

151-156

19599(9)

应用生态学报 1997年4月 第8卷 第2期

CHINESE JOURNAL OF APPLIED ECOLOGY, Apr. 1997, 8(2): 151~156

# 科尔沁沙地沙漠化过程中的物种多样性\*

常学礼 (中国科学院沙漠研究所, 兰州 730000)

邬建国 (美国亚利桑那州立大学生命科学系)

Q948.158

A

**【摘要】** 对内蒙古科尔沁地区沙漠化过程中物种多样性的变化特征进行了分析, 依据植物种在各类型沙漠化土地的出现频率和不同沙漠化阶段各生活型植物种的组成, 探讨了沙漠化过程中植物种绝灭和定居特点。物种多样性指数分析表明, 沙漠化过程是一个物种多样性衰减的过程, 沙漠化首先导致特有种的绝灭, 其次为稀有种和普通种。从植物的生活型来看, 多年生草本和灌木类植物受沙漠化影响最大, 而1年生草本和半灌木类植物可存活于沙漠化过程各个阶段。在沙漠化过程中植物种的绝灭速率大于定居速率。

植物灭绝

**关键词:** 物种多样性 物种多样性指数 种丰富度 沙漠化过程 内蒙古科尔沁地区

Species diversity during desertification on Kerqin Sandy Land. Chang Xueli (Institute of Desert Research, Academia Sinica, Lanzhou 730000) and Wu Jianguo (Department of Life Sciences, Arizona State University West, Phoenix, USA). -Chin. J. Appl. Ecol., 8(2): 151~156.

This paper analyzes the changing characteristics of species diversity during the process of desertification in Kerqin, Inner Mongolia. Based on the frequency of species occurrence and the life-form composition of species at different stages of desertification, the characteristics of species colonization and extinction are discussed. The species diversity indices show that desertification is a process of biodiversity loss. In particular, specialized species are wiped out first, rare species vanish second, and common species begin to disappear. Change in life-form composition indicates that perennial herbaceous and scrubby plants are severely affected by desertification, whereas annuals and semi-shrub species occur at all stages of desertification. The extinction rate of plants in this area is higher than their colonization rate.

**Key words** Species diversity, Species diversity index, Species richness, Desertification, Kerqin region of Inner Mongolia.

## 1 引言

生物多样性是指生物及其所在生态复合体的种类、结构与功能方面的丰富度和相互间的差异性<sup>[16]</sup>。它包括4个层次: 遗传多样性、种多样性、居住地多样性和景观多样性<sup>[14, 15]</sup>。由于自然界中生态系统、物种和基因的多样性和复杂性, 生物学家尚不能全面地、准确地对生物多样性的变化做出估价。因此, 有关生物多样性的研究多局限于物种多样性<sup>[17, 21]</sup>。有关沙漠化与生物多样性问题在国内已有报道, 主要集中在

在对土壤微生物和植物种组成特点等方面<sup>[1, 8, 9]</sup>。本文用植物种多样性指数分析和植物种侵入、绝灭动态分析的方法, 对沙漠化过程中的植物种多样性变化特征进行探讨, 旨在揭示物种水平上沙漠化对生物多样性影响的特点。

## 2 研究区概况与研究方法

### 2.1 研究区概况

\* 国家自然科学基金(49601020)和中国科学院留学回国人员择优支持基金资助项目。

1995年10月11日收稿, 1996年11月12日接受。

研究区位于科尔沁沙地南部,介于 $120^{\circ}19'40''\sim 121^{\circ}31'44''E$ , $43^{\circ}14'10''\sim 43^{\circ}33'20''N$ ,属温带大陆性半干旱气候类型.地带性土壤为沙质栗钙土,在风的作用下退化为风沙土.该区地貌类型以固定沙丘、半固定沙丘、半流动沙丘、流动沙丘和甸子地相间分布为特征.整个植被景观为草本、灌木和乔木镶嵌体.

