

色交叉关联噪声作用下集合种群的稳定性和平均灭绝时间*

王康康¹⁾²⁾ 刘先斌^{1)†} 杨建华³⁾

1) (南京航空航天大学, 机械结构力学与控制国家重点实验室, 南京 210016)

2) (江苏科技大学数理学院, 镇江 212003)

3) (中国矿业大学机电学院, 徐州 212013)

(2012年11月24日收到; 2013年1月26日收到修改稿)

在 Levins 模型的基础上研究了色交叉关联噪声对集合种群稳定性的影响, 应用 Fokker-Plank 方程得到了系统的稳态概率密度函数, 运用最快下降法得到了平均灭绝时间的解析式. 结果表明: 两噪声色关联时, 加性噪声强度和乘性噪声强度均弱化集合种群的稳定性; 噪声关联强度强化集合种群的稳定性. 两噪声之间负关联时, 平均灭绝时间是加性噪声强度和乘性噪声强度的减函数, 是噪声关联时间的增函数; 两噪声之间正关联时, 平均灭绝时间是加性噪声强度和噪声关联时间乘性噪声强度的减函数, 是乘性噪声强度的非单调函数.

关键词: 集合种群, 色交叉关联噪声, 稳定性, 平均灭绝时间

PACS: 05.40.-a, 02.50.Ey

DOI: 10.7498/aps.62.100502

1 引言

集合种群的概念最初由 Levins 在研究小环境中的物种因环境的影响非常容易灭绝这种生态现象而提出的. 其定义为: 由经常局部性灭绝, 但又重新定居而再生的种群所组成的种群^[1,2], 也就是说, 集合种群是由空间上彼此隔离, 而在功能上又相互联系的两个或两个的亚种群或局部种群斑块系统. 基于 Levins 模型, 生态学家在集合种群方面做了大量的研究^[3-7]. 现在, Levins 模型被誉为集合种群之母. 然而, 之前的工作大部分局限于确定性的 Levins 模型, 忽略了外部环境和斑块内部的波动效应(噪声).

在实际环境当中, 大量的研究表明噪声在非线形系统中起着非常重要的作用. 尤其在双稳系统^[8-10]、生物系统中^[11-15], 噪声效应被广泛研究, 人们从中发现了很多有意义的现象. 例如, 关联

噪声在双稳系统中可以破坏系统的对称性, 诱导相变^[14]; 噪声诱导双稳系统出现重入现象^[16]; 噪声对双物种竞争模型中的影响^[13]; 噪声可以抑制肿瘤增长等等^[17]. 另外, 噪声对随机共振的影响也被广泛研究^[18,19].

文献 [20] 在简化的率函数模型基础上研究了延迟时间对集合种群稳定性的影响. 本文基于 Levins 模型, 考虑集合种群的演化过程中不可预知事件(噪声)^[11,12], 例如, 由于意外的霜冻会使个体的死亡率增加, 同时在寒冷多雨的春季也会使得个体的交配成功率降低, 这种环境随机性是由于一些环境上的原因导致了个体之间相关的出生和死亡事件; 另一方面, 异质种群是斑块生境中小种群的集合, 这些种群在空间上存在隔离, 彼此间通过个体扩散而相互联系, 则在集合种群内部局部种群之间存在相互作用; 局部种群趋于灭绝时, 个体数量非常少, 具有很大的随机性. 基于以上原因建立随机集合种群模型, 通过稳态概率分布和平均灭绝时

* 国家自然科学基金(批准号: 11072107, 91016022, 11232007)资助的课题.

† 通讯作者. E-mail: xbliu@nuaa.edu.cn

间讨论了噪声对系统稳定性的影响.

2 模型

Levins 假定: 1) 一个种群是生存在由许多相似的生境斑块所构成的环境中, 即这些生境斑块在生态学意义上是完全相同的; 2) 当一个生境斑块被一个局部种群所占领时, 这个局部种群的大小就被定义为 K , 反之, 当一个生境斑块尚未被占领, 或者在其内的局部种群已被灭绝时, 对应于它的局部种群大小就被抽象定义为 0; 3) 局部种群的动态是被忽略的, 即总是将局部种群的动态与局部种群的灭绝和新的局部种群的建立过程区别开来; 4) 个体在不同的生境斑块之间的迁移过程被认为是完全相同的, 即个体在不同的生境斑块之间的迁移并不受其空间格局的影响; 5) 新的局部种群的建立速率不仅与已被占据的生境斑块的比例 x 成正比, 而且也与尚未被占据的生境斑块的比例 $(1-x)$ 成正比; 6) 为了忽略样本随机性对于异质种群动态的影响, 可假定生境斑块的数量是充分大的.

