )	743	1150	1139	1050
土壤类型 Soil type	暗栗钙土 Chestnut soil	暗栗钙土 Chestnut soil	栗钙土 Chestnut soil	棕钙土 Brown soil
年平均气温 Average annual temperature ( °C )	-1.9 ± 0.8	1.1 ± 0.5	1.0 ± 0.6	4.7 ± 0.7
年降水量 Average annual precipitation( mm )	330.0 ± 63.0	329.7 ± 62.1	242.0 ± 41.0	174.8 ± 38.5

## 2.1 试验地设置

分别选择贝加尔针茅草原、大针茅草原、克氏针茅草原和小针茅草原代表性群落的典型地段,设置观测样地。为保证各样地在利用强度上的相对一致性,4类群落的观测样地均选择在利用程度较轻、基本上没有发生退化的冷季放牧场。野外调查工作是在1996年8月群落地上生物量高峰期进行的,各样地基本情况见表1。

## 2.2 观测取样方法

1) 群落基本特征:沿一条100 m的样线设置10个1 m × 1 m的观测样方,样方间隔为10 m。分别测定每个样方的植物种类组成及其高度、盖度、株丛数和地上现存量等,地上现存量用刈割法测定,用电子秤按植物种称取鲜重和烘干重(65℃)。

2) 群落植物多样性及种-面积关系:采用4 m × 4 m巢式样方,样方内含1/64 m<sup>2</sup>、1/16 m<sup>2</sup>、1/4 m<sup>2</sup>、1 m<sup>2</sup>和4 m<sup>2</sup>的样方各4个,通过样方间合并又产生1/32 m<sup>2</sup>、1/8 m<sup>2</sup>、1/2 m<sup>2</sup>、2 m<sup>2</sup>和8 m<sup>2</sup>的样方各4个,16 m<sup>2</sup>样方1个,每个巢式样方共包含各级样方41个(图1)。每个样地共设置5个巢式样方,样方间隔逐渐放大,分别为10 m、20 m、40 m和80 m。调查时先分别统计各级样方内的植物名称,然后再扩大到整个样地(10 000 m<sup>2</sup>)。

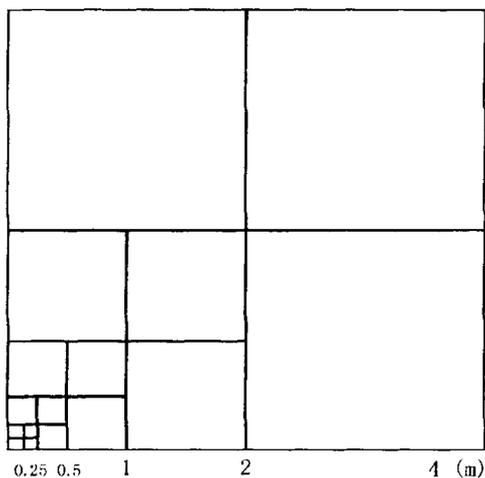


图1 改进的巢式样方

Fig. 1 The improved nest quadrats

## 2.3 $\alpha$ 多样性测度方法

本研究采用了三类常用  $\alpha$  多样性的指数,即丰富度指数( richness index )、均匀度指数( evenness index )和多样性指数( diversity index )。其测度公式如下:

1) 物种丰富度指数采用 Margalef( 1958 )指数:

$$R_1 = \frac{S - 1}{\ln N}$$

式中,  $S$  为物种数目,  $N$  为所有物种个体总数,本研究中用重要值代替物种个体数,其计算公式为:

$$\text{重要值} = \frac{\text{相对高度} + \text{相对密度} + \text{相对生物量(干重)}}{3}$$

2) 多样性指数采用 Shannon-Wiener 指数:

$$H' = - \sum P_i \ln P_i$$

式中,  $P_i$  是一个个体属于第  $i$  种的概率。

Hill( 1973b )的多样性数( Hill's diversity number ):

$$N_A = \sum ( P_i )^{1/(1-A)}$$

式中,  $P_i$  为第  $i$  个物种的个体(或生物量等)所占比值。Hill 列出这些多样性数的第 0, 1, 2

阶(即方程中  $A = 0, 1, 2$ )正好符合三个最重要的多样性测定值。它们是:

