

岛屿生物地理学理论: 模型与应用*

邬建国

(美国牛津市迈阿密大学植物系)

The Theory of Island Biogeography: Model and Application. Wu Jianguo (Department of Botany, Miami University, USA): *Journal of Ecology*, 8(6), 1989, pp.34-39.

Dynamic equilibrium theory of island biogeography is one of the important concepts in modern biogeography and ecology. Its popularity has been explicitly reflected by a large body of literature in the past three decades. The theory has an enormous influence on perspectives of nature conservation. In this paper, the basic tenets and assumptions of the theory are outlined both qualitatively and quantitatively. The validity of the theory and its applicability to nature conservation are critically discussed. In addition, the implications of the theory to the development of population dynamics models in heterogeneous environments and landscape ecology are briefly commented.

Key words: island biogeography, species richness, models.

前 言

岛屿有许多显著特征,如地理隔离,生物类群简单。这些特点为重复性研究和统计学分析奠定了基础,从而有利于许多深入而细致的生物学研究。因此,岛屿为发展和检验自然选择、物种形成及演化,以及生物地理学和生态学诸领域的理论和假设,提供了重要的自然实验室^[1]。岛屿生物地理学理论(MacArthur-Wilson学说)即为岛屿生物学研究中所产生的著名理论之一^[2,4,20,21,28]。该理论发展之快,应用之广,影响之深,争议之多,超过其他生态学理论。

岛屿生物地理学的研究对象是海洋岛和陆桥岛。然而,其理论被广泛地应用到岛屿状生境的研究中。就其空间规模而言,有小到树叶、个体植株的“微岛”,也有大到自然保护区和景观拼块(landscape patches)的“大岛”。就其生物类群而论,涉及到植物、动物以及微生物的不同分类单元。其中,影响最大、争议亦最烈的,莫过于该理论在自然保护方面的应用^[3,5]。在近年来兴起的景观生态学理论

中,MacArthur-Wilson学说得以进一步的应用和发展。本文将从定性和定量两方面综述该理论的发展与现状,并对其真实性、可靠性,以及应用到自然保护方面的合理性作一讨论。

种-面积关系

种丰富度(species richness)随岛屿面积或陆地群落的取样面积呈单调增加趋势。这一现象已久为人知^[2,14,24]。在许多用来描述这一关系的数学模型中,幂函数表达式为大多数研究者所推崇^[2,4,8,22]。基于种-多度对数正态分布的假设之上,Preston(1962)导出下列著名种-面积方程:

$$S = cA^z \quad (1)$$

$$\text{或} \quad \log S = z \log A + \log c \quad (2)$$

式中, S是种丰富度, A是面积, c和z是正常

* 本文是作者在美国迈阿密大学的一篇学期论文之上写成的,故在此感谢该大学教授T.G.Lammers博士和J.L.Van-kat博士对英文原稿的审阅,以及对个别问题的有益讨论。

作者简介: 邬建国, 1982年毕业于内蒙古大学生物系, 1985年赴美国加州大学从事微气象模拟模型研究, 1987年在迈阿密大学获硕士学位, 现为该校博士研究生, 国际生态学模型学会和国际生态学会会员, 研究兴趣为自然保护生物学、系统生态学以及景观生态学。

数。 z 的理论值为0.263,通常变化在0.18与0.35之间。 c 值的变化反映地理位置变化对种丰富度的影响^[12]。在实际研究中, c 和 z 的值常采用线性回归方法获得。例如,Usher(1973,1979)在对高等植物的研究中,获得的 z 值为0.207,而且发现 c 和 z 值随时间变化。在许多有关鸟类的研究中, z 值的实测值比较接近理论值^[9,10]。

上述方程缺乏对种-面积关系机理的解释能力,从而大大影响到其预测的准确性,这也是大多数统计模型的缺陷之一。有三种学说可以用来解释种-面积相关关系:生境多样性学说(habitat diversity hypothesis),被动样本学说(passive sampling hypothesis)和动态平衡学说(dynamic equilibrium hypothesis)。Williams(1964)认为,面积与生境多样性呈正相关,生境多样性与种丰富度呈正相关,因此,种丰富度与面积亦必然呈正相关。Connor和McCoy(1979)则认为,岛屿生物类群可看作是来自动源生物群落的子集或样本,因此,种丰富度是取样面积和频度的函数。Coleman等人(1982)提出与上述被动样本学说相似的“随机样本学说”(random placement hypothesis)。Preston(1962)和MacArthur和Wilson(1963)分别提出了隔离生物群的动态平衡概念,后经MacArthur和Wilson(1963,1967)进一步发展,这一概念成为解释丰富度的地理分布格局的重要学说。

