

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第 32 卷 第 21 期 Vol.32 No.21 **2012**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 32 卷 第 21 期

2012 年 11 月 (半月刊)

目 次

白洋淀富营养化湖泊湿地厌氧氨氧化菌的分布及对氮循环的影响.....	王衫允,祝贵兵,曲冬梅,等 (6591)
造纸废水灌溉对滨海退化盐碱湿地土壤酶活性的响应.....	夏孟婧,苗颖,陆兆华,等 (6599)
图们江下游湿地生态系统健康评价.....	朱卫红,郭艳丽,孙 鹏,等 (6609)
适应白洋淀湿地健康评价的 IBI 方法.....	陈 展,林 波,尚 鹤,等 (6619)
基于 MODIS 的洞庭湖湿地面积对水文的响应.....	梁 婕,蔡 青,郭生练,等 (6628)
崇明东滩湿地不同潮汐带入侵植物互花米草根际细菌的多样性.....	章振亚,丁陈利,肖 明 (6636)
中国东部亚热带地区树轮 $\delta^{13}\text{C}$ 方位变化的谐波分析.....	赵兴云,李宝惠,王 建,等 (6647)
甘肃臭草型退化草地优势种群空间格局及其关联性.....	高福元,赵成章 (6661)
川西亚高山/高山森林土壤氧化还原酶活性及其对季节性冻融的响应.....	谭 波,吴福忠,杨万勤,等 (6670)
模拟分类经营对小兴安岭林区森林生物量的影响.....	邓华卫,布仁仓,刘晓梅,等 (6679)
苹果三维树冠的净光合速率分布模拟.....	高照全,赵晨霞,张显川,等 (6688)
拟茎点霉 B3 与有机肥配施对连作草莓生长的影响.....	郝玉敏,戴传超,戴志东,等 (6695)
落叶松林土壤可溶性碳、氮和官能团特征的时空变化及与土壤理化性质的关系.....	苏冬雪,王文杰,邱 岭,等 (6705)
人工固沙区与流沙区准噶尔无叶豆种群数量特征与空间格局对比研究.....	张永宽,陶 冶,刘会良,等 (6715)
山地河流浅滩深潭生境大型底栖动物群落比较研究——以重庆开县东河为例.....	王 强,袁兴中,刘 红 (6726)
荣成俚岛人工鱼礁区游泳动物群落特征及其与主要环境因子的关系.....	吴忠鑫,张 磊,张秀梅,等 (6737)
北黄海秋、冬季浮游动物多样性及年间变化.....	杨 青,王真良,樊景凤,等 (6747)
鄂尔多斯市土地利用生态安全格局构建.....	蒙古军,朱利凯,杨 倩,等 (6755)
村落文化林与非文化林多尺度物种多样性加性分配.....	高 虹,陈圣宾,欧阳志云 (6767)
不同生计方式农户的环境感知——以甘南高原为例.....	赵雪雁 (6776)
两种预测模型在地下水动态中的比较与应用.....	张 霞,李占斌,张振文,等 (6788)
四川黄龙沟少花鹤顶兰繁殖成功特征.....	黄宝强,寇 勇,安德军 (6795)
硝化抑制剂对蔬菜土硝化和反硝化细菌的影响.....	杨 扬,孟德龙,秦红灵,等 (6803)
新疆两典型微咸水湖水体免培养古菌多样性.....	邓丽娟,娄 恺,曾 军,等 (6811)
白洋淀异养鞭毛虫群落特征及其与环境因子的相关性.....	赵玉娟,李凤超,张 强,等 (6819)
双酚 A 对萼花臂尾轮虫毒性及生活史的影响.....	陆正和,赵宝坤,杨家新 (6828)
孵化温度对双斑锦蛇初生幼体行为和呼吸代谢的影响.....	曹梦洁,祝 思,蔡若茹,等 (6836)
黄玛草蛉捕食米蛾卵的功能反应与数值反应.....	李水泉,黄寿山,韩诗畴,等 (6842)
互惠-寄生耦合系统的稳定性.....	高 磊,杨 燕,贺军州,等 (6848)
超微七味白术散对肠道微生物及酶活性的影响.....	谭周进,吴 海,刘富林,等 (6856)
专论与综述	
氮沉降对森林生态系统碳吸存的影响.....	陈 浩,莫江明,张 炜,等 (6864)
全球 CO_2 水平升高对浮游植物生理和生态影响的研究进展.....	赵旭辉,孔繁翔,谢薇薇,等 (6880)
跨界自然保护区——实现生物多样性保护的新手段.....	石龙宇,李 杜,陈 蕾,等 (6892)
研究简报	
会同和朱亭 11 年生杉木林能量积累与分配.....	康文星,熊振湘,何介南,等 (6901)
退化草地阿尔泰针茅生殖株丛与非生殖株丛的空间格局.....	任 珩,赵成章,高福元,等 (6909)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 326 * zh * P * ¥70.00 * 1510 * 35 * 2012-11



封面图说: 白洋淀是华北地区最大的淡水湖泊湿地。淀区内沟壕纵横交织错落,村庄、苇地、园田星罗棋布,在水文、水化学、生物地球化学循环以及生物多样性等方面,具有非常复杂的异质性。随着上游城镇污废水、农田径流进入水域,淀区富营养化日益加剧。复杂的水环境特点、高度的景观异质性和良好的生物多样性,使得该地区成为探索规模性厌氧氨氧化反应的良好研究地点(详见本期第 6591—6598 页)。

彩图提供: 王为东博士 中国科学院生态环境研究中心 E-mail: wdwangh@yahoo.com

DOI: 10.5846/stxb201109271421

高磊, 杨燕, 贺军州, 王亚强, 刘奇龙, 李耀堂, 王瑞武. 互惠-寄生耦合系统的稳定性. 生态学报, 2012, 32(21): 6848-6855.

Gao L, Yang Y, He J Z, Wang Y Q, Liu Q L, Li Y T, Wang R W. Stability analysis of mutualistic-parasitic coupled system. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(21): 6848-6855.

