



•综述•

中国海洋生物地理学研究进展和热点：物种分布模型及其应用

董云伟^{ID1*}, 鲍梦幻^{ID1}, 程娇^{ID2}, 陈义永^{ID3}, 杜建国^{ID4}, 高养春^{ID5}, 胡利莎^{ID1}, 李心诚^{ID6}, 刘春龙^{ID1}, 秦耿^{ID7}, 孙进^{ID8}, 王信^{ID7}, 杨光^{ID2}, 张崇良^{ID1}, 张雄^{ID9}, 张宇洋^{ID1}, 张志新^{ID7}, 战爱斌^{ID3}, 贺强^{ID6}, 孙军^{ID10,11}, 陈彬^{ID4}, 沙忠利^{ID2}, 林强^{ID7}

1. 中国海洋大学水产学院教育部海水养殖重点实验室, 山东青岛 266003; 2. 中国科学院海洋研究所, 山东青岛 266071; 3. 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085; 4. 自然资源部第三海洋研究所, 福建厦门 361005; 5. 广东省科学院动物研究所, 广州 510260; 6. 复旦大学生命科学院生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200438; 7. 中国科学院南海海洋研究所, 广州 510301; 8. 中国海洋大学海洋生物多样性与进化研究所, 山东青岛 266003; 9. 中山大学生态学院, 广东深圳 518000; 10. 中国地质大学(武汉)广州南沙地大滨海研究院, 广州 511462; 11. 中国地质大学(武汉)生物地质与环境地质国家重点实验室, 武汉 430074

摘要: 海洋生物地理学是研究海洋生物地理分布时空格局、形成过程及其影响因素的学科, 对于生物多样性保护、生态系统结构稳定以及海洋资源可持续利用具有重要支撑作用。物种分布模型是研究物种地理分布变化的重要手段, 其发展对于海洋生物地理学的发展具有重要的推动作用。本文综述了中国海洋生物地理学的发展历程和现状; 提供了物种分布模型的定义、类型、发展历程及相关重要数据库; 整理分析了中国海洋生物地理学研究中的部分热点问题, 主要涉及全球变化下海洋生物分布区变化、海洋生物谱系地理结构、海洋生物入侵、种群连通性、海洋保护规划、海洋生态修复、海洋生物对极端环境适应、海洋渔业资源管理和海水养殖规划等。本文同时对海洋生物地理学研究的未来发展进行了展望, 强调了改进物种分布模型的重要性, 提出要强化环境和生物数据库建设, 加强海洋生物地理学与其他学科的交叉融合等。本综述对于今后我国海洋生物地理学的研究, 尤其是物种分布模型在相关领域中的应用具有参考价值。

关键词: 海洋生物分布; 生物地理区划; 相关模型; 机理模型; 全球变化; 生物地理学

董云伟, 鲍梦幻, 程娇, 陈义永, 杜建国, 高养春, 胡利莎, 李心诚, 刘春龙, 秦耿, 孙进, 王信, 杨光, 张崇良, 张雄, 张宇洋, 张志新, 战爱斌, 贺强, 孙军, 陈彬, 沙忠利, 林强 (2024) 中国海洋生物地理学研究进展和热点: 物种分布模型及其应用. 生物多样性, 32, 23453. doi: 10.17520/biods.2023453.

Dong YW, Bao MH, Cheng J, Chen YY, Du JG, Gao YC, Hu LS, Li XC, Liu CL, Qin G, Sun J, Wang X, Yang G, Zhang CL, Zhang X, Zhang YY, Zhang ZX, Zhan AB, He Q, Sun J, Chen B, Sha ZL, Lin Q (2024) Advances of marine biogeography in China: Species distribution model and its applications. Biodiversity Science, 32, 23453. doi: 10.17520/biods.2023453.

Advances of marine biogeography in China: Species distribution model and its applications

Yunwei Dong^{ID1*}, Menghuan Bao^{ID1}, Jiao Cheng^{ID2}, Yiyong Chen^{ID3}, Jianguo Du^{ID4}, Yangchun Gao^{ID5}, Lisha Hu^{ID1}, Xincheng Li^{ID6}, Chunlong Liu^{ID1}, Geng Qin^{ID7}, Jin Sun^{ID8}, Xin Wang^{ID7}, Guang Yang^{ID2}, Chongliang Zhang^{ID1}, Xiong Zhang^{ID9}, Yuyang Zhang^{ID1}, Zhixin Zhang^{ID7}, Aibin Zhan^{ID3}, Qiang He^{ID6}, Jun Sun^{ID10,11}, Bin Chen^{ID4}, Zhongli Sha^{ID2}, Qiang Lin^{ID7}

1 Key Laboratory of Mariculture of Ministry of Education, Fisheries College, Ocean University of China, Qingdao, Shandong 266003

2 Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao, Shandong 266071

3 Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085

4 Third Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, Xiamen, Fujian 361005

5 Institute of Zoology, Guangdong Academy of Sciences, Guangzhou 510260

收稿日期: 2023-11-30; 接受日期: 2024-02-24

基金项目: 国家自然科学基金(42025604)和广东省自然科学基金(2022A1515010640)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: dongyw@ouc.edu.cn

6 Ministry of Education Key Laboratory of Biodiversity Science and Ecological Engineering, School of Life Sciences, Fudan University, Shanghai 200438

7 South China Sea Institute of Oceanography, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510301

8 Institute of Evolution & Marine Biodiversity, Ocean University of China, Qingdao, Shandong 266003

9 School of Ecology, Sun Yat-sen University, Shenzhen, Guangdong 518000

10 Institute for Advanced Marine Research, China University of Geosciences, Guangzhou 511462

11 State Key Laboratory of Biogeology and Environmental Geology, China University of Geoscience, Wuhan 430074

ABSTRACT

Background & Aim: Marine biogeography is a subject investigating the spatiotemporal distributions of marine organisms and the processes and drivers of changes in species distributions. Research in marine biogeography is promising for the conservation of marine biodiversity and the stability of ecosystem functioning and crucial for the sustainability of utilizing marine resources. Species distribution models (SDMs) are an important tool for assessing and predicting the biogeographical changes in marine species distributions.

Progresses: This review consists of three main parts: (1) the development process and current status of marine biogeography studies in China; (2) the commonly used approaches to answer the questions related to marine biogeography with a special focus on SDMs; (3) the research trends and hotspots of marine biogeography studies in China, mainly concerning the shifts in species distribution under global changes, phylogeography of marine species, biological invasion, population connectivity, marine conservation planning, marine ecological restoration and recovery, adaptation of marine species to extreme environments, as well as management of marine fisheries and mariculture planning.

Prospects: In this review, we further outlined the prospects for the future development of marine biogeography and emphasized the importance of optimizing SDMs. We also called for developing comprehensive databases of marine environments and organisms to strengthen the integration of marine biogeography with other disciplines. We hope this review will provide useful insights for the studies of marine biogeography in China.

Key words: marine species distribution; biogeographic regionalization; correlative model; mechanistic model; global change; biogeography

1 海洋生物地理学的定义及其研究意义

生物地理学是研究生物地理分布时空格局、形成过程及其影响因素的一门学科, 不仅包括对当代生物地理格局形成、变化和机制的了解, 也包括对古生代和中生代环境变化(尤其是板块运动)对生物地理分布的影响。海洋生物地理学主要研究海洋生物的地理分布格局形成及其变化机制。相对于陆地生物地理学来说, 海洋生物地理学发展相对较晚, 也经历了从定性描述到定量分析的过程, 18世纪以来一系列重要的成果极大地推动了人们对海洋生物分布格局和形成机制的了解。

自1772年至今, 两百多年来海洋生物地理学逐渐形成了较为完善的理论体系。1772年, 德国博物学家Johann Reinhold Forster (1729–1798)与其子Georg Forster (1754–1794)追随库克船长进行了为期3年的环球航行, 并在1778年出版了*Observations Made During a Voyage Round the World*一书。该书描述了世界地理分区和生物类群, 并提出了植物群落类型会决定动物群落类型的观点。英国博物学家

Edward Forbes (1815–1854)作为生物地理学的先驱, 长期关注近海生物地理格局分布。1859年, Forbes在遗作*The Natural History of European Seas*中将欧洲海洋分为了北极省(Arctic Province)、北方省(Boreal Province)、卢西塔尼亚省(Lusitanian Province)、地中海省(Mediterranean Province)、黑海省(Black Sea Province)等6个海洋生物省(marine biogeographic provinces), 并综述了生物地理分区形成的过程和机制, 将生物地理学研究提升到了新的理论高度。在此期间研究者对于特定门类的研究也取得了进展, 英国软体动物学家Samuel P. Woodward (1821–1865)在1851年、1853年和1856年出版了三卷本*A Manual of the Mollusca*, 对软体动物的分类和分布进行了系统介绍, 还分析了不同地层中软体动物化石的分布(Woodward, 1851)。美国地质学家和动物学家James D. Dana (1813–1895)先后在其主编的*American Journal of Science and Arts*期刊发表相关论文(Dana, 1853a, b), 分析了温度在海洋生物分布中的重要作用。

美国动物学家Philip J. Darlington Jr (1904–

1983)关于生物地理格局变化的观点迄今还值得我们思考和借鉴。他在1957年提出“动物迁移的历史主要是优势类群的演替历史, 这些优势类群产生并分布到全世界、与本地物种竞争, 进而摧毁和取代当地物种, 然后在不同区域产生分化, 直到被后续物种取代”。随着板块构造学说逐渐受到关注, 关于生物地理分布格局与板块构造学的关系获得了更多的关注(Briggs, 1987)。

进入21世纪, 研究者更加关注物种扩散、地理隔离和生物地理格局的关系, 以及生物、环境因子和人类活动对生物地理格局的影响, 并基于更为丰富的观测和调查数据, 对全球海洋和海岸带生物地理分布进行了详细的划分(Spalding et al, 2007; Costello et al, 2017)。

在气候变暖和人类活动影响下, 生物向两极迅速迁移, 生物分布区的变化改变了生物群落结构, 并重塑了生物地理分布格局。阐明气候变化和人类活动影响下海洋生物地理分布格局的变化已经成为海洋生物地理学重要的研究内容, 这对于评估和预测生物分布区变化、生物多样性保育、海洋管理和可持续发展具有重要意义。

2 中国海洋生物地理学研究的历史和发展

我国海洋生物地理学研究长期以来与渔业生物学和海洋生态学等领域的研究交叉发展。尽管海洋生物地理学这一概念在我国学术界使用时间不长, 相关研究却是始终贯穿于我国现代海洋科学研究之中。在20世纪30年代, 张玺(1897–1967)等调查了胶州湾等区域海洋贝类的分类与分布(张玺和相里距, 1936); 曾呈奎(1909–2005)分析了中国沿岸大型藻类的分布特征(Tseng, 1933, 1936)。1957年, 在我国正式出版的第一个海洋学领域期刊《海洋与湖沼》第一期中, 朱树屏(1907–1976)等发表了山东近海渔场角毛藻的时空分布及其影响因素的论文(朱树屏和郭玉洁, 1957)。1958年, 曾呈奎等发表了鹿角菜地理分布的论文(曾呈奎和张峻甫, 1958)。1959年起, 张玺、曾呈奎、刘瑞玉(1922–2012)、成庆泰(1914–1994)等科学家对我国近海主要经济动物、植物和部分常见海洋生物类群的区系进行了系列研究(曾呈奎和张峻甫, 1958; 张玺, 1959; 刘瑞玉, 1960)。之后, 海洋鱼类的地理分布与区系特征研究

成果也逐渐发表(朱元鼎和伍汉霖, 1965)。与此同时, 以潮间带生物和污损附着生物等为主要研究对象的生物生态学调查与区域地理分布研究工作也在逐步开展(黄宗国和蔡如星, 1961)。简而言之, 在新中国成立后海洋科学的起步阶段, 我国开展了多次大规模海洋调查工作, 发表了一系列关于海洋生物时空分布的调查研究论文, 出版了一批调查报告、动物志等, 为我国海洋生物地理学的发展奠定了良好的基础。

20世纪70年代, 我国加强了对南海的综合科学考察力度, 围绕西沙、中沙和南沙群岛的生物资源与渔业资源调查任务逐步展开, 为认识南海区域的生物地理分布提供了大量珍贵数据资料(邹仁林, 1980)。1980年, 中国鱼类学会以“探讨系统发育理论, 交流区系研究成果”为主题召开了学术年会, 可见当时“区系”这一生物地理学研究方向已经在海洋学领域得到了极大关注(张金标, 1979)。20世纪90年代后, 我国再次加强了海洋科学调查研究, 促进了海洋生物地理学这一研究方向的形成与发展。特别是随着分子系统学、生物信息学、地理信息系统、生态位模型等新研究手段的产生(陈月琴等, 1999), 海洋生物地理学研究逐步从描述现象向解释机制的方向发展。以海洋生物分布(marine species distribution)、海洋生物区系(marine biota)和海洋生物地理学(marine biogeography)等为关键词在中国知网和Web of Science核心数据库进行布尔逻辑检索, 发现近30年来相关领域研究论文发表数量持续增加(图1)。其中物种分布模型(species distribution models, SDMs) (附录1)成为当前海洋生物地理学研究的重要手段, 通过数据整理、模型算法构建、模型校正和模型运算, 可有效评估和预测海洋生物的分布特征及过程和机制。

3 物种分布模型及其在海洋生物地理学中的应用

SDMs通常指的是一大类基于生态位理论所构建的生态学模型, 它们基于物种数据和影响物种分布的生态因子(主要是环境因子)数据来建模, 并用于预测物种适宜生境(图2) (Guisan et al, 2017)。近年来, SDMs已逐渐成为生态学和生物学研究的重要工具(Guisan & Thuiller, 2005; Araújo et al, 2019)。研

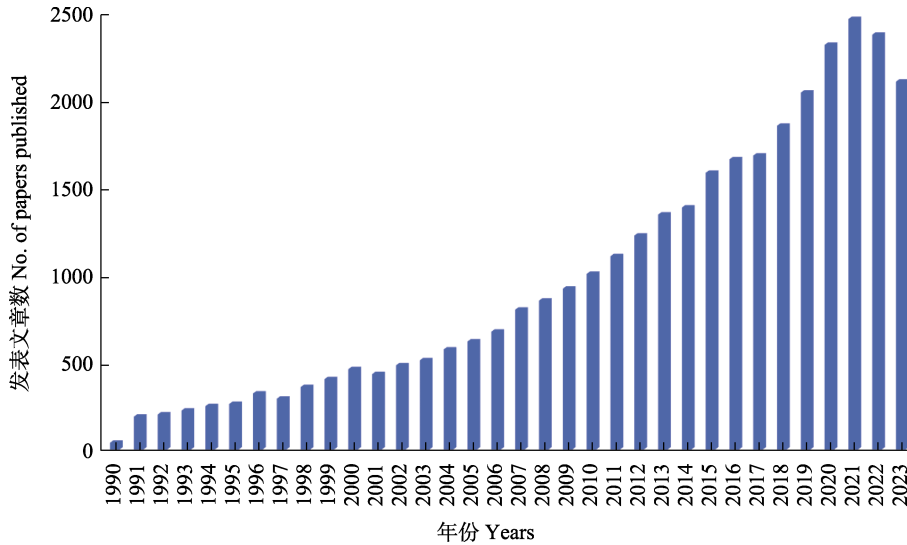


图1 近30年来中国海洋生物地理学领域发表论文趋势

Fig. 1 Trends of papers published in the field of marine biogeography in China in recent 30 years

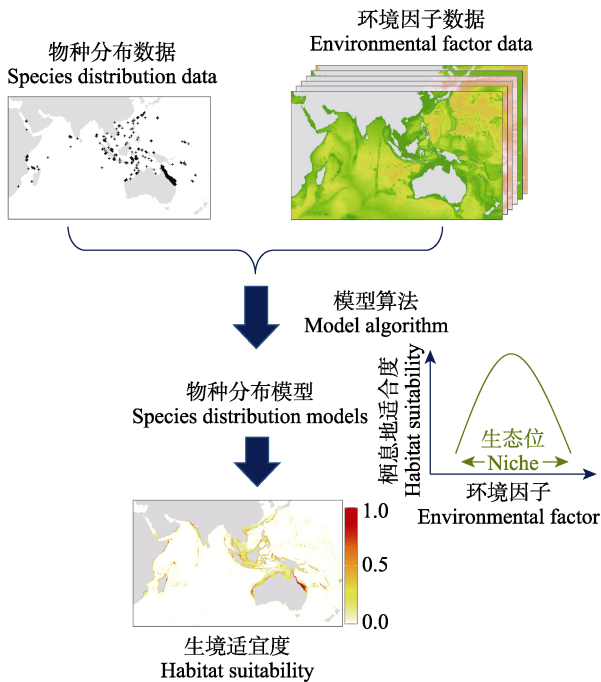


图2 物种分布模型的概念模型

Fig. 2 Conceptual schemes of species distribution models

研究者成功应用SDMs解析生物地理学相关问题、阐明物种分布驱动因子、评估物种气候生态位动态、估算疾病的暴发概率等(Guisan et al, 2014; Feng et al, 2019)。随着人类活动的不断加剧, SDMs也被广泛地用于预测物种对气候变化的响应、搜寻濒危物种种群、评估栖息地破碎对物种分布的影响, 在生物多样性保护以及物种灭绝风险评估等方面提供

了重要信息(Araújo & Rahbek, 2006; Thuiller et al, 2019)。

3.1 物种分布模型的定义和类型

SDM也被称为生态位模型(ecological niche model)或者生境适宜度模型(habitat suitability model)(Guisan et al, 2014), 也有研究者认为生态位模型包括基于环境生态位的物种分布模型和基于物种生理特征的机理模型(mechanistic model)(Colwell & Rangel, 2009)。为了描述方便和避免混淆, 本文中我们认为SDMs等同于生态位模型。SDMs主要可分为相关模型(correlative model)和机理模型(Peterson et al, 2015)两大类, 相关模型能够拟合物种分布信息和环境因子之间的关系, 预测物种的适宜分布范围; 而机理模型则将物种的形态、行为、生理性状等信息与环境数据相结合, 预测物种能够生存和繁殖的区域。

相关模型近年来在海洋生物地理学研究领域得到了快速发展, 发表的文章数量呈指数增加。但是其在海洋生物地理学中的应用仍然较少, 亟需增加其在相关研究中的应用(Araújo et al, 2019; Melo-Merino et al, 2020)。与相关模型相比较, 机理模型需要的数据相对复杂, 其数据多源自野外和实验室观测到的生物性能(performance)对环境变化的响应值。机理模型可以涵盖多种环境变化的影响机制, 包括资源利用能力的变化(Mantyka-Pringle et al, 2014)、生境适宜性(Ren et al, 2020)、种间相互作用

(Fordham et al, 2013)、生物的遗传适应(Smith et al, 2022)以及表型可塑性(Morgan et al, 2022), 这使得机理模型更具特异性, 预测准确度更高。但目前机理模型的推广主要受限于系统知识的缺乏和大量数据的获取, 模型的构建成本相对较高, 而数据集的特异性也限制了机理模型向其他物种的推广, 且相对复杂的模型构建流程也不利于初学者迅速开展工作, 这使得机理模型在海洋领域的应用相对较少(Foden et al, 2018)。但相关研究表明, 将生物对环境适应的机理机制纳入SDMs对提升模型预测性能非常重要(Briscoe et al, 2023), 因此建议加强机理模型在海洋生物研究中的应用。相关模型与机理模型整合应用具有广泛的前景(Kearney & Porter, 2009)。

3.2 物种分布模型的发展

3.2.1 生态位及其时空差异

生态位的保守性(niche conservatism)指的是物种的实际生态位不会随着时间推移或空间转换而发生显著变化(Holt, 2009), 这是利用SDMs来预测物种在不同时间或不同地理空间中分布概率的重要前提(Guisan et al, 2014; Liu et al, 2020a)。Hutchinson定义的生态位理论(ecological niche)是生态学中的一个经典概念。它通常用来描述物种在一系列生态环境因子所构成的多维空间中所占据的位置, 在该生态位中的种群理论上应该具有正增长率(即Grinnellian niche) (Brown & Carnaval, 2019)。一个物种的生态位又包含基础生态位(fundamental niche)和实际生态位(realized/occupied niche)。前者可以理解为是在不受任何限制条件(如地理阻隔、种间竞争)影响下, 由物种本身的生理耐受特征所决定的生态位。后者则是直接观测到的物种实际占据的生态位, 是SDMs所模拟的对象(Pulliam, 2000)。