MacArthur-Wilson模型

MacArthur和Wilson(1963,1967)认为,岛屿生物种丰富度完全决定于两个过程:迁入和绝灭。因为任何岛屿上的生态位或生境的空额有限,已定居的种数越多,新迁入的种能够成功定居的可能性就越小;而任一定居种的绝灭概率则越大。因此,对于某一岛屿而言,迁入率和绝灭率将随岛屿种丰富度的增加而分别呈下降和上升趋势。就不同的岛屿而言,种迁入率随其与大陆种库(种迁入源)的距离而下降。这种由于不同种在传播能力或定居能力方

面的差异和岛屿隔离程度相互作用所引起的现象称为“距离效应”(distance effect)。另一方面,由于面积越大,种群越大,种绝灭率将随岛屿面积的减小而增加,即称“面积效应”(area effect)。当迁入率与绝灭率相等时,岛屿生物种丰富度达到动态平衡状态,即虽然种的数目相对稳定,但其种类组成在不断更新。这种平衡态种类更新的速率在数值上等于当时的迁入率或绝灭率,通常称之为种周转率(species turnover rate)。

MacArthur-Wilson学说的数学模型可写作

$$dS(t)/dt = I - E \quad (3)$$

式中 I 是迁入率, E 是绝灭率。假定 I 和 E 具有种间均一性、可加性,以及随时间的稳定性,它们随种丰富度增加则应呈线性变化,即

$$I(S) = I_0[S_0 - S(t)] \quad (4)$$

$$E(S) = E_0 S(t) \quad (5)$$

式中 I_0 是单位种迁入率或迁入系数, E_0 是单位种绝灭率或绝灭系数, S_0 是大陆库中潜在迁入种的总数。将(4)和(5)式代入(3)式,便得

$$dS(t)/dt = I_0 S_0 - (I_0 + E_0) S(t) \quad (6)$$

该微分方程表示非平衡状态时种丰富度随时间的变化率。在某一时刻 t 的种丰富度可通过对(6)式积分而得,即

$$S(t) = \frac{I_0}{I_0 + E_0} S_0 - \left[\frac{I_0}{I_0 + E_0} S_0 - S(0) \right] \times \exp[-(I_0 + E_0)t] \quad (7)$$

式中 $S(0)$ 是岛上初始种丰富度。当迁入率等于绝灭率时,平衡态的种丰富度为

$$S_e = [I_0 / (I_0 + E_0)] S_0 \quad (8)$$

该式说明,平衡态种丰富度决定于单位种迁入率和绝灭率以及大陆种库的大小。因此,(6)式可表示为

$$dS(t)/dt = (I_0 + E_0) [S_e - S(t)] \quad (9)$$

于是种丰富度的变化率与平衡态和非平衡态时种数的差距成正比。进而言之,当 $S(t) < S_e$,种丰富度增加,当 $S(t) > S_e$,种丰富度则减小。若将(8)式代入(7)式,便得

$$S(t) = S_e - (S_e - S(0)) \times \exp[-(I_0 + E_0)t] \quad (10)$$

该式反映了种丰富度的非平衡态值与其初始值、平衡态值以及迁入系数和绝灭系数的关系。根据(10)式,岛屿从某一非平衡态达到或恢复到平衡态所需的时间,应为

$$t = -\frac{\ln[S(t) - S_e]/(S(0) - S_e)}{I_0 + E_0} \quad (11)$$

或
$$t = -\frac{\ln R}{I_0 + E_0} \quad (12)$$

其中 $R = (S(t) - S_e)/(S(0) - S_e) \quad (13)$

也就是种丰富度相对于平衡值的 t 时刻偏离与其初始偏离之比。Diamond (1972) 把种丰富度从某一时刻的偏离降低到初始偏离的36.8% (即 $1/e$) 时所需的时间,定义为松弛时间 (relaxation time) T_r 。因此,