互惠-寄生耦合系统的稳定性

高磊^{1,2}, 杨燕¹, 贺军州^{1,3}, 王亚强^{1,2}, 刘奇龙^{1,2}, 李耀堂², 王瑞武^{1,*}

(1. 中国科学院昆明动物研究所, 昆明 650223; 2. 云南大学数学与统计学院, 昆明 650091;

3. 云南财经大学统计与数学学院, 昆明 650221)

摘要: 寄生物与宿主之间协同进化的研究早已在生命科学领域引起广泛关注。现有研究寄生物与其宿主协同进化的模型几乎都是基于寄生物将会导致宿主种群减少的前提建立的。然而, 寄生物在很多情况下也会促进宿主种群的增长, 比如低密度的寄生物能提高宿主的免疫力从而提高宿主的存活率。基于这一前提假设, 在经典的 Lotka-Volterra 模型和 Leslie 型捕食者-食饵模型基础上, 引入寄生物对宿主的固有促进水平参数 K , 建立了一类互惠-寄生耦合模型。利用微分方程稳定性理论对模型进行分析, 发现系统平衡点的稳定性与固有促进水平 K 密切相关。分析显示, 在不同的固有促进水平 K 下, 寄生物与宿主将会以稳定均衡或周期振荡的形式持续共存。数值模拟实验表明在一定条件下系统会出现 Hopf 分岔现象, 并且随着固有促进水平 K 的增大, 系统还会出现稳定的极限环, 即随着固有促进水平 K 的增大, 寄生物与宿主由稳定共存转变为变振幅、变周期的振荡共存。当固有促进水平参数 K 为零时, 我们的模型就转化为经典的 Leslie 型捕食者-食饵模型。

关键词: Lotka-Volterra 模型; 互惠; 寄生; 稳定性分析; 极限环; Hopf 分岔

Stability analysis of mutualistic-parasitic coupled system

GAO Lei^{1,2}, YANG Yan¹, HE Junzhou^{1,3}, WANG Yaqiang^{1,2}, LIU Qilong^{1,2}, LI Yaotang², WANG Ruiwu^{1,*}

1 State Key Laboratory of Genetic Resources and Evolution, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China

2 School of Mathematics and Statistics, Yunnan University, Kunming 650091, China

3 Statistics and Mathematics School, Yunnan University of Finance and Economics, Kunming 650221, China

Abstract: The co-evolution between parasite and its host is one of the most important research field in both population ecology and biological forecasting, such as crop cultivation, livestock breeding, excessive copies of pathogenic cells, and so on. The main models for studying host-parasite interactions include: (1) The classical Lotka-Volterra model and Leslie model, which showed that the host-parasite system could have diversified dynamical behaviors, including local asymptotic stability, global asymptotic stability, limit cycle, bifurcation phenomenon, chaotic phenomena, and so on; (2) Epidemic models, which are developed to explain whether the spread of virus will depend on the threshold value. If the amount of virus is higher than the threshold value, infectious will be maintained, whilst the infectious will tend to disappear, if the amount of virus is lower than the threshold value; (3) The Nicholson-Bailey model with discrete time variable. The model demonstrates that host and parasite population system might form a coupling vibration. The oscillation in this model is not stable, and any disturbance might lead to non-equilibrium of the system. The improved models will display more diversified dynamical behaviors such as Hopf bifurcation, period-doubling bifurcation, chaotic phenomenon, etc.

All above-mentioned models for co-evolution between hosts and parasites are based on an assumption that the increase

基金项目: 国家自然科学基金项目(31170408, 71161020, 10961027); 云南省自然科学基金项目(2009CD104); 中国科学院西部之光和中国科学院优秀青年科技专项(KSCX2-EW-Q-9)

收稿日期: 2011-09-27; 修订日期: 2012-05-31

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ruiwukiz@hotmail.com

of parasite population will decrease the host population. However, in many host-parasite systems, parasites might favorite the host population increase in some situations. For example, in the system between *Escherichia coli* or *Lactobacillus* and their hosts, the parasite with low-density will enhance immunity of hosts therefore improving host's survival rate, while the parasites with high-density will produce more carcinogens and toxins, causing detrimental effects on hosts. Based on the assumption that parasites might facilitate the host population increase, here we introduce the inherent promotion level K (maximum promotion effect of parasite on host) into an integration model of Lotka-Volterra and Leslie type, then establish a mutualistic-parasitic coupled system. Using differential equation stability theory, we find that the behavior dynamics of the system closely associate with the inherent promotion level parameter K . Analysis shows that hosts and parasites will coexist with stable equilibrium, if the inherent promotion level K is a relative low value, or coexist with quasi-periodic oscillation, if the inherent promotion level K is a relatively high value. Numerical simulation shows that the system will display Hopf bifurcation at $K = \alpha_1(1+r)/(\beta\omega) + \omega(1-r)$, and will exhibit a stable limit cycle at $K > \alpha_1(1+r)/(\beta\omega) + \omega(1-r)$. Namely, with the increasing of the inherent promotion level K , stable coexistence between hosts and parasites might transform into the coexistence of variable-amplitude oscillations and variable-period oscillations. If the inherent promotion level K was zero, the model developed here will be transformed to be the classical Leslie prey-predator model.

Key Words: Lotka-Volterra model; mutualism; parasitism; stability analysis; limit cycle; Hopf bifurcation

寄生物与宿主协同进化的研究,不仅在种群生态学领域受到广泛关注,而且对农作物培育,畜牧养殖,致病细胞的过度复制等领域的预测研究有着重要启示^[1-6]。目前研究寄生物与宿主相互作用的经典模型主要有:(1)含有两个时间变量的连续的 Lotka-Volterra 模型及其改进形式 Leslie 型捕食者-食饵模型,通过对该类模型的研究,发现系统会呈现出局部渐近稳定、全局渐近稳定、极限环、分岔现象、混沌现象等丰富的动力学行为^[7-17]。(2)传染病模型,其主要研究病毒与其宿主的相互作用,该类模型对传染病传播与否提出了阈值理论:若病毒的数量高于阈值,传染病将维持;低于阈值,传染病将趋向绝灭^[18]。通过考查该系统平衡点的稳定性及周期解的存在性等问题^[19-20],来预测传染病传播的方式。(3)离散形式的 Nicholson-Bailey 模型^[21],其动态行为演示出寄生物和宿主种群可形成耦合振荡动态(周期解),这种振荡不稳定,任何干扰都可使系统失去平衡。而通过对 Nicholson-Bailey 模型的不断改进,系统将表现出更加复杂的动力学行为:Hopf 分岔、倒转 Hopf 分岔、倍周期分岔、混沌等现象^[22-27]。

以上 3 类模型都是基于寄生物将导致宿主种群减少的前提下建立的。然而,寄生物在很多情况下也会导致宿主种群的增长,如大肠杆菌和乳酸杆菌与其宿主的关系:大肠杆菌和乳酸杆菌都属于双向菌,适当数量的大肠杆菌和乳酸杆菌对宿主是有利的,它们能合成维生素、蛋白质,辅助消化吸收,防止外来菌繁殖,增强免疫功能,有利于宿主的繁殖。同时,大肠杆菌和乳酸杆菌也存在着潜在的致病性,该类细菌的增加,可导致腐败物质、致癌物和毒素的增加,并加速宿主老化,对宿主产生不利影响^[28-29]。类似于大肠杆菌和乳酸杆菌与其宿主组成的系统,若系统中寄生物与宿主之间既存在互惠关系也存在寄生关系,称之为互惠-寄生耦合系统。