依据以上的 6 个基本假定, Levins 模型可表示为

$$dx(t)/dt = cx(1-x) - ex, \quad x \in [0, 1], \quad (1)$$

其中 x 是被占领的生境斑块的比例, 取值为 $0 \leq x \leq 1$, e 被定义为局部种群的灭绝率, c 是一个与扩散个体侵入空的生境斑块有关的参数 (在这里所谓侵入是指扩散个体不仅能够迁入一个空的生境斑块并且能够在这个空的生境斑块内建立起新的局部种群的过程). 上式的稳态值 (非平凡平衡值) 和非稳态值分别为

$$x_s = 1 - e/c, \quad x_0 = 0, \quad (2)$$

当 e/c 减小时, 侵占斑块的比例在平衡态增长; 然而, 当 $e/c < 1.0$ 时, 集合种群必定会持续地存在下去 ($x > 0$). 虽然, Levins 模型比较简单, 但是它显示了集合种群的重要贡献: 如果集合种群持续存活, 局部种群重建率远大于灭绝率. 具体讲, $e/c < 1.0$ 显示一个被空白斑块包围的局域种群 (当 x 很小时) 在其生存期 ($1/e$) 内必须至少建立一个新种群才能使集合种群续存下去.

在上面介绍的确定性 Levins 模型中, 仅仅有一个非平凡平衡值, 如果不考虑集合种群外部的环境扰动和种群内部的随机因素, 集合种群可能持续存活下去. 然而, 真正的种群演化过程并非如此. 集合种群的演化过程中不可预知事件 (噪声) 是客观存在的, 例如意外的霜冻会使个体的死亡率提高, 同时在寒冷多雨的春季也会使个体的交配成功率很低, 这种环境随机性是由于一些环境上的原因导致了个体之间相关的出生和死亡事件. 这里我们考虑随机环境因素影响灭绝率 e , 用典型的高斯白噪声 $\xi(t)$ 代表环境波动. 所以, 灭绝率 $e \rightarrow e + \xi(t)$. 另一方面, 异质种群是斑块生境中小种群的集合, 这些种群在空间上存在隔离, 彼此间通过个体扩散而相互联系, 则在集合种群内部局部种群之间具有相互作用. 局部种群趋于灭绝时, 个体数量非常少, 具有很大的随机性, 这里我们认为这种随机性为种群内部的随机性, 引入高斯白噪声 $\eta(t)$ 表示这种内部随机性. 内部噪声与外部噪声是非同源的, 但由于外部环境的涨落可以影响内部因素的涨落, 所以内部噪声就不再是独立的, 它们之间也存在关联. 综合以上因素, 根据方程 (1) 得到集合种群的随机演化方程, 即郎之万方程 [11-13]:

$$\begin{aligned} dx(t)/dt &= cx(1-x) - ex - x\xi(t) + \eta(t), \\ x &\in [0, 1], \end{aligned} \quad (3)$$

上式中的 $\xi(t)$ 和 $\eta(t)$ 为高斯白噪声, 其统计性质为

$$\begin{aligned} \langle \xi(t) \rangle &= \langle \eta(t) \rangle = 0, \\ \langle \xi(t)\xi(t') \rangle &= 2Q\delta(t-t'), \\ \langle \eta(t)\eta(t') \rangle &= 2M\delta(t-t'), \\ \langle \xi(t)\eta(t') \rangle &= \langle \eta(t)\xi(t') \rangle \\ &= (\lambda\sqrt{QM}/\tau) \exp[-|t-t'|/\tau], \end{aligned} \quad (4)$$

这里 Q 和 M 分别是乘型噪声和加性噪声的强度; λ 是两噪声之间的关联强度. 当 $-1 < \lambda < 0$ 时, 两噪声之间负关联; 当 $0 < \lambda < 1$ 时, 两噪声之间正关联; τ 是两噪声之间交叉关联的关联时间. (1) 式中关于变量 x 的确定势函数为

$$V(x) = (1/3)cx^3 + (1/2)(e-c)x^2, \quad (5)$$

(5) 式所表示的确定势函数图像如图 1 所示.