$$T_r = -\frac{\ln(1/e)}{I_0 + E_0}$$

即
$$T_r = -\frac{1}{I_0 + E_0} \quad (14)$$

根据上式,完成一个90%的“松弛”需要2.303倍松弛时间,而95%的恢复则需3倍松弛时间。

上述数学模型和推论的合理性完全决定于对 I_0 和 E_0 所作的均一性、稳定性和可加性假设的真实性。然而,这种假设在自然界十分罕见。大陆种库中传播能力最强的种最有可能最早定居,而岛上竞争力最弱的种则最有可能最早绝灭。因此,种的定居能力的差异将会引起迁入率早期随种丰富度增加而陡然下降,随后变缓。另一方面,随着岛上种数增加,逐渐增强的种间竞争作用将会使绝灭率大致呈指数上升^[21]。Gilpin 和 Diamond (1981) 指出,随物种的不同,迁入率和绝灭率大致呈对数正态分布,而其种间差异可达几个数量级。一些研究结果表明, I_0 和 E_0 分别随种丰富度减小和增加,即随时间而变化^[9,10,23]。

因此,非线性凹形曲线比直线能较好地反映种-迁入率 ($S-I$) 和种-绝灭率 ($S-E$) 关

系。有关鸟类的研究资料表明,这两种曲线都很陡凹,尤其是迁入率曲线^[13]。MacArthur 和 Wilson (1967) 认为,只要 $S-I$ 和 $S-E$ 曲线的形状是单调的,动态平衡理论的主要结论即不会改变。Strong 和 Rey (1982) 进一步证实了 $S-I$ 和 $S-E$ 曲线的单调特征,但指出, I 和 E 的随机变化应予考虑。Gilpin 和 Diamond (1976) 认为,迁入率和绝灭率可分别表示为两个函数的乘积,即

$$I(S, D, A) = i(D, A)h(S) \quad (15)$$

$$E(S, A) = e(A)g(S) \quad (16)$$

当 $S = S_e$ 时, $h(S) = 0$, 当 $0 \leq S \leq S_e$ 时, $h(S) > 0$; 当 $S = 0$ 时, $g(S) = 0$, 当 $S > 0$ 时, $g(S) > 0$, 一般说来, I_0 和 E_0 的非均一性和种间竞争作用意味着 $h'(S) < 0$, $h''(S) > 0$, $g'(S) > 0$, 以及 $g''(S) > 0$ 。函数 $i(D, A)$ 表示距离效应和“目标效应” (target effect, 定义见后), 而 $e(A)$ 说明面积效应。根据对美国 Solomon 群岛 52 个岛屿的鸟类研究, Gilpin 和 Diamond (1976) 对 13 组描述种迁入率和绝灭率与岛屿种丰富度、面积及其隔离程度关系的数学模型,进行了逐对检验。其中与实测数据吻合最佳的是下列 6 参数表达式:

$$I(S, D, A) = (1 - S/S_e)^m \exp(-D^2/D_0 A^y) \quad (17)$$

$$E(S, A) = RS^n/A \quad (18)$$

其中 $m = 7.23$, $n = 2.37$, $Y = 0.553$, $V = 0.083$, $R = 1.49 \times 10^{-5}$, $D_0 = 2.11$, S_e 在该研究中为 106。Gilpin 和 Diamond 称这 13 组方程为生物学模型,因为其中每一个参数都具有一定的生物学含义。 m 和 n 反映 I_0 和 E_0 的非均质性,以及种间相互作用强度; D_0 是迁入种平均传播距离; y 表示不同种 D_0 的差异; V 反映迁入率对面积的依赖关系; R 则为绝灭系数与迁入系数之比 (即 $R = E_0/I_0$)。Gilpin 和 Diamond 同时发现, $S-A-D$ 关系亦可用下述现象学方程表示,即