气候生态位是指物种在自然条件下维持其种群所需要的气候环境条件, 在不同物种甚至是同一物种的不同种群之间具有高度的时空差异(Parravicini et al, 2015; Di Marco et al, 2021; McGinty et al, 2021; Zhang et al, 2021; Zhu et al, 2023)。当前研究结果表明, 海洋生物气候生态位可塑性普遍较高(Parravicini et al, 2015; Liu et al, 2020a)。例如, 对海草和桡足类的相关研究表明, 由于种内气候生态位在不同地理种群间的差异, 物种水平和种群水平SDMs预测结果具有明显差异(Hu

ZM et al, 2021; McGinty et al, 2021)。在空间维度上, IUCN极危种路氏双髻鲨(*Sphyrna lewini*)不同种群气候生态位有明显差异(Zhang, 2022)。在时间维度上, 潮间带大型底栖动物表现出极高的气候生态位可塑性(Kraan et al, 2013)。在物种入侵的过程中, 气候生态位可塑性也具有时空变化(Broennimann et al, 2007; Pearman et al, 2008; Yang RJ et al, 2023)。气候生态位可塑性高低的机制与生态适应和进化有关(Holt, 2009; Peterson, 2011; Einum & Burton, 2023)。因此, 在生物地理学研究中有必要对种内气候生态位可塑性开展研究。

3.2.2 环境生态位及其可转移性

由于SDMs评估了特定地理范围内的物种分布和环境因子之间的关系, 因此SDMs在数据调查地的环境中可以做出有效预测, 但在未作调查的新环境中可能失效, 导致模型预测具有不确定性(Peterson et al, 2018; Yates et al, 2018)。针对模型在新环境中的预测能力的研究称为可转移性(transferability)研究, 是SDMs研究领域备受关注的问题。由于SDMs构建和应用的关键假设是生态位保守假说, 即认为物种的生态位在时间和空间上是保守的。因此, 物种生态位变动会影响模型的可转移性, 进而造成SDMs预测结果可信度降低(Guisan et al, 2014; Liu et al, 2020b, 2022)。而针对具有保守生态位的物种而构建的SDMs通常在新的空间或者时间中具有较高的模型转移度(Petitpierre et al, 2012; Liu et al, 2020a)。

因此, 研究物种生态位变动也已成为理解和提高SDMs转移度的关键问题。当前物种生态位变动的研究方法大致可以分为4类: (1)排序法(ordination approach)。根据所选的环境变量构建一个二维环境空间, 将物种的分布数据投射于其中并直接比较物种生态位(Petitpierre et al, 2012); (2)物种分布模型法(SDMs approach)。又称生态位模型法, 用物种现有的数据构建模型, 随后用物种在新的时间/空间的分布数据评估模型, 根据模型的预测能力分析生态位的变动(Petitpierre et al, 2012); (3)单变量法(univariate approach)。选定一个环境变量, 根据物种的分布数据分析物种在当前和在新的时间/空间占据的环境范围确定物种生态位的变动(Peterson et al, 2015); (4)多维空间法(hypervolume approach)。为近

年来发明的方法, 根据3个或更多的环境变量直接组成一个多维空间, 并在其中比较物种的生态位(Blonder et al, 2018)。

在诸多技术中, 目前应用最广泛的是能够定量生态位的中心偏移(centroid shift)、重叠(overlap)、缺失(unfilling)和扩张(expansion)的COUE技术。该技术基于排序法, 先根据选取的环境变量构建一个二维的环境空间, 后将物种的总体生态位划分为3个部分: (1)稳定部分。为物种在当前和在新的时间/空间中占据的环境空间; (2)缺失部分。为物种只在当前占据的环境空间; (3)扩张部分。为物种只在新的时间/空间占据的环境空间(Guisan et al, 2014; Liu et al, 2020a), 最后根据这些指标进行分布区的评估。

分析生态位变动对可转移性的影响有助于模型预测能力的提升。虽然模型可转移性(附录1)的评估依赖于时空上独立的物种分布数据, 但是由于数据量通常较少, 当前研究多用交叉验证法(cross-validation)评估模型预测结果的可信度。同一时空范围的数据根据一定比例被划分为两部分, 一部分数据用于建模, 另一部分则用于模型评估。交叉验证法的建模和评估数据在时空上并非真正独立的, 这限制了对模型可转移性的分析和理解(Liu et al, 2020b)。然而, 生物入侵为模型可转移性的评估提供了理想的数据, 因为外来种在原产地和入侵地的分布数据是相互独立的。虽然很多研究都将生物入侵视为生物地理学的天然实验并利用这一机会评估了模型的可转移性, 但是已有研究通常关注不同环境下的不同物种, 导致模型的可转移性以及生态位变动的影响程度在不同研究中的差异巨大(Liu et al, 2020b)。

为从整体上探讨生态位变动对SDMs可转移性的影响, Liu等(2022)整合了已有研究中的217个入侵种的数据, 发现模型可转移性与物种在原产地和入侵地的生态位变动程度密切相关。当入侵种在两地占据相似环境(即, 稳定部分较大)时, 模型的可转移性明显较高; 而当物种在入侵地有较广的适宜环境未被占据时(即, 缺失部分较大)时, 模型的可转移性较低。此外, 许多研究也指出模型的可转移性与所用算法、生态系统特征、环境因子、时空范围等因素密切相关(Zhang CL et al, 2020)。考虑到环

境变量的类型、预测因子的数量、物种响应曲线的形状(如线性)对模型可转移性的影响, 在模型的构建和应用过程中, 使用者应选择复杂度适当的算法并慎重考虑环境因子和模型结构的筛选和设置。

3.2.3 考虑物种相互作用的联合物种分布模型

生物分布与种间相互作用紧密相关, 在生物地理分布研究中常常需要考虑种间相互作用。得益于现代统计学和计算能力的进步, 相关学者提出了研究多物种分布的方法, 即联合物种分布模型(joint species distribution model, JSDM) (附录1) (Ovaskainen & Abrego, 2020)。该模型将环境梯度分析和种间关系相结合, 以统计学模型方式表现出来。JSDM模型在生态学领域有着很好的应用前景, 如研究集群过程、从非生物影响中分离生物影响、估计种类关联网络以及群落分布的预测等。

JSDM方法将多元的丰度或者出现数据作为响应变量, 在模型框架中结合环境因子、种类关联和其他生活史特征。这类模型通常使用广义回归方法或神经网络来关联生物对环境因子的响应, 并以随机效应的形式展现不同种类间的关联(Warton et al, 2015)。在JSDM的早期发展过程中, 模型形式为多变量的广义线性混合模型(generalized linear mixed model, GLMM), 在多变量参数中随机效应是一个非结构式的方差-协方差矩阵(variance-covariance matrix)。为了避免统计学的不可解, GLMM通常仅能研究十几到几十个种类, 因为当种类数增加时, 方差-协方差矩阵中参数的数量会以二次方的速度增加。随着模型技术的发展, 这一缺陷可以通过引入隐变量模型(latent variable model, LVM)来解决。LVM模型运用非观测的变量(隐变量)作为随机效应, 以此来处理种间关联效应。隐变量的引入使得JSDM能够包含几百个种类, 以及多个层次的模型结构(Ovaskainen et al, 2017)和时空结构(Thorson & Barnett, 2017)。因为需要计算大量的随机效应, JSDM的拟合求解过程较为困难。拟合中一般采用的方法是最大似然估计或者贝叶斯方法, 计算中运用Laplace Approximation或Markov Chain Monte Carlo (MCMC)模拟。

总的来说, JSDM是一个快速发展的研究领域, 出现了很多新的方法。虽然这些JSDM遵循相同的设计思路, 但模型所采用的数学技术和研究目标复

杂多样, 也存在各自的优势和不足(Zhang et al, 2018)。

3.2.4 考虑生理和遗传性状的SDMs

为了提高SDMs对生物地理分布格局的预测水平、准确评估气候变化下生物地理分布格局的变化趋势, 需要整合生理、遗传、种间关系、扩散能力等多维度的信息(Urban et al, 2016)。近年来, 在SDMs研究中整合生理和遗传信息已成为国际前沿研究领域。Talluto等(2016)率先提出了利用分层贝叶斯模型法(hierarchical Bayesian method)在SDMs中考虑物种生理信息的研究方案。该方案已被成功应用于地中海海洋生物的研究中, 结果表明, 纳入生理信息后, 生物在未来地理分布变化的预测误差小于传统SDMs的预测结果(Gamliel et al, 2020)。Liao等(2021)以中国典型潮间带贝类作为研究对象, 成功将热性能曲线融入SDMs, 发现忽略生理信息的传统SDMs高估了高温对生物分布的影响。近年来, 学者们提出了多种多样的在SDMs中考虑生理信息的方法策略(如Brewer et al, 2016; Gong SP et al, 2023)。但是相关方法在中国海洋生物中的应用较少, 希望未来能得到国内学者的关注。

SDMs通常是在物种水平进行建模, 预测物种的地理分布格局。如前所述, 生态位保守性假说(附录1)是物种水平模型的重要前提假设(Guisan et al, 2017)。该假说忽略了物种的种内变异(Dong et al, 2022; Dong, 2023)。为了解决这一问题, 研究者提出了不同的研究策略。Hu ZM等(2021)以广泛分布于印太海域的泰来草(*Thalassia hemprichii*)作为研究对象, 通过遗传学数据分析, 发现该物种存在两个遗传群体, 并且两个群体的实际生态位高度分化, 不支持生态位保守性假说; 进一步构建物种水平和遗传群体水平的分布模型后发现, 两种模型的预测结果存在显著差异。然而, 即使是同一遗传群体的不同个体之间也存在一定的遗传变异, 因此该方法并没有充分利用物种的遗传变异信息。Fitzpatrick和Keller (2015)开发了梯度森林(gradient forest) (附录1)和广义相异模型(generalized dissimilarity modelling), 依此构建物种遗传变异(如单核苷酸多态性位点)和环境变量之间的关系, 预测物种遗传变异在当前及未来的情况, 从而计算物种的遗传偏移量(genetic offset) (附录1)。关于该方法的应用主

要集中于陆生生物, 在海洋学特别是中国沿海的研究报道较少(例如, Chen et al, 2024)。

3.2.5 Ecospace模型

Ecopath with Ecosim (EwE)模型是全球海洋和湖泊等生态系统使用最广泛的生态系统模型。截至2023年10月Ecobase (<http://sirs.agrocampus-ouest.fr/EcoBase/>)中收录记载的模型共483个。EwE模型主要由Ecopath、Ecosim和Ecospace模块集合而成。其中Ecopath模块用于描述各功能群之间的营养相互作用; Ecosim模块能够模拟生态系统的动态变化; Ecospace可以通过分析食物网在不同营养级之间的空间流动状况等, 预测不同功能群的迁移率、生境适宜度和生物量的空间变化, 以探讨最佳保护和管理方案。然而, 由于对数据要求较高, 只有不到7%的EwE模型采用Ecospace模块(Colléter et al, 2015)。江红(2008)构建了我国东海的Ecospace模型, 将东海划分为6种生境, 对东海渔业生态系统渔业保护区进行了情景模拟分析。陈作志等(2009)利用空间化模块Ecospace模拟了不同的管理情景(禁渔、伏季休渔、共同渔区、< 30 m沿岸水域)对北部湾海洋生态系统功能组的生物量和渔获量的影响, 结果表明, 将30 m等深线内的沿岸水域划为非渔业保护区更有利于生态系统的养护和渔业资源的恢复。Jiang等(2023)将Ecospace应用于红树林生态系统, 探讨了东寨港红树林生态系统捕捞压力及不同功能组生物量的分布情况等, 为进一步了解红树林生态系统的结构与功能提供了一定的科学依据。

3.3 海洋环境与生物分布数据库

海洋环境与生物分布数据库是构建物种分布模型的数据基础。目前国内外有多个数据库可以选择(表1)。全球生物多样性信息机构(Global Biodiversity Information Facility, GBIF)是目前全球最大和最综合的生物分布数据库, 共包含20亿条不同类群物种的分布数据; 而海洋生物地理信息系统(Ocean Biogeographic Information System, OBIS)是目前最全面的海洋生物多样性数据库, 目前包含近二十万种海洋生物的超过一亿条的分布数据。在海洋环境数据方面, Bio-ORACLE可能是目前最常用的数据库, 提供了涉及温度、盐度、流速等19个全球海洋环境因子的数据, 已经被广泛用于预测海洋物种在不同地区的潜在分布。

表1 与物种分布模型相关的主要生物和环境数据库

Table 1 Biological and environmental databases related to species distribution models (SDMs)

分类 Category	数据库 Database	网站 Website	
所有物种分布数据 Distribution data for all species	iNaturalist	https://www.inaturalist.org/	
	GBIF (Global Biodiversity Information Facility)	https://www.gbif.org/	
	AquaMaps	https://github.com/raqumaps/aquamapsdata	
	Ocean Biogeographic Information System (OBIS)	https://obis.org/	
特定类群分布数据 Distribution data for specific taxa	Reef Life Survey	https://reeflifesurvey.com	
	PhytoBase	https://www.earth-syst-sci-data.net/12/907/2020/	
	MolluscaBase	https://www.molluscabase.org/index.php	
特定区域分布数据 Distribution data for specific region	Invasive species in the Mediterranean (ORMEF)	https://www.ormef.eu/	
	中国生物志库(China Species Library)	https://species.sciencereading.cn/biology/v/biologicalIndex	
	国家动物资源标本库(National Animal Collection Resource Center)	http://museum.ioz.ac.cn/	
环境数据 Environmental data	Bio-ORACLE	https://www.bio-oracle.org/index.php	
	AquaMaps Environmental Dataset	https://www.aquamaps.org/main/envt_data.php	
	Copernicus Marine Service	https://data.marine.copernicus.eu/products	
	海洋大科学数据中心(Oceanography Big Data)	https://msdc.qdio.ac.cn/	
	National Center for Environmental Information (NCEI)	https://www.ncdc.noaa.gov/oisst	
	General Bathymetric Chart of the Ocean Products	https://www.gebco.net/	
	NOAA Benthic Terrain Modeler	https://coast.noaa.gov/digitalcoast/tools/btm.html	
	MARSPEC	http://www.marspec.org/	
	Marine Ecoregions and Pelagic Provinces of the World	https://data.unep-wcmc.org/datasets/38	
	Global Offshore Wind Turbine Dataset	https://www.nature.com/articles/s41597-021-00982-z#auth-Yali-Si	
	Global Offshore Wind Farm Database	https://www.4coffshore.com/windfarms/	
	Global Wind Power Tracker	https://globalenergymonitor.org/projects/global-wind-power-tracker/	
	人类活动数据 Human activity data	NBIC Database	https://nbic.si.edu/database/
		The GloBallast Partnership	https://globallast.imo.org/
Satellite AIS Data		https://www.freightmetrics.com.au/Marine/SatelliteAISData/tabid/830/Default.aspx	
IHS Sea-web		https://maritime.ihs.com/Account2/Index	
A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems		https://www.science.org/doi/10.1126/science.1149345	
Marine Built Structures (e.g., aquaculture)		https://www.nature.com/articles/s41893-020-00595-1	

4 中国海洋生物地理学研究的热点

海洋生物多样性一直以来都是海洋科学领域的热点问题(Sala et al, 2021; 徐奎栋, 2021; Herbert-Read et al, 2022)。中国近海毗邻珊瑚礁大三角区域, 是很多热带生物向高纬度海域扩散的必经之路。在历史冰期中, 我国近海曾发生沧海桑田的变化, 当海平面大幅下降时, “东山陆桥”、琼州海峡陆桥等成为了阻隔近岸物种扩散的地理屏障, 并且长江冲淡水巨大的径流量也是海洋生物谱系形成的一个重要影响因素(Ni et al, 2014)。中国近海的黑潮分支也显著促进了物种的顺流扩散、限制了跨海

流基因交流。因此我国近海海洋生物多样性很高, 是进行海洋渔业和发展海水养殖业的重要区域, 但也是受气候变化、人类活动和生物入侵影响最大的区域之一。

在上述背景下, 中国海洋生物地理学重要的科学问题主要包括: (1)全球变化背景下生物分布区的变化; (2)海洋生物的谱系地理结构; (3)种群连通性; (4)海洋生物入侵; (5)海洋保护规划; (6)海洋生态修复; (7)海洋渔业资源和海水养殖区规划等。

4.1 全球变化背景下生物分布区变化

4.1.1 潮间带底栖生物分布区北移

气候变化和人类活动是改变海洋生物地理分

布格局的重要驱动因子(Blowes et al, 2019; Wang W et al, 2020)。生物为适应环境的改变大多呈现出种群前缘边界(leading edge)向高纬度或低纬度温度较低的方向扩张, 后缘边界(trailing edge)向相似方向收缩的趋势(Pinsky et al, 2020)。潮间带是海陆交互地带, 也是受气候变化影响最为严重的区域之一, 因此潮间带生物长期以来一直是研究生物地理分布格局变化的理想系统。随着围垦及海堤建设等人类活动的加剧, 沿岸水动力和沉积动力均发生了变化, 尤其是造成潮间带生物附着基质的变化, 使其成为中国沿海许多潮间带生物向北扩张的“跳板”(Huang et al, 2015; Wang W et al, 2020; Hu & Dong, 2022)。Wang W等(2020)针对中国潮间带贝类开展连续的野外调查, 发现在2014–2017年间, 齿纹蜆螺(*Nerita yoldii*)的分布往北迁移了80 km, 熊本牡蛎(*Crassostrea sikamea*)的分布北界自2013年开始就已扩张至江苏的双洋港(~34° N), 并成为双洋港以南人工基质上的优势种。研究发现, 冬季低温可能是限制南方低纬度物种向高纬度继续扩张的因子(Wang W et al, 2020; Wang J et al, 2022)。群落水平的分析结果表明, 潮间带生物在江苏中部的物种组成逐渐南方化, 使得以长江口为界的生物地理隔离(Yangtze River Estuary Biogeographic Break, YREBB)逐渐弱化, 在33°–34° N附近逐渐形成一个新的生物地理隔离, 称为苏北生物地理隔离(Subei Biogeographic Barrier, SBB) (Wang W et al, 2020; Hu & Dong, 2022)。

Liao等(2021)基于心率分型指标($T_{1/2H}$)有效地评估了生物的温度适应能力, 广义可加模型(generalized additive model, GAM)的拟合结果表明, 种类、纬度、潮高、热性能曲线(thermal performance curve, TPC)分型以及测定时的升温速率显著影响了 $T_{1/2H}$ 。研究表明, 随着纬度的增加, 所有物种的热安全区间(thermal safety margin, TSM)增加, 并且具有很高的种群内变异度。种群的生存能力可能依赖于最耐热个体的生存, 如果仅从种群水平研究TPC, 则可能掩盖了代谢抑制现象的存在。传统的SDMs通常高估了高温对物种分布的负面影响。Liao等(2021)将与温度相关的生理性状纳入SDMs, 并建立了基于热性能曲线(TPC)的机理性物种分布模型(p SDM), 对气候变暖下种群的变化趋势进行的评

估和预测发现, 在中等升温情境下(RCP4.5), 耐热的粒结节滨螺(*Echinolittorina radiata*)的分布南界将在2100年时向北迁移至24° N, 而对升温更敏感的紫贻贝(*Mytilus galloprovincialis*)的分布南界将向北移至35° N。

4.1.2 浮游生物分布区变化

浮游生物是海洋食物链的基础, 构成了许多海洋生物的主要食物来源, 在生态系统中扮演着至关重要的角色。在人类活动和气候变化双重压力下, 浮游生物的群落结构和分布发生了明显的变化。栾青杉等(2020)通过对黄海浮游植物群落的长期变化(1985–2015年)研究发现, 2005–2015年的物种丰富度较1985–2000年呈现升高的趋势, 主要因为暖水种比例在南黄海的显著上升, 说明在气候变化影响下浮游植物存在暖水性物种分布区北移的现象, 这与大型底栖生物北移的现象较一致。黄海暖水性角藻、广温性原多甲藻等属种成为新优势种, 饵料丰度和结构的改变对渔业生物的摄食和渔业种群的资源补充具有重要的影响(栾青杉等, 2020)。与1950年代的浮游动物群落相比, 东海近海的大多数暖水种(繁殖温度 > 20°C)和温水种(繁殖温度12–20°C)的地理分布区向北扩展, 主要出现在春季(Xu et al, 2016)。例如, 近二十年来, 球型侧腕水母(*Pleurobrachia globosa*)的地理分布界限北移超过1,100 km, 从其原生地迁移到胶州湾, 其分布区的北移与水温升高和繁殖策略的变化有关(Wang SW et al, 2020)。