本文拟结合经典的 Lotka-Volterra 模型和 Leslie 型捕食者-食饵模型,引入寄生物对宿主的固有促进水平参数 K 建立互惠-寄生耦合模型。该固有促进水平 K 是指系统内寄生物与宿主的数量之比极小(趋向于 0)时,寄生物对宿主的最大促进作用。鉴于 Logistic 模型中固有增长率的定义^[30],称 K 为寄生物对宿主的固有促进水平。当系统内寄生物与宿主的数量之比不超过 K 时,寄生物对宿主具有促进作用;当该数量之比超过 K 时,寄生物对宿主具有抑制作用。利用微分方程稳定性理论对该模型进行分析,发现系统平衡点的稳定性与固有促进水平 K 密切相关。分析显示,在不同的固有促进水平 K 下,系统中寄生物与其宿主将会以稳定均衡形式或周期振荡的形式持续共存。数值模拟实验表明在一定条件下系统会出现 Hopf 分岔现象,并且随着固有促进水平 K 的增大,系统还会出现稳定的极限环。即随着固有促进水平 K 的增大,两种群由稳定共存转化为周期振荡共存;而随着固有促进水平 K 的继续增大,种群数量的变化将呈现出变振幅、变周期的振荡。

当固有促进水平参数 K 为零时,模型就转化为经典的 Leslie 型捕食者-食饵模型。最后,分析讨论了影响寄生物与宿主共存形式的因素,并进一步探讨了影响固有促进水平 K 的因素,以上理论分析可为研究两种群相互作用提供新的理论依据。

1 建立互惠-寄生耦合模型

1.1 Lotka-Volterra 模型和 Leslie 型捕食者-食饵模型的回顾

1935 年 Gause 和 Will 提出了著名的 Lotka-Volterra 模型^[31]

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(r_1 + a_{11}x + a_{12}y) \\ \frac{dy}{dt} = x(r_2 + a_{21}x + a_{22}y) \end{cases} \quad (1)$$

式中,以 $x(t), y(t)$ 分别表示两种群密度, r_1, r_2 表示两种群的固有增长率, a_{11}, a_{22} 表示两种群的密度制约系数, a_{12}, a_{21} 表示两种群之间的相互作用系数。此模型包含了种群间的 3 种关系:(1)当 $a_{12} > 0, a_{21} > 0$ 时,两种群互惠共存。(2)当 $a_{12} < 0, a_{21} < 0$ 时,两种群相互竞争。(3)当 $a_{12} < 0, a_{21} > 0$ 时,两种群是捕食与被捕食关系(寄生关系)。

Leslie 和 Gower 考虑到食饵种群内部密度制约因素使 x 呈 Logistic 增长,也考虑了 x 对 y 增长的影响(即当 y 大而 x 小时,比值 y/x 大,这使捕食种群增长减缓;反之, x 大而 y 小时,比值 y/x 小,这削弱了捕食者增长的束缚),对模型(1)进行改进,得到经典的 Leslie 型捕食者-食饵模型^[8]

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = x(r_1 - b_1x - b_2y) \\ \frac{dy}{dt} = x(r_2 - \frac{\delta y}{x}) \end{cases} \quad (2)$$

考虑到在同一系统内的寄生物与宿主两种群间的相互作用既可能是寄生关系也可能是互惠关系,下面将在上述模型的基础上引入固有促进水平参数 K ,建立更具一般性的互惠-寄生耦合模型。

1.2 模型基本假设

(i) 寄生物和宿主数量的演变均遵从 Logistic 规律,即均受到自身的密度制约,当种群在一个有限空间中增长时,随着密度的上升,对有限空间资源利用的限制加剧,种内竞争增加,必然要影响到种群的出生率和死亡率,从而降低了种群的实际增长率。用 $-\alpha_1 h$ 、 $-\alpha_2 \frac{p}{h}$ 分别表示宿主与寄生物的密度制约项。

(ii) 系统内寄生物与宿主数量之比 p/h 极小(趋向于 0)时,寄生物对宿主具有最大促进作用,用参数 K 来表示这一促进作用,称之为寄生物对宿主的固有促进水平。

(iii) 寄生物对宿主的作用受其密度的影响,当系统中寄生物与宿主数量比 p/h 没有超过固有促进水平 K 时,寄生物对宿主具有促进作用,促进宿主种群的增加;当数量比 p/h 超过固有促进水平 K 时,寄生物对宿主具有抑制作用,使种群数量减少。用 $(K - p/h)\beta p$ 来表示寄生物对宿主的作用, $K - p/h$ 表示相关系数。当 $p/h < K$ 时,寄生物对宿主的作用项 $(K - p/h)\beta p$ 为正,两种群表现为相互促进的关系;当 $p/h > K$ 时,寄生物对宿主的作用项 $(K - p/h)\beta p$ 为负,两种群表现为寄生关系;当 $p/h = K$ 时,寄生物对宿主的作用项 $(K - p/h)\beta p$ 为 0,此时仍假定两种群为相互促进关系,但寄生物对宿主的促进程度为 0。

(iv) 寄生物种群的环境容纳量与宿主种群的数量成比例,即满足 Leslie 型捕食者-食饵模型的假设:当 p 大而 h 小时,比值 p/h 大,这使寄生物种群增长减缓;反之, h 大而 p 小时,比值 p/h 小,这削弱了寄生物种群增长的束缚,用 $r_2 - \alpha_2 \cdot p/h$ 来表示寄生物的繁殖率。模型中符号所表示的生物意义由表 1 给出。

根据 Lotka-Volterra 模型和 Leslie 型捕食者-食饵模型及以上假设可建立如下耦合模型:

$$\begin{cases} \frac{dh}{dt} = h(r_1 - \alpha_1 h + (K - \frac{p}{h})\beta p) \equiv f_1(h, p) \\ \frac{dp}{dt} = p(r_2 - \alpha_2 \frac{p}{h}) \equiv f_2(h, p) \end{cases} \quad (3)$$