$$\text{数 } 0 : N_0 = S$$

其中  $S$  是物种总数,

$$\text{数 } 1 : N_1 = e^{H'}$$

其中  $H'$  是 Shannon-Wiener 指数,

$$\text{数 } 2 : N_2 = 1/\lambda$$

其中  $\lambda$  为 Simpson 指数。

$N_0$  是样本中所有种的数量(不考虑其多度),  $N_2$  是非常丰富种的数量,  $N_1$  是样本中丰富种的数量。

### 3) 均匀度指数

Pielou(1975, 1977) 均匀度指数( $J'$ ):

$$E_1 = \frac{H'}{\ln S} = \frac{\ln N_1}{\ln N_0}$$

Alatalo(1981) 均匀度指数( $F_{21}$ ):

$$E_2 = \frac{(1/\lambda) - 1}{e^{H'} - 1} = \frac{N_2 - 1}{N_1 - 1}$$

## 3 研究结果与分析

### 3.1 种 - 面积关系

巢式样方测定结果表明,物种数目是取样面积的函数。4类群落的物种数目均随取样面积的扩大而增加,种 - 面积曲线最初陡峭上升,而后逐渐变得平缓(表2、图2)。

由表2可以看出,在  $1/64 \text{ m}^2$ 、 $1/32 \text{ m}^2$ 、 $1/16 \text{ m}^2$  和  $1/8 \text{ m}^2$  尺度上,贝加尔针茅群落和大针茅群落的物种数显著地高于克氏针茅群落和小针茅群落,而贝加尔针茅群落与大针茅群落间、克氏针茅群落与小针茅群落间的物种数目则无显著的差异。在  $1/4 \text{ m}^2 \sim 16 \text{ m}^2$  的尺度上各群落的物种数目间均表现出显著的差异,其顺序为贝加尔针茅群落 > 大针茅群落 > 克氏针茅群落 > 小针茅群落。

在一定尺度范围内,物种数目不仅受取样面积大小的影响,还受样方形状的影响。巢式样方测定结果表明,取样面积小于  $8 \text{ m}^2$  时,长方形样方与面积加倍的正方形样方的物种数目间无显著的差异,长方形样方可获得同面积加倍的正方形样方相近的取样结果。这主要是由于边缘效应的影响,长方形样方内的生境异质性要高于相同面积的正方形样方,因而单位面积的取样物种数目较高。

有许多模型可以用来拟合群落的种 - 面积曲线(Connor & McCoy, 1979; Durrett & Levin, 1996; McGuinness, 1984; 刘灿然, 1999)。上述4类针茅草原群落的拟合结果表明,对数模型能够较好地反映草原群落的种 - 面积关系:

$$S = a \ln A + b$$

式中  $S$  为物种数目,  $A$  为取样面积,  $a$ 、 $b$  为模型中的参数。参数  $a$  反映了取样面积每增加一个对数单位时,物种数目的增加速率,它可作为生境异质性的一种度量。参数  $b$  则反映了取样面积为  $1 \text{ m}^2$  时的物种数目(图2)。从贝加尔针茅群落到小针茅群落的  $b$  值

表 2 群落物种数目与取样面积的关系

Table 2 The effects of sample size on the number of species

取样面积 Sample size (m <sup>2</sup> )	物种数目 Number of species				F 值 Fvalue	显著水平 Significant level
	贝加尔针茅群落 <i>S. baicalensis</i>	大针茅群落 <i>S. grandis</i>	克氏针茅群落 <i>S. krylovii</i>	小针茅群落 <i>S. klemenzii</i>		
1/64	6.55 ± 1.64a	6.50 ± 1.24a	4.15 ± 1.18b	3.30 ± 1.03b	22.89	0.0001
1/32	9.45 ± 1.64a	8.75 ± 1.94a	5.95 ± 1.23b	4.80 ± 1.36c	28.84	0.0001
1/16	11.20 ± 2.53a	9.45 ± 2.14b	6.35 ± 1.69c	5.70 ± 1.34c	28.48	0.0001
1/8	14.70 ± 2.20a	12.00 ± 2.66b	8.35 ± 2.03c	7.40 ± 1.35c	39.69	0.0001
1/4	17.50 ± 2.96a	13.85 ± 2.48b	10.55 ± 1.82c	7.15 ± 2.11d	39.41	0.0001
1/2	21.45 ± 2.14a	17.30 ± 2.58b	13.00 ± 1.97c	9.10 ± 2.20d	75.96	0.0001
1	23.20 ± 4.96a	18.10 ± 2.61b	14.50 ± 2.26c	9.60 ± 2.68d	45.96	0.0001
2	27.95 ± 3.93a	22.40 ± 2.80b	17.00 ± 2.41c	12.20 ± 2.09d	78.67	0.0001
4	27.85 ± 4.17a	21.60 ± 3.73b	18.10 ± 2.25c	12.80 ± 2.65d	33.36	0.0001
8	33.55 ± 3.66a	26.20 ± 3.09b	21.55 ± 1.82c	15.90 ± 2.20d	80.37	0.0001
16	37.20 ± 2.39a	30.60 ± 2.30b	24.40 ± 1.67c	18.20 ± 1.79d	27.00	0.0001
10 000	64	43	38	28		