对于浮游生物来讲, 其生物地理分布除存在纬度温度梯度格局外, 还存在离岸距离相关的分布格局。Li等(2016)探究了南海北部(Northern South China Sea, NSCS)光合浮游植物群落的空间分布格局及其影响因素, 结果表明生物多样性可以通过河口环境的影响来解释。 β 多样性结果显示, 所有样品可被划分为3个群组, 群组结构与距岸距离相关, 即距离陆地相近的样品聚集在同一群组中。站点的温度、深度和纬度等生物地理因素与浮游植物群落的分布和生物多样性有显著的正或负相关关系。

4.1.3 近海鱼类分布区变化

受气候变化影响, 海洋生物地理分布格局发生了巨大改变。Lenoir等(2020)研究表明, 为了应对气候变化, 海洋生物会向高纬度及深水区迁移, 而且

海洋生物向两极迁移的速度是陆地生物的近6倍。但是这些研究主要集中于欧洲、北美、大洋洲等数据积累比较好的区域, 在中国近海相对缺乏。鱼类的地理分布也受到气候变化的影响, Hu等(2022)研究表明中国近海鱼类的栖息地范围将向北移动, 在RCP2.6和RCP8.5情景模式下, 至2050年平均质心移动距离可达到110–206.5 km, 栖息地范围沿纬度变化的幅度具有不对称性, 前缘边界比后缘边界的移动快1°。在群落层面, 中国近海鱼类物种丰富度可能出现南减北增的格局, 物种周转构成了时间尺度上物种多样性变化的主要组分(Hu et al, 2022; 苏尚柯等, 2022; Yang W et al, 2023)。与此同时, Wang YY等(2022)的结果表明, 至2050年中国红树林天然分布的北界将可能从27.2° N附近移动至27.39–28.15° N, 北移约23–114 km。

近年来, 中国学者逐渐开始利用SDMs预测气候变化对中国海洋生物地理分布的潜在影响。例如, Zhang等(2019)利用SDMs预测了未来气候变化对少鳞鱧(*Sillago japonica*)在中国近岸适宜生境的影响, 发现该物种的适宜生境在未来有北移的趋势。类似的预测结果在中国近海的其他鱼类中相继被报道(如Hu & Dong, 2022)。气候变化下海洋分布格局的变化趋势与其生活史密切相关。Zhang ZX等(2020)针对长江口5种常见鱼类构建SDMs, 预测了气候变化对鱼类浮游生物分布的影响模式。结果表明: 海洋性鱼类在气候变化背景下分布区会缩减且北移; 而河海洄游性鱼类具有较强的盐度耐受能力和环境适应能力, 更有可能适应气候变化, 其分布区在未来有扩大的趋势。

4.1.4 极地生物分布变化

作为全球变化的敏感区域, 极地海域是气候环境变化的航向标和放大器, 中低纬度物种向极地海域的侵入以及极地海域物种分布范围的变化是人们长期关注的问题(Chan et al, 2018; Atkinson et al, 2022)。因此, 研究气候变化下极地生物分布和适应对于解析我国生物分布具有重要的借鉴意义和理论价值。近年来, 我国研究者在极地生物地理方面也有了更深入的了解。

不同于北极海域整体大范围的海冰减少, 南大洋不同扇区间温度、海冰等环境因子变化的速率甚至是方向是不一致的(Jones et al, 2016)。受气候变化

影响, 北极部分海域浮游动物丰度未呈现显著的年际变化(Xu et al, 2018), 但有研究显示有些中低纬度浮游生物种侵入亚北极及极地高纬度海区, 呈现北冰洋的大西洋化和太平洋化(Freer et al, 2021; Wang et al, 2021); 在垂向分布上, 海冰的减少使得北极海域浮游动物向更深水层分布且栖息的时间更长(Flores et al, 2023)。除了浮游动物, 鱼类群落组成和物种多样性也发生显著的时空变化(Zhang et al, 2022)。此外, 北极海域依赖于海冰的海象、海豹以及北极熊的数量均呈现下降、分布范围收缩的趋势, 食物网结构由底栖生物主导向浮游生物主导转变(Xu et al, 2018; Lannuzel et al, 2020)。

作为南大洋生态系统的基石物种, 南极磷虾(*Euphausia superba*)在环南极分布上并不均匀, 其种群主要集中在南大洋的大西洋扇区。近些年南大洋大西洋扇区温度的升高、海冰的减少使得南极磷虾丰度降低(Atkinson et al, 2004), 且分布范围向极地高纬度海域收缩(Atkinson et al, 2019; Lin et al, 2022), 而南极磷虾种群在南大洋其他扇区相对稳定(Yang et al, 2021)。此外, 南极磷虾种群极向偏移的步调与温度的变化并不一致, 高纬度海域新的产卵场的出现是造成这种非线性变化的主要因素(Atkinson et al, 2022)。尽管南大洋斯科舍海(Scotia Sea)区域温度显著升高, 桡足类等浮游动物分布的热点区域并没有发生极向偏移, 且对气候变化呈现一定的弹性(Tarling et al, 2018; Yang et al, 2022)。南大洋食物网中的高营养级生物如企鹅、鲸鱼、海豹等丰度及分布范围的变化呈现一定的区域性差异和物种差异(Hindell et al, 2020)。受气候环境的变化, 极地海域优势物种丰度及分布范围和模式的变化将会引起生态系统的转变, 同时对生态系统的服务功能产生重要影响。

4.2 海洋生物的谱系地理结构

4.2.1 甲壳动物谱系地理学

甲壳动物是海洋动物中物种多样性最高的类群之一, 从潮间带到深海热液、冷泉、深渊均有分布, 是探究海洋生物多样性格局及其成因的理想对象。口虾蛄(*Oratosquilla oratoria*)是西北太平洋近海广温性分布甲壳动物的代表性物种, 幼体浮游期长, 而成体则营穴居生活(王春琳等, 1996)。Cheng和Sha(2017)利用线粒体与核基因分子标记揭示出口虾蛄

以长江口为界的生物地理格局, 存在两个隐存种, 分布呈现明显的地理差异: 一支在热带和亚热带地区, 我国东海和南海及日本外太平洋沿岸的南部水域; 另一支在温带地区, 我国黄渤海和日本海的北部海域。研究发现, 遗传结构和地理分布格局与海流动态和海区温度的分布模式重合, 表明第四纪冰期生境隔离、现今海区温度空间异质性及黑潮与长江冲淡水的博弈是口虾蛄生物地理格局形成与维持的重要环境因素。此外, 遗传变异与表达可塑性的协同作用促进了口虾蛄对不同温度环境的适应, 进一步维持了其生物地理格局(Cheng et al, 2022, 2024)。本研究作为一个研究范例, 揭示了环境与生物相互作用下的西北太平洋生物多样性格局的形成与维持机制, 对于其他无脊椎动物的生物地理学研究具有重要借鉴意义。

白脊管藤壶(*Fistulobalanis albicostatus*)是江苏沿岸人工基质上的优势和先锋物种, 其南方种群突破长江口扩散至33° N。种群遗传学研究结果表明, 白脊管藤壶种群在33° N的南北存在明显分化的两个遗传谱系, 人工基质上白脊管藤壶种群的单倍型多样性与自然岩相种群相近, 且多样性均较高, 说明人工基质种群与自然岩相种群之间存在较好的遗传连通性。目前南、北遗传谱系之间的地理距离从人工基质出现前的数百公里到现在仅余40 km。南北谱系之间共享单倍型极少, 推测纬度间环境温度的差异可能是导致南、北种群遗传分化的重要影响因子(Wang W et al, 2020)。

深海热液被认为是地球上最为极端的理化环境之一, 热液生物区系通常呈现出独特的生物多样性及某些特有种的富集(Tunnicliffe et al, 1998; Boetius, 2005), 其中包含大量的甲壳动物类群。阿尔文虾科是热液生态系统的标志性物种(Lunina & Vereshchaka, 2014), 为研究深海热液生物的起源与演化历程提供了良好的材料。Sun等(2018)运用多基因联合分析发现阿尔文虾祖先是来自非热液环境迁徙而来, 具有“浅海-深海-热液”进化模式。进而, Sun等(2019)基于线粒体基因组分析了十足目甲壳动物的分子系统发生, 结果显示多个热液类群均处于系统树衍生位置, 这进一步证实热液甲壳动物并非热液古老物种的遗存, 支持热液生物起源的“灭绝/重生”假说。Bachraty等(2009)提出东太平洋隆区是现

代热液生物的起源中心, 并通过7条途径进行扩散。然而, 阿尔文虾科的生物地理学研究揭示热液阿尔文虾起源于西太平洋弧后盆地, 经由西南印度洋中脊进入大西洋, 并通过太平洋-南极海岭进入东太平洋, 最终形成目前的分布格局, 这为深海热液动物分布格局及其扩散路径提供了新的证据(Sun et al, 2018)。

4.2.2 贝类谱系地理学

我国潮间带贝类多存在以长江口为界的谱系分化(Dong et al, 2012; Wang et al, 2015; Ni et al, 2017)。江苏沿岸人工基质的建立为岩相潮间带贝类提供了合适的栖息地, 很多贝类谱系隔离区(phylogeographic break)出现了北移的现象(Hu & Dong, 2022)。在江苏沿岸, 不同物种的种群南北遗传隔离的深度不同。Hu和Dong (2022)以短滨螺(*Littorina brevicula*)、嫁蛾(*Cellana toreuma*)、中华滨螺(*Littoraria sinensis*)和日本菊花螺(*Siphonaria japonica*) 4种潮间带贝类为例, 基于COI基因的种群遗传分化结果表明, 不同物种形成的南北谱系间的遗传分化强度(F_{ST})不同(图3), 这可能与物种的繁殖季节、浮游幼虫的扩散能力和对人工基质的偏好性有关。有关生物地理隔离与种群扩散能力对遗传隔离深度的影响还需进一步研究。

Wang J等(2022)以齿纹蜒螺为研究对象, 基于转录组数据分析, 探究了江苏沿岸3个人工基质种群和2个南方源种群的遗传结构、种群动态和生理适应性。结果表明, 不同种群对热胁迫具有不同的转录和生理响应, 人工基质边缘种群由几个奠基者个体建立, 新边缘种群在经历强瓶颈效应后出现种群扩张。受分化选择的SNPs数据结果显示, 新边缘种群具有较高的杂合度, 可能在适应新的温度环境中起重要作用。齿纹蜒螺北移过程中新边缘种群发生了适应新环境的种群动态、生理和遗传变异。熊本牡蛎和齿纹蜒螺的研究结果均强调了多遗传来源会影响种群遗传结构, 进而促进生物种群的扩张和建立。中国沿海自南向北的暖流为熊本牡蛎和齿纹蜒螺浮游幼虫的扩散提供了动力支持, 促进了不同种群之间的基因交流。

深海热液和冷泉是海底独特的生态系统。尽管热液和冷泉区的相隔距离往往为几十公里甚至到上百公里, 但它们之间的生物群落却具有相似性。

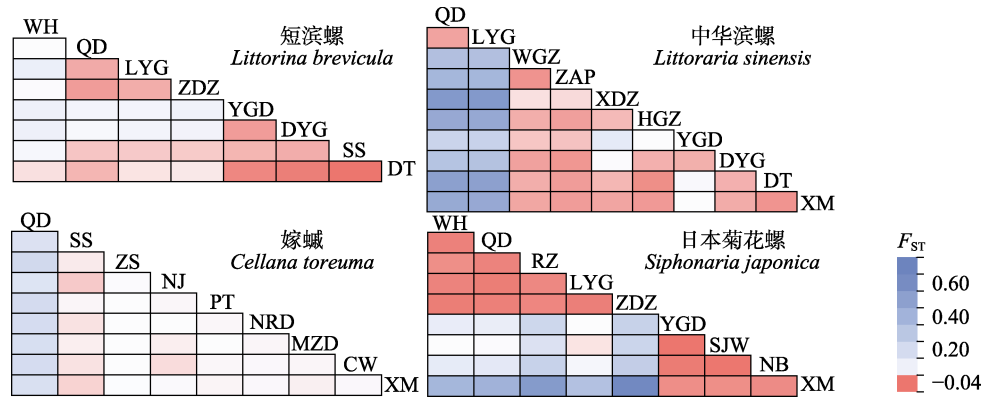


图3 典型海洋贝类谱系地理结构。WH: 威海; QD: 青岛; RZ: 日照; LYG: 连云港; ZDZ: 振东闸; WGZ: 王港闸; ZAP: 中安棚; XDZ: 新东镇; YGD: 阳光岛; HGZ: 环港镇; DYG: 大洋港; SS: 崂泗; ZS: 舟山; SJW: 沈家湾; NB: 宁波; DT: 洞头; NJ: 南麂岛; PT: 莆田; MZD: 湄洲岛; NRD: 南日岛; CW: 崇武镇; XM: 厦门。

Fig. 3 The phylogeographic patterns of marine molluscs. WH, Weihai; QD, Qingdao; RZ, Rizhao; LYG, Lianyungang; ZDZ, Zhendongzha; WGZ, Wanggangzha; ZAP, Zhonganpeng; XDZ, Xindongzhen; YGD, Yangguangdao; HGZ, Huangangzhen; DYG, Dayanggang; SS, Shengsi; ZS, Zhoushan; SJW, Shenjiawan; NB, Ningbo; DT, Dongtou; NJ, Nanji; PT, Putian; MZD, Meizhoudao; NRD, Nanridao; CW, Chongwuzhen; XM, Xiamen.

因此, 研究这两类化能合成生态系统中生物的超远距离扩散成为当前一个重要的科学议题。虽然目前对于上述议题的研究仍处于起步阶段, 但已经取得了一些有意义的结果。鳞足螺 (*Chrysomallon squamiferum*) 是印度洋热液区的典型生物, 其最南种群(龙旗)与最北种群(卧蚕)之间相隔超过5,000 km, 但是物种之间的连通机制尚不清楚。Sun等(2020)采用线粒体COI基因测序的手段进行分析, 发现鳞足螺在印度洋热液区之间具有非常好的连通性; 但在西南印度洋北部的天成热液区和南部的龙旗热液区之间存在种群的分化, 该分化可能与西南印度洋两热液区之间的多个超深的断裂带有关。Xu等(2021)采用简化基因组的手段分析了西北太平洋热液、冷泉典型物种*Bathymacrea nipponica*的群体连通性。结果表明, *B. nipponica*的冷泉和热液群体具有一定的分化, 这可能与帽贝适应热液和冷泉不同的环境有关; 热液的种群可能是由冷泉种群的少数个体迁入而来。上述结果同时受到了物理洋流粒子模型的支持, 更进一步证明了深层洋流对于深海物种迁移的推动作用。

4.2.3 鱼类谱系地理学

相对于陆地生物, 海洋鱼类通常具有较强的扩散与流动性, 它们种群数量大, 基因流水平较高, 且由于海洋中少有地理阻隔的存在, 海洋动物种群间交流频繁。但即便如此, 海洋中仍孕育了极为丰富的鱼类多样性, 甚至个别海洋鱼类物种形成的过

程仅需要短短的2,400代(Momigliano et al, 2017)。丰富的海洋生物多样性与有限的地理隔离之间存在着一种矛盾, 从而引发了海洋物种形成的悖论 (marine-speciation paradox) (Bierne et al, 2003)。

中国近海海洋环境的异质性对鱼类种群演化具有显著影响。研究表明, 东海带鱼有效种群规模受到了东亚夏季风影响下的长江淡水输入量驱动, 而南海种群受到了东亚冬季风影响下的南海北部陆坡上升流强弱控制(He et al, 2014)。历史环境变化(如板块运动和冰期-间冰期的海平面升降等)对鱼类谱系地理结构也具有重要影响。如, Liu等(2011)对太平洋鲱(*Clupea pallasii*)谱系地理的研究发现, 冰期循环引起的隔离事件使该物种向南移动并将亚洲和北美洲的两个祖先群体隔离开来形成独立的地理谱系, 而太平洋鲱现存种群的基因构成受更新世环境条件的影响。Li等(2021)基于全球21个海马物种的谱系地理研究发现, 伴随着板块运动和洋流的驱动, 印度洋-太平洋海马类群由古特蒂斯海和南非好望角两条路径先后进入大西洋, 形成当前的全球海马谱系地理格局。Wang等(2021)在我国黄海、东海和南海海域的海龙群体遗传研究中发现, 它们形成了3个相对独立的遗传谱系, SDMs的预测结果显示, 在末次冰期(Last Glacial Period, LGP)海平面急剧下降的时期, 位于台湾海峡的“东山陆桥”形成了物种分布的“断点”, 这也成为了解释其遗传谱系分化的历史证据。除了历史海平面升降、长江

冲淡水和季风, 黑潮海流对西北太平洋近海海域物种的形成与谱系分化过程也有深刻的影响, 如在弹涂鱼的研究中, 发现了日本海岸、北琉球的种子岛、中琉球的冲绳岛和中国海岸之间的种群分化明显, 中国东海周边、琉球群岛、日本列岛和韩国海岸物种的生物地理分化格局, 可以归纳为黑潮海流及其分支引起的物种形成和谱系分化模式(He et al, 2015)。在近岸环境中, 复杂的环境条件和人类活动是影响物种谱系地理格局演化的重要因素, 尤其是对分布范围有限的物种。中国鱮(*Sillago sinica*)是一种典型的近岸鱼类, 分布区北至韩国光阳沿海, 南至中国福建沿海, 种群基因组学研究发现其呈现从温带至亚热带的明显地理谱系结构, 较低的种群遗传多样性暗示其可能经历了瓶颈效应, 部分群体受到了应激信号转导相关的选择作用(Zhao et al, 2023)。目前学界对海洋鱼类谱系地理格局的形成模式和动力机制仍未形成系统认知, 并且相关物种形成、谱系格局演化机制假说因缺乏化石证据, 使其历史地理谱系特征难以洞察。但随着测序技术和生态模型方法的不断发展, 基于分子系统学、种群基因组学以及生物地理学的交叉研究将有助于解决这些科学问题。

谱系地理学结合进化生物学与生态学可以系统地揭示生物谱系地理格局的形成及其演化过程。例如, 海马属(*Hippocampus*)鱼类有至少42个物种, 广泛分布于全球温带和热带的近海区域, 在地理分布范围、栖息生境、适应性状、生活史等方面都表现出明显的种间差异(Foster & Vincent, 2004), 因此一直是研究海洋鱼类谱系地理学的热门物种。以海马谱系地理格局为例, 研究者探讨了印太交汇区这一世界海洋生物多样性热点区域的形成与维持机制(Casey et al, 2004; Teske, 2004), 以及地质变迁、海平面升降对海洋生物多样性形成与地理格局的影响(Lourie et al, 2005; Teske et al, 2007)。随着基因组学测序分析技术的发展, 海马的谱系地理学研究手段也由单分子片段向全基因组数据方向演进, 为精细刻画海洋生物地理格局形成与适应性演化机制提供了可能(Li et al, 2021)。

4.2.4 浮游生物谱系地理学

浮游生物是海洋生物多样性的重要组成部分, 参与能量流动、物质循环等关键生态过程。浮游生

物谱系地理学研究可以深入了解浮游生物的空间分布格局、种群动态变化以及与环境之间的相互作用, 有助于揭示海洋生物地理分布格局及其驱动机制。

以亚历山大藻属(*Alexandrium*)物种为例, 该类群多为赤潮物种, 许多亚历山大藻物种具有毒性, 产生的麻痹性贝毒(paralytic shellfish poisoning, PSP)可危害人类健康。大约一半的亚历山大藻物种具有囊泡阶段, 它们可以作为赤潮暴发的起源, 一些物种能够形成大规模的赤潮, 导致严重的经济和生态损失。通过谱系地理学和系统演化研究, 可了解亚历山大藻不同地理群体的分布、演变趋势以及与环境的关系, 有助于进行生态环境监测, 及时发现和预测赤潮暴发风险, 采取有效的防控措施。Gu等(2013)通过培育7个地点采集的休眠囊, 解析了中国沿岸亚历山大藻的多样性和地理分布格局。结果表明231株亚历山大藻菌株属于7个形态物种。核糖体大亚基(*LSU*)和/或核转录间隔区域(*ITS1*、*ITS2*和5.8S rDNA)序列揭示了亚历山大藻的两个亚型: *Atama*复合体I和IV。复合体I主要分布在我国黄海和渤海, 而复合体IV分布于我国东海和南海。复合体I主要产生N-磺酰胺类毒素(占总毒素的61%–79%)和戈尼毒素(占17%–37%)。研究结果表明, 复合体I为亚太地区特有, 而复合体IV倾向于分布于温暖的水域, 揭示了温度在浮游植物地理分布中的作用。