$$S = (a + b \log A) \exp(-D^c/dA^e) \quad (19)$$

式中拟合参数的值分别为 $a = 34.7$, $b = 12.08$, $c = 0.67$, $d = 12.41$, $e = 0.28$ 。根据统计学检

验,上述“生物学”和现象学模型均能很好地解释这些鸟类种丰富度的分布,具体地说,能够解释其方差的98%。

MacArthur-Wilson模型的修正和扩充

Strong和Rey (1982)认为, $S-I$ 和 $S-E$ 曲线是动态平衡理论的根本所在。Gilpin和Diamond (1976)推测,至少在植物、昆虫或一些海洋无脊椎动物中,这些曲线会发生很大变化,以至于在某些 S 取值范围, $g'(S) < 0$, $h'(S) < 0$, 甚至 $h'(S) > 0$ 和 $g'(S) < 0$ 。Pielou (1979)指出,由于定居初期岛屿的苛刻环境条件,植物的迁入率可能会随早期侵入种数的增加而增加,尔后才减小。MacArthur-Wilson模型忽略了诸如捕食作用和协同作用的种内关系。而这些作用在定居后期也许是重要的,甚至会引引起 $S-I$ 和 $S-E$ 曲线的非单调性或不连续性^[11,26]。一般说来,轻度的迁入率和绝灭率的非均一性和轻度的种间相互作用,可以导致凹形或凸形 $S-I$ 和 $E-S$ 曲线;而较强的种内作用,以及较强的单位种迁入率和绝灭率的非均一性和非稳定性将会产生截然不同的 $S-I$ 和 $S-E$ 曲线^[8,34,19]。

MacArthur-Wilson模型中的迁入率和绝灭率是相互独立的,但实际上并非完全如此。同种个体的不断迁入,以及伴随着的遗传变异能力的增加,均可能减小岛屿种群的绝灭率^[4,38]。Brown和Kodric-Brown (1977)称之为“援救效应”(rescue effect)。因此,隔离距离不仅会影响迁入率,而且会影响到绝灭率。随着隔离程度的增加,迁入率下降,绝灭率增加,种周转率则会出现抛物线形状的变化^[4,38]。援救效应可能只发生在迁入率相当高的情形中,而隔离程度较高的岛屿则可能不属此列^[4,12,38]。另一方面,由于岛屿面积越大,其截获传播种的概率越大,因此,面积不仅影响绝灭率,同时还会影响迁入率。这一现象称为“目标效应”(target effect)。

岛屿面积与种丰富度的关系可以是生境多样性效应和“纯面积”效应的双重作用结

果^[1,6]。MacArthur和Wilson (1967)认识到,直接影响种丰富度的并非面积或海拔高度之类的因素,而是生境多样性。Simberloff (1974)指出,只要面积的增加会单调地增加种群个体数,而后者又可降低该种群绝灭概率的话,那么,与生境多样性无关的纯面积效应是存在的。这已为一些研究所证实^[20,8]。

MacArthur-Wilson模型中的种丰富度完全决定于生态学时空范围内的种迁入和绝灭过程,而物种形成和演化等地质时空范畴的过程均予忽略。Juvik和Austrian (1979)在对高度隔离的夏威夷群岛的研究中发现,当地种形成速率竟超过了迁入率。通过当地物种形成和适应辐射(adaptive radiation),该群岛在长期演化过程中达到一个具有高度种类特有性的种-面积平衡状态。涉及到迁入率、绝灭率,以及物种形成和适应过程的岛屿种丰富度平衡过程,称为分类群循环(taxon cycle)^[22,25]。

岛屿种丰富度的平衡状态可分为四个阶段,或四类^[22,23,11]。第一阶段是暂时性的非相互作用平衡(non-interactive equilibrium)。此时种群的个体数尚小,种内作用微弱。第二阶段称为相互作用平衡(interactive equilibrium)。随着种群个体数增加,种间竞争作用对迁入率和绝灭率产生影响。第三阶段是选择平衡(assortative equilibrium)。在这一阶段中,一个非随机的、协同适应的分类群逐渐形成。这三个阶段均为生态学时空范畴的动态平衡过程。而最后一个阶段,即演化平衡,则包含自然选择对丰富度的影响,标志着随生态位幅度逐渐变小,增加的种间及种与环境间的适应性同增加的绝灭率之间的平衡^[28]。

岛屿生物地理学理论的验证与应用

长期以来,许多研究者自觉不自觉地或想当然地用种-面积关系的存在验证MacArthur-Wilson学说的真实性。然而,Gilbert (1980)认为,在验证该理论的合理性和应用的可行性时,必须同时满足下述三个标准:①显著的种-面积相关关系;②种丰富度的平衡状态;以及

③可测得出的种周转率。Boecklen和Simberloff (1986)认为,这三点是必要的,但并非充分的。Brown和Dinsmore (1988)在对生境岛的研究中,增加了另外二条标准:①种丰富度方差与均值之比小于或等于0.5,以及②具有可测得出的距离效应。其实,这二点在Gilbert(1980)的文章中已以不同的方式提及。显然,单凭种-面积关系是不足以验证岛屿生物地理学理论的,更不足以保证其在任何岛状生境研究中的应用的合理性。