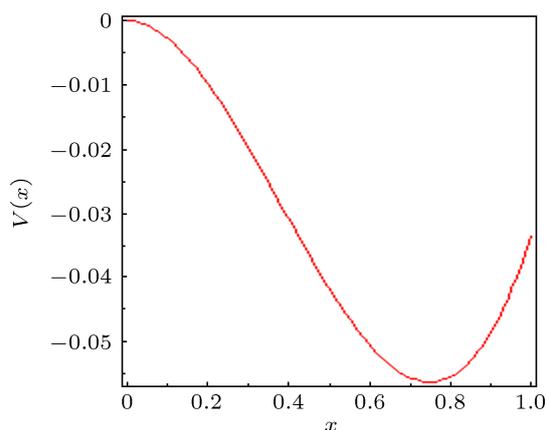


图1 集合种群生长系统的单稳势 (其中 $e = 0.2, c = 0.8$)

3 色交叉关联噪声对集合种群稳定性的影响

应用 Stratonovich 积分得到方程 (3) 和 (4) 对应的 Fokker-Planck 方程^[17]

$$\begin{aligned} \partial_t P(x,t) &= -\partial_x [A(x)P(x,t)] + \partial_x^2 [B(x)P(x,t)], \\ \partial_t &= \partial/\partial t, \quad \partial_x = \partial/\partial x, \quad \partial_x^2 = \partial^2/\partial x^2, \end{aligned} \quad (6)$$

其中 $P(x,t)$ 为概率分布函数, $A(x)$ 和 $B(x)$ 分别为

$$\begin{aligned} A(x) &= f(x) + Qx - \frac{\lambda\sqrt{QM}}{1 - \tau f'(x_s)}, \\ B(x) &= Qx^2 - \frac{2\lambda\sqrt{QM}}{1 - \tau f'(x_s)}x + M, \end{aligned} \quad (7)$$

(7) 式成立的条件为 $1 - \tau f'(x_s) > 0$. 其中

$$f(x) = cx(1-x) - ex. \quad (8)$$

在定态条件下, 从方程 (6)—(8) 可以得到其定态概率分布函数为

$$\begin{aligned} P_{st}(x,t) &= \frac{N}{\sqrt{B(x)}} \exp\left[\int_x \frac{A(x')}{B(x')} dx'\right] \\ &= \frac{N}{\sqrt{B(x)}} \exp[U(x)], \end{aligned} \quad (9)$$

其中 N 为积分常数, $U(x)$ 为系统的修正势函数. 利用 Maple 计算, 得到 $U(x)$ 的表达式为

$$\begin{aligned} U(x) &= -\frac{cx}{Q} + \frac{\ln(Qx^2d - 2\lambda\sqrt{QM}x + dM)}{2Q} \\ &\quad \times \left(Q + c - e - \frac{2}{dQ}\right) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} &+ \frac{\arctan\left(\frac{Qdx - \lambda\sqrt{QM}}{\sqrt{QM}(d^2 - \lambda^2)}\right)}{Q\sqrt{QM}(d^2 - \lambda^2)} \\ &\times (cMd + \lambda c\sqrt{QM} - \lambda\sqrt{QM}e - 2\lambda^2Mc), \end{aligned} \quad (10)$$

其中

$$d = 1 - \tau f'(x_s), \quad (11)$$

对于集合种群, 生态学家关心的是什么时候种群趋于灭绝, 这里我们用平均首通时间衡量灭绝时间, 即集合种群从稳定态 x_s 趋于灭绝态 x_0 所需的时间^[12]. 灭绝时间的精确表达式为

$$\begin{aligned} T(x_s \rightarrow x_0) &= \int_0^{x_s} [dx/B(x)P_{st}(x)] \int_y^{1.0} P_{st}(y) dy, \end{aligned} \quad (12)$$

这里 $x_0 = 0$ 为系统的不稳态, $T(x_s \rightarrow x_0)$ 表示集合种群从稳定态 x_s 过渡到灭绝态 x_0 所需的平均时间. 由于 (12) 式的处理难度较大, 因而当 Q 和 M 很小且远小于势垒 $\Delta U(x) = U(x_0) - U(x_s)$ 时采用最快下降法, 得到平均首通时间的表达式为

$$\begin{aligned} T(x_s \rightarrow x_0) &= \frac{2\pi}{\sqrt{|V'''(x_0)V''(x_s)|}} \exp[U(x_s) - U(x_0)], \end{aligned} \quad (13)$$

其中 $V(x)$ 和 $U(x)$ 分别由 (5) 和 (10) 式给出.