浮游桡足动物中华哲水蚤(*Calanus sinicus*)是西北太平洋中重要的浮游动物。基于线粒体*COI*基因的谱系地理学研究(Huang et al, 2014)表明, 中国近海中华哲水蚤的7个种群未形成明显分化, 这可能与种群间广泛的基因交流有关。虽然中国沿海中华哲水蚤不同种群没有明显的遗传分化, 但其体型大小存在种群间的差异, 从北向南体型逐渐减小, 表明温度在形成种群体型特征中的潜在作用。

4.3 种群连通性

4.3.1 定居型物种和非定居型物种的种群连通性

海洋生物种群连通性在近些年逐渐成为一大研究热点(Bryan-Brown et al, 2017)。海洋种群连通的方式与生物是否具有定居习性存在着密切的关联。海洋定居型物种包括珊瑚和藤壶等众多固着生物、虾蟹等底栖无脊椎动物, 以及底层定居型鱼类。这类生物仅在浮游期会随着洋流扩散至较远的距离, 因此, 它们的种群连通主要依靠这种被动运输

过程来完成。与定居型生物扩散方式不同, 非定居型海洋生物的种群连通则是由成年个体大范围的洄游迁徙来实现的, 最典型的例子是大洋性鲨鱼, 它们往往可以扩散到数千甚至数万公里的地方。目前国内针对定居型物种的种群连通性研究相对较多。例如, 借助海洋物理扩散模型(如拉格朗日模型), 有学者揭示了台湾海峡凶狠酋妇蟹(*Eriphia ferox*)复合种群的源和汇(Chen MH et al, 2022), 探明了潮间带贝类种群扩散路径和生物地理学边界变动机制(Wang W et al, 2020), 揭示了我国黄海和东海保护区网络存在的问题(Lu et al, 2023)。针对非定居型物种的种群连通度研究, 国外多采用卫星追踪器来了解它们的运动规律, 但使用成本较高。国内目前研究极少, 有学者在物种分布模型预测结果的基础上, 借用陆地上种群连通度分析方法(如最短路径方法、电流阻力模型)预测了路氏双髻鲨的跨洋迁移路径, 结果与以往卫星追踪的数据较为一致(Zhang, 2022)。

4.3.2 海洋生态廊道

生态廊道(附录1)具有维持或恢复生态连通性的功能, 对于连接生物栖息地、保护生物多样性具有重要意义。作为一种新的生物多样性保护模式, 加强生态廊道建设已经成为生态学研究的热点。2020年7月, 世界自然保护联盟(International Union for Conservation of Nature, IUCN)等发布了首个有关通过生态廊道和保护网络保护连通性的指南, 提供了规划和实施生态廊道的原则和步骤(Hilty et al, 2020)。我国也极为重视生态廊道和保护网络建设, 中国共产党第十九次全国代表大会上的报告和多份中共中央办公厅、国务院办公厅文件均将生态廊道和生物多样性保护网络建设工作提到了前所未有的高度。然而, 目前国内外大部分研究侧重于陆地上的生态廊道, 有关海洋生态廊道的理论和实践均比较少。在近岸, 有学者基于物种分布模型和最小成本路径分析法建立海洋生态廊道的识别方法, 识别了厦门湾中华白海豚(*Sousa chinensis*)的潜在生态廊道, 并从用海空间重叠和桥梁影响两个方面开展了人类活动对廊道的干扰评估(何思璇等, 2022); 也有研究采用SDMs识别了长江口凤鲚(*Coilia mystus*)的生态廊道以保护海洋渔业生物多样性(He et al, 2022)。在近海, 有研究结合卫星信号

跟踪数据和生态位模型, 识别了黄渤海斑海豹(*Phoca largha*)种群的迁徙廊道(Zhuang et al, 2023)。在总结国内外研究的基础上, 《海洋生态廊道识别技术指南 第1部分: 总则》已经报批, 有望为海洋生态廊道识别工作提供技术支撑。

4.4 海洋生物入侵

入侵物种不仅带来严重的生态影响, 还威胁着经济和社会的发展。《中国生物多样性保护战略与行动计划(2011–2030)》中一个主要目标便是“加强外来物种入侵机理、扩散途径、应对措施和开发利用途径研究, 建立外来入侵物种监测预警及风险管理机制, 积极防治外来物种入侵”。我国海岸线绵延3万多公里, 海域面积超过400万平方公里, 造就了复杂多样的海洋环境, 这也为不同物种的入侵提供了适宜的生存条件。此外, 我国还是世界上最大的渔获物生产国、消费国以及出口国(Cao et al, 2015), 许多鱼类、贝类以及藻类等外来物种也在养殖过程中被有意或者无意地引入到我国(Xiong et al, 2017)(图4)。然而, 相对于已经被广泛研究的陆地和淡水入侵物种(Liu et al, 2003; Lin et al, 2015; Liu et al, 2017, 2019), 目前很少有研究关注我国的海洋生物入侵, 相关研究主要处于数据收集和整理阶段(Li et al, 2009; Xiong et al, 2017)。

考虑到外来物种在新环境中定居和扩散时间的增加会导致管理效率的降低, 扩大入侵的影响程度和范围, 并增加管理成本, 因此基于SDMs等方法预防潜在入侵进而确定高危入侵物种已经成为了生物入侵管理的主要方法之一。虽然SDMs已经被广泛用于预测我国淡水外来物种的入侵风险(如Liu et al, 2019), 但有关海洋外来物种的入侵风险研究较少(Li et al, 2023)。针对我国海洋入侵物种模型转移度和生态位变动研究的不足, 进一步限制了入侵风险预测模型的解析能力和准确度(Liu et al, 2020a, b)。在未来, 需要构建和优化用于开展入侵风险预测的物种分布模型, 建立基于外来物种风险评估体系的生物入侵早期预警系统。

4.4.1 海洋入侵生物快速适应环境的分子机制

受全球气候变化等因素的影响, 海洋生物正经历着频繁的环境胁迫压力, 导致许多海洋生物多样性和地理分布发生改变, 甚至引起部分物种或者种群发生局域性的灭绝(Donelson et al, 2019;

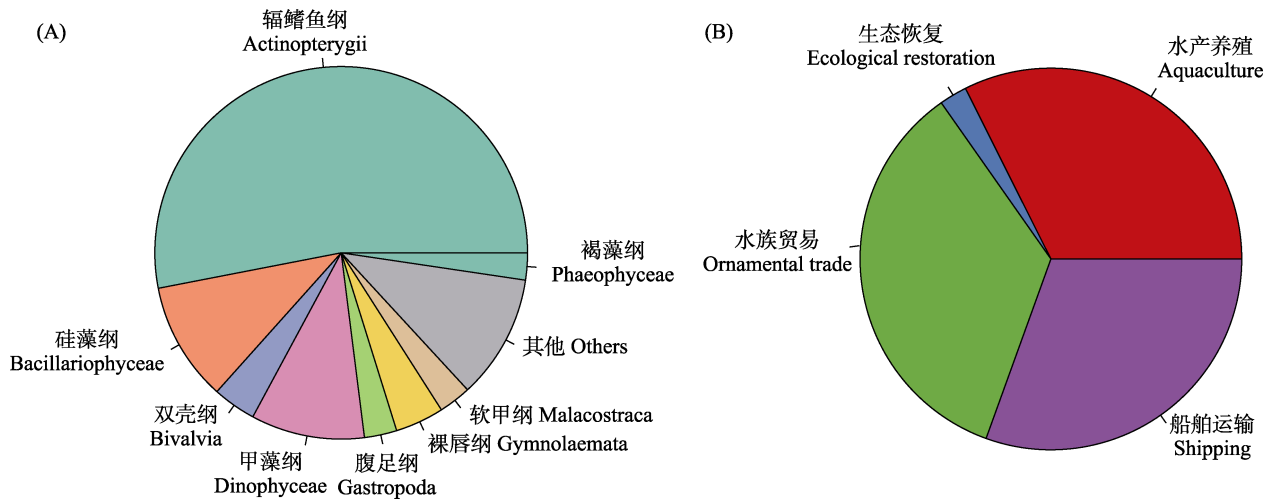


图4 我国当前海洋外来物种的概览。(A)海洋外来物种在不同纲之间的分布, 少于5个物种的纲被合并为其他(others); (B)海洋外来物种在不同引种途径之间的分布。

Fig. 4 Overview of current marine alien species in China. (A) The distribution of marine alien species among classes, classes with fewer than five species were combined into others; (B) The distribution of marine alien species among different introduction routes.

Eirin-Lopez & Putnam, 2019)。解析海洋生物快速适应环境变化的机制可有助于预测其进化的轨迹及在未来气候条件下的地理分布, 为海洋生物管理相关政策的制定提供科学依据。海洋入侵生物能在极短的时间内完成不同环境、不同栖息地间的成功入侵, 表明这些入侵生物具有快速适应环境的能力。快速适应性进化是入侵生物快速适应新环境的重要进化过程之一, 但其过程和机理非常复杂。Zhan等(2010, 2015)利用多学科手段研究了海洋入侵的模式生物——玻璃海鞘(*Ciona intestinalis*)复合体, 解析了入侵生物快速局域适应的微进化机理, 发现在强选择压力下海洋入侵生物的适应性进化过程很快(10代之内)(Chen et al, 2018), 证实了环境因子是入侵海鞘群体遗传分化和表观遗传分化的主要驱动力之一, 获得了促使入侵海鞘快速微进化的关键遗传位点和表观遗传修饰位点, 解析了参与调控关键通路的基因和调控模式, 提出了环境驱动下海洋入侵生物快速局域适应的作用模式(Ni et al, 2019; Chen YY et al, 2021; Gao et al, 2022)。以上研究解析了环境驱动的入侵海鞘快速适应性进化的过程与机理, 并为深入研究入侵生物快速地域扩张提供了理论支持。

近期研究表明, 基于DNA序列变异的表观遗传修饰, 如DNA甲基化, 不仅影响生物的表型特征, 也可在适应性进化过程中起重要作用(Hu et al,

2019; Adrian-Kalchhauser et al, 2020)。但遗传变异和表观遗传修饰在海洋生物适应性进化过程中的作用仍不清晰。Gao等(2022)以海洋入侵物种史氏菊海鞘(*Botryllus schlosseri*)全球群体为研究对象, 分别利用全基因组范围内的遗传变异位点和甲基化修饰位点解析海洋入侵生物适应不同海域环境的分子机制。发现不同种群在遗传变异水平和表观遗传修饰水平上均存在明显的分化, 但两者结构之间存在明显差异, 发现海水温度和盐度是驱动结构变异的主要环境因子; 揭示了DNA甲基化与遗传变异相对独立; 并提出了遗传变异与表观遗传修饰在环境适应方面存在功能互补。此功能互补的机制在玻璃海鞘等其他海洋入侵生物中得到了进一步的验证(Chen YY et al, 2022)。此机制可促使海鞘适应不同的环境并成功入侵至新的环境中。

4.4.2 中国海洋入侵生物入侵风险评估

在全球气候变化背景下, 海洋生物入侵事件在全球范围内频繁发生, 因此亟需开展入侵生物的早期监测预警。SDMs是目前预测入侵物种潜在地理分布的常用手段(Broennimann & Guisan, 2008; Liu et al, 2019)。近期大量的实证研究发现外来物种在入侵地的生态位发生改变, 特别是海洋入侵物种, 这对SDMs在外来物种早期入侵预警方面的实用性提出了挑战(Parravicini et al, 2015)。此外, 外来物种快速的环境适应能力在入侵过程中发挥着关键作

用, 会促使不同地理种群之间产生显著分化 (Medley et al, 2019; Gao et al, 2022)。因此, 在评估外来物种入侵风险时, 需要充分考虑种内变异, 否则可能导致入侵风险评估结果存在偏差。近期研究指出, 将基因组变异 (genomic variation) 纳入SDMs为上述问题提供了有效的解决方案。随着基因组测序技术的发展, 基于全基因组遗传变异的基因组偏移指数被广泛应用于陆地生态系统的不同生物类群, 例如树木 (Gougherty et al, 2021)、昆虫 (Chen Y T et al, 2021) 和鸟类 (Chen Y L et al, 2022) 等。但该方法目前在海洋物种中应用较少, 利用基因组偏移指数开展外来物种入侵风险评估尚处于起步阶段。近期, Chen等 (2024) 以典型海洋入侵生物乳突皮海鞘 (*Molgula manhattensis*) 为研究对象, 利用SDMs和梯度森林模型 (附录1), 结合地理分布变化及基因组偏移指数, 对该物种在中国沿海的入侵风险进行了全面的预测评估。研究发现不同模型的预测结果存在较大差异。首先, 梯度森林模型结果发现北方群体的基因组偏移指数更大, 更易受到未来气候变化的影响, 因而北方群体的入侵风险低于南方群体。其次, SDMs结果却显示在未来气候条件下, 北方群体具有更高的生境适合度 (habitat suitability), 因而北方群体的入侵风险高于南方群体。最后, 将两个模型进行系统整合构建了基因组生态位指数 (genomic-niche index) (附录1), 结果表明北方群体的基因组生态位指数显著高于南方群体, 因此北方群体的入侵风险低于南方群体。基于此, 建议在开展外来物种入侵风险预测评估时, 要充分考虑不同群体适应能力的差异, 将遗传变异整合到预测模型中, 这将有助于更全面地预测外来生物的入侵风险, 为全球气候变化背景下外来生物早期监测预警提供科学指导。

4.5 海洋保护规划

《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》提出到2030年保护至少30%的沿海和海洋区域 (“30×30”目标)。然而, 优先保护哪些区域, 需要多少比例的海洋面积才能有效保护海洋生物多样性, 以及如何有效保护海洋生态系统的功能和服务, 这些问题仍然不明确, 成为海洋物种保护和保护区规划的研究热点。海洋生物地理学的发展, 特别是物种分布模型的应用, 对预测物种分布、识别生物多样性热点和

关键生境以及制定海洋保护策略 (如保护区规划) 具有重要科学和实践价值。例如, Wang等 (2023) 运用最大熵模型估计了中国东海受胁物种的分布, 从而有效识别了生物多样性的热点并为保护区规划提供了科学依据。Li等 (2023) 根据中国大陆海岸大型动物的分布范围和生态功能, 识别了中国海岸大型动物的关键保护区域。

4.5.1 保护和修复优先区识别

在海洋保护区的设计中, 有效地识别、评估和平衡保护与开发等不同目标的优先级至关重要。系统保护规划旨在确定保护目标的优先级, 通过综合考虑生态、社会和经济等各方面目标, 提升了保护方案的可行性, 通过在决策过程中复杂的权衡分析, 减少对当地渔业社会经济的影响, 并支持社会发展。系统保护规划需要明确可量化的目标、清晰可行的备选方案、利益相关者的有效参与, 以及透明性、适应性的规划过程。然而, 由于保护目标和考虑因素的不同, 系统保护规划中优先级的界定可能存在争议, 需要根据生态系统的特征来调整和改进既定方案 (李韵洲等, 2020)。随着Marxan (<https://marxansolutions.org/>) 和Zonation (<https://zonationteam.github.io/Zonation5/>) 等决策支持工具的发展, 系统保护规划为海洋保护区建设提供了一个切实可行的框架, 在实现既定保护目标的同时最大限度地降低经济成本。

针对某一特定类群, 有报道研究了中国东盟海域的鲨鱼多样性和保护状态, 发现中国现有的海洋保护区网络仅保护了2.1%的海洋和32.9%的鲨鱼物种。根据“爱知目标”和《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》目标重新规划了该海域的鲨鱼保护优先区, 发现将保护海域比例提升至10%, 可保护70%以上的鲨鱼物种; 将保护海域比例提升至30%, 可保护更多的珍稀濒危物种栖息地 (Du et al, 2022)。同时, 气候速度影响下保护优先区选址将发生不同程度的变化, 针对中国周边海域鲨鱼保护优先区的研究表明, 如在保护规划时兼顾气候变化速度, 可在满足相似保护目标的前提下减少保护优先区25%以上的气候压力 (苏尚柯等, 2022)。Hu W J等 (2021) 针对海草床典型生态系统, 研究建立了将生境适宜性和人类活动压力耦合的二维评估框架, 首次识别了我国华南沿海海草床保护与修复的优先区, 结果表

明海南省东方市和万宁市、广西防城港等地可作为潜在的海草床保护优先区, 海南省陵水黎族自治县和临高县、广西合浦县等地可作为潜在的海草床修复优先区。针对海洋生物多样性, 有研究利用从物种到生态系统层面的全球生物多样性衡量指标, 对应该进行海洋生物多样性保护的区域进行了优先级分级, 绘制了最能代表海洋生物多样性30%的区域(Zhao et al, 2020)。通过整合全球海洋动物物种多样性、遗传多样性和系统发育多样性数据, 从多个维度揭示了全球海洋动物多样性分布格局, 在22%的面积上建立海洋优先保护地可实现95%以上的海洋动物物种、遗传和系统发育多样性的有效保护, 为制定全球海洋生物多样性保护目标提供了重要的科技支撑(Fan et al, 2023)。

4.5.2 系统性海洋保护规划

21世纪初, 随着全球海洋保护区重要性凸显, 有关海洋保护区规划的理论方法逐渐兴起, 其中系统性保护规划方法(systematic conservation planning)(附录1)在全球海洋保护区选划中具有重要作用。系统性保护规划方法与基于专家决策和人为定性的传统选划方法显著不同, 其可通过量化保护目标和保护成本, 以综合考虑生态保护与资源开发之间的关系, 并重视生态系统连通性的重要作用。在方法学上, 系统性保护规划方法重视利用计算机模拟辅助决策, 并通过数学算法进行定量分析, 能有效避免主观因素的干扰, 从而实现对选划策略的评估和优化。目前该方法已逐渐成为国际海洋保护区选划规划的主流方法。

系统性保护规划的概念最近几年才出现在我国的海洋保护规划研究中(Margules & Pressey, 2000; Li et al, 2019; Du et al, 2022)。系统性保护规划强调用系统的思维来开展保护区的规划设计。它一般包含3个基本步骤: (1)明确规划目标(包括保护目标和社会经济发展目标); (2)评估现有保护区网络对目标的完成度; (3)通过空间优化算法来寻找最优解, 指导空间资源配置, 实现对目标的全覆盖。它最大的特点在于运用计算机强大的运算能力, 在给定的目标下寻找最经济的保护规划方案, 更有助于方案最终的实现。我国目前正处于海洋保护发展的机遇期, 在《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》下, 实现对30%的海域面积进行保护的目标(目前仅有约

4%的覆盖率), 急需运用系统性海洋保护规划方法来指导我国海洋保护区的扩增。目前, 我国学者已采用该方法对我国黄海和东海海域进行了海洋保护区网络构建(Li et al, 2019; Gong YY et al, 2023; Wang et al, 2023), 也有学者针对我国海马和鲨鱼等单个生物类群开展了系统性海洋保护区网络规划(Zhang & Vincent, 2019; Du et al, 2022)。这些研究为我国的系统性海洋保护规划做了开创性的贡献, 但未来仍需有更为深入的研究, 尤其是考虑气候变化因素下的规划, 并且能够将成果转化为指导我国海洋保护区网络建设的政策建议。

4.5.3 深海物种保护和保护区规划

深海热液和冷泉区具有十分丰富且独特的物种组成。然而, 在广袤的深海中, 热液和冷泉所占的面积非常有限。以南海海马冷泉区为例, 每个活动的冷泉仅占据一个足球场的大小(He et al, 2023)。尽管热液、冷泉特有生物的栖息地非常局限, 但由于它们独特的营养方式, 这些类群的生物只能在这样的极端环境中生存。近年来, 深海采矿活动对热液、冷泉生物造成了巨大威胁(Kwan et al, 2023)。印度洋热液区典型物种鳞足螺已成为首个被IUCN红色名录收录的濒危物种, 可以预见在不久的将来, 会有更多的深海物种被列入该名录(Sigwart et al, 2019)。

我国南海有两处活动的冷泉, 分别是东侧的F冷泉和西侧的海马冷泉(Feng et al, 2018)。两处冷泉均具有非常丰富且特异的物种。为了避免天然气开采活动对该处生态系统造成巨大的损伤, 我们需要在此建立深海保护区。首先, 为保护当地生物多样性, 我们需要构建非常完善的“生物基线”数据。以海马冷泉为例, 该处一共发现了65个物种, 涵盖7门14纲, 超过一半的物种(35个)在其他冷泉和热液中从未被报道过, 属于海马冷泉的独有物种(He et al, 2023)。南海冷泉的生物多样性数据可为未来南海开发过程的环境影响评价和生态系统的保护提供科学依据。其次, 建立深海保护区还需要界定物种的“源”与“汇”, 这需要结合运用群体遗传学和物理洋流模型的方法来进行综合的评定。通常种群的“源”将更加优先受到保护, 而种群的“汇”的保护优先级可适当降低。以深海帽贝为例, 由于基因流的方向是从冷泉种群流向热液种群, 那么冷泉区就有