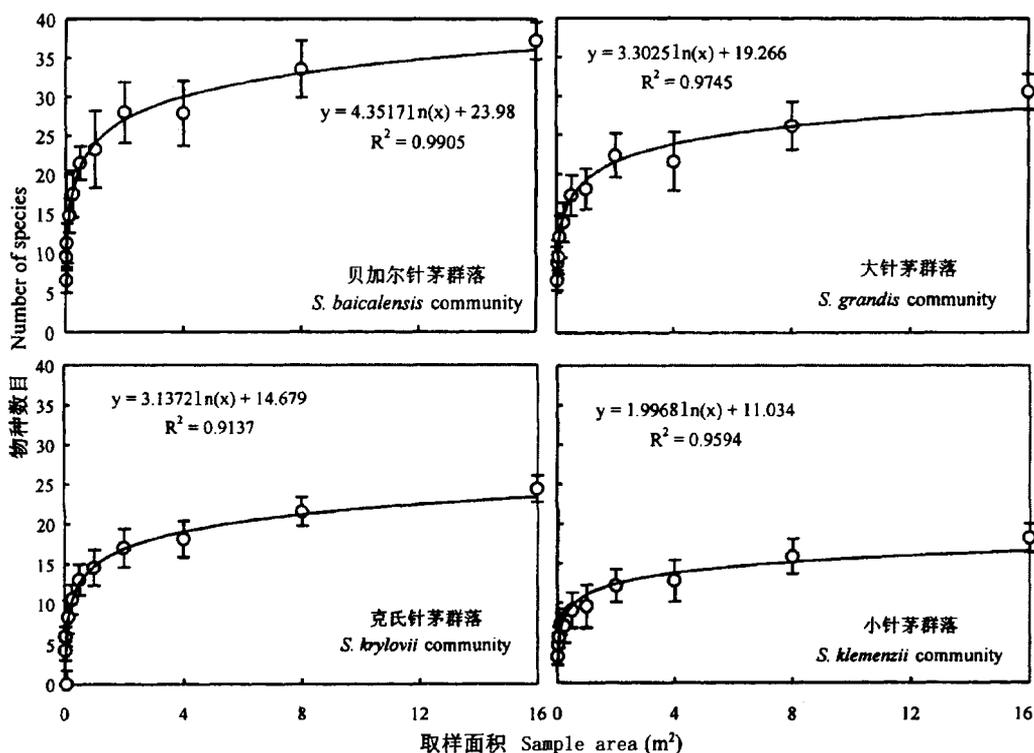


图 2 各群落种\_面积曲线图

Fig. 2 The species\_area relationship of four *Stipa* communities

分别为 24.0、18.8、14.8 和 10.9。采用间隔 10 m、重复 10 次的 1 m × 1 m 样方,对各群落取样的结果分别为 24.7 种 · m<sup>-2</sup>、19.8 种 · m<sup>-2</sup>、15.3 种 · m<sup>-2</sup>和 9.0 种 · m<sup>-2</sup>。可以看出,实际观测数据与拟合结果之间很接近。

### 3.2 α 多样性

为了使计算的各种指数更具代表性,同时便于不同群落间的比较,用群落各物种的综合数量指标——重要值代替种的个体数。从贝加尔针茅群落 to 小针茅群落,群落物种数逐渐减少,Margalef 指数和 Menhinick 指数逐渐降低。多样性指数中,Shannon\_Wiener 指数逐渐降低,非常丰富种( $N_2$ )和丰富种( $N_1$ )的数量均在不断减少(表 3)。