根据方程 (9) 和 (13) 可以讨论集合种群的稳态性质和灭绝时间, 可以分无关联 $\lambda = 0$ 和关联 $\lambda \neq 0$ 两种情形讨论. $\lambda = 0$ 的情况文献 [12] 已经详细研究过, 因而我们主要研究一般情形 $\lambda \neq 0$, 同时文献 [12] 讨论的是两种噪声白关联的情形, 而在实际生活中大部分噪声之间是色关联的, 即存在关联时间 τ , 所以本文讨论的问题更具有典型性.

根据方程 (9) 做出稳态概率密度函数 $P_{st}(x)$ 作为 x 的函数, 当其他参数固定时, Q 和 M 变化时, 如图 2(a) 和 (b) 所示. 图 2(a) 为 $Q = 0.1$ 时, $P_{st}(x)$ 作为 x 和 M 的函数. 从图 2(a) 可以看出: 随着 M 的增大, $P_{st}(x)$ 在 x_s 处的峰值变小, 即被占据的生境斑块的比例在 x_s 处的概率减小, 因 x_s 代表的是系统的稳态值, 所以 M 的增大减弱了集合种群的稳定性. 然而, 峰值所在的位置 x_s 不随 M 的变化而改变. 图 2(b) 为 $M = 0.01$ 时, $P_{st}(x)$ 作为 x 和 Q 的函数. 图 2(b) 表明 Q 对 $P_{st}(x)$ 的作用与 M 对 $P_{st}(x)$ 的作用完全相似.

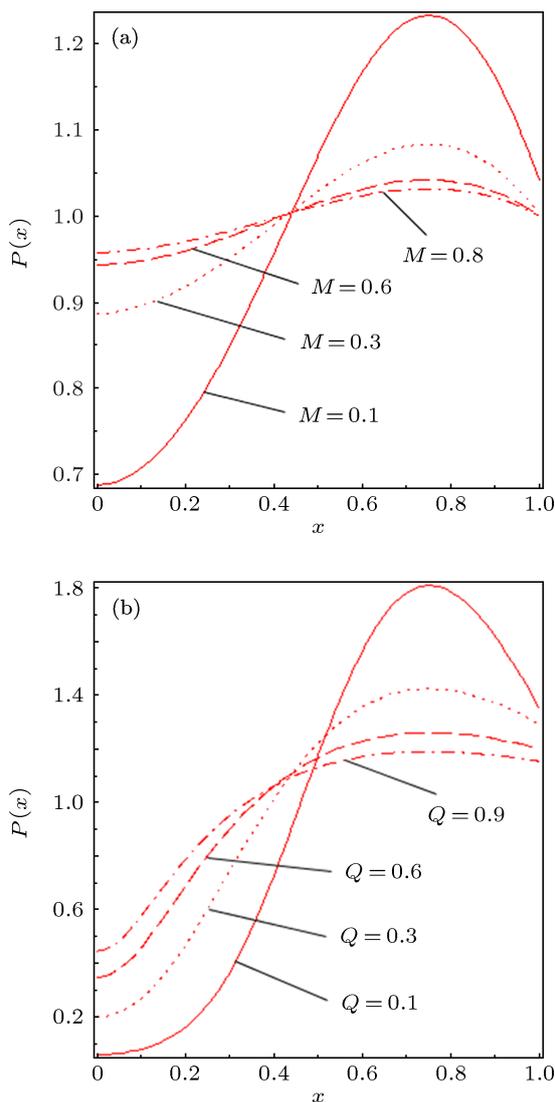


图2 稳态概率密度函数 $P_{st}(x)$ 作为 x 的函数 (其中 $\lambda = 0.3$, $e = 0.2$, $c = 0.8$, $\tau = 0.2$)