着比较高级别的保护优先权(Xu et al, 2021)。

4.6 海洋生态修复

我国海洋生态修复研究与实践充分借鉴了生物地理学的理论, 目前主要集中于红树林、珊瑚礁、海草床等典型海洋生态系统(俞炜炜等, 2021)。我国规模化的红树林生态修复实践可追溯到20世纪50年代, 不同海域红树林生态系统的退化机制及其修复是红树林生态修复研究的一个重要内容。珊瑚礁生态修复涉及了珊瑚的移植、底质改良以及人工礁技术等, 目前在惠州大亚湾、涠洲岛、三亚、西沙群岛、南沙群岛等地均开展了珊瑚礁生态修复(龙丽娟等, 2019)。我国海草床修复项目始于2007年山东威海的大叶藻修复项目, 后来在海南高隆湾等地也陆续实施了小规模修复试验(陈石泉等, 2021)。滨海盐沼湿地的生态修复研究则主要集中于不同海域的退化机制研究和修复技术探索等方面, 目前在黄河三角洲、辽河口、江苏盐城、长江口等地实施了盐沼生态修复(杨红生等, 2020)。

在全球变化的大背景下, 随着《2021–2030联合国生态系统恢复十年》决议和《昆明-蒙特利尔全球生物多样性框架》的提出以及我国海洋生态文明建设和海洋强国战略的持续深化, 我国出台了一系列关于海洋生态修复的政策、规划和标准, 多项海洋生态修复计划和项目正在逐步实施, 综合、系统的区域尺度生态修复将日益增多(陈彬等, 2019; 俞炜炜等, 2021), 在充分考虑不同海域生物区系的组成及生态特点、形成过程及其与海洋环境的关系等生物地理学的基础上进行海洋生态修复, 也将愈来愈受到重视。

4.7 海洋渔业资源和海水养殖区规划

海洋渔业资源和海水养殖区规划基于对海洋生态系统的资源进行调查与评估, 对相关海域进行生态环境评价, 基于资源调查和生态环境评价结果, 制定海洋渔业资源和海水养殖区的空间规划方案, 确定不同区域的利用类型和管理策略。生物地理学的研究聚焦于海洋生物多样性的空间分布、生态位需求、不同物种对环境的适应能力以及生物在生态系统中的功能等方面。这些研究结果为生态系统敏感性评估、渔业资源开发和养殖区规划提供了理论基础。此外, 生物地理学目前的热点是基于环境因素、生物学特征等数据, 利用SDMs对海洋生物分布

和分布区变化进行预测。这些研究成果有助于预测未来渔业资源的变化趋势, 从而指导海洋渔业和养殖资源的合理利用和管理。

4.7.1 海洋生物适宜栖息地评估

适宜的栖息地是物种生存的必要环境条件, 为生物提供了包括食物和空间在内的资源。一旦适宜生物生存的栖息地缩减, 物种将面临丰度减少, 甚至灭绝的危险。因此, 生物栖息地的研究是基于生态系统渔业管理的关键组成部分, 也是海洋优先保护和区域性管理计划的有效方式。栖息地适宜性指数(habitat suitability index, HSI)是评价野生生物栖息地适宜性程度的重要方法。该方法于20世纪80年代初提出, 表示一个或多个环境变量与生物量之间的函数关系, 用来表示物种的栖息地适宜性。根据一定的数理方法将SI组合形成一个复杂的HSI, 其取值范围从0–1, 表示栖息地质量的优劣程度, 0表示栖息地质量“差”, 1表示栖息地质量“好”。

将HSI模型与地理信息系统相结合可以为自然资源管理、生态系统评估和生态系统恢复提供一个灵活的经济高效的决策支持。一方面, 栖息地适宜性模型也可服务于管理决策, 为海洋保护区的建立和重要鱼类栖息地识别提供科学方法, 对保护规划的实现有着关键的作用。目前已有许多栖息地模型用于分析物种空间分布与环境变量之间的关系, 它们分别基于不同的算法原理量化物种的时空分布。根据栖息地适宜性评价中目标变量类型的不同, 可以将相关模型方法分为两种类型, 即分类模型和回归模型。在分类模型中, 响应变量为存在-缺失或离散数据, 而回归模型中响应变量为丰度等连续数据。对于不同类型的响应变量, 应选择合适的算法模型来分析物种的栖息分布。另一方面, 栖息地适宜性模型同样基于统计学方法, 包括简单的栖息地适宜性指数模型, 基于回归算法的线性回归模型、广义加性模型和多元判别分析, 以及机器学习等非参数方法(Guisan & Thuiller, 2005)。适宜性指数模型和回归方法原理简单、易于理解, 但处理复杂关系的能力有一定局限性。相对地, 机器学习方法可以灵活地处理复杂关系, 在预测能力方面常优于回归类方法, 但缺乏直观解释。近年来, 增强回归树(boosted regression trees, BRT)、随机森林(random forest, RF)、最大熵(MaxEnt)和遗传算法等促进了模

型的发展, 为评估海洋生物栖息分布提供了有力工具(Norberg et al, 2019)。应注意的是, 模型的性能不仅取决于其统计算法, 还取决于研究目标、空间尺度、样本量、物种特征、分布模式, 以及生物对环境因素的响应等。对比不同的技术方法, 验证模型的实际预测效果, 评估不同物种预测模型的可靠性, 是模型应用中需要深入探究的重要问题。

4.7.2 海水养殖区规划

随着全球粮食需求的增加, 水产养殖作为粮食供应的关键组成部分, 在全球粮食安全战略上的地位越发突显(Naylor et al, 2021)。自20世纪80年代以来, 水产养殖产量以每年6%的速度持续增长。尽管水产养殖业的快速发展提供了巨大的粮食供应, 但水产养殖业的发展正面临一系列不确定性, 例如全球变化、资源约束、环境污染、能源利用等因素(Reid et al, 2019; Collins et al, 2020; Cao et al, 2023)。不当的水产养殖管理可能会产生严重的环境污染以及代价高昂的社会经济冲突, 更有甚者可能会引发自然生态系统功能失调, 因此海水养殖区的空间规划将在水产养殖业可持续发展中发挥越来越重要的作用, 目前物种分布模型在我国水产养殖业的空间规划仍在起步阶段, 其用途主要可以分为产业避险以及适宜养殖区间拓展两方面。

以气候变化下的产业避险为例, 持续的升温以及突发的极端事件严重影响了如今的水产养殖业的发展。近年来我国沿岸水产养殖遭受气候影响的报道屡见不鲜, 例如气候变化导致我国江苏条斑紫菜(*Porphyra yezoensis*)养殖业北迁, 2018年极端高温事件导致我国辽宁等地刺参池塘养殖业受损(张宇洋等, 2022)。Zhang等(2023)依据热安全阈值(thermal safety margin, TSM)综合评估了13种我国大型藻类养殖物种对极端温度的敏感性, 发现中国大型藻类养殖业正遭受着极端高温和极端低温事件的双重影响。对于刺参池塘养殖业, 研究人员基于文献拟合了我国养殖区仿刺参存活率与水温的关系, 分析了仿刺参养殖区域极端高温的时空特征和仿刺参池塘养殖受灾频次, 发现我国渤海西南海域受灾频次最高, 至2050年, 渤海大部分海湾仿刺参池塘养殖风险加大(张宇洋等, 2022)。Ma等(2021)搜集汇总了我国42种主要养殖经济种的耐热上限数据, 结合其所属养殖区的极端高温计算了其热敏

感性。结果表明, 高温和潜在海洋热浪对一些养殖区的危害已迫在眉睫。池塘养殖和滩涂养殖较其他海水养殖模式更加脆弱。

以适宜养殖空间拓展为例, 目前我国海水养殖开始由第五次的名珍品海水养殖浪潮转向第六次的深远海养殖浪潮。发展深远海养殖具有广阔市场空间, 加快发展深远海养殖为大势所趋。鲑鳟鱼类在我国具有广阔的市场需求, 但水温制约了鲑鳟鱼类在我国养殖的开展。我国黄海冷水团夏季深层的低温环境可能为养殖鱼类提供“庇护所”。Yu等(2022)基于相关物种分布模型, 充分考虑了中尺度热环境的时空异质性, 计算了不同月份、不同水层黄海养殖鲑鳟鱼类的适宜度指数。结果显示, 高温季节时大西洋鲑(*Salmo salar*)和虹鳟(*Oncorhynchus mykiss*)在0–15 m水层的适宜度指数均较低, 而在深水层(大西洋鲑: 45–60 m; 虹鳟: 30–45 m)适宜度指数较高。这项研究为实现黄海深远海鲑鳟鱼类养殖区划提供了关键的“环境底图”, 为进一步识别潜在的养殖环境提供了新思路。

5 展望

5.1 方法学和数据库方面的提升

5.1.1 物种分布模型提升与改进

物种分布模型的不确定性是生物地理学面临的重要问题, 提高模型的准确性和鲁棒性是当前生物地理学研究的重要挑战。

SDMs往往假设物种与环境条件之间的关系是稳定的, 但实际上物种对新环境具有很强的适应性。若模型中拟合的物种–环境关系是非稳定的, 一旦环境条件发生变化, 生物可能在适宜栖息地外的许多方面进行调整, 导致原有模型的预测出现偏差。因此, 在气候变化场景下, 生物的适应性过程和非稳定性响应是SDMs未来发展需进一步关注的问题。非稳定关系出现的很大一部分原因是几乎所有SDMs (包括JSDM)的建模数据均来自“实际生态位”而非“理论生态位”, 而塑造物种分布模式的各种因素, 如生物相互作用、动物行为和人类影响等, 很难全部包含在模型构建中。此外, 模型性能的限制因素可能很复杂, 诸如生物–环境响应的非保守性、资源利用的泛化性、生态位描述不完整、生态系统状态改变、重要影响因素缺失、生物相互作用、

观测偏差、种群波动、过度拟合、违反假设和非平衡分布等, 此外还有环境波动、外部干扰、散布、迁移和扩散等驱动过程。要将以上因素充分考虑在SDMs当中无疑是一个长期而艰巨的挑战, 而基于现有的研究基础, 将生理机制过程、生活史阶段过程、种群动态过程和非稳态关系等组分逐步融合到现有SDMs当中, 可能是未来研究应关注的重点。

针对于联合物种分布模型, 虽然该方法是考虑多物种相互作用的重要模型, 但目前JSDM的使用集中于模拟生物有无的数据, 而这些数据相对物种丰度数据而言所含的信息量较少。一些研究显示丰度数据能更好地估计相关参数, 尤其是对于种间相关性。然而对于JSDM来说, 处理丰度数据并不简单, 因为丰度数据的分布往往不规则, 甚至对于能处理异常分布的模型来说, 大量的零值依然可能会妨碍模型的性能。其次, 未来的研究中应对模型的预测性应用给予更多的关注(Mouquet et al, 2015)。特别是应该考虑潜在变量的空间结构以提高模型预测能力。此外, 数据噪声对JSDM的影响也应该进一步考虑。群落构建过程不仅包括了诸如环境过滤和生物交互作用等确定性过程, 也包括了诸如扩散和生态漂变等随机过程(Chase & Myers, 2011)。这些随机过程, 以及观测误差均能对观测数据产生干扰, 反映在JSDM潜在变量的拟合过程中, 产生过度拟合的问题。最后, 一些在单物种SDMs中未能很好解决的问题也存在于JSDM之中, 例如改善建模数据的取样设计, 改进参数化和预测指标选择, 以及限定地理范围和分辨率等。

5.1.2 环境与生物数据库的建设与维护

环境和生物数据的缺乏限制了我国海洋生物地理学研究的发展。以标准化的方法, 构建我国的海洋环境和生物数据库, 是提高我国海洋生物地理学研究的重要前提, 未来可以从以下两方面着手: (1)着力汇总历史数据。在《中国动物志》等专业书籍以及大量的科研文献中, 包含了海洋物种的地理分布、种群动态和生活史特征等关键数据, 但是目前却没有人对相关数据开展系统的搜集和整理。为了构建我国的海洋生物数据库, 亟需汇总不同来源和机构的历史数据, 从而整体促进数据的有效整理和利用。(2)多方合作, 构建我国自己的数据库。国际上有很多海洋环境因子数据库和海洋物种分布

数据库(表1)。虽然这些数据库为海洋生物地理学的研究提供了详实的数据, 但是国际数据库并未考虑我国特有的地理环境以及社会经济情况。未来亟需构建中国海域特有的物种分布数据库和海洋环境数据库。

5.1.3 气候生态位可塑性的规律

理论上, 物种在不同时空尺度上产生的生态位分化会影响到相应尺度上的生态或进化过程。进化尺度的过程(如地理阻隔导致群体间遗传分化)可能会通过改变表型性状来促使不同地理种群的气候生态位发生变异(Holt, 2009; Peterson, 2011)。生态学尺度的某些过程(如生物间相互作用、极端气候事件)也会使种群产生局地适应, 导致种内气候生态位出现分化(Einum & Burton, 2023)。虽然定量物种的生态位特征及模型的可转移性与选择的环境因子、关注的类群和尺度密切相关, 但目前仅有少数研究分析了生态位变动程度与物种分布模型可转移性的联系(Liu et al, 2022)。当前也极少有研究分析实际生态位在多大程度上能够反映物种的基础生态位, 进一步限制了我们对气候生态位可塑性的量化和理解(Guisan et al, 2014)。此外, 物种生态位特征的分析也受到所选择的定量方法和环境因子数量的影响(Petitpierre et al, 2012)。未来可以对不同时空组合下的种内气候生态位可塑性进行定量评估, 并运用建模手段来探究不同生态和进化因素的具体作用机制。

5.1.4 环境DNA (eDNA)技术的引入与应用

近年来, eDNA技术在中国海洋生物地理学研究中崭露头角, 成为一项重要的非侵入性手段, 用以监测海洋生物的存在和分布。eDNA技术的引入拓展了海洋生物地理学研究的数据获取范围。通过检测水体中的生物DNA, 实现了对海洋生物的高分辨率监测, 克服了传统采样方法中采样难度和时间成本等问题, 从而提高了SDMs的空间分辨率和精度(Chen & Ficetola, 2018; Collins et al, 2018; Riaz et al, 2020)。然而, 海洋环境中水体的混合可能导致eDNA在水柱中的稀释和分散, 增加了评估物种分布和浓度的复杂性。

eDNA技术为解决海洋生物地理学的传统研究难题提供了新的工具。在深海、偏远地区或难以采样的环境中, 通过分析水体中的eDNA, 可以高效

监测珊瑚礁、底栖生物等生态系统, 填补了传统研究的空白(Yu et al, 2021; Marwayana et al, 2022; Brodnicke et al, 2023)。eDNA技术在海洋生物多样性监测中具有巨大潜力。通过长期、系统的eDNA监测, 研究人员能够追踪海洋生物群落的动态演变, 深入了解生态风险和气候变化对生物多样性的潜在影响(Riaz et al, 2020)。因此, 在缺乏物种分布信息的地区管理中, 通过整合eDNA、卫星遥感和机器学习等先进手段, 将有助于快速获取物种分布信息(Feng & Lougheed, 2023; Zong et al, 2023)。其次, eDNA可以获得DNA序列及系统发育信息, 用以建立种及以下水平的SDMs, 提高模型准确性, 更好地反映海洋生物的地理分布和多样性(Muha et al, 2017; Yu et al, 2021)。随着技术的不断发展, eDNA技术将推动研究者更深入地了解海洋生态系统的功能。通过对不同生物的eDNA分析, 有助于揭示生物在生态系统中的功能角色。然而, 海洋环境具有较高的空间和时间异质性, 这可能导致物种在不同区域和季节的eDNA释放模式变化, 增加模型的复杂性。海洋生物在不同季节和环境条件下的eDNA释放模式可能变化, 需要更全面的长期监测数据来解释这种差异。此外, eDNA技术可以帮助揭示气候变化和人为干扰对海洋生物多样性的影响。未来的研究还将关注生物多样性与环境变化之间的关联, 提高eDNA技术在海洋生物地理学中的准确性和适用性, 为海洋生态系统保护提供科学依据。

5.2 海洋生物地理学的应用

海洋生物地理学致力于研究生物地理分布时空格局、形成过程及其环境影响因素。研究内容是生物学与生态学研究的核心内容。阐明生物地理分布格局、动态及其机制, 对于生物多样性保护、食物产出与保障、应对气候变化等均具有重要意义。在这里我们不赘述已深入开展的研究, 仅对气候变化对海洋保护规划、海水养殖规划和海洋生物地理与社会经济融合等方面进行简要介绍。

5.2.1 气候变化对海洋保护规划的挑战

气候变化会导致海洋生物的栖息地环境发生变迁, 从而促使物种的地理分布发生迁移(附录1), 这给基于栖息地的海洋保护规划带来了挑战。为了应对这种挑战, 一方面, 海洋保护规划需要“高瞻远瞩”, 考虑气候变化影响下保护对象未来的适宜

栖息地分布, 识别出规划区域内潜在的“气候变化避难所”, 开展相应的规划布局。另一方面, 海洋保护规划也应该关注那些受气候变化影响而产生的新的物种富集区——即所谓的“气候变化亮点区(climate-change bright spots)”(Queirós et al, 2021)。








5.2.2 海水养殖规划

SDMs已广泛应用于评估和预测生物对环境变化的敏感性, 厘清敏感区域和敏感物种。海水养殖在我国海洋经济中具有举足轻重的意义, 同时也是粮食安全的重要保障。为减少海水养殖所带来的环境污染, 减少土地和淡水利用等, 深远海养殖逐渐成为重要的养殖方式。同时随着气候变化影响的加剧, 海水养殖活动也受到气候变化的影响。因此, 亟需基于SDMs的基本原理和方法, 根据水产养殖活动的特点, 对SDMs进行适当的调整和改进, 构建适用于海水养殖的SDMs, 评估养殖生物对气候变化的敏感性, 找到敏感区域和敏感物种, 为海水养殖应对气候变化和新业态(如深远海养殖)提供科学技术支撑。

5.2.3 海洋生物地理学与社会经济的整合研究

海洋生物分布和多度的变化是海洋生物地理学研究的核心内容。揭示和阐明多重环境变化下生物分布和多度的变化是生物多样性保护、入侵和有害物种防控、海洋保护区规划、海洋生态修复和恢复, 以及海洋渔业资源保护和海洋养殖规划的重要前提。这些领域均具有重要的社会和经济意义。目前海洋生物地理学的应用也主要聚焦在渔业资源的可持续发展(Chevallier et al, 2021)、海洋保护区规划(Lourie & Vincent, 2004)以及生态修复(Pitcher et al, 2000)等方面, 而与生态服务价值评估等社会经济层面相关的研究还相对缺乏。在生物地理学研究中考虑这些社会经济因素, 可为生态服务价值评估体系等理论框架和分析手段的完善提供数据支撑。

ORCID

董云伟  <https://orcid.org/0000-0003-4550-2322>
鲍梦幻  <https://orcid.org/0009-0001-0170-9201>
程娇  <https://orcid.org/0000-0003-0820-7762>
陈义永  <https://orcid.org/0000-0002-8285-6472>
杜建国  <https://orcid.org/0000-0002-8722-903X>
高养春  <https://orcid.org/0000-0001-7916-4267>
胡利莎  <https://orcid.org/0000-0003-4669-8654>

李心诚  <https://orcid.org/0000-0002-0504-2993>
刘春龙  <https://orcid.org/0000-0002-3376-4555>
秦耿  <https://orcid.org/0000-0002-8955-2201>
孙进  <https://orcid.org/0000-0001-8002-6881>
王信  <https://orcid.org/0000-0003-4400-6060>
杨光  <https://orcid.org/0000-0002-9410-0189>
张崇良  <https://orcid.org/0000-0002-4753-9973>
张雄  <https://orcid.org/0009-0007-0409-5173>
张宇洋  <https://orcid.org/0000-0003-0508-4365>
张志新  <https://orcid.org/0000-0002-3457-2934>
战爱斌  <https://orcid.org/0000-0003-1416-1238>
贺强  <https://orcid.org/0000-0001-6481-0924>
孙军  <https://orcid.org/0000-0001-7369-7871>
陈彬  <https://orcid.org/0000-0003-0735-228X>
沙忠利  <https://orcid.org/0000-0002-2192-3758>
林强  <https://orcid.org/0000-0001-8483-0754>