## 2.2 研究方法

经典的沙漠化程度划分成4个阶段:潜在沙漠化阶段(固定沙丘)、正在发展中沙漠化阶段(半固定沙丘)、强烈发展中沙漠化阶段(半流动沙丘)和严重沙漠化阶段(流动沙丘)<sup>[4]</sup>.本文将依据上述划分标准,对研究区沙漠化土地进行划分,分别在各类型中用样方法测定其植物种组成、盖度和生物量等.样方面积为 $1\text{ m}\times 1\text{ m}$ ,共调查了43个样方,其中固定沙丘13个,半固定沙丘11个,半流动沙丘10个,流动沙丘9个.所有调查中出现的植物种按其生活型和出现频率分为两大类来进行物种多样性分析,其中生活型划分为:1年生草本植物(A)、多年生草本植物(B)、半灌木类植物(C)和灌木类植物(D)共4种.按植物种在各沙漠化阶段出现的频率划分为:特有种,只在1种生境中出现;稀有种,在2种生境中出现;普通种,在3种生境中出现;共有种,在所有生境中出现.

有关物种多样性的测定在不少的文献中已论述过<sup>[1,13,15,17-22]</sup>,尤其在理论上存在着许多物种多样性指数,但多不实用或很少被使用<sup>[6]</sup>.而最为广泛应用的主要有Shannon-Wiener指数和Simpson指数:

$$H = \sum -P_i \ln P_i \quad (P_i = n_i/N) \quad (1)$$

式(1)中 $H$ 为Shannon-Wiener指数, $n_i$ 为第 $i$ 个种的个体数目, $N$ 为群落中所有个体数总和.

$$D = 1/\sum P_i^2 \quad (2)$$

式(2)中 $D$ 为Simpson指数, $P_i$ 定义同前.

这两个指数的优点在于它们同时考虑了种数和各个种的相对多度.当各个种的个体数目相等时,种数越多, $H$ 和 $D$ 值越大;而种数相等时,种间的均匀度(evenness)越高, $H$ 和 $D$ 值越高.在实际应用中Shannon-Wiener和Simpson指数中的 $n$ 或 $N$ 还可以是其它参数(如生物量、盖度

等).在本文的研究中 $P_i$ 用各个种的重要值来带

$$P_i = 0.3333(C_i/C + F_i/F + B_i/B) \quad (3)$$

替,其中, $C_i$ 、 $F_i$ 和 $B_i$ 分别是每一沙漠化阶段样方调查中的第 $i$ 个种的平均盖度、出现频率和平均生物量; $C$ 、 $F$ 和 $B$ 分别是每一沙漠化阶段样方调查中的总平均盖度、样方总数和总平均生物量.

## 3 结果与分析

### 3.1 沙漠化过程中植物种多样性特征

种是生物多样性的一个基本单位,没有它们其它的组分将不会存在<sup>[17]</sup>.研究表明,植物群落从简单到复杂的过程,也是动物、微生物群落由低级到高级、由简单到复杂的过程<sup>[5]</sup>.因此,在一个生态类型中,植物中的丰富度是决定生物多样性的一个最重要因子.研究植物种丰富度是生物多样性研究中的基础.

从表1可以看出,不同沙漠化阶段植物种丰富度差异很大.在潜在沙漠化阶段(固定沙丘)植物种丰富度最高为25种,其中特有种也最多,有10个种.正在发展中沙漠化阶段(半固定沙丘)植物种丰富度有所下降,为19种,特有种也减少到3个种.在强烈发展沙漠化阶段(半流动沙丘)植物种丰富度进一步减少,为9个种,当发展到沙漠化的顶极严重沙漠化阶段时,植物种丰富度仅3个种.在这后2个时期无特有种出现.

从物种多样性指数来看,无论是 $H$ 还是 $D$ ,从固定沙丘到流动沙丘,种多样性指数依次减少.就Shannon-Wiener指数而言,从潜在沙漠化阶段到严重沙漠化阶段这一沙漠化过程中,物种多样性指数由大变小,从2.79减少到0.99;与 $H$ 变化情况相比较,Simpson指数的变化则比较大,在上述过程中由12.59减少到2.42. $H$ 和 $D$ 的变化还显示,从固定沙丘阶段到流动沙丘阶段,半固定沙丘阶段是物种多样性

表 1 不同沙丘类型植被组成  
Table 1 Vegetation composition at different stages of desertification