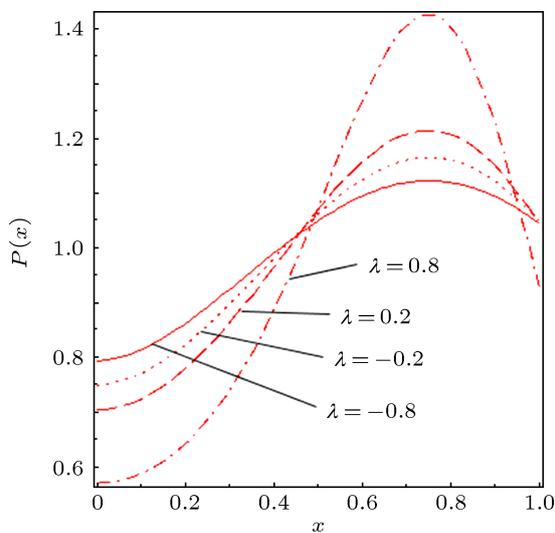


图3 稳态概率密度函数 $P_{st}(x)$ 作为 x 的函数 ($Q = 0.1$, $M = 0.1$, $e = 0.2$, $c = 0.8$, $\tau = 0.2$)

当 Q 与 M 等参数固定时, λ 变化时, 如图 3 所示. 图 3 为 $Q = 0.1$ 时, $P_{st}(x)$ 作为 x 和 λ 的函数. 从图 3 可以看出: 随着 λ 从负关联变化到正关联的过程中, $P_{st}(x)$ 在 x_s 处的峰值变大, 概率峰变窄变高, 即被占据的生境斑块的比例在 x_s 处的概率变大. 因 x_s 代表的是系统的稳态值, 所以 λ 的增大加强了集合种群的稳定性, 同时, 峰值所在的位置 x_s 仍然不随 λ 的变化而改变.

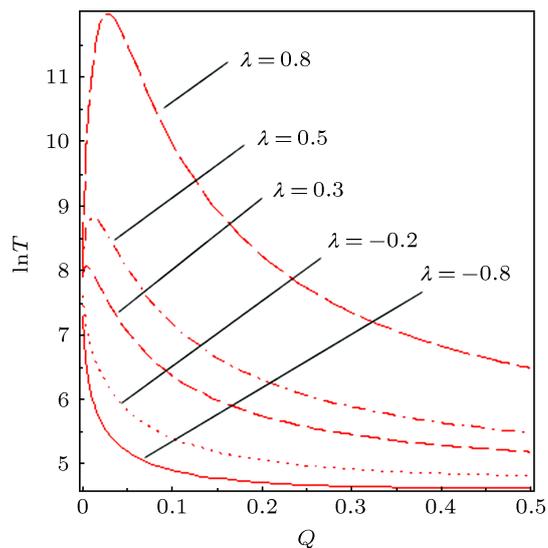


图4 $T(x_s \rightarrow x_0)$ 与乘性噪声强度 Q 的函数关系 ($M = 0.01$, $e = 0.2$, $c = 0.8$, $\tau = 0.2$)

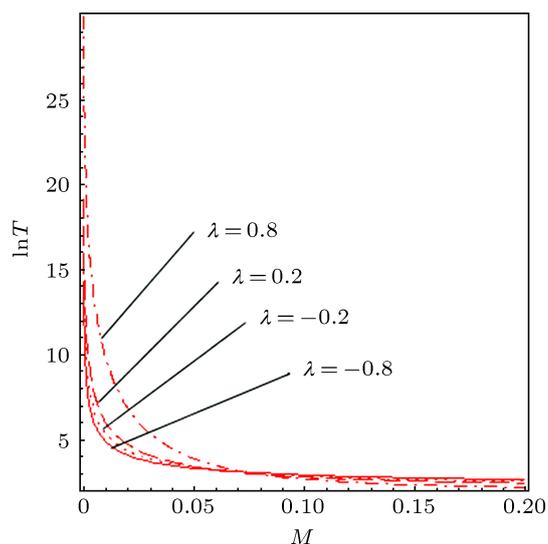


图5 $T(x_s \rightarrow x_0)$ 与加性噪声强度 M 的函数关系 ($Q = 0.1$, $e = 0.2$, $c = 0.8$, $\tau = 0.2$)

图 4 和图 5 分别给出了不同噪声关联强度下, 平均首通时间 $T(x_s \rightarrow x_0)$ 与乘性噪声强度 Q 和加性噪声强度 M 之间的函数关系. 从图 4 可以看出, 当两噪声之间负关联时, $T(x_s \rightarrow x_0)$ 是 Q 的减函数;

当两噪声之间正关联时, $T(x_s \rightarrow x_0)$ 是 Q 的非单调函数; 随着 Q 的增大, $T(x_s \rightarrow x_0)$ 出现了类似共振峰的极大值, 表现出“共振”的现象, 且关联强度越大, “共振”现象越明显. 随着 Q 的增大, “共振”峰逐渐右移, 峰值也越来越大. 由于共振峰的存在, 系统稳定性增强, 抑制了系统相变, 延长了种群趋向灭绝的时间, 这对于种群的生存繁衍具有积极意义. 从图 5 可以看出, 随着加性噪声强度 M 的增大, 系统的平均首通时间 $T(x_s \rightarrow x_0)$ 迅速减小, $T(x_s \rightarrow x_0)$ 是 M 的减函数, 即加性噪声强度 M 对集合种群的稳定性起到消极作用, 这与图 2(a) 的分析相一致.