显然模型(3)为非线性系统,为了研究系统内寄生物与宿主的动态演化行为,需要借助于非线性动力系统理论对其进行稳定性分析。

表 1 文中符号及定义

Table 1 Definitions and the symbols used in this paper

符号 Symbol	含义 Definition
$h(t)$	t 时刻宿主种群的数量
$p(t)$	t 时刻寄生物种群数量
r_1, r_2	分别表示宿主种群和寄生物种群的固有增长率
β	寄生物对宿主的影响程度
K	表示系统内寄生物对宿主的固有促进水平
α_1	宿主的密度制约系数
α_2	寄生物的密度制约系数
r	表示宿主与寄生物的固有增长率之比,即 $r = r_1/r_2$
ω	表示环境中所能容纳的寄生物的最大数量,简称寄生物的环境容纳量,即 $\omega = r_2/\alpha_2$

表里的寄生物的固有增长率 r_2 是指其不受密度制约情况下的增长率,以上各个系数均为正实数

2 系统(3)稳定性分析

为分析系统(3)的稳定性,需先求出其平衡点。为此,令 $f_i = 0 (i = 1, 2)$, 并求解该方程组得系统(3)的全部平衡点: $E_1(r_1/\alpha_1, 0)$, $E_2(h^*, \omega h^*)$, 其中 $h^* = r_1/[\alpha_1 - (K - \omega)\beta\omega]$ 。

为了确保 E_2 是一个正的平衡点,须 $h^* > 0$, 即 $K < \alpha_1/(\beta\omega) + \omega$ 。由此知:当 $K \geq \alpha_1/(\beta\omega) + \omega$ 时,系统只有边界平衡点 $E_1(r_1/\alpha_1, 0)$; 当 $0 \leq K < \alpha_1/(\beta\omega) + \omega$ 时,系统有两个平衡点 $E_1(r_1/\alpha_1, 0)$ 和 $E_2(h^*, \omega h^*)$ 。

鉴于寄生物与宿主的数量均为非负数,故只需讨论非负平衡点的稳定性。根据非线性动力系统稳定性理论,可以通过求解系统(3)的线性近似系统在平衡点处对应特征方程的特征值,由特征值的性质来判断系统在该平衡点处的稳定性。由此得到如下结论(具体分析证明过程见附录):

(1) 在 $K \geq 0$ 的条件下, $E_1(r_1/\alpha_1, 0)$ 是不稳定的鞍点。

(2) 当 $\alpha_1/\beta < \omega^2$ 时,①若 $0 \leq K < \alpha_1(1+r)/(\beta\omega) + \omega(1-r)$, $E_2(h^*, \omega h^*)$ 是局部渐近稳定点;②若 $\alpha_1(1+r)/(\beta\omega) + \omega(1-r) < K < \alpha_1/(\beta\omega) + \omega$, $E_2(h^*, \omega h^*)$ 不是稳定点,此时数值模拟显示系统出现稳定的极限环;③若 $K = \alpha_1(1+r)/(\beta\omega) + \omega(1-r)$, 系统出现 Hopf 分岔。

(3) 当 $\alpha_1/\beta \geq \omega^2$, $0 \leq K < \alpha_1/(\beta\omega) + \omega$ 时, $E_2(h^*, \omega h^*)$ 是局部渐近稳定点。

若记 $G = \left\{ (h, p) \mid \left(\frac{1}{h} - \frac{1}{h^*} \right) \cdot \left(\frac{h(r_1 - \alpha_1 h) - \beta p^2}{-K\alpha_2 h} - 2p + p^* \right) \leq 0, h > 0, p > 0 \right\}$, 其中 $h^* = r_1/[\alpha_1 - (K - \omega)\beta\omega]$, $p^* = \omega h^*$, 则系统在区域 G 上全局渐近稳定。

为了清晰显示不同条件下系统的动力学行为,通过数值模拟对系统(3)的稳定性进行定量说明。采用 Runge-Kutta-Fehlberg 算法^[32]近似求解系统(3)。

模拟 1 在系统(3)中取 $r_1 = 1; r_2 = 0.5; \alpha_1 = 0.8; \alpha_2 = 0.6; \beta = 1.5$, 根据结论 1 知:当 $0 \leq K < 1.0867$ 时,选取适当的初值,系统处于稳定状态(图 1a、b); 当 $1.0867 < K < 1.4733$ 时,系统处于不稳定状态(图 1c、d)。在此条件下 $K = 1.0867$ 是一个 Hopf 分岔点(图 3a)。

模拟 2:在系统(3)中取 $r_1 = 1; r_2 = 0.5; \alpha_1 = 0.8; \alpha_2 = 0.8; \beta = 1$ 。由结论 1 知, K 在整个有意义区间 $(0, 1.905]$ 上系统都处于稳定状态(图 2)。

图 1a、b 是在 $\alpha_1/\beta < \omega^2$ 前提下,选取的参数满足系统稳定时的理论分析条件,从时间序列图 1a 和相图 1b 可以看出,系统中寄生物与宿主最终长期共存,稳定到 $E_2(h^*, \omega h^*)$; 图 1c、d 选取的参数满足系统不稳定时的理论分析条件,从图 1 的时间序列图图 1c 和相图 1d 可以看出,系统中寄生物与宿主最终会以拟周期振