自60年代以来,大量涌现有关检验和修正MacArthur-Wilson学说的研究,专题评述亦不胜枚举。其中最有说服力的,首推通过实验途径的直接检验。例如,Simberloff和Wilson (1969)采用熏蒸方法,在Florida keys对红树群岛的节肢动物的再定居做了详尽研究。虽然对于种周转率估计偏高^[20],但他们的结果与MacArthur-Wilson学说吻合甚好,成为验证该理论的卓越实例之一。Rey (1981)进行了类似的实验研究,证实了种丰富度动态平衡的存在和面积效应,但距离效应不甚明显。这类野外实验性研究的例子尚为缺乏。

因未能准确地理解MacArthur-Wilson理论或对野外数据的误释,许多有关研究常表现出不完整性或结论欠妥^[12]。此外,由于相对速率概念中人为引入的变量相关因素,对于种周转率、迁入率和绝灭率相对值的误用,也给该理论的检验过程带来许多混乱^[27]。经过对150多篇宣称支持MacArthur-Wilson理论的文献仔细审阅,Gilbert (1980)指出,其中只有Simberloff和Wilson (1969)及Jones和Diamond (1976)的工作是证据确凿的,尽管还不是完美无缺。他认为,在所涉猎的文献中尚未有任何大陆生境岛的例子完全符合前述三条标准。因此,Gilbert的结论是,岛屿生物地理学理论并未得以证实,而其在自然保护中的应用是不成熟和不可靠的。这些尖锐的批评与早期的一些类似呼声再次共鸣^[20,10,31],同时激发了更多对于该理论的批评性研究。在近年来的许多研究中,这一结论得到进一步肯

定^[17,22,3,20,32,37,7]。

结 束 语

岛屿生物地理学理论尚有待进一步修正、检验和完善。种-面积关系和岛屿生物地理学动态平衡学说在自然保护区设计原理中的应用是不可靠的,甚至是危险的。种群生态学、遗传学,群落生态学,以及个体生态学诸方面的信息是自然保护区原理中不可忽视的重要内容。

然而,对于岛屿生物地理学理论的多方面批评和修正并不应否认其应有的应用价值。MacArthur-Wilson学说的产生和发展丰富了生物地理学理论和生态学理论,促进了人们对生物多样性地理分布与动态格局的认识和理解。尽管该理论在定量方面的应用尚十分有限,但其在定性方面的合理应用可以是很有启发性的^[12,16]。例如,该理论对异质环境中种群动态模型(如反应-扩散模型)的发展有着明显的促进作用^[19,11]。尤其是在80年代兴起的景观生态学中,岛屿生物地理学理解的应用更为引人注目。Forman和Godron(1986)在其权威性著作《景观生态学》中,在MacArthur-Wilson学说基础上,提出了景观拼块的种多样性学说,即 $S=f$ (生境多样性,干扰,面积,年龄,基底异质性,隔离程度,边界非连续性)。因此,对于岛屿生物地理学理论的不断补充、发展和合理应用,将赋予其新的生命力。

参 考 文 献

- [1] Allen L.J.S.: Persistence, extinction, and critical patch number for island populations, *J. Math. Biol.*, 24, 617-625, 1987.
- [2] Arrhenius, O.: Species and area, *J. Ecol.*, 9, 95-99, 1921.
- [3] Boecklen, W.J. and N.J. Gotelli: Island biogeographic theory and conservation practice: Species-area or species-area relationships? *Biol. Conserv.*, 29, 63-80, 1984.
- [4] Brown, J.H. and A. Kodric-Brown: Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction, *Ecology*, 58, 445-449, 1977.