图 6 给出了不同噪声关联强度下, 平均首通时间 $T(x_s \rightarrow x_0)$ 与噪声关联时间 τ 的函数关系. 从图 6 可以看出: 当两噪声之间负关联时, $T(x_s \rightarrow x_0)$ 是 τ 的增函数, τ 的增加抑制了系统相变, 对延缓种群灭绝起积极作用, 当两噪声之间正关联时, $T(x_s \rightarrow x_0)$ 是 τ 的减函数, τ 的增加加速了系统相变, 对延缓种群灭绝起消极作用. 结合图 4—图 6 可以发现, 在集合种群的稳定性刚开始发生变化时, 如果噪声之间负关联时, 加性噪声和乘性噪声对延缓种群灭绝起消极作用, 噪声关联时间 τ 对延缓种群灭绝起积极作用; 当噪声之间正关联时, 适当强度的乘性噪声对延缓种群灭绝起积极作用, 加性噪声和噪声关联时间对延缓种群灭绝起消极作用.

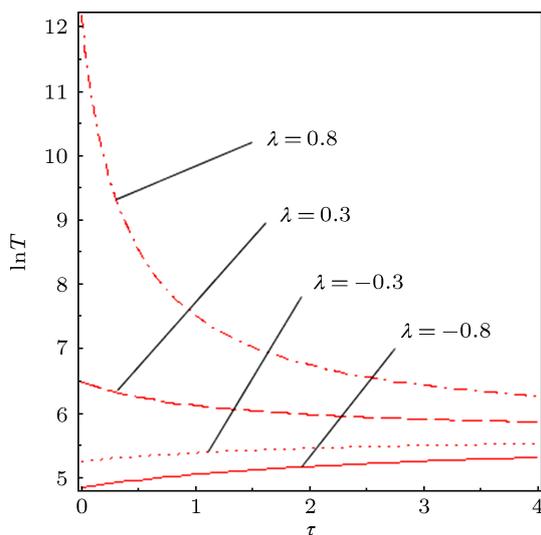


图 6 $T(x_s \rightarrow x_0)$ 与噪声关联时间 τ 的函数关系 ($Q = 0.1$, $M = 0.01$, $e = 0.2$, $c = 0.8$)

图 7 为对图 6 的一个补充, 当两噪声之间正关联时, τ 的增加加速了种群的灭绝, 对延缓种群灭绝时间起消极作用, 这符合图 6 中的分析. $T(x_s \rightarrow x_0)$ 是 Q 的非单调函数, 随着 Q 的增大, $T(x_s \rightarrow x_0)$ 出

现了类似共振峰的极大值, 表现出“共振”的现象, 且噪声关联时间越小, “共振”现象越明显. 由于共振峰的存在, 系统稳定性增强, 抑制了系统相变, 延长了种群趋向灭绝的时间. 随着 τ 的增大, “共振”峰逐渐左移, 峰值也越来越小, 共振现象逐渐消失.

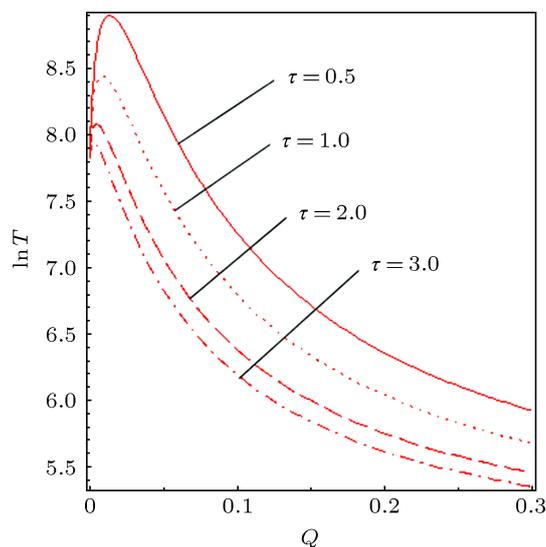


图 7 $T(x_s \rightarrow x_0)$ 与乘性噪声强度 Q 的函数关系 ($\lambda = 0.6$, $M = 0.01$, $e = 0.2$, $c = 0.8$)