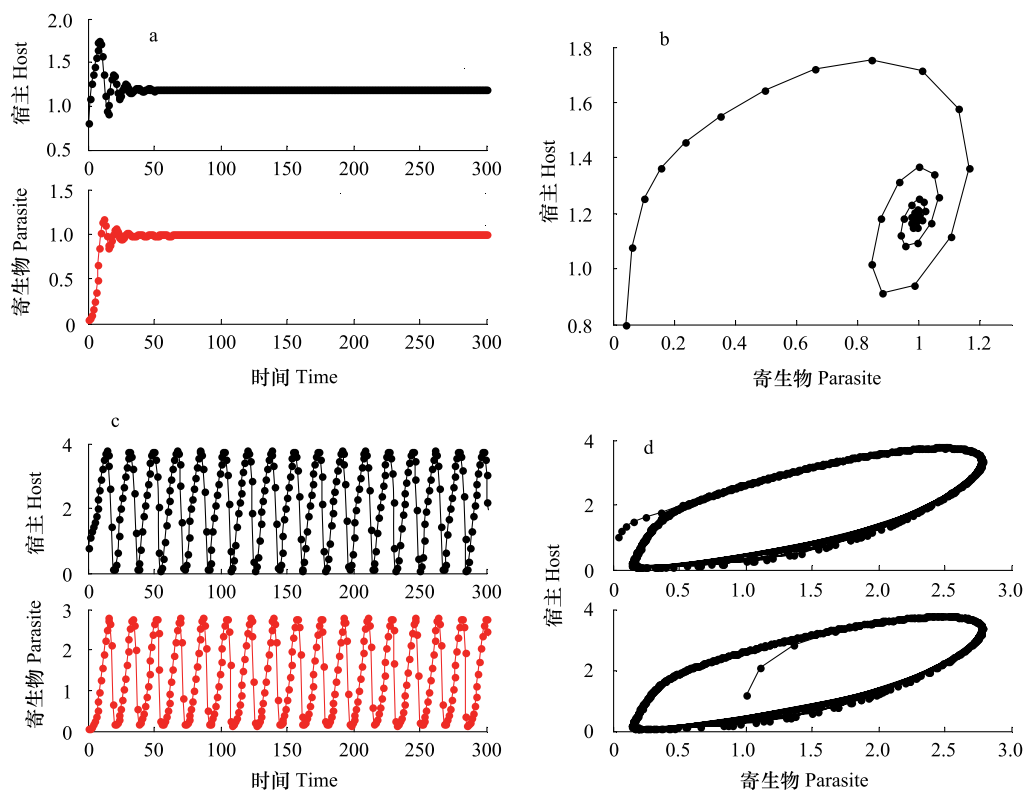


图1 宿主和寄生物的时间序列图及相图

Fig. 1 Time series graphs and phase graphs of the host-parasite

(a) 表示系统内宿主种群数量变化的时间序列图, (b) 表示系统内寄生物种群数量变化的时间序列图, (c)、(d) 分别是(a)、(b) 所对应的相图; (a)、(b)、(c) 的初值选取为 $(h(0), p(0)) = (0.80, 0.04)$, (d) 中两子图的初值分别取为 $(h(0), p(0)) = (1.00, 0.04)$, $(h(0), p(0)) = (1.20, 1.00)$; (a)、(b) 中固有促进水平参数 $K = 0.8$, (c)、(d) 中固有促进水平参数 $K = 1.2$

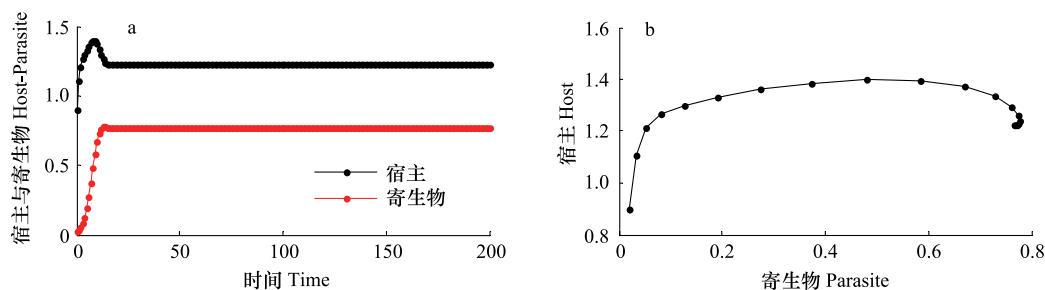


图2 宿主和寄生物的时间序列图及相图

Fig. 2 Time series graph and the phase graph of the host-parasite

(a) 是系统内宿主与寄生物种群数量变化的时间序列图, (b) 是(a) 所对应的相图; (a)、(b) 初值选取为 $(h(0), p(0)) = (0.90, 0.02)$, 固有促进水平参数 $K = 0.6$

荡的形式持续共存。从图 1d 图可以看出系统最终产生一个稳定的极限环。图 2a、b 是在 $\alpha_1/\beta \geq \omega^2$ 前提下, 选取的参数满足系统稳定时的理论分析条件, 从时间序列图图 2a 和相图图 2b 可以看出, 系统中寄生物与宿主最终长期共存, 稳定到 $E_2(h^*, \omega h^*)$ 。由以上模拟可以发现模拟结果与理论分析相符。

3 结果分析与讨论

有关寄生物与宿主之间的协同进化的研究早已在生命科学领域引起广泛关注。以往的研究模型大都关注于寄生物对宿主产生有害的“负作用”, 而事实上, 寄生物与宿主的协同进化, 常使有害的“负作用”减弱, 甚至于演变为互惠关系, 比如低密度的寄生物能提高宿主的免疫力从而提高其存活率, 能促进宿主种群的增

加。基于这一假设,本文在 Lotka-Volterra 模型和 Leslie 型捕食者-食饵模型的基础上,引入固有促进水平参数 K ,建立了一类互惠-寄生耦合的种群模型。通过模型分析得到了一些有趣的结论:(1) 寄生物与其宿主的演化行为与固有促进水平 K 密切相关,在不同的固有促进水平 K 下,寄生物与宿主的演化将表现出稳定均衡及周期振荡的现象;(2) 数值模拟实验表明固有促进水平 K 满足一定的条件时,系统会出现 Hopf 分岔现象,并且随着固有促进水平 K 的增大,系统还会出现稳定的极限环;(3) 通过对寄生物对宿主的作用项的分析,得到随着固有促进水平 K 的增加,系统中寄生物与宿主的演化既有互惠现象,又有寄生现象。讨论了影响固有促进水平 K 及寄生物与宿主共存形式发生变化的因素,下面对模型中的一些结果进行具体地分析与讨论。

3.1 关于固有促进水平参数 K 的分析与讨论

由以上理论分析及模拟实验知,寄生物与宿主的演化形式与固有促进水平 K 有密切关系,可能正是由于不同的系统具有不同的固有促进水平 K ,从而导致了寄生物与其宿主演化具有了多态现象。取参数 $r_1 = 1$; $r_2 = 0.5$; $\alpha_1 = 0.8$; $\alpha_2 = 0.6$; $\beta = 1.5$,理论分析知 $K \approx 1.0867$ 系统会出现分岔现象,寄生物与宿主的演化形式由稳定均衡转变为不稳定的准周期振荡形式。图 3a 给出了随固有促进水平 K 增大时系统所呈现的状态:寄生物与宿主由稳定均衡态在 $K \approx 1.0867$ 处出现 Hopf 分岔,转变为准周期振荡态,达到相对的稳定,且这种振荡是变振幅、变周期的。

此外,寄生物对宿主的固有促进水平 K 很可能与寄生物的毒力有关。系统内寄生物与宿主的数量比不超过 K 时,寄生物对宿主具有促进作用,当该数量比超过 K 时,寄生物对宿主具有抑制作用。即固有促进水平 K 可以看作寄生物对宿主产生促进或抑制作用的临界值。少量的毒力强的寄生物就会使宿主致病(p/h 比较小),对宿主产生抑制作用,从而寄生物对宿主的作用项 $(K - p/h)\beta p < 0$,即 $p/h > K$,此时系统中固有促进水平 K 比较小;毒力弱的寄生物只有达到一定数量后才会使宿主致病(p/h 相对较大),即 p/h 相对较大时才能超过临界值 K 对宿主产生抑制作用,此时系统的固有促进水平 K 相对较大,所以寄生物对宿主的固有促进水平 K 的大小与寄生物的毒力可能成负相关。同时固有促进水平 K 还可能与宿主的免疫力有关。若宿主有较强的免疫力,少量的寄生物不会对它产生不利影响,只有寄生物达到一定数量后才会使宿主致病。类似上述,此时固有促进水平 K 相对比较大,相反,若宿主免疫力低下,少量的寄生物都会使它致病,此时固有促进水平 K 相对比较小,所以固有促进水平 K 的大小与宿主的免疫力可能成正相关。遗憾的是本文并没有给出固有促进水平 K 与寄生物的毒力及宿主免疫力的关系表达式,这需要进一步研究。