参考文献

- Adrian-Kalchauer I, Sultan SE, Shama LNS, Spence-Jones H, Tiso S, Valsecchi CIK, Weissing FJ (2020) Understanding ‘non-genetic’ inheritance: Insights from molecular-evolutionary crosstalk. *Trends in Ecology and Evolution*, 35, 1078–1089.
- Araújo MB, Anderson RP, Márcia Barbosa A, Beale CM, Dormann CF, Early R, Garcia RA, Guisan A, Maiorano L, Naimi B, O’Hara RB, Zimmermann NE, Rahbek C (2019) Standards for distribution models in biodiversity assessments. *Science Advances*, 5, eaat4858.
- Araújo MB, Rahbek C (2006) How does climate change affect biodiversity? *Science*, 313, 1396.
- Atkinson A, Hill SL, Pakhomov EA, Siegel V, Reiss CS, Loeb VJ, Steinberg DK, Schmidt K, Tarling GA, Gerrish L, Sailley SF (2019) Krill (*Euphausia superba*) distribution contracts southward during rapid regional warming. *Nature Climate Change*, 9, 142–147.
- Atkinson A, Hill SL, Reiss CS, Pakhomov EA, Beaugrand G, Tarling GA, Yang G, Steinberg DK, Schmidt K, Edwards M, Rombolá E, Perry FA (2022) Stepping stones towards Antarctica: Switch to southern spawning grounds explains an abrupt range shift in krill. *Global Change Biology*, 28, 1359–1375.
- Atkinson A, Siegel V, Pakhomov E, Rothery P (2004) Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature*, 432, 100–103.
- Bachraty C, Legendre P, Desbruyères D (2009) Biogeographic relationships among deep-sea hydrothermal vent faunas at global scale. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 56, 1371–1378.
- Bierne N, Bonhomme F, David P (2003) Habitat preference and the marine-speciation paradox. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270, 1399–1406.
- Blonder B, Morrow CB, Maitner B, Harris DJ, Lamanna C, Violle C, Enquist BJ, Kerkhoff AJ (2018) New approaches for delineating n-dimensional hypervolumes. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 305–319.
- Blowes SA, Supp SR, Antao LH, Bates A, Bruelheide H, Chase JM, Moyes F, Magurran A, McGill B, Myers-Smith IH, Winter M, Bjorkman AD, Bowler DE, Byrnes JEK, Gonzalez A, Hines J, Isbell F, Jones HP, Navarro LM, Thompson PL, Vellend M, Waldock C, Dornelas M (2019) The geography of biodiversity change in marine and terrestrial assemblages. *Science*, 366, 339–345.
- Boetius A (2005) Lost city life. *Science*, 307, 1420–1422.
- Brewer MJ, O’Hara RB, Anderson BJ, Ohlemüller R (2016) Plateau: A new method for ecologically plausible climate envelopes for species distribution modelling. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 1489–1502.
- Briggs JC (1987) Antitropical distribution and evolution in the Indo-West Pacific Ocean. *Systematic Biology*, 36, 237–247.
- Briscoe NJ, Morris SD, Mathewson PD, Buckley LB, Jusup M, Levy O, Maclean IMD, Pincebourde S, Riddell EA, Roberts JA, Schouten R, Sears MW, Kearney MR (2023) Mechanistic forecasts of species responses to climate change: The promise of biophysical ecology. *Global Change Biology*, 29, 1451–1470.
- Brodnicke OB, Meyer HK, Busch K, Xavier JR, Knudsen SW, Møller PR, Hentschel U, Sweet MJ (2023) Deep-sea sponge derived environmental DNA analysis reveals demersal fish biodiversity of a remote Arctic ecosystem. *Environmental DNA*, 5, 1405–1417.
- Broennimann O, Guisan A (2008) Predicting current and future biological invasions: Both native and invaded ranges matter. *Biology Letters*, 4, 585–589.
- Broennimann O, Treier UA, Muller-Scharer H, Thuiller W, Peterson AT, Guisan A (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, 10, 701–709.
- Brown JL, Carnaval AC (2019) A tale of two niches: Methods, concepts, and evolution. *Frontiers of Biogeography*, 11, e44158.
- Bryan-Brown DN, Brown CJ, Hughes JM, Connolly RM (2017) Patterns and trends in marine population connectivity research. *Marine Ecology Progress Series*, 585, 243–256.
- Cao L, Halpern BS, Troell M, Short R, Zeng C, Jiang ZY, Liu Y, Zou CX, Liu CY, Liu SR, Liu XW, Cheung WWL, Cottrell RS, DeClerck F, Gelcich S, Gephart JA, Godo-Solo D, Kaul JI, Micheli F, Naylor RL, Payne HJ, Selig ER, Sumaila UR, Tigchelaar M (2023) Vulnerability of blue foods to human-induced environmental change. *Nature Sustainability*, 6, 1186–1198.
- Cao L, Naylor R, Henriksson P, Leadbitter D, Metian M, Troell M, Zhang WB (2015) China’s aquaculture and the world’s wild fisheries. *Science*, 347, 133–135.
- Casey SP, Hall HJ, Stanley HF, Vincent AC (2004) The origin and evolution of seahorses (genus *Hippocampus*): A phylogenetic study using the cytochrome *b* gene of mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and*

- Evolution, 30, 261–272.
- Chan FT, Stanislawczyk K, Sneekes AC, Dvoretzky A, Gollasch S, Minchin D, David M, Jelmert A, Albrechtsen J, Bailey SA (2018) Climate change opens new frontiers for marine species in the Arctic: Current trends and invasion risks. *Global Change Biology*, 25, 25–38.
- Chase J, Myers J (2011) Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2351–2363.
- Chen B, Yu WW, Chen GC, Zheng XQ, Huang HP, Hu WJ, Ma ZY (2019) Coastal wetland restoration: An overview. *Journal of Applied Oceanography*, 38, 464–473. (in Chinese with English abstract) [陈彬, 俞炜炜, 陈光程, 郑新庆, 黄海萍, 胡文佳, 马志远 (2019) 滨海湿地生态修复若干问题探讨. *应用海洋学学报*, 38, 464–473.]
- Chen MH, Huang YY, Huang BY, Hsieh HJ, Lee JN, Neo ML, Fukami H, Chen CA (2022) Historical connectivity and demography of the ferocious reef crab, *Eriphia ferox* (Crustacea: Eriphiidae), demonstrate that Taoyuan algal reef is an essential population source along the East Taiwan Strait. *Frontiers in Marine Science*, 8, 799989.
- Chen SQ, Cai ZF, Shen J, Wu ZJ, Chen YZ, Wang DR (2021) Restoration effect and influencing factors of seagrass bed in Gaolong Bay, Hainan. *Journal of Applied Oceanography*, 40, 65–73. (in Chinese with English abstract) [陈石泉, 蔡泽富, 沈捷, 吴钟解, 陈益忠, 王道儒 (2021) 海南高隆湾海草床修复成效及影响因素. *应用海洋学学报*, 40, 65–73.]
- Chen WT, Ficetola GF (2018) Conditionally autoregressive models improve occupancy analyses of autocorrelated data: An example with environmental DNA. *Molecular Ecology Resources*, 19, 163–175.
- Chen YL, Jiang ZY, Fan P, Ericson PGP, Song G, Luo X, Lei FM, Qu YH (2022) The combination of genomic offset and niche modelling provides insights into climate change-driven vulnerability. *Nature Communications*, 13, 4821.
- Chen YQ, Qiu XZ, Qu LH, Zeng LM, Qi YZ, Zheng L (1999) Analysis of molecular geographical markers on toxic *Alexandrium tamarense* in the South China Sea. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 30, 45–51. (in Chinese with English abstract) [陈月琴, 邱小忠, 屈良鹤, 曾陇梅, 齐雨藻, 郑磊 (1999) 南海有毒塔玛亚历山大藻的分子地理标记分析. *海洋与湖沼*, 30, 45–51.]
- Chen YT, Liu ZX, Régnière J, Vasseur L, Lin J, Huang SG, Ke FS, Chen SP, Li JY, Huang JL, Gurr GM, You MS, You SJ (2021) Large-scale genome-wide study reveals climate adaptive variability in a cosmopolitan pest. *Nature Communications*, 12, 7206.
- Chen YY, Gao YC, Huang XN, Li SG, Zhan AB (2021) Local environment-driven adaptive evolution in a marine invasive ascidian (*Molgula manhattensis*). *Ecology and Evolution*, 11, 4252–4266.
- Chen YY, Gao YC, Huang XN, Li SG, Zhang ZX, Zhan AB (2024) Incorporating adaptive genomic variation into predictive models for invasion risk assessment. *Environmental Science and Ecotechnology*, 18, 100299.
- Chen YY, Ni P, Fu RY, Murphy KJ, Wyeth RC, Bishop CD, Huang XN, Li SG, Zhan AB (2022) (Epi)genomic adaptation driven by fine geographical scale environmental heterogeneity after recent biological invasions. *Ecological Application*, 31, e2772.
- Chen YY, Shenkar N, Ni P, Lin YP, Li SG, Zhan AB (2018) Rapid microevolution during recent range expansion to harsh environments. *BMC Evolutionary Biology*, 18, 187.
- Chen ZZ, Xu SN, Lin ZJ, Huang ZR, Zhong ZH (2009) Ecopath model and its implication in modelling the effects of spatial closure in the Beibu Gulf ecosystem. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 48(4), 89–94. (in Chinese with English abstract) [陈作志, 徐姗姗, 林昭进, 黄梓荣, 钟智辉 (2009) 北部湾生态通道模型和保护区效应的模拟. *中山大学学报(自然科学版)*, 48(4), 89–94.]
- Cheng J, Sha ZL (2017) Cryptic diversity in the Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* (Crustacea: Squillidae): Allopatric diversification, secondary contact and hybridization. *Scientific Reports*, 7, 1972.
- Cheng J, Zhang LW, Hui M, Li Y, Sha ZL (2022) Insights into adaptive divergence of Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* inferred from comparative analyses of full-length transcriptomes. *Frontiers in Marine Science*, 9, 975686.
- Cheng J, Zhang ZX, Li YL, Zhang LW, Hui M, Sha ZL (2024) Rolling with the punches: Organism–environment interactions shape spatial pattern of adaptive differentiation in the widespread mantis shrimp *Oratosquilla oratoria*. *Science of the Total Environment*, 917, 170244.
- Chevallier A, Broitman BR, Barahona N, Vicencio-Estay C, Hui FK, Inchausti P, Stotz WB (2021) Diversity of small-scale fisheries in Chile: Environmental patterns and biogeography can inform fisheries management. *Environmental Science and Policy*, 124, 33–44.
- Colléter M, Valls A, Guitton J, Gascuel D, Pauly D, Christensen V (2015) Global overview of the applications of the Ecopath with Ecosim modeling approach using the EcoBase models repository. *Ecological Modelling*, 302, 42–53.
- Collins C, Bresnan E, Brown L, Falconer L, Guildler J, Jones L, Kennerley A, Malham S, Murray A, Stanley M (2020) Impacts of climate change on aquaculture. *Marine Climate Change Impacts Partnership Science Review*, 482–520.
- Collins RA, Wangensteen OS, O’Gorman EJ, Mariani S, Sims DW, Genner MJ (2018) Persistence of environmental DNA in marine systems. *Communications Biology*, 1, 185.
- Colwell RK, Rangel TF (2009) Hutchinson’s duality: The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 19651–19658.

- Costello MJ, Tsai P, Wong PS, Cheung AKL, Basher Z, Chaudhary C (2017) Marine biogeographic realms and species endemism. *Nature Communications*, 8, 1057.
- Dana JD (1853a) On the question whether temperature determines the distribution of marine species of animals in depth. *American Journal of Science and Arts*, 15, 204–207.
- Dana JD (1853b) On the isothermal oceanic chart: Illustrating the geographical distribution of marine animals. *American Journal of Science and Arts*, 16, 314–327.
- Di Marco M, Pacifici M, Maiorano L, Rondinini C (2021) Drivers of change in the realised climatic niche of terrestrial mammals. *Ecography*, 44, 1180–1190.
- Donelson JM, Sunday JM, Figueira WF, Gaitan-Espitia JD, Hobday AJ, Johnson CR, Leis JM, Ling SD, Marshall D, Pandolfi JM, Pecl G, Rodgers GG, Booth DJ, Munday PL (2019) Understanding interactions between plasticity, adaptation and range shifts in response to marine environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 374, 20180186.
- Dong YW (2023) Roles of multi-level temperature-adaptive responses and microhabitat variation in establishing distributions of intertidal species. *Journal of Experimental Biology*, 226, jeb245745.
- Dong YW, Liao ML, Han GD, Somero GN (2022) An integrated, multi-level analysis of thermal effects on intertidal molluscs for understanding species distribution patterns. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 97, 554–581.
- Dong YW, Wang HS, Han GD, Ke CH, Zhan X, Nakano T, Williams GA (2012) The impact of Yangtze River discharge, ocean currents and historical events on the biogeographic pattern of *Cellana toreuma* along the China coast. *PLoS ONE*, 7, e36178.
- Du JG, Ding LK, Su SK, Hu WJ, Wang YY, Loh KH, Yang SY, Chen MR, Roeroe KA, Songpoy S, Liu ZH, Chen B (2022) Setting conservation priorities for marine sharks in China and the Association of Southeast Asian Nations (ASEAN) seas: What are the benefits of a 30% conservation target? *Frontiers in Marine Science*, 9, 933291.
- Einum S, Burton T (2023) Divergence in rates of phenotypic plasticity among ectotherms. *Ecology Letters*, 26, 147–156.
- Eirin-Lopez JM, Putnam HM (2019) Marine environmental epigenetics. *Annual Review of Marine Science*, 11, 335–368.
- Fan HZ, Huang MP, Chen YH, Zhou WL, Hu YB, Wei FF (2023) Conservation priorities for global marine biodiversity across multiple dimensions. *National Science Review*, 10, nwac241.
- Feng D, Qiu JW, Hu Y, Peckmann J, Guan HX, Tong HP, Chen C, Chen JX, Gong SG, Li N, Chen DF (2018) Cold seep systems in the South China Sea: An overview. *Journal of Asian Earth Sciences*, 168, 3–16.
- Feng WX, Loughheed SC (2023) Integrating eDNA and citizen science observations to model distribution of a temperate freshwater turtle near its northern range limit. *PeerJ*, 11, e15120.
- Feng X, Park DS, Walker C, Peterson AT, Merow C, Papes M (2019) A checklist for maximizing reproducibility of ecological niche models. *Nature Ecology and Evolution*, 3, 1382–1395.
- Fitzpatrick MC, Keller SR (2015) Ecological genomics meets community-level modelling of biodiversity: Mapping the genomic landscape of current and future environmental adaptation. *Ecology Letters*, 18, 1–16.
- Flores H, Veyssi re G, Castellani G, Wilkinson J, Hoppmann M, Karcher M, Valcic L, Cornils A, Geoffroy M, Nicolaus M, Niehoff B, Priou P, Schmidt K, Stroeve J (2023) Sea-ice decline could keep zooplankton deeper for longer. *Nature Climate Change*, 13, 1122–1130.
- Foden WB, Young BE, Ak akaya HR, Garcia RA, Hoffmann AA, Stein BA, Thomas CD, Wheatley CJ, Bickford D, Carr JA, Hole DG, Martin TG, Pacifici M, Pearce-Higgins JW, Platts PJ, Visconti P, Watson JEM, Huntley B (2018) Climate change vulnerability assessment of species. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 10, e551.
- Fordham DA, Ak akaya HR, Brook BW, Rodr guez A, Alves PC, Civantos E, Ara jo MB (2013) Adapted conservation measures are required to save the Iberian lynx in a changing climate. *Nature Climate Change*, 3, 899–903.
- Foster SJ, Vincent ACJ (2004) Life history and ecology of seahorses: Implications for conservation and management. *Journal of Fish Biology*, 65, 1–61.
- Freer J, Daase M, Tarling G (2021) Modelling the biogeographic boundary shift of *Calanus finmarchicus* reveals drivers of Arctic Atlantification by subarctic zooplankton. *Global Change Biology*, 28, 429–440.
- Gamliel I, Buba Y, Guy-Haim T, Garval T, Willette D, Rilov G, Belmaker J (2020) Incorporating physiology into species distribution models moderates the projected impact of warming on selected Mediterranean marine species. *Ecography*, 43, 1090–1106.
- Gao YC, Chen YY, Li SG, Huang XN, Hu JT, Bock DG, MacIsaac, HJ, Zhan AB (2022) Complementary genomic and epigenomic adaptation to environmental heterogeneity. *Molecular Ecology*, 31, 3598–3612.
- Gong SP, Gao YC, Duan HR, Ge Y, Wei YF (2023) Incorporating physiological data into species distribution models to predict the potential distribution range of the red-eared slider in China. *Ecological Indicators*, 154, 110749.
- Gong YY, Yang YQ, Wang ZW, Ye GQ, Zeng JN, Hu WJ (2023) Siting MPAs for multiple protecting purposes by co-consideration of ecological importance and anthropogenic impacts. *Journal of Environmental Management*, 337, 117718.
- Gougherty AV, Keller SR, Fitzpatrick MC (2021)

- Maladaptation, migration and extirpation fuel climate change risk in a forest tree species. *Nature Climate Change*, 11, 166–171.
- Gu H, Zeng N, Liu T, Yang W, Müller A, Krock B (2013) Morphology, toxicity, and phylogeny of *Alexandrium* (Dinophyceae) species along the coast of China. *Harmful Algae*, 27, 68–81.
- Guisan A, Petitpierre B, Broennimann O, Daehler C, Kueffer C (2014) Unifying niche shift studies: Insights from biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 29, 260–269.
- Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8, 993–1009.
- Guisan A, Thuiller W, Zimmermann NE (2017) *Habitat suitability and distribution models: With applications in R*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- He LJ, Mukai T, Chu KH, Ma Q, Zhang J (2015) Biogeographical role of the Kuroshio Current in the amphibious mudskipper *Periophthalmus modestus* indicated by mitochondrial DNA data. *Scientific Reports*, 5, 15645.
- He LJ, Zhang AB, Weese D, Li SF, Li JS, Zhang J (2014) Demographic response of cutlassfish (*Trichiurus japonicus* and *T. nanhaiensis*) to fluctuating palaeo-climate and regional oceanographic conditions in the China seas. *Scientific Reports*, 4, 6380.
- He SX, Zhang D, Wu FX, Wang XY, Hu WJ, Liang SS, Du JG, Yu WW, Chen B (2022) Identification of potential ecological corridors for *Sousa chinensis* in Xiamen Bay and assessment of anthropogenic disturbance. *Acta Ecologica Sinica*, 42, 8555–8567. (in Chinese with English abstract) [何思璇, 张典, 吴福星, 王先艳, 胡文佳, 梁姗姗, 杜建国, 俞炜炜, 陈彬 (2022) 厦门湾中华白海豚潜在生态廊道识别及人类活动干扰评估. *生态学报*, 42, 8555–8567.]
- He X, Xu T, Chen C, Liu X, Li YX, Zhong ZY, Gu XY, Lin YT, Lan Y, Yan GY, Sun YN, Qiu JW, Qian PY, Sun J (2023) Same (sea) bed different dreams: Biological community structure of the Haima seep reveals distinct biogeographic affinities. *The Innovation Geoscience*, 1, 100019.
- He YL, Zhao LX, Liu SH, Zhao X, Wang YT, Jiang XS (2022) Delineation of estuarine ecological corridors using the MaxEnt model to protect marine fishery biodiversity. *Frontiers in Marine Science*, 9, 966621.
- Herbert-Read JE, Thornton A, Amon DJ, Birchenough SNR, Côté IM, Dias MP, Godley BJ, Keith SA, McKinley E, Peck LS, Calado R, Defeo O, Degraer S, Johnston EL, Kaartokallio H, Macreadie PI, Metaxas A, Muthumbi AWN, Obura DO, Paterson DM, Piola AR, Richardson AJ, Schloss IR, Snelgrove PVR, Stewart BD, Thompson PM, Watson GJ, Worthington TA, Yasuhara M, Sutherland WJ (2022) A global horizon scan of issues impacting marine and coastal biodiversity conservation. *Nature Ecology and Evolution*, 6, 1262–1270.
- Hilty J, Worboys GL, Keeley A, Woodley S, Lausche B, Locke H, Carr M, Pulsford I, Pittock J, White JW, Theobald DM, Levine J, Reuling M, Watson JEM, Ament R, Tabor GM, Groves C (2020) *Guidelines for Conserving Connectivity Through Ecological Networks and Corridors*. IUCN, Gland, Switzerland.
- Hindell M, Reisinger RR, Ropert-Coudert Y, Hückstädt LA, Trathan PN, Bornemann H, Charrassin J, Chown SL, Costa DP, Danis B, Lea M, Thompson D, Torres LG, Van de Putte AP, Alderman R, Andrews-Goff V, Arthur B, Ballard G, Bengtson J, Bester MN, Blix AS, Boehme L, Bost C, Boveng P, Cleeland J, Constantine R, Corney S, Crawford RJM, Rosa LD, De Bruyn PJN, Delord K, Descamps S, Double M, Emmerson L, Fedak M, Friedlaender A, Gales N, Goebel ME, Goetz KT, Guinet C, Goldsworthy SD, Harcourt R, Hinke JT, Jerosch K, Kato A, Kerry KR, Kirkwood R, Kooyman GL, Kovacs KM, Lawton K, Lowther AD, Lydersen C, Lyver PO'B, Makhado AB, Márquez MEI, McDonald BI, McMahon CR, Muelbert M, Nachtsheim D, Nicholls KW, Nordøy ES, Olmastroni S, Phillips RA, Pistorius P, Plötz J, Pütz K, Ratcliffe N, Ryan PG, Santos M, Southwell C, Staniland I, Takahashi A, Tarroux A, Trivelpiece W, Wakefield E, Weimerskirch H, Wienecke B, Xavier JC, Wotherspoon S, Jonsen ID, Raymond B (2020) Tracking of marine predators to protect Southern Ocean ecosystems. *Nature*, 580, 87–92.
- Holt RD (2009) Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 19659–19665.
- Hu JT, Askary AM, Thurman TJ, Spiller DA, Palmer TM, Pringle RM, Barrett RDH (2019) The epigenetic signature of colonizing new environments in *Anolis* lizards. *Molecular Biology and Evolution*, 36, 2165–2170.
- Hu LS, Dong YW (2022) Northward shift of a biogeographical barrier on China's coast. *Diversity and Distributions*, 28, 318–330.
- Hu WJ, Du JG, Su SK, Tan HJ, Yang W, Ding LK, Dong P, Yu WW, Zheng XQ, Chen B (2022) Effects of climate change in the seas of China: Predicted changes in the distribution of fish species and diversity. *Ecological Indicators*, 134, 108489.
- Hu WJ, Zhang D, Chen B, Liu XM, Ye XM, Jiang QT, Zheng XQ, Du JG, Chen SQ (2021) Mapping the seagrass conservation and restoration priorities: Coupling habitat suitability and anthropogenic pressures. *Ecological Indicators*, 129, 107960.
- Hu ZM, Zhang QS, Zhang J, Kass JM, Mammola S, Fresia P, Draisma SGA, Assis J, Jueterbock A, Yokota M, Zhang Z (2021) Intraspecific genetic variation matters when predicting seagrass distribution under climate change. *Molecular Ecology*, 30, 3840–3855.
- Huang XW, Wang W, Dong YW (2015) Complex ecology of