表 3 各群落丰富度指数、多样性指数和均匀度指数

Table 3 The richness, diversity and evenness indices of four *Stipa* communities

多样性指数 Diversity indices	贝加尔针茅群落 <i>S. baicalensis</i>	大针茅群落 <i>S. grandis</i>	克氏针茅群落 <i>S. krylovii</i>	小针茅群落 <i>S. klemenzii</i>
丰富度指数 Richness indices				
群落物种数 Species number of community	64	43	38	28
Margalef 指数	9.1043	6.6826	4.5461	3.4629
多样性指数 Diversity indices				
Shannon_Wiener 指数( $H'$ )	3.4465	2.9161	2.7728	1.9396
Hill 指数				
$N_0(S)$	55	37	26	19
$N_1$	31.3895	18.4691	15.2223	6.9560
$N_2$	22.6622	12.7367	11.3856	4.2157
均匀度指数 Evenness indices				
Pielou 指数( $J'$ )	0.8600	0.8076	0.8357	0.6587
Alatalo 指数	0.7128	0.6719	0.7302	0.5399

两种均匀度指数的计算结果均表明,克氏针茅群落拥有更高的均匀度,其均匀度指数高于贝加尔针茅群落、大针茅群落以及小针茅群落。这种结果主要与克氏针茅群落的结构有关。群落中 3 个主要优势种克氏针茅、冷蒿(*Artemisia frigada*)和冰草(*Agropyron cristatum*)的重要值分别为 40.37、39.25 和 34.50,6 个亚优势种糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、柔毛蒿(*Artemisa pubescens*)、寸草苔(*Carex duriuscula*)等的重要值在 9.26 ~ 13.49 之间。群落中主要成分的重要值差距很小,非常丰富种数目与丰富种数目的比值较高,使该群落的均匀度高于其他群落。

## 4 讨论

种-面积关系(SPAR)是现代生态科学的基础之一(Connor & McCoy, 1979; McGuinness, 1984; Rosenzweig, 1995; Durrett & Levin, 1996)。自从 1905 年 Clements 开拓性地提出用样方和简单的数学方法研究群落以来,取样面积大小和数目的确定是群落生态学研究者们首先遇到的问题,大量的研究工作用于群落中种-面积关系的讨论。内蒙古高原 4 类

地带性针茅草原群落的种 - 面积关系是群落内生境与资源异质性的综合体现,在一定尺度范围内,各群落的物种数目均随取样面积的增加而增加,这与环境异质性与资源多样性假说的结论是一致的(Buckley, 1982)。因为面积越大,所含的生境类型(斑块)就越多,物种数目也随之增加。另外,物种数目的增加本身也促成环境与资源的异质性(郭勤峰, 1995)。群落物种数目同时受取样面积和样方形状的影响,在  $1/64 \text{ m}^2 \sim 1/8 \text{ m}^2$  的尺度上,贝加尔针茅群落和大针茅群落的物种数显著地高于克氏针茅群落和小针茅群落,而贝加尔针茅群落与大针茅群落间、克氏针茅群落与小针茅群落间的物种数目则无显著的差异。在  $1/4 \text{ m}^2 \sim 16 \text{ m}^2$  的尺度上,各群落间均具有显著的差异,其顺序为贝加尔针茅群落 > 大针茅群落 > 克氏针茅群落 > 小针茅群落。由于边缘效应的影响,长方形样方可以获得与面积加倍的正方形样方相近的取样效果。对数模型  $S = a \ln A + b$  能够较好地反映草原群落的种 - 面积关系。模型的拟合结果基本接近于实际观测结果。上述结果反映了内蒙古高原生境异质性沿着水、热生态梯度的变化规律,贝加尔针茅群落的小尺度生境异质性及资源多样性较高,其物种数目显著地高于其他群落。相反,小针茅群落的小尺度生境异质性较低,而环境条件则更加严酷,资源限制性高,多样性低,群落物种数目显著地低于其他 3 类群落(表 2)。