- [5] Buckley, R.C.: The habitat unit model of island biogeography, *J. Biogeogr.*, 9, 339—344, 1982.
- [6] Buckley, R.C.: Distinguishing the effects of area and habitat type on island plant species richness by separating floristic elements and substrate types and controlling for island isolation, *J. Biogeogr.*, 12, 527—535, 1985.
- [7] Burgman, M.A. et al.: The use of extinction models for species conservation, *Biol. Conser.*, 43, 9—25, 1988.
- [8] Connor, E.F. and E.D. McCoy: The statistics and biology of the species-area relationship, *Am. Nat.*, 113, 791—833, 1979.
- [9] Diamond, J.M. and R.M. May: Island biogeography and the design of natural reserves, *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, Blackwell, Oxford, 1976.
- [10] Diamond, J.M. and R.M. May: Island biogeography and the design of natural reserves, *Theoretical Ecology: Principles and Applications* (second edition), Blackwell, Oxford, 1981.
- [11] Dickerson, J. and J.V. Robinson: Microcosms as islands: a test of the MacArthur-Wilson equilibrium theory, *Ecology*, 66, 966—980, 1985.
- [12] Gilbert, F.S.: The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *J. Biogeogr.*, 7, 209—235, 1980.
- [13] Gilpin, M.E. and J.M. Diamond: Calculation of immigration and extinction curves from the species-area-distance relation, *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)*, 73, 4130—4134, 1976.
- [14] Gleason, H.A.: On the relation between species and area, *Ecology*, 3, 158—162, 1922.
- [15] Haila, Y. and O. Järvinen: The role of theoretical concepts in understanding the ecological theatre: a case study on island biogeography, Pages 261—278 in E. Saarinen, editor, *Conceptual issues in ecology*, D. Reidel, Dordrecht, 1982.
- [16] Hase, A.: Experimental island biogeography: immigration and extinction of ciliates in microcosms, *Oikos*, 50, 218—224, 1987.
- [17] Higgs, A.J.: Island biogeography theory and nature reserve design, *J. Biogeogr.*, 8, 117—124, 1981.
- [18] Lack, D.: Island birds, *Biotropica*, 2, 20—31, 1970.
- [19] Levin, S. A.: Population dynamic models in heterogeneous environments, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7, 287—310, 1976.
- [20] MacArthur, R.H. and E.O. Wilson: An equilibrium theory of insular zoogeography, *Evolution*, 17, 373—387, 1963.
- [21] MacArthur, R.H. and E.O. Wilson: *The Theory of Island Biogeography*, Princeton Univ. Press, Princeton, N.J., 1967.
- [22] Margules, C. et al.: Modern biogeographic theory: are there any lessons for nature reserve design? *Biol. Conser.*, 24, 115—128, 1982.
- [23] Pielou, E. C.: *Biogeography*, Wiley, N.Y., 1979.
- [24] Preston, F.W.: The ecological distribution of commonness and rarity, *Ecology*, 43, 185—215, 1962.
- [25] Roblason, J.V.: An assortative model of island biogeography, *J. Soc. Biol. Struct.*, 4, 7—18, 1981.
- [26] Saner, J.D.: Oceanic islands and biogeographic theory: a review, *Geogr. Rev.*, 59, 582—593, 1989.
- [27] Schoener, T. W.: On testing the MacArthur-Wilson model with data on rates, *Am. Nat.*, 131, 847—864, 1988.
- [28] Simberloff, D.S.: Equilibrium theory of island biogeography and ecology, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5, 161—179, 1974.
- [29] Simberloff, D.S.: Experimental Zoogeography of islands: Effects of island size, *Ecology*, 57, 629—648, 1976.
- [30] Simberloff, D.S.: Design of nature reserves, Pages 315—337 in M.B. Usher, editor, *Wildlife conservation evaluation*, Chapman and Hall, London, 1988.
- [31] Simberloff, D.S. and L.G. Abele: Island biogeography theory and conservation practice, *Science*, 191, 285—286, 1976.
- [32] Soule, M. E., and D. S. Simberloff: What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? *Biol. Conser.*, 35, 19—40, 1986.
- [33] Strong, D. R.: Biogeographical dynamics of insect-host plant communities, *Ann. Rev. Entom.*, 24, 89—119, 1979.
- [34] Strong, D.R. and J.R. Rey: Testing for MacArthur-Wilson equilibrium with the arthropods of the miniature spartina archipelago at Oyster Bay, Florida, *Am. Zool.*, 22, 355—360, 1982.
- [35] Wilson, E.O. and E.O. Willis: Applied biogeography, Pages 522—534 in M.L. Cody, and J. M. Diamond, editors, *Ecology and Evolution of Communities*, Harvard Univ. Press, Cambridge, 1975.
- [36] Wright, S.J.: How isolation affects rates of turnover of species on islands, *Oikos*, 44, 331—340, 1985.
- [37] Zimmerman, B.L. and R.O. Bierregaard: Relevance of the equilibrium theory of island biogeography and species-area relations to conservation with a case from Amazonia, *J. Biogeogr.*, 13, 133—143, 1986.

(收稿: 1989年1月4日)