3.2 关于寄生物对宿主作用项 $(K - p/h)\beta p$ 的分析与讨论

为了进一步讨论寄生物对宿主产生的影响,考虑模型中寄生物对宿主的作用项 $(K - p/h)\beta p$ 随固有促进水平 K 的变化情况。图 3b 给出了作用项随固有促进水平 K 增大时的变化情况,图中的红线表示寄生物对宿主的有害程度为零,红线以上部分正值表示寄生物对宿主起促进作用(二者之间表现为相互促进关系,寄生物能促进宿主种群的增加),红线以下部分负值表示寄生物对宿主起抑制作用(二者之间表现为寄生关系,寄生物使宿主种群减少)。从图 3b 可以看出随着固有促进水平 K 的增大,寄生物对宿主的影响在 $K = r_2/\alpha_2 \approx 0.833$ ($r_2 = 0.5$; $\alpha_2 = 0.6$) 处由抑制作用转变为促进作用,最终转变为抑制和促进共存的形式,即寄生物与宿主之间既存在寄生关系,也存在相互促进的关系。如果 $K = 0$,寄生物对宿主的作用项变为 $-\beta p^2/h$,此时模型就转变为经典的 Leslie 型捕食者-食饵模型。

3.3 影响系统中寄生物与宿主共存形式因素的讨论

从前面的分析知,寄生物与宿主以何种形式共存与固有促进水平 K 的取值范围有直接关系,从而讨论固有促进水平 K 的取值范围与哪些因素有关显得尤为重要。把系统中寄生物与宿主处于稳定共存状态时,参数 K 的取值范围称为该系统的(渐近)稳定范围,反之,寄生物与宿主处于不稳定的周期振荡共存状态时,参数 K 的取值范围称为该系统的不稳定范围。为了保证有生物意义,讨论都是在固有促进水平 K 满足 $[0, \alpha_1/(\beta\omega) + \omega)$ 区间上进行的。由结论 1 知,(i) 当 $\alpha_1/\beta < \omega^2$ 时,系统的稳定范围为 $[0, \alpha_1(1+r)/(\beta\omega) + \omega(1-r))$,不稳定范围为 $[\alpha_1(1+r)/(\beta\omega) + \omega(1-r), \alpha_1/(\beta\omega) + \omega)$ 。可以看出, $\alpha_1(1+r)/(\beta\omega) +$

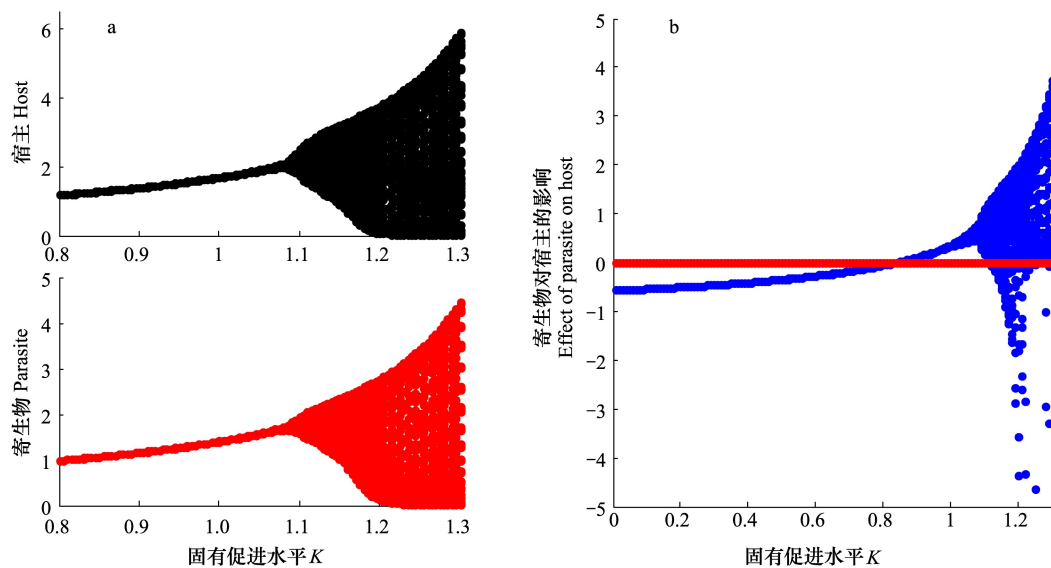


图3 系统的 Hopf 分岔图及寄生物对宿主的影响图

Fig.3 The Hopf bifurcation graphs of the H-P system and the effect graph of parasite on host

(a) 是宿主与寄生物关于固有促进水平 K 的变化图, (b) 是寄生物对宿主的影响关于固有促进水平 K 的变化图; (a)、(b) 参数选取为 $r_1 = 1; r_2 = 1; \alpha_1 = 0.8; \alpha_2 = 0.6; \beta = 1.5$, 初值为 $(h(0), p(0)) = (0.70, 0.04)$, (a) 中 $0.8 \leq K \leq 1.3$, (b) 中 $0 < K \leq 1.3$

$\omega(1-r)$ 是寄生物与宿主由稳定共存变为不稳定共存的临界值。记 $g_1(\alpha_1, \beta, \omega, r) = \alpha_1(1+r)/(\beta\omega) + \omega(1-r)$, 得到 $dg_1/dr < 0$, $dg_1/d\beta < 0$, $dg_1/d\omega < 0$ (由假定 $r_1 > r_2$, 得 $r = r_1/r_2 > 1$), 这说明随着宿主与寄生物固有增长率之比 r 、寄生物对宿主的影响程度 β 、寄生物的环境容纳量 ω 的增大, 临界值 g_1 减小, 此时随着固有促进水平 K 的增大, 寄生物与宿主由稳定共存状态转变为周期共存状态的时间缩短; $dg_1/d\alpha_1 > 0$, 临界值随着宿主密度制约系数 α_1 增大而增大, 此时随着固有促进水平 K 的增大, 寄生物与宿主由稳定共存状态转变为周期共存状态的时间延长。(ii) 当 $\alpha_1/\beta \geq \omega^2$ 时, 系统的稳定范围为 $[0, \alpha_1/(\beta\omega) + \omega]$, 此时寄生物与宿主始终以稳定形式持续生存下去。记 $g_2(\alpha_1, \beta, \omega) = \alpha_1/(\beta\omega) + \omega$, 得到 $dg_2/d\omega = 1 - \alpha_1/(\beta\omega^2) < 0$, $dg_2/d\beta = -\alpha_1/(\beta^2\omega) < 0$, $dg_2/d\alpha_1 > 0$ 。这说明系统的稳定范围随着寄生物对宿主的影响程度 β 、寄生物的环境容纳量 ω 的增大而变小; 随着宿主密度制约系数 α_1 增大而变大。