Shannon-Wiener 多样性指数是在物种水平上群落多样性和异质性程度的度量,它能够综合地反映群落物种多样性和各种间个体分布的均匀性程度。各种  $\alpha$  多样性指数从物种水平上揭示了从草甸草原到荒漠草原群落异质性逐渐降低的规律。从贝加尔针茅群落到小针茅群落,群落丰富度指数(群落物种数、Margalef 指数)逐渐降低。群落多样性指数中,Shannon-Wiener 指数逐渐降低,非常丰富种( $N_2$ )及丰富种( $N_1$ )的数量均不断减少(表 3)。4 类地带性针茅草原群落物种丰富度和多样性的变化规律,与内蒙古高原大气降水由东北向西南逐渐递减的水分梯度和地表蒸发逐渐增强的干燥梯度,土壤类型从暗栗钙土到栗钙土和棕钙土的地带性替代,以及土壤养分逐渐减少、质地逐渐变粗的土壤特征梯度是一致的(中国科学院内蒙古宁夏综合考察队, 1985)。

## 参 考 文 献

- 郭勤峰, 1995. 物种多样性研究的现状及趋势. 见:李博(主编),现代生态学讲座. 北京:科学出版社, 89 ~ 107
- 刘灿然,马克平,于顺利,王巍, 1999. 北京东灵山地区植物多样性研究—种 - 面积曲线的拟合与评价. 植物生态学报, **23**: 490 ~ 500
- 马克平, 1993. 试论生物多样性的概念. 生物多样性, **1**(1): 20 ~ 22
- 中国科学院内蒙古宁夏综合考察队, 1985. 内蒙古植被. 北京:科学出版社, 405 ~ 644
- Barkman J J, 1989. A critical evaluation of minimum area concepts. *Vegetatio*, **85**: 89 ~ 104
- Buckley R, 1982. The habitat\_unit model of biogeography. *Journal of Biogeography*, **9**: 339 ~ 344
- Chapin III F S, Walker B H, Hobbs R J, Hooper D U, Lawton J H, Sala O E, Tilman D, 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*, **277**: 500 ~ 503
- Collins S L, Knapp A K, Briggs J M, Blair J M, Steinauer E M, 1998. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science*, **280**: 745 ~ 747
- Connor E F, McCoy E D, 1979. The statistics and biology of the species\_area relationship. *American Naturalist*, **113**: 791 ~ 833
- Durrett R, Levin S, 1996. Spatial models for the species\_area curve. *Journal of Theoretical Biology*, **179**: 119 ~ 127
- Hector A B, Schmid C, Beierkuhnlein M C, Caldeira M, Diemer P G, Dimitrakopoulos J A, Finn H, Freitas

- P S , Giller J , Good R , Harris P , Høgberg K , Huss\_Danell J , Joshi A , Jumpponen C , Kørner P W , Leadley M , Loreau A , Minns C P H , Mulder G , O'Donovan S J , Otway J S , Pereira A , Prinz D J , Read M , Scherer\_Lorenzen E D , Schulze A S D , Siamantziouras E M , Spehn A C , Terry A Y , Troumbis F I , Woodward S , Yachi J H , Lawton , 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* , **286** :1123 ~ 1127
- Hooper D U , Vitousek P M , 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* , **277** :1302 ~ 1305
- Hooper D U , Vitousek P M , 1998. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs* , **68** :121 ~ 149
- Loreau M , 1998. Biodiversity and ecosystem functioning : a mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* , **95** :5632 ~ 5636
- McGuinness K A , 1984. Equations and explanations in the study of species\_area relationship. *American Naturalist* , **144** :717 ~ 740
- Naeem S , Li S , 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* , **390** :507 ~ 509
- Rosenzweig M , 1995. Species diversity in space and time. New York : Cambridge University Press
- Schluzer E D , Mooney H A ( eds. ) , 1993. Biodiversity and Ecosystem Function. Berlin : Springer\_Verlag
- Tilman D , Downing J A , 1994. Biodiversity and stability in grassland. *Nature* , **367** :363 ~ 365
- Tilman D , Lehman C L , Thomson K T , 1997. Plant diversity and ecosystem productivity : theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* , **94** :1857 ~ 1861
- Tilman D , Knops J , Wedin D , Reich P , Ritchie M , Siemann E , 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* , **277** :1300 ~ 1302
- Tilman D , 1996. Biodiversity : population versus ecosystem stability. *Ecology* , **77** :350 ~ 363
- Wedin D A , Tilman D , 1999. Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands. *Science* , **284** :1720 ~ 1724
- West N E , 1993. Biodiversity of rangelands. *Journal of Rangeland Management* , **46** :2 ~ 13
- Yachi S , Loreau M , 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment : the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* , **96** :1463 ~ 1468

( 责任编辑 : 孙大川 )