植物种 Species	生活型 Life form	I		II		III		IV	
		Ft	Iv	Ft	Iv	Ft	Iv	Ft	Iv
差不嘎蒿 <i>Atemisia halodendron</i>	C	V	14.24	V	18.23	V	27.24	V	56.36
冷蒿 <i>Atemisia frigida</i>	C	#	9.80						
五星蒿 <i>Bassia dasyphylla</i>	A	+	3.83	+	8.96				
沙米 <i>Agriophyllum squarrosum</i>	A					+	2.37	+	20.63
地锦 <i>Euphobia humifusa</i>	A	+	1.01	+	4.36				
猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	A	*	2.33	*	6.73	*	13.21		
地梢瓜 <i>Cynanchum thesioides</i>	A	*	1.00	*	3.21	*	6.31		
虫实 <i>Corispermum didatum</i>	A	+	3.03	+	7.80				
狗尾草 <i>Staria viridis</i>	A	V	4.90	V	6.74	V	21.63	V	23.01
田旋花 <i>Convolvulus chinensis</i>	A	#	1.00						
马唐 <i>Digitaria ciliaris</i>	A	*	1.00	*	6.27	*	10.10		
白草 <i>Pennisetum centrasiaticum</i>	B			+	2.41	+	6.73		
小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	D	*	12.38	*	10.12	*	12.41		
画眉草 <i>Eragrostis poaeoides</i>	A	+	1.00	+	1.21				
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	B	#	5.10						
黄蒿 <i>Atemisia scoparia</i>	A	+	8.01	+	4.22				
益母草 <i>Leonurus sibiricum</i>	A	#	1.22						
扁蓿豆 <i>Melilotus ruthenicus</i>	B	+	8.28	+	5.38				
沙葱 <i>Allium bidentatum</i>	A	#	1.00						
尖头叶藜 <i>Chenopodium chinensis</i>	A	+	2.27	+	3.20				
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	B	#	10.17						
牻牛儿苗 <i>Erodium stephanianum</i>	A	+	1.00	+	1.41				
沙茴香 <i>Peucedanum rigidum</i>	A	#	1.00						
细叶苦荚菜 <i>Ixeris chinensis</i>	A	*	1.00	*	3.21	*	5.46		
棘草 <i>Aneurolepidium chinense</i>	B	#	2.01						
小狼毒 <i>Euphobia esula</i>	A			#	1.30				
硬阿威 <i>Ferula bungeana</i>	A	#	1.00						
东北针枝藜 <i>Atraphaxis bracteata</i>	D	#	2.42						
杠柳 <i>Periploca sepium</i>	C			#	4.20				
鹤虱 <i>Lappula echinata</i>	A			#	1.04				
总计 Total			25		19		9		3

I. 固定沙丘 Fixed sandy dune, II. 半固定沙丘 Semifixed sandy dune, III. 半流动沙丘 Semidriftng sandy dune, IV. 流动沙丘 Drifting sandy dune; Ft. 频率类型 Frequency type, Iv. 重要值 Important value; A. 一年生草本植物 Annual, B. 多年生草本植物 Perennial, C. 半灌木类植物 Semiscrub, D. 灌木类植物 Scrub; \* . 普通种 Common species, +. 稀有种 Rare species, #. 特有种 Specialized species, V. 共有种 General species. 下同 The same below.

的一个重要转折点,而半固定沙丘到半流动沙丘这一过程是整个沙漠化过程中物种多样性丧失最快的时期, *H* 和 *D* 的变化在整个过程中最大(表 2), *H* 从 2.69 减少到 1.88; 而 *D* 的变化则更大,由 12.02 减少至 5.68.

从特有种、稀有种、普通种和共有种在

表 2 不同沙丘类型植物种多样性指数  
Table 2 Species diversity indices at different stages of desertification

多样性指数 Diversity indices	I	II	III	IV
<i>H</i>	2.79	2.69	1.88	0.99
<i>D</i>	12.59	12.02	5.68	2.42

表 3 不同沙丘类型植物种出现频率特点  
Table 3 Frequency of species occurrence at different stages of desertification