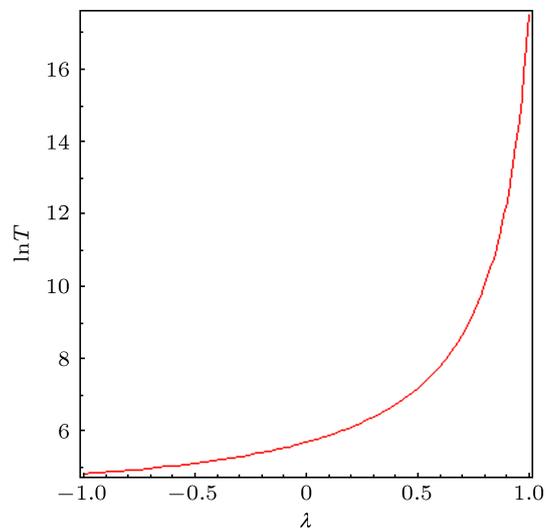


图 8 平均首通时间 $T(x_s \rightarrow x_0)$ 与噪声关联时间 λ 的函数关系 (其中 $Q = 0.1$, $M = 0.01$, $e = 0.2$, $c = 0.8$, $\tau = 0.2$)

图 8 给出了平均首通时间 $T(x_s \rightarrow x_0)$ 与噪声关联强度 λ 之间的函数关系. 从图 8 可以看出: 当两噪声负关联时, 随着关联强度 $|\lambda|$ 的增大, $T(x_s \rightarrow x_0)$ 减小; 当两噪声正关联时, 随着关联强度 λ 的增大, $T(x_s \rightarrow x_0)$ 将增大. 在集合种群系统稳定性最初发生变化时, 噪声间的正关联强度比负关联强度更能延长种群趋向灭绝的时间, 也即更能增加系统的稳

定性.

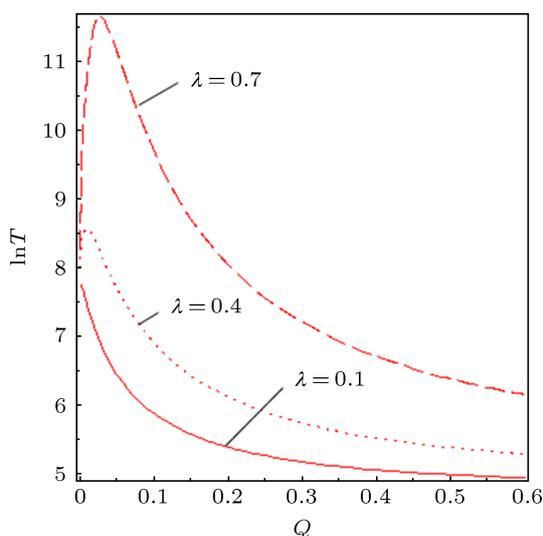


图9 $T(x_s \rightarrow x_0)$ 与乘性噪声强度 Q 的函数关系 ($M = 0.01$, $e = 0.2$, $c = 0.8$, $\tau = 0$)

在图 4 中令 $\tau = 0$ 可得到图 9. 从图 9 可以发现, 当两噪声白关联时, 图像的性质与图 4 略有不同, 即当两噪声正关联时, 如果关联强度 λ 很小, 平均灭绝时间是乘性噪声强度 Q 的单调减函数; 当关

联强度 λ 较大时, 图像出现了共振峰, 此时表现的性质与图 4 相同.

4 结论

本文在 Levins 模型基础上研究了噪声对集合种群稳定性的影响, 应用 Fokker-Planck 方程得到了系统的稳态概率分布函数和平均灭绝时间. 研究表明: 当噪声之间负关联时, 加性噪声强度 M 和乘性噪声强度 Q 均起到弱化集合种群稳定性的作用, 即 Q 和 M 均可以促使稳态位置 x_s 处占据的生境斑块的比例的概率减小; 而噪声关联强度 λ 则起到强化集合种群稳定性的作用; 加性噪声强度 M , 乘性噪声强度 Q 和噪声关联强度 λ 均不改变稳态的位置.