- China's seawall. *Science*, 347, 1079.
- Huang Y, Liu G, Chen X (2014) Molecular phylogeography and population genetic structure of the planktonic copepod *Calanus sinicus* Brodsky in the coastal waters of China. *Acta Oceanologica Sinica*, 33, 74–84.
- Huang ZG, Cai RX (1961) Study on the ecology of attached organisms in Xiamen Harbor. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, 8, 220–250. (in Chinese with English abstract) [黄宗国, 蔡如星 (1961) 厦门港附着生物生态的研究. *厦门大学学报(自然科学版)*, 8, 220–250.]
- Jiang CP, Pauly D, Wang WQ, Du JG, Cheng JH, Wang M (2023) A preliminary model of the mangrove ecosystem of Dongzhagang Bay, Hainan, (China) based on Ecopath and Ecospace. *Frontiers in Marine Science*, 10, 1277226.
- Jiang H (2008) Simulations on the East China Sea Fishery Ecosystem and Marine Protected Area Scenarios. PhD dissertation, East China Normal University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [江红 (2008) 东海渔业生态系统及其保护区情景模拟分析. 博士学位论文, 华东师范大学, 上海.]
- Jones J, Gille S, Goosse H, Abram NJ, Canziani PO, Charman DJ, Clem KR, Crosta X, de Lavergne C, Eisenman I, England MH, Fogt RL, Frankcombe LM, Marshall GJ, Masson-Delmotte V, Morrison AK, Orsi AJ, Raphael MN, Renwick JA, Schneider DP, Simpkins GR, Steig EJ, Stenni B, Swingedouw D, Vance TR (2016) Assessing recent trends in high-latitude southern hemisphere surface climate. *Nature Climate Change*, 6, 917–926.
- Kearney M, Porter W (2009) Mechanistic niche modelling: Combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, 12, 334–350.
- Kraan C, Aarts G, Piersma T, Dormann CF (2013) Temporal variability of ecological niches: A study on intertidal macrobenthic fauna. *Oikos*, 122, 754–760.
- Kwan YH, Mestre NC, Zhang DS, Zhang LL, Qian PY, Sun J (2023) Metal ecotoxicology: An essential component in environmental impact assessment of deep-sea mining. *The Innovation Geoscience*, 1, 100004.
- Lannuzel D, Tedesco L, van Leeuwe M, Campbell K, Flores H, Delille B, Miller L, Stefels J, Assmy P, Bowman J, Brown K, Castellani G, Chierici M, Crabeck O, Damm E, Else B, Fransson A, Fripiat F, Geilfus N, Jacques C, Jones E, Kaartokallio H, Kotovitch M, Meiners K, Moreau S, Nomura D, Peeken I, Rintala J, Steiner N, Tison J, Vancoppenolle M, Van der Linden F, Vichi M, Wongpan P (2020) The future of Arctic sea-ice biogeochemistry and ice-associated ecosystems. *Nature Climate Change*, 10, 983–992.
- Lenoir J, Bertrand R, Comte L, Bourgeaud L, Hattab T, Murienne J, Grenouillet G (2020) Species better track climate warming in the oceans than on land. *Nature Ecology and Evolution*, 4, 1044–1059.
- Li B, Liao CH, Zhang XD, Chen HL, Wang Q, Chen ZY, Gan XJ, Wu JH, Zhao B, Ma ZJ, Cheng XL, Jiang LF, Chen JK (2009) *Spartina alterniflora* invasions in the Yangtze River estuary, China: An overview of current status and ecosystem effects. *Ecological Engineering*, 35, 511–520.
- Li CY, Olave M, Hou YL, Qin G, Schneider RF, Gao ZX, Tu XL, Wang X, Qi FR, Nater A, Kautt AF, Wan SM, Zhang YH, Liu YL, Zhang HX, Zhang B, Zhang H, Qu M, Liu SS, Chen ZY, Zhong J, Zhang H, Meng LF, Wang K, Yin JP, Huang LM, Venkatesh B, Meyer A, Lu XM, Lin Q (2021) Genome sequences reveal global dispersal routes and suggest convergent genetic adaptations in seahorse evolution. *Nature Communications*, 12, 1094.
- Li JT, Li LJ, Xing YK, Wang LL, Zhu YG, Kang B (2023) Predicted increased distribution of non-native red drum in China's coastal waters under climate change. *Aquatic Invasions*, 18, 385–400.
- Li N, Yu SX, Wang YC, Li JL, Li FC, Qin S (2016) Diversity of phototrophic phytoplankton in Northern South China Sea indicated by *rbcL* analysis. *Journal of Applied Phycology*, 28, 773–781.
- Li YZ, Sun M, Ren YP, Chen Y (2020) The implication of systematic conservation planning on China's marine protected area planning system. *Marine Exploitation and Management*, 37(2), 41–47. (in Chinese with English abstract) [李韵洲, 孙铭, 任一平, 陈勇 (2020) 系统保护规划方法对我国构建海洋保护地选划布局体系的启示. *海洋开发与管理*, 37(2), 41–47.]
- Li YZ, Zhang CL, Xue Y, Xu BD, Sun M, Ren YP, Chen Y (2019) Developing a marine protected area network with multiple objectives in China. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 29, 952–963.
- Liao ML, Li GY, Wang J, Marshall DJ, Hui TY, Ma SY, Zhang YM, Helmuth B, Dong YW (2021) Physiological determinants of biogeography: The importance of metabolic depression to heat tolerance. *Global Change Biology*, 27, 2561–2579.
- Lin S, Zhao L, Feng J (2022) Predicted changes in the distribution of Antarctic krill in the Cosmonaut Sea under future climate change scenarios. *Ecological Indicators*, 142, 109234.
- Lin YP, Gao ZX, Zhan A (2015) Introduction and use of non-native species for aquaculture in China: Status, risks and management solutions. *Reviews in Aquaculture*, 7, 28–58.
- Liu CL, Comte L, Xian WW, Chen YF, Olden JD (2019) Current and projected future risks of freshwater fish invasions in China. *Ecography*, 42, 2074–2083.
- Liu CL, He DK, Chen YF, Olden JD (2017) Species invasions threaten the antiquity of China's freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions*, 23, 556–566.
- Liu CL, Wolter C, Courchamp F, Roura-Pascual N, Jeschke JM (2022) Biological invasions reveal how niche change affects the transferability of species distribution models. *Ecology*,

- 103, e3719.
- Liu CL, Wolter C, Xian WW, Jeschke JM (2020a) Most invasive species largely conserve their climatic niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 117, 23643–23651.
- Liu CL, Wolter C, Xian WW, Jeschke JM (2020b) Species distribution models have limited spatial transferability for invasive species. *Ecology Letters*, 23, 1682–1692.
- Liu JG, Ouyang ZY, Pimm SL, Raven PH, Wang XK, Miao H, Han NY (2003) Protecting China's biodiversity. *Science*, 300, 1240–1241.
- Liu JX, Tataronov A, Beacham T, Gorbachev V, Wildes S, Avise JC (2011) Effects of Pleistocene climatic fluctuations on the phylogeographic and demographic histories of Pacific Herring (*Clupea pallasii*). *Molecular Ecology*, 20, 3879–3893.
- Liu RY (1960) Bohai, Yellow Sea, East Sea Fishing Chart, 1958–1959, II, Oceanographic Atlas (Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences). Science Press, Beijing. (in Chinese) [刘瑞玉 (1960) 渤、黄、东海渔捞海图, 1958–1959, II, 海洋学图集(中国科学院海洋研究所). 科学出版社, 北京.]
- Long LJ, Huang H, Yu ZN, Li J, Yin H, Zhang YY, Zhang YH, Yang FF, Yang J, Wang XX, Dong JD, Huang W, He MX, Zhang B, Wei ZL (2019) Key technologies and application demonstration for reconstruction and ecological restoration of reefs and reefs in the South China Sea. South China Sea Institute of Oceanography, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [龙丽娟, 黄晖, 喻子牛, 李洁, 尹浩, 张浴阳, 张跃环, 杨芳芳, 杨键, 王晓雪, 董俊德, 黄文, 何毛贤, 张博, 韦章良 (2019) 南海岛礁珊瑚礁再造与生态修复关键技术及应用示范. 中国科学院南海海洋研究所, 广州.]
- Lourie SA, Green DM, Vincent ACJ (2005) Dispersal, habitat differences, and comparative phylogeography of Southeast Asian seahorses (Syngnathidae: *Hippocampus*). *Molecular Ecology*, 14, 1073–1094.
- Lourie SA, Vincent ACJ (2004) Using biogeography to help set priorities in marine conservation. *Conservation Biology*, 18, 1004–1020.
- Lu JY, Chen YJ, Wang ZH, Zhao F, Zhong YS, Zeng C, Cao L (2023) Larval dispersal modeling reveals low connectivity among national marine protected areas in the Yellow and East China seas. *Biology*, 12, 396.
- Luan QS, Kang YD, Wang J (2020) Long-term changes within the phytoplankton community in the Yellow Sea (1985–2015). *Journal of Fishery Sciences of China*, 27(1), 1–11. (in Chinese with English abstract) [栾青杉, 康元德, 王俊 (2020) 黄海浮游植物群落的长期变化(1985–2015). 中国水产科学, 27(1), 1–11.]
- Lunina AA, Vereshchaka AL (2014) Distribution of hydrothermal alvinocaridid shrimps: Effect of geomorphology and specialization to extreme biotopes. *PLoS ONE*, 9, e92802.
- Ma CY, Zhu XL, Liao ML, Dong SL, Dong YW (2021) Heat sensitivity of mariculture species in China. *ICES Journal of Marine Science*, 78, 2922–2930.
- Mantyka-Pringle CS, Martin TG, Moffatt DB, Linke S, Rhodes JR (2014) Understanding and predicting the combined effects of climate change and land-use change on freshwater macroinvertebrates and fish. *Journal of Applied Ecology*, 51, 572–581.
- Margules CR, Pressey RL (2000) Systematic conservation planning. *Nature*, 405, 243–253.
- Marwayana ON, Gold Z, Meyer CP, Barber PH (2022) Environmental DNA in a global biodiversity hotspot: Lessons from coral reef fish diversity across the Indonesian archipelago. *Environmental DNA*, 4, 222–238.
- McGinty N, Barton AD, Finkel ZV, Johns DG, Irwin AJ (2021) Niche conservation in copepods between ocean basins. *Ecography*, 44, 1653–1664.
- Medley KA, Westby KM, Jenkins DG (2019) Rapid local adaptation to northern winters in the invasive Asian tiger mosquito *Aedes albopictus*: A moving target. *Journal of Applied Ecology*, 56, 2518–2527.
- Melo-Merino SM, Reyes-Bonilla H, Lira-Noriega A (2020) Ecological niche models and species distribution models in marine environments: A literature review and spatial analysis of evidence. *Ecological Modelling*, 415, 108837.
- Momigliano P, Jokinen H, Fraimout A, Florin A, Norkko A, Merilä J (2017) Extraordinarily rapid speciation in a marine fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 114, 6074–6079.
- Morgan R, Andreassen AH, Åsheim ER, Finnøen MH, Dresler G, Brembu T, Loh A, Miest JJ, Jutfelt F (2022) Reduced physiological plasticity in a fish adapted to stable temperatures. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 119, e2201919119.
- Mouquet N, Lagadeuc Y, Devictor V, Doyen L, Duputié A, Eveillard D, Faure D, Garnier E, Gimenez O, Huneman P, Jabot F, Jarne P, Joly D, Julliard R, Kéfi S, Kergoat GJ, Lavelle S, Le Gall L, Meslin L, Morand S, Morin X, Morlon H, Pinay G, Pradel R, Schurr FM, Thuiller W, Loreau M, Cadotte M (2015) Predictive ecology in a changing world. *Journal of Applied Ecology*, 52, 1293–1310.
- Muha TP, Rodríguez-Rey M, Rolla M, Tricarico E (2017) Using environmental DNA to improve species distribution models for freshwater invaders. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5, 158.
- Naylor RL, Kishore A, Sumaila UR, Issifu I, Hunter BP, Belton B, Bush SR, Cao L, Gelcich S, Gephart JA, Golden CD, Jonell M, Koehn JZ, Little DC, Thilsted SH, Tigchelaar M, Crona B (2021) Blue food demand across geographic and temporal scales. *Nature Communications*, 12, 5413.
- Ni G, Kern E, Dong YW, Li Q, Park JK (2017) More than meets the eye: The barrier effect of the Yangtze River

- outflow. *Molecular Ecology*, 26, 4591–4602.
- Ni G, Li Q, Kong LF, Yu H (2014) Comparative phylogeography in marginal seas of the northwestern Pacific. *Molecular Ecology*, 23, 534–548.
- Ni P, Murphy KJ, Wyeth RC, Bishop CD, Li SG, Zhan A (2019) Significant population methylation divergence and local environmental influence in an invasive ascidian *Ciona intestinalis* at fine geographical scales. *Marine Biology*, 166, 143.
- Norberg A, Abrego N, Blanchet FG, Adler FR, Anderson BJ, Anttila JV, Araújo MB, Dallas TA, Dunson DB, Elith J, Foster SD, Fox R, Franklin J, Godsoe WK, Guisan A, O'Hara B, Hill NA, Holt RD, Hui FK, Husby M, Kålås JA, Lehtikoinen A, Luoto M, Mod HK, Newell G, Renner IW, Roslin T, Soininen J, Thuiller W, Vanhatalo JP, Warton DI, White MD, Zimmermann NE, Gravel D, Ovaskainen O (2019) A comprehensive evaluation of predictive performance of 33 species distribution models at species and community levels. *Ecological Monographs*, 89, e01370.
- Ovaskainen O, Abrego N (2020) Joint Species Distribution Modelling: With Applications in R. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ovaskainen O, Tikhonov G, Norberg A, Guillaume Blanchet F, Duan L, Dunson D, Roslin T, Abrego N (2017) How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. *Ecology Letters*, 20, 561–576.
- Parravicini V, Azzurro E, Kulbicki M, Belmaker J (2015) Niche shift can impair the ability to predict invasion risk in the marine realm: An illustration using Mediterranean fish invaders. *Ecology Letters*, 18, 246–253.
- Pearman PB, Guisan A, Broennimann O, Randin CF (2008) Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 149–158.
- Peterson AT (2011) Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38, 817–827.
- Peterson AT, Cobos M, Jiménez-García D (2018) Major challenges for correlational ecological niche model projections to future climate conditions. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1429, 66–77.
- Peterson AT, Papeş M, Soberón J (2015) Mechanistic and correlative models of ecological niches. *European Journal of Ecology*, 1, 28–38.
- Petitpierre B, Kueffer C, Broennimann O, Randin C, Daehler C, Guisan A (2012) Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders. *Science*, 335, 1344–1348.
- Pinsky ML, Selden RL, Kitchel ZJ (2020) Climate-driven shifts in marine species ranges: Scaling from organisms to communities. *Annual Review of Marine Science*, 12, 153–179.
- Pitcher TJ, Watson R, Haggan N, Guénette S, Kennish R, Sumaila UR, Cook D, Wilson K, Leung A (2000) Marine reserves and the restoration of fisheries and marine ecosystems in the South China Sea. *Bulletin of Marine Science*, 66, 543–566.
- Pulliam HR (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3, 349–361.
- Queirós AM, Talbot E, Beaumont NJ, Somerfield PJ, Kay S, Pascoe C, Dedman S, Fernandes JA, Jueterbock A, Miller PI, Saille SF, Sará G, Carr LM, Austen MC, Widdicombe S, Rilov G, Levin LA, Hull SC, Walmsley SF, Aonghusa CN (2021) Bright spots as climate-smart marine spatial planning tools for conservation and blue growth. *Global Change Biology*, 27, 5514–5531.
- Reid G, Gurney-Smith H, Marcogliese DJ, Knowler D, Benfey T, Garber AF, Forster I, Chopin T, Brewer-Dalton K, Moccia R, Flaherty M, Smith C, Silva SD (2019) Climate change and aquaculture: Considering biological response and resources. *Aquaculture Environment Interactions*, 11, 569–602.
- Ren JS, Jin XS, Yang T, Kooijman SALM, Shan XJ (2020) A dynamic energy budget model for small yellow croaker *Larimichthys polyactis*: Parameterisation and application in its main geographic distribution waters. *Ecological Modelling*, 427, 109051.
- Riaz M, Kuemmerlen M, Wittwer C, Cocchiarraro B, Khaliq I, Pfenninger M, Nowak C (2020) Combining environmental DNA and species distribution modeling to evaluate reintroduction success of a freshwater fish. *Ecological Applications*, 30, e02034.
- Sala E, Mayorga J, Bradley D, Cabral RB, Atwood TB, Auber A, Cheung W, Costello C, Ferretti F, Friedlander AM, Gaines SD, Garilao C, Goodell W, Halpern BS, Hinson A, Kaschner K, Kesner-Reyes K, Leprieur F, McGowan J, Morgan LE, Mouillot D, Palacios-Abrantes J, Possingham HP, Rechberger KD, Worm B, Lubchenco J (2021) Protecting the global ocean for biodiversity, food and climate. *Nature*, 592, 397–402.
- Sigwart JD, Chen C, Thomas EA, Allcock AL, Böhm M, Seddon M (2019) Red Listing can protect deep-sea biodiversity. *Nature Ecology and Evolution*, 3, 1134.
- Smith SJ, Mogensen S, Barry TN, Paccard A, Jamniczky HA, Barrett RDH, Rogers SM (2022) Evolution of thermal physiology alters the projected range of three spine stickleback under climate change. *Molecular Ecology*, 31, 2312–2326.
- Spalding MD, Fox HE, Allen GR, Davidson N, Ferdaña ZA, Finlayson M, Halpern BS, Jorge MA, Lombana A, Lourie SA, Martin KD, McManus E, Molnar J, Recchia CA, Robertson J (2007) Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 57, 573–583.
- Su SK, Du JG, Chen B, Tan HJ, Yang W, Ding LK, Dong P, Yu WW, Hu WJ (2022) Impact of climate change on the potential habitat distributions of eight pelagic fishes in the