植物种特征 Species character	I		II		III		IV	
	H	D	H	D	H	D	H	D
特有种 Specialized species (#)	1.9044	5.0327	0.9007	2.1044	0	0	0	0
稀有种 Rare species (+)	1.8118	4.9334	2.0256	6.7027	0.5731	1.6255	0	1
普通种 Common species (*)	1.0213	1.9316	1.5182	4.2230	1.5424	4.5641	0	0
共有种 General species (V)	0.5731	1.6255	0.5832	1.6756	0.6859	1.9716	0.6022	1.7001

表4 不同沙丘类型植物种生活型组成特点

Table 4 Composition of life form at different stages of desertification

生活型 Life form	I		II		III		N	
	H	D	H	D	H	D	H	D
A	2.5849	9.0009	2.4128	10.5708	1.5905	4.2373	0.6913	1.9928
B	1.2551	3.2383	0.6191	1.7476	0	1	0	0
C	0.6769	1.9372	0.4862	1.4447	0	1	0	1
D	0.6931	2.0000	0	1	0	1	0	0

各沙漠化阶段的物种多样性来看(表3), *H* 和 *D* 的变化表明, 特有种在固定沙丘中占主导地位, *D* 和 *H* 最高分别为 5.0327 和 1.9044; 在半固定沙丘阶段稀有种的物种多样性指数最高, *D* 和 *H* 分别为 6.7027 和 2.0256; 而在半流动沙丘和流动沙丘中, *D* 和 *H* 的最高值分别是普通种和共有种, 其中在半流动沙丘中普通种的 *D* 和 *H* 为 4.5641 和 1.5424, 流动沙丘中共有种的 *D* 和 *H* 为 1.7001 和 0.6022.

在不同的沙漠化阶段, 按植物种生活型计算的物种多样性结果表明(见表4), 在不同的沙漠化阶段中, 植物种多样性都以一年生草本为最高, 其中在潜在沙漠化阶段和正在发展沙漠化阶段中, 依据生活型所计算的 *H* 和 *D* 表明, 一年生草本以物种多样性最高, 其次为多年生草本, 而半灌木类和灌木类植物则为最低.

### 3.2 沙漠化过程中植物种定居和绝灭特征

物种的定居(或迁移)和绝灭是决定物种多样性的关键因数<sup>[2-25]</sup>. 从不同沙漠化过程的物种定居和绝灭的植物种数来看, 由潜在沙漠化阶段到正在发展中沙漠化阶段这一过程, 共有 10 个种灭绝, 这 10 个种按出现频率类型划分都为特有种(见表1). 按生活型化分为: 一年生草本 5 个种, 田旋花(*Convolvulus arvensis*), 益母草(*Leonurus japonica*), 沙葱(*Allium bidentatum*), 沙茴香(*Peucedanum rigidum*) 和硬阿威(*Ferula bungeana*); 多年生草本 3 个种, 达乌里胡枝子(*Lespedeza davuri-*

*ca*), 糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*) 和赖草(*Leymus secalinus*); 半灌木类植物 1 个种, 冷蒿(*Atemisia frigida*); 灌木类植物 1 个种东北针枝蓼(*Atraphaxis manshurica*). 在此同时, 也有 4 个新种侵入, 其中特有种 3 个, 稀有种 1 个. 按生活型划分为: 一年生草本 2 个种, 小狼毒(*Euphobia esula*) 和鹤虱(*Lappula myosotis*); 多年生草本 1 个种, 白草(*Pennisetum centrasiaticum*); 半灌木类植物 1 个种, 杠柳(*Periploca sepium*).

从正在发展沙漠化阶段到强烈发展沙漠化阶段, 有 11 个植物种绝灭, 包括 3 个特有种和 8 个稀有种. 按生活型划分为: 一年生草本 9 个种, 有五星蒿(*Bassia dasyphylla*), 地锦(*Euphobia humifusa*), 虫实(*Corispermum mongolicum*), 画眉草(*Eragrostis pilosa*), 黄蒿(*A. scoparia*), 尖头叶藜(*Chenopodium acuminatum*), 牻牛儿苗(*Erodium stephanianum*), 小狼毒和鹤虱; 多年生草本 1 个种, 扁蓿豆(*Melissitus ruthenicus*), 半灌木类植物 1 个种, 杠柳. 而在这一过程中侵入种仅为沙米(*Agriophyllum squarrosum*) 1 种.