References:

- [1] Anderson R M, May R M. Coevolution of hosts and parasites. *Parasitology*, 1982, 85(2): 411-426.
- [2] Best A, White A, Kisdi É, Antonovics J, Brockhurst M A, Boots M. The evolution of Host-Parasite range. *The American Naturalist*, 2010, 176(1): 63-71.
- [3] Roepstorff A, Mejer H, Nejsun P, Thamsborg S M. Helminth parasites in pigs: new challenges in pig production and current research highlights. *Veterinary Parasitology*, 2011, 180(1/2): 72-81.
- [4] Ågren J A, Wright S I. Co-evolution between transposable elements and their hosts: a major factor in genome size evolution? *Chromosome Research*, 2011, 19(6): 776-786.
- [5] Ravensdale M, Nemri A, Thrall P H, Ellis J G, Dodds P N. Co-evolutionary interactions between host resistance and pathogen effector genes in flax rust disease. *Molecular Plant Pathology*, 2011, 12(1): 93-102.
- [6] Britton J R, Pegg J, Williams C F. Pathological and ecological host consequences of infection by an introduced fish parasite. *PloS One*, 2011, 6(10): e26365, doi:10.1371/journal.pone.0026365.
- [7] May R M. Limit cycles in predator-prey communities. *Science*, 1972, 177(4052): 900-902.
- [8] Harrison G W. Global stability of predator-prey interactions. *Journal of Mathematical Biology*, 1979, 8(2): 159-171.
- [9] Hsu S B, Huang T W. Global stability for a class of predator-prey systems. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 1995, 55(3): 763-783.
- [10] Li Y L, Xiao D M. Bifurcations of a predator-prey system of Holling and Leslie types. *Chaos, Solitons and Fractals*, 2007, 34(2): 606-620.

- [11] Liang Z Q, Pan H W. Qualitative analysis of a ratio-dependent Holling-Tanner model. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 2007, 334(2): 954-964.
- [12] Seo G, Kot M. A comparison of two predator-prey models with Holling's type I functional response. *Mathematical Biosciences*, 2008, 212(2): 161-179.
- [13] Shen C X. Permanence and global attractivity of the food-chain system with Holling IV type functional response. *Applied Mathematics and Computation*, 2007, 194(1): 179-185.
- [14] Korobeinikov A. A lyapunov function for Leslie-Gower predator-prey models. *Applied Mathematics Letters*, 2001, 14(6): 679-699.
- [15] Gakkhar S, Naji R K. Order and chaos in predator to prey ratio-dependent food chain. *Chaos, Solitons and Fractals*, 2003, 18(2): 229-239.
- [16] Hossain A B M S, Thohura S, Aktar S. The Lotka-Volterra model; an approach by the CAS. *Journal of Bangladesh Mathematical Society*, 2009, 29: 87-98.
- [17] Xia Y H. New results on the global asymptotic stability of a Lotka-Volterra system. *Journal of Applied Mathematics and Computing*, 2011, 36(1/2): 117-128.
- [18] Kermack W O, McKendrick A G. A contribution to the mathematical theory of epidemics. *Proceedings of the Royal Society of London*, 1927, A115(575): 700-721.
- [19] Hethcote H W. A Thousand and Epidemic Models in *Frontiers in Theoretical Biology*. Berlin: Springer-Verlag, 1994: 504-515.
- [20] Hethcote H W. The mathematics of infectious diseases. *SIAM Review*, 2000, 42(4): 599-653.
- [21] Nicholson A J, Bailey V A. The balance of animal populations; part 1. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1935, 105(3): 551-598.
- [22] Beddington J R, Free C A, Lawton J H. Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equations. *Nature*, 1975, 255(5503): 58-60.
- [23] Hassell M P, Varley G C. New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. *Nature*, 1969, 223(5211): 1133-1137.
- [24] Holling C S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist*, 1959, 91(7): 385-398.
- [25] Holling C S. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 1966, 98(48): 1-86.
- [26] May R M. Host-parasitoid systems in patchy environments; a phenomenological model. *Journal of Animal Ecology*, 1978, 47(3): 833-843.
- [27] Liu H, Li Z Z, Liu Z G, Li W L. Complex non-unique dynamics in host-parasitoid model. *Journal of Lanzhou University: Natural Science*, 2009, 45(4): 53-59.
- [28] Xu H J, Cheng S B. *Long Live*. Beijing: Tsinghua University Press, 2005: 19-35.
- [29] Wang J L, Nie G X. Xylo-oligosaccharides and the gut micro-ecosystem. *World Chinese Journal of Digestology*, 2011, 19(7): 710-717.
- [30] Jiang Q Y, Xie J X, Ye J. *Mathematical Model*. Beijing: Higher Education Press, 2008: 13-18.
- [31] Cheng L S, Meng X Z, Jiao J J. *Biological kinetics*. Beijing: Science Press, 2009: 86-102.
- [32] Li L K, Yu C H, Zhu Z H. *Numerical Methods for Differential Equations*. Shanghai: Fudan University Press, 2007: 23-40.

参考文献:

- [27] 刘华, 李自珍, 刘志广, 李文龙. 宿主-寄生物种群模型的复杂动态. *兰州大学学报: 自然科学版*, 2009, 45(4): 53-59.
- [28] 徐弘君, 程少博. 肠寿: 肠道健康新生活. 北京: 清华大学出版社, 2005: 19-35.
- [29] 王俊丽, 聂国兴. 低聚木糖与肠道微生态研究进展. *世界华人消化杂志*, 2011, 19(7): 710-717.
- [30] 姜启源, 谢金星, 叶俊. *数学模型*. 北京: 高等教育出版社, 2008: 13-18.
- [31] 陈兰荪, 孟新柱, 焦建军. *生物动力学*. 北京: 科学出版社, 2009: 86-102.
- [32] 李立康, 於崇华, 朱政华. *微分方程数值解法*. 上海: 复旦大学出版社, 2007: 23-40.