- coastal waters of China. *Acta Ecologica Sinica*, 42, 4834–4846. (in Chinese with English abstract) [苏尚柯, 杜建国, 陈彬, 谭红建, 杨雯, 丁丽可, 董鹏, 俞炜炜, 胡文佳 (2022) 气候变化对中国近海8种中上层鱼类潜在生境分布的影响. *生态学报*, 42, 4834–4846.]
- Sun J, Zhou YD, Chen C, Kwan YH, Sun YN, Wang XY, Yang L, Zhang RY, Wei T, Yang Y, Qu LY, Sun CJ, Qian PY (2020) Nearest vent, dearest friend: Biodiversity of Tiansheng vent field reveals cross-ridge similarities in the Indian Ocean. *Royal Society Open Science*, 7, 200110.
- Sun SE, Sha ZL, Wang YR (2018) Phylogenetic position of Alvinocarididae (Crustacea: Decapoda: Caridea): New insights into the origin and evolutionary history of the hydrothermal vent alvinocarid shrimps. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 141, 93–105.
- Sun SE, Sha ZL, Wang YR (2019) Divergence history and hydrothermal vent adaptation of decapod crustaceans: A mitogenomic perspective. *PLoS ONE*, 14, e0224373.
- Talluto MV, Boulangeat I, Ameztegui A, Aubin I, Berteaux D, Butler A, Doyon F, Drever CR, Fortin M, Franceschini T, Liénard J, McKenney D, Solarik KA, Strigul N, Thuiller W, Gravel D (2016) Cross-scale integration of knowledge for predicting species ranges: A metamodelling framework. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 238–249.
- Tarling GA, Ward P, Thorpe SE (2018) Spatial distributions of Southern Ocean mesozooplankton communities have been resilient to long-term surface warming. *Global Change Biology*, 24, 132–142.
- Teske PR (2004) The evolutionary history of seahorses (Syngnathidae: *Hippocampus*): Molecular data suggest a West Pacific origin and two invasions of the Atlantic Ocean. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30, 273–286.
- Teske PR, Hamilton H, Matthee CA, Barker NP (2007) Signatures of seaway closures and founder dispersal in the phylogeny of a circumglobally distributed seahorse lineage. *BMC Evolutionary Biology*, 7, 138.
- Thorson J, Barnett L (2017) Comparing estimates of abundance trends and distribution shifts using single- and multispecies models of fishes and biogenic habitat. *ICES Journal of Marine Science*, 74, 1311–1321.
- Thuiller W, Gueguen M, Renaud J, Karger DN, Zimmermann NE (2019) Uncertainty in ensembles of global biodiversity scenarios. *Nature Communications*, 10, 1446.
- Tseng CK (1933) Notes on the marine algae from Amoy. *The Amoy Marine Biological Bulletin*, 1, 1–86.
- Tseng CK (1936) Studies on the marine Chlorophyceae from Hainan. *The Amoy Marine Biological Bulletin*, 1(5), 129–200.
- Tseng CK, Zhang JF (1958) On the geographical distribution of *Pelvetia siliquosa*. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1, 215–217. (in Chinese with English abstract) [曾呈奎, 张峻甫 (1958) 关于鹿角菜的地理分布. *海洋与湖沼*, 1, 215–217.]
- Tunnicliffe V, McArthur G, McHugh D (1998) A biogeographical perspective of the deep-sea hydrothermal vent fauna. *Advances in Marine Biology*, 34, 355–442.
- Urban MC, Bocedi G, Hendry AP, Mihoub JB, Pe'er G, Singer A, Bridle JR, Crozier LG, Meester LD, Godsoe W, Gonzalez A, Hellmann JJ, Holt RD, Huth A, Johst K, Krug CB, Leadley PW, Palmer SCF, Pantel JH, Schmitz A, Zollner PA, Travis JMJ (2016) Improving the forecast for biodiversity under climate change. *Science*, 353, aad8466.
- Wang CL, Xu SL, Mei WX, Zhang YH, Wang DG (1996) A biological basic character of *Oratosquilla oratoria*. *Journal of Zhejiang College of Fisheries*, 15, 60–62. (in Chinese with English abstract) [王春琳, 徐善良, 梅文骧, 张义浩, 王达根 (1996) 口虾蛄的生物学基本特征. *浙江水产学院学报*, 15, 60–62.]
- Wang J, Cheng ZY, Dong YW (2022) Demographic, physiological and genetic factors linked to the poleward range expansion of the snail *Nerita yoldii* along the shoreline of China. *Molecular Ecology*, 31, 4510–4526.
- Wang J, Tsang LM, Dong YW (2015) Causations of phylogeographic barrier of some rocky shore species along the Chinese coastline. *BMC Evolutionary Biology*, 15, 114.
- Wang SW, Zhang GT, Zhou KL, Sun S (2020) Long-term population variability and reproductive strategy of a northward expanded ctenophore *Pleurobrachia globosa* Moser, 1903 in a temperate bay, China. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 533, 151457.
- Wang W, Wang J, Choi FM, Ding P, Li XX, Han GD, Ding MW, Guo MQ, Huang XW, Duan WX, Cheng ZY, Chen ZY, Hawkins SJ, Jiang YW, Helmuth B, Dong YW (2020) Global warming and artificial shorelines reshape seashore biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 29, 220–231.
- Wang X, Zhang ZX, Mammola S, Ho ALFC, Zhang YH, Qin G, Lin Q (2021) Exploring ecological specialization in pipefish using genomic, morphometric, and ecological evidence. *Diversity and Distributions*, 27, 1393–1406.
- Wang YY, Dong P, Hu WJ, Chen GC, Zhang D, Chen B, Lei GC (2022) Modeling the climate suitability of northernmost mangroves in China under climate change scenarios. *Forests*, 13, 64.
- Wang ZH, Zeng C, Cao L (2023) Mapping the biodiversity conservation gaps in the East China sea. *Journal of Environmental Management*, 336, 117667.
- Warton DI, Blanchet FG, O'Hara RB, Ovaskainen O, Taskinen S, Walker SC, Hui FKC (2015) So many variables: Joint modeling in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 30, 766–779.
- Woodward SP (1851) *A Manual of the Mollusca, or, Rudimentary Treatise of Recent and Fossil Shells*. Biodiversity Heritage Library, London.
- Xiong W, Shen CY, Wu ZX, Lu HS, Yan YR (2017) A brief overview of known introductions of non-native marine and coastal species into China. *Aquatic Invasions*, 12, 109–115.

- Xu JY, Xu ZL, Gao Q (2016) Distribution of dominant zooplankton species along a latitudinal gradient in China sea during spring. *Journal of Ocean University of China*, 15, 502–508.
- Xu KD (2021) Formation and evolution mechanisms of marine biodiversity center in the Indo-Pacific convergence region: Progress and prospects. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 52, 262–273. (in Chinese with English abstract) [徐奎栋 (2021) 印太交汇区海洋生物多样性中心形成演化机制研究进展与展望. *海洋与湖沼*, 52, 262–273.]
- Xu T, Wang Y, Sun J, Chen C, Watanabe HK, Chen JL, Qian PY, Qiu JW (2021) Hidden historical habitat-linked population divergence and contemporary gene flow of a deep-sea patellogastropod limpet. *Molecular Biology and Evolution*, 38, 5640–5654.
- Xu Z, Zhang G, Sun S (2018) Inter-annual variation of the summer zooplankton community in the Chukchi Sea: Spatial heterogeneity during a decade of rapid ice decline. *Polar Biology*, 41, 1827–1843.
- Yang G, Atkinson A, Hill S, Guglielmo L, Granata A, Li CL (2021) Changing circumpolar distributions and isoscapes of Antarctic krill: Indo-Pacific habitat refuges counter long-term degradation of the Atlantic sector. *Limnology and Oceanography*, 66, 272–287.
- Yang G, Atkinson A, Pakhomov E, Hill S, Racault M (2022) Massive circumpolar biomass of Southern Ocean zooplankton: Implications for food web structure, carbon export, and marine spatial planning. *Limnology and Oceanography*, 67, 2516–2530.
- Yang HS, Xu S, Lin CG, Sun JC, Zhang LB (2020) Research progress and prospects of restoration and resource conservation in typical sea areas. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 51, 809–820. (in Chinese with English abstract) [杨红生, 许帅, 林承刚, 孙景春, 张立斌 (2020) 典型海域生境修复与生物资源养护研究进展与展望. *海洋与湖沼*, 51, 809–820.]
- Yang RJ, Cao RY, Gong X, Feng JM (2023) Large shifts of niche and range in the golden apple snail (*Pomacea canaliculata*), an aquatic invasive species. *Ecosphere*, 14, e4391.
- Yang W, Hu WJ, Chen B, Tan HJ, Su SK, Ding LK, Dong P, Yu WW, Du JG (2023) Impact of climate change on potential habitat distribution of Sciaenidae in the coastal waters of China. *Acta Oceanologica Sinica*, 42, 59–71.
- Yates KL, Bouchet PJ, Caley MJ, Mengersen K, Randin CF, Parnell S, Fielding AH, Bamford AJ, Ban S, Barbosa AM, Dormann CF, Elith J, Embling CB, Ervin GN, Fisher R, Gould S, Graf RF, Gregr EJ, Halpin PN, Heikkinen RK, Heinänen S, Jones AR, Krishnakumar PK, Lauria V, Lozano-Montes H, Mannocei L, Mellin C, Mesgaran MB, Moreno-Amat E, Mormede S, Novaczek E, Opper S, Ortuño Crespo G, Peterson AT, Rapacciuolo G, Roberts JJ, Ross RE, Scales KL, Schoeman D, Snelgrove P, Sundblad G, Thuiller W, Torres LG, Verbruggen H, Wang L, Wenger S, Whittingham MJ, Zharikov Y, Zurell D, Sequeira AMM (2018) Outstanding challenges in the transferability of ecological models. *Trends in Ecology and Evolution*, 33, 790–802.
- Yu D, Shen ZY, Chang T, Li S, Liu HZ (2021) Using environmental DNA methods to improve detectability in an endangered sturgeon (*Acipenser sinensis*) monitoring program. *BMC Ecology and Evolution*, 21, 216.
- Yu SE, Dong SL, Zhang ZX, Zhang YY, Sarà G, Wang J, Dong YW (2022) Mapping the potential for offshore aquaculture of salmonids in the Yellow Sea. *Marine Life Science and Technology*, 4, 329–342.
- Yu WW, Ma ZY, Zhang AM, Hu WJ, Chen GC, Liu YP, Chen B (2021) Research progress and hotspot analysis of marine ecological restoration. *Journal of Applied Oceanography*, 40, 100–110. (in Chinese with English abstract) [俞炜炜, 马志远, 张爱梅, 胡文佳, 陈光程, 刘云鹏, 陈彬 (2021) 海洋生态修复研究进展与热点分析. *应用海洋学学报*, 40, 100–110.]
- Zhan AB, Briski E, Bock DG, Ghabooli S, MacIsaac HJ (2015) Ascidiaceans as models for studying invasion success. *Marine Biology*, 162, 2449–2470.
- Zhan AB, MacIsaac HJ, Cristescu M (2010) Invasion genetics of the *Ciona intestinalis* species complex: From regional endemism to global homogeneity. *Molecular Ecology*, 19, 4678–4694.
- Zhang CL, Chen Y, Xu BD, Xue Y, Ren YP (2018) Comparing the prediction of joint species distribution models with respect to characteristics of sampling data. *Ecography*, 41, 1876–1887.
- Zhang CL, Chen Y, Xu BD, Xue Y, Ren YP (2020) Temporal transferability of marine distribution models in a multispecies context. *Ecological Indicators*, 117, 106649.
- Zhang JB (1979) Preliminary analysis of hydromedusae flora in the waters of China. *Journal of Oceanography*, 1, 127–137. (in Chinese with English abstract) [张金标 (1979) 中国海域水螅水母类区系的初步分析. *海洋学报*, 1, 127–137.]
- Zhang R, Song P, Li H, Wang R, Li Y, Miao X, Lin L, Ding S (2022) Spatio-temporal characteristics of demersal fish community in the Chukchi and Northern Bering seas: Significant distributional records and interannual variations in species composition and biodiversity. *Polar Biology*, 45, 259–273.
- Zhang X (1959) Flora of economic molluscs in Yellow Sea and East China Sea, China. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 2, 27–34. (in Chinese with English abstract) [张玺 (1959) 中国黄海和东海经济软体动物的区系. *海洋与湖沼*, 2, 27–34.]
- Zhang X (2022) Predicting global seasonal distributions and population exchange routes of a critically endangered shark. *Biological Conservation*, 275, 109771.
- Zhang X, Vincent ACJ (2019) Conservation prioritization for

- seahorses (*Hippocampus* spp.) at broad spatial scales considering socioeconomic costs. *Biological Conservation*, 235, 79–88.
- Zhang X, Xiang LJ (1936) Study on Edible Mollusks in Jiaozhou Bay and Its Vicinity. National Peiping Research Institute Publishing Course, Beijing. (in Chinese) [张玺, 相里距 (1936) 胶州湾及其附近海产食用软体动物之研究. 国立北平研究院出版社, 北平.]
- Zhang YY, Yu SE, Liao ML, Dong YW (2022) Evaluation and prediction of the effects of extreme high temperatures on sea cucumber (*Apostichopus japonicus*) pond aquaculture in China. *Journal of Fishery Sciences of China*, 29, 408–419. (in Chinese with English abstract) [张宇洋, 于双恩, 廖明玲, 董云伟 (2022) 仿刺参池塘养殖对极端高温的敏感性评估与预测. *中国水产科学*, 29, 408–419.]
- Zhang YY, Yu SE, Wang WL, Yang LE, Lu QQ, Xie CT, Liu T, Dong YW (2023) Temperature sensitivity of marine macroalgae for aquaculture in China. *Aquaculture*, 567, 739262.
- Zhang ZX, Kass JM, Mammola S, Koizumi I, Li XC, Tanaka K, Ikeda K, Suzuki T, Yokota M, Usio N (2021) Lineage-level distribution models lead to more realistic climate change predictions for a threatened crayfish. *Diversity and Distributions*, 27, 684–695.
- Zhang ZX, Mammola S, Xian WW, Zhang H (2020) Modelling the potential impacts of climate change on the distribution of ichthyoplankton in the Yangtze Estuary, China. *Diversity and Distributions*, 26, 126–137.
- Zhang ZX, Xu S, Capinha C, Weterings R, Gao T (2019) Using species distribution model to predict the impact of climate change on the potential distribution of Japanese whiting *Sillago japonica*. *Ecological Indicators*, 104, 333–340.
- Zhao QS, Stephenson F, Lundquist C, Kaschner K, Jayathilake D, Costello MJ (2020) Where marine protected areas would best represent 30% of ocean biodiversity. *Biological Conservation*, 244, 108536.
- Zhao X, Zheng TL, Gao TX, Song N (2023) Whole-genome resequencing reveals genetic diversity and selection signals in warm temperate and subtropical *Sillago sinica* populations. *BMC Genomics*, 24, 547.
- Zhu GP, Giam XL, Armsworth PR, Cho SH, Papeş M (2023) Biodiversity conservation adaptation to climate change: Protecting the actors or the stage. *Ecological Applications*, 33, e2765.
- Zhu SP, Kuo YC (1957) Studies on the genus *Chaetoceros* Ehrenberg from the fishing ground of the mackerel, *Pneumato-Phorus Japonicus* (Houttuyn), off the Shan-tung coast from Chefoo to Weihai. Part I. A systematic study. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1(1), 27–87. (in Chinese with English abstract) [朱树屏, 郭玉洁 (1957) 烟台、威海鲈鱼渔场及其附近海区角毛硅藻属的研究-I.分类的研究. *海洋与湖沼*, 1(1), 27–87.]
- Zhu YD, Wu HL (1965) A preliminary study on zoogeography of gobius in China. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 7, 122–140. (in Chinese with English abstract) [朱元鼎, 伍汉霖 (1965) 中国虾虎鱼类动物地理学的初步研究. *海洋与湖沼*, 7, 122–140.]
- Zhuang HF, Shao F, Zhang C, Xia WC, Wang SQ, Qu FY, Wang ZL, Lu ZC, Zhao LL, Zhang ZH (2023) Spatial-temporal shifting patterns and *in situ* conservation of spotted seal (*Phoca largha*) populations in the Yellow Sea ecoregion. *Integrative Zoology*, 18, 1–12.
- Zong S, Brantschen J, Zhang XW, Albouy C, Valentini A, Zhang H, Altermatt F, Pellissier L (2023) Combining environmental DNA with remote sensing variables to map fish species distributions along a large river. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 1, 1–16.
- Zou RL (1980) Reanalysis of reef-building coral community structure in Xisha Islands. *Journal of Oceanography*, 2(3), 98–110. (in Chinese with English abstract) [邹仁林 (1980) 西沙群岛造礁石珊瑚群落结构的再分析. *海洋学报*, 2(3), 98–110.]

(责任编辑: 徐奎栋 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

<https://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2023453>

附录1 术语表

Appendix 1 Glossary

物种分布模型(species distribution model, SDM): 基于物种分布信息和环境信息, 通过一系列模型算法, 预测物种适宜生境。通常也被称为生态位模型(ecological niche models)或者生境适宜度模型(habitat suitability models) Based on species distribution and environmental data, a series of modeling algorithms are employed to predict suitable habitats for species. This is commonly referred to as ecological niche models or habitat suitability models.

生态位保守性假说(niche conservatism hypothesis): 物种的生态位不会随着时间推移或者空间转换而发生显著变化 The ecological niche of a species does not undergo significant changes over time or spatial transformations.

分布区迁移(range shift): 在气候变化、人类活动等因素驱动下, 生物的分布区发生改变 Under the driving forces of factors such as climate change and human activities, the distribution ranges of organisms undergo changes.

联合物种分布模型(joint species distribution model, JSDM): 以多元的丰度或者出现数据作为响应变量, 将环境梯度分析和种间关系的研究相结合的物种分布模型 Species distribution models that combine environmental gradient analysis with interspecific relationship studies, using diverse abundance or occurrence data as response variables.

系统性保护规划方法(systematic conservation planning): 通过数学算法进行定量分析, 量化保护目标和保护成本, 综合考虑生态保护与开发利用之间的权衡关系, 实现保护区的科学系统选划 Conducting quantitative analysis through mathematical algorithms, quantifying conservation objectives and costs, and comprehensively considering the trade-off between ecological conservation and development, to achieve the scientific and systematic selection of protected areas.

模型可转移性(transferability): 模型在建模数据的环境之外, 新的空间或者时间中的预测能力 The model's predictive capability extends beyond the environmental context of the modeling data, into new spatial or temporal domains.

生态廊道(ecological corridors): 为保持或恢复有效的生态连通性, 长期治理和管理、明确界定的地理空间 To maintain or restore effective ecological connectivity, long-term governance and management measures are implemented, along with clearly defined geographic spaces.

梯度森林模型(gradient forest): 是一种基于回归树的多元机器学习算法, 该算法通过在环境梯度上的分

裂值处对等位基因频率数据进行划分, 建立环境变量和等位基因等变量之间的潜在非线性关联, 解析物种的基因组变异如何沿着环境梯度变化, 从而预测不同地理种群的响应气候变化的空间模式 It is a multivariate machine learning algorithm based on regression trees. This algorithm divides allele frequency data at splitting values along environmental gradients, establishing potential nonlinear correlations between environmental variables and allele frequencies. It analyzes how species' genomic variations change along environmental gradients, thereby predicting spatial patterns of climate change responses in different geographic populations.

遗传/基因组偏移(genetic/genomic offset): 通过计算当前基因组构成与未来预测基因组构成之间的差异, 用于衡量当前气候和潜在未来气候之间基因型与气候关联的不匹配程度。该指数可以衡量种群对气候变化的适应性进化基因组的反应, 具有较大基因组偏移的种群往往对气候变化更加敏感, 需要进行较大程度的调整以适应环境变化 By calculating the differences between the current genomic composition and the predicted future genomic composition, this is used to measure the mismatch between genotypes and climate associations between current and potential future climates. This index can assess the response of populations' adaptive evolutionary genomic to climate change. Populations with significant genomic shifts tend to be more sensitive to climate change and require greater adjustments to adapt to environmental changes.

基因组生态位指数(genomic-niche index): 通过将基因组数据(genomic offset)和生境适合度(habitat suitability change)联合构建的一个综合指数, 用于全面预测种群在未来气候变化背景下的适生性 A comprehensive index constructed by combining genomic offset and habitat suitability change data is used to comprehensively predict population fitness under future climate change scenarios.