从强烈发展沙漠化阶段到严重沙漠化阶段这一过程, 植物种绝灭 6 个, 其中稀有种 1 个白草, 普通种 5 个, 分别为猪毛菜(*Salsola collina*), 地梢瓜(*Cynanchum thesoides*), 马唐(*Digitaria ciliaris*), 细叶苦卖菜(*Ixeris chinensis*) 和小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*). 按生活型分类为 1 年生草本 4 个种, 多年生草本 1 个种, 灌

木类植物 1 个种. 这一过程无任何新种侵入.

从上述分析不难看出, 植物种丰富度随沙漠化过程加剧而降低, 到严重沙漠化阶段时大部分植物种绝灭, 只有很少几个种可以残存. 沙漠化过程是一个物种绝灭的过程, 尽管在这一过程中也会有一些新种侵入.

此外, 研究结果表明, 沙漠化发展过程也是一个物种多样性衰减的过程. 在沙漠化的初级阶段, 即从潜在沙漠化阶段到正在发展沙漠化阶段, 是一个特有种衰退的时期, 它在生境中的主导地位被稀有种所代替. 在沙漠化发展的中期, 即从正在发展沙漠化阶段到强烈发展沙漠化阶段, 是稀有种消亡的过程, 其在生境中的优势被普通种代替. 在沙漠化发展的后期阶段, 即从强烈发展沙漠化阶段到严重沙漠化阶段, 是普通种衰退的时期, 它在生境中的优势逐渐被共有种所代替. 概括地说, 沙漠化的发展首先直接威胁那些对生境选择极强的种(特有种), 其次为稀有种和普通种. 共同种在研究区中只有差不嘎蒿 (*Atemisia halodendron*) 和狗尾草 (*Staria viridis*), 它们在研究区各类型沙漠化土地中都出现, 并扮演着沙漠化发展过程中“缓冲种”的角色<sup>[7]</sup>.

#### 4 结 语

引起生物多样性衰减的原因可分为 4 类: 人类活动引起的自然生境的毁灭、破碎化、污染和退化; 人类对动、植物的过度捕杀和采伐. 外源物种的侵入和次生绝灭效应<sup>[11, 19, 20]</sup>. 从科尔沁沙地的沙漠化发生机制来看<sup>[1]</sup>, 引起该区域生物多样性衰减的主要原因为第一种, 即不合理的人类活动引起的自然环境退化, 亦即“滥开荒、滥砍伐、滥放牧”造成科尔沁草原的沙漠化和生

物多样性的降低.

沙漠化的发展首先直接影响特有种(见表 1、3), 其次为稀有种. 所以从保护生物多样性的角度出发, 在科尔沁地区制定草场管理与保护措施时, 首先必须强调潜在沙漠化土地(固定沙丘)和正在发展沙漠化土地(半固定沙丘)的管理与保护. 因为在这两种生境中包括了 13 个特有种和 9 个稀有种, 而不是习惯地在某一地区已经发展到强烈沙漠化阶段(半流动沙丘)和严重沙漠化阶段(流动沙丘)才着手进行治理保护. 尽管有关研究表明, 在该地区围封保护 3~5 a 之后, 植被盖度就有显著提高, 并使流沙得到固定<sup>[9]</sup>. 但无论怎样经干扰后的生态系统不可能恢复到干扰前的状况<sup>[16]</sup>. 特别是对于一些根茎型的多年生草本植物和灌木类植物, 如赖草、东北枝藜等. 事实上沙漠化的发展最直接、最明显的影响也是对多年生的植物种(包括灌木、半灌木和多年生草本). 从表 1 可以看出, 在潜在沙漠化阶段原有的 4 个多年生草本、2 个半灌木种和 2 个灌木种, 到正在发展沙漠化阶段就有 5 个种绝灭(表 5), 绝灭率高达 63%, 而同期的一年生草本植物绝灭率仅为 29%. 植物的生活型分析结果也表明, 1 年生植物物种多样性指数最高, 是该区物种多样性重要组成部分(表 4).