CONTENTS

Widespread of anaerobic ammonia oxidation bacteria in an eutrophic freshwater lake wetland and its impact on nitrogen cycle	WANG Shanyun, ZHU Guibing, QU Dongmei, et al (6591)
Responses of soil enzyme activities of degraded coastal saline wetlands to irrigation with treated paper mill effluent	XIA Mengjing, MIAO Ying, LU Zhaozhua, et al (6599)
Wetland ecosystem health assessment of the Tumen River downstream	ZHU Weihong, GUO Yanli, SUN Peng, et al (6609)
An index of biological integrity: developing the methodology for assessing the health of the Baiyangdian wetland	CHEN Zhan, LIN Bo, SHANG He, et al (6619)
MODIS-based analysis of wetland area responses to hydrological processes in the Dongting Lake	LIANG Jie, CAI Qing, GUO Shenglian, et al (6628)
The diversity of invasive plant <i>Spartina Alterniflora</i> rhizosphere bacteria in a tidal salt marshes at Chongming Dongtan in the Yangtze River estuary	ZHANG Zhengya, DING Chengli, XIAO Ming (6636)
Analyzing the azimuth distribution of tree ring $\delta^{13}\text{C}$ in subtropical regions of eastern China using the harmonic analysis	ZHAO Xingyun, LI Baohui, WANG Jian, et al (6647)
In the process of grassland degradation the spatial pattern and spatial association of dominant species	GAO Fuyuan, ZHAO Chengzhang (6661)
Activities of soil oxidoreductase and their response to seasonal freeze-thaw in the subalpine/alpine forests of western Sichuan	TAN Bo, WU Fuzhong, YANG Wanqin, et al (6670)
Simulating the effects of forestry classified management on forest biomass in Xiao Xing'an Mountains	DENG Huawei, BU Rencang, LIU Xiaomei, et al (6679)
The simulation of three-dimensional canopy net photosynthetic rate of apple tree	GAO Zhaoquan, ZHAO Chenxia, ZHANG Xianchuan, et al (6688)
The effect of <i>Phomopsis</i> B3 and organic fertilizer used together during continuous cropping of strawberry (<i>Fragaria ananassa</i> Duch)	HAO Yumin, DAI Chuanchao, DAI Zhidong, et al (6695)
Temporal and spatial variations of DOC, DON and their function group characteristics in larch plantations and possible relations with other physical-chemical properties	SU Dongxue, WANG Wenjie, QIU Ling, et al (6705)
Comparisons of quantitative characteristics and spatial distribution patterns of <i>Eremosparton songoricum</i> populations in an artificial sand fixed area and a natural bare sand area in the Gurbantunggut Desert, Northwestern China	ZHANG Yongkuan, TAO Ye, LIU Huiliang, et al (6715)
Comparison study on macroinvertebrate assemblage of riffles and pools: a case study of Dong River in Kaixian County of Chongqing, China	WANG Qiang, YUAN Xingzhong, LIU Hong (6726)
Nekton community structure and its relationship with main environmental variables in Lidao artificial reef zones of Rongcheng	WU Zhongxin, ZHANG Lei, ZHANG Xiumei, et al (6737)
Zooplankton diversity and its variation in the Northern Yellow Sea in the autumn and winter of 1959, 1982 and 2009	YANG Qing, WANG Zhenliang, FAN Jingfeng, et al (6747)
Building ecological security pattern based on land use: a case study of Ordos, Northern China	MENG Jijun, ZHU Likai, YANG Qianet al (6755)
Additive partition of species diversity across multiple spatial scales in community culturally protected forests and non-culturally protected forests	GAO Hong, CHEN Shengbin, OUYANG Zhiyun (6767)
Environmental perception of farmers of different livelihood strategies: a case of Gannan Plateau	ZHAO Xueyan (6776)
Application and comparison of two prediction models for groundwater dynamics	ZHANG Xia, LI Zhanbin, ZHANG Zhenwen, et al (6788)
Pollination success of <i>Phaius delavayi</i> in Huanglong Valley, Sichuan	HUANG Baoqiang, KOU Yong, AN Dejun (6795)
Mechanism of nitrification inhibitor on nitrogen-transformation bacteria in vegetable soil	YANG Yang, MENG Denglong, QIN Hongling, et al (6803)
Archaea diversity in water of two typical brackish lakes in Xinjiang	DENG Lijuan, LOU Kai, ZENG Jun, et al (6811)
Abundance and biomass of heterotrophic flagellates in Baiyangdian Lake, as well as their relationship with environmental factors	ZHAO Yujuan, LI Fengchao, ZHANG Qiang, et al (6819)
Effects of bisphenol A on the toxicity and life history of the rotifer <i>Brachionus calyciflorus</i>	LU Zhenghe, ZHAO Baokun, YANG Jiaxin (6828)
Effect of incubation temperature on behavior and metabolism in the Chinese cornsnake, <i>Elaphe bimaculata</i>	CAO Mengjie, ZHU Si, CAI Ruoru, et al (6836)
Functional and numerical responses of <i>Mallada besalis</i> feeding on <i>Coreyra cephalonica</i> eggs	LI Shuiquan, HUANG Shoushan, HAN Shichou, et al (6842)
Stability analysis of mutualistic-parasitic coupled system	GAO Lei, YANG Yan, HE Junzhou, et al (6848)
Effect of ultra-micro powder qiweibaishuan on the intestinal microbiota and enzyme activities in mice	TAN Zhoujin, WU Hai, LIU Fulin, et al (6856)
Review and Monograph	
The effects of nitrogen deposition on forest carbon sequestration: a review	CHEN Hao, MO Jiangming, ZHANG Wei, et al (6864)
Effect of enhanced CO ₂ level on the physiology and ecology of phytoplankton	ZHAO Xuhui, KONG Fanxiang, XIE Weiwei, et al (6880)
Transboundary protected areas as a means to biodiversity conservation	SHI Longyu, LI Du, CHEN Lei, et al (6892)
Scientific Note	
The energy storage and its distribution in 11-year-old chinese fir plantations in Huitong and Zhuting	KANG Wenxing, XIONG Zhengxiang, HE Jienan, et al (6901)
Spatial pattern of sexual plants and vegetative plants of <i>Stipa krylovii</i> population in alpine degraded grassland	REN Heng, ZHAO Chengzhang, GAO Fuyuan, et al (6909)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的生态学专业性高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 32 卷 第 21 期 (2012 年 11 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 32 No. 21 (November, 2012)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:1000717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元