当噪声之间负关联时, 平均灭绝时间 $T(x_s \rightarrow x_0)$ 是加性噪声强度 M 和乘性噪声强度 Q 的减函数, 是噪声关联时间 τ 的增函数; 当噪声之间正关联时, 平均灭绝时间 $T(x_s \rightarrow x_0)$ 是加性噪声强度 M 和噪声关联时间 τ 的减函数, 是乘性噪声强度 Q 的非单调函数.

- [1] Levins R 1998 *Bull. Entomol. Soc. Am.* **15** 237
 [2] Levins R 1970 *Lect. Notes. Math.* **2** 75
 [3] Gilpin M E, Hanski I 1991 *Metapopulation Dynamics* (London Academic Press) p366
 [4] Hanski I, Pakkala T, Kuussaari M 1995 *Oikos* **72** 21
 [5] Moilanen A, Hanski I 1998 *Ecology* **79** 2503
 [6] Hastings A, Harrison S 1994 *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **25** 167
 [7] Harrison S 1991 *Biol. J. Linn. Soc.* **42** 73
 [8] Jia Y, Zhang X P, Hu X M, Li J R 2001 *Phys. Rev. E* **63** 031107
 [9] Wei X Q, Cao L, Wu D J 1995 *Phys. Lett. A* **207** 338
 [10] Mei D C, Xie G Z, Cao L, Wu D J 1999 *Phys. Rev. E* **59** 3880
 [11] Wang C J 2012 *Acta Phys. Sin.* **61** 010503 (in Chinese) [王参军 2012 物理学报 **61** 010503]
 [12] Wang C J, Li J C, Mei D C 2012 *Acta Phys. Sin.* **61** 120506 (in Chinese) [王参军, 李江成, 梅冬成 2012 物理学报 **61** 120506]
 [13] Ai B Q, Wang X J, Liu G T, Liu L G 2003 *Phys. Rev. E* **67** 22903
 [14] Cai J C, Wang C J, Mei D C 2007 *Chin. Phys. Lett.* **24** 1162
 [15] Mei D C, Xie G Z, Zhang L 2004 *Eur. Phys. Lett. B* **41** 107
 [16] Jia Y, Li J R 1997 *Phys. Rev. Lett.* **78** 994
 [17] Yang J H, Liu X B 2010 *Acta Phys. Sin.* **59** 3727 (in Chinese) [杨建华, 刘先斌 2010 物理学报 **59** 3727]
 [18] Zhang L Y, Cao L, Wu D J 2002 *Chin. Phys. Lett.* **11** 353
 [19] Cao L, Wu D J 1999 *Phys. Lett. A* **260** 127
 [20] Li J C, Mei D C 2008 *Acta Phys. Sin.* **57** 6792 (in Chinese) [李江成, 梅冬成 2008 物理学报 **57** 6792]

The mean extinction time and stability for a metapopulation system driven by colored cross-correlated noises*

Wang Kang-Kang¹⁾²⁾ Liu Xian-Bin^{1)†} Yang Jian-Hua³⁾

1) (State Key Laboratory of Mechanics and Control of Mechanical Structures, Nanjing University of Aeronautics and Astronautics, Nanjing 210016, China)

2) (School of Mathematics and Physics, Jiangsu University of Science and Technology, Zhenjiang 212003, China)

3) (School of Mechatronic and Engineering, China University of Mining and Technology, Xuzhou 221116, China)

(Received 24 November 2012; revised manuscript received 26 January 2013)

Abstract

In this paper, the stability for a metapopulation system driven by colored cross-correlated noises is investigated based on the Levins model. The stationary probability distribution and the explicit expression of the mean extinction time are derived according to the Fokker-Planck equation. Numerical results show that in the case of colored correlation between two noises, the additive noise and the multiplicative noise intensity weaken the stability of metapopulation, and the correlation strength enhances the stability of metapopulation. If the correlation strength between the two noises is negative, the mean extinction time is a decreasing function of intensities of the two noises, but a increasing function of correlation time; if the correlation strength between the two noises is positive, then the mean extinction time is a decreasing function of additive noise intensity and correlation time, but a non-monotonic function of multiplicative noise intensity.

Keywords: metapopulation, colored cross-correlated noises, stability, mean extinction time

PACS: 05.40.-a, 02.50.Ey

DOI: 10.7498/aps.62.100502

* Project supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant Nos. 11072107, 91016022, 11232007).

† Corresponding author. E-mail: xbliu@nuaa.edu.cn