从调查的空间尺度来看, 本文所研究的区域不超过 15 km<sup>2</sup>, 所有的沙漠化土地类型都在该区域内, 即本文所指的绝灭是局部绝灭. 就大尺度而言, 由于人为干扰而引起沙地景观破碎化、异质化, 从而使沙地环境多样化, 这一过程无疑造成局部区域的生物多样性衰减, 但同时在大尺度框架内也有新种产生, 如在半固定沙丘中的特有种杠柳和流动沙丘上的沙米等. 但是, 在这里仍要强调的是保护, 因为在沙漠化过程中种的绝灭数远远大于种的定居数(见

表5、6),不能因小利而失大局。

就科尔沁沙地的合理利用和保护问题而言,要兼顾两个方面。第一,要有一定的保护地,作为生物多样性种源的“大陆岛”严格保护,即原地保护途径<sup>[16]</sup>。保护地的选择应以潜在沙漠化土地和正在发展沙漠化土地为主,因为两种生境拥有的植物种丰富度为29种,在所有调查样方中出现的30种植物,仅未包含沙米。第二,要合理利用,即实行科学的放牧管理制度,包括划区轮牧、保护地放牧(在冬春季节保护地定时开放,减缓放牧草场压力)。这样既可防止草场过度放牧,又可使保护地的生境多样化,因为适当干扰可增加景观的异质性<sup>[12]</sup>,进而增加保护地物种的丰富度。

#### 参考文献

- 1 王康富、蒋瑾. 1987. 内蒙古科尔沁草原的沙漠化及其整治问题——以哲里木盟奈曼旗为例. 农业现代化研究, (3): 6~11.
- 2 邬建国. 1989. 岛屿生物地理学理论: 模型与应用. 生态学杂志, 8(6): 34~39.
- 3 邬建国. 1992. 数学模型与自然保护. 应用生态学报, 3(3): 286~288.
- 4 朱震达、刘恕. 1981. 中国北方地区沙漠化过程及其治理区划. 北京: 中国林业出版社.
- 5 陈祝春、李定淑. 1992. 科尔沁沙地奈曼旗固沙造林沙丘土壤微生物区系的变化. 中国沙漠, 12(3): 16~29.
- 6 郭勤峰. 1995. 物种多样性研究现状及趋势. 见: 现代生态学讲座(李博主编). 北京: 科学出版社. 89~107.
- 7 钱迎倩、马克平(主编). 1994. 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 科学出版社.
- 8 常学礼、李胜功. 1994. 科尔沁沙地草场植物组成及生物量动态的研究. 草业科学, 11(6): 48~51.
- 9 常学礼、赵学勇、李胜功等. 1996. 差不嘎蒿在科尔沁沙地草场植被中的作用. 中国沙漠, 16(1): 27~31.
- 10 Cairns, J. Jr. 1995. Restoration ecology. Encyclopedia of Environmental Biology. Vol. 3. Academic Press, pp. 223~235.
- 11 Diamond, J. M. 1984. Historic extinction: a rosetta stone for understanding prehistoric extinctions. In: Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution (P. S. Martin and R. F. Klein eds.). University of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- 12 Forman, R. T. T. and Godron, M. 1986. Landscape Ecology. John Wiley and Sons, New York.
- 13 Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, New Jersey.
- 14 Millar, C. I. and Ford, L. D. 1988. Managing for nature conservation. *BioScience*, 38: 456~457.
- 15 Noss, Reed F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conserv. Biol.*, 4: 355~364.
- 16 OTA (Office of Technology Assessment). 1987. Technologies to Maintain Biological Diversity: Summary. Congress of the United States, Washington, D. C.
- 17 Pect, R. E. 1974. Measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 285~307.
- 18 Prance, G. T. 1995. Biodiversity. Encyclopedia of Environmental Biology. Vol. 1. Academic Press, pp. 183~193.
- 19 Primack, R. B. 1993. Essentials of Conservation Biology. Sinauer, Sunderland.
- 20 Soule, M. E. (ed). 1986. Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity. Sinauer, Sunderland.
- 21 Tracy, C. R. and Brussard, P. F. 1994. Preserving biodiversity: Species in landscapes. *Ecol. Appl.*, 4: 205~207.
- 22 Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213~251.
- 23 Wu, Jianguo and Vankat, J. L. 1991. A system dynamics model of island biogeography. *Bull. Math. Biol.*, 53: